Acta Zoológica Mexicana (n.s.) 22(1): 63-73 (2006)

ELECCIÓN PRECOPULATORIA Y CONDUCTA COPULATORIA EN CERDOS YORKSHIRE, YORKLANDRACE Y LANDRACE

Ulises AGUILERA-REYES[1], Georgina I. GARCÍA LÓPEZ[1], Guadalupe ZAVALA PÁRAMO[3,] Octavio MONROY VILCHIS[1] y Nazario PESCADOR SALAS[2]

[1]Centro de Investigación en Recursos Bióticos, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma del Estado de México. Instituto Literario 100 Oriente. C.P. 50000, Toluca, Estado de México, MÉXICO

E-mail: uar@uaemex.mx

[2]Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Autónoma del Estado de México.

[3]Centro Multidisciplinario de Estudios en Biotecnología, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.

RESUMEN

Se ha descrito que los cerdos ferales machos (*Sus scrofa)* son usualmente solitarios pero durante la época de apareamiento compiten por el acceso a las hembras y éstas pueden sesgar su elección y copular con alguno de ellos. A esto se le conoce como elección precopulatoria femenina. Con la finalidad de determinar si en condiciones de cautiverio ocurre esta elección, se aparearon 18 hembras multíparas yorklandrace Y/N con tres machos con experiencia pertenecientes a tres razas yorkshire Y/Y, yorklandrace Y/N, y landrace N/N, y se registraron las conductas precopulatorias y copulatorias de ambos sexos. También se registraron las interacciones entre hembras. Durante la fase precopulatoria el macho Y/N desplegó con mayor frecuencia "mordiscos" (60%) y recibió de las hembras mas atención en términos de tiempo (53.7%), que los otros machos. En cambio, el macho Y/Y desplegó con mayor frecuencia conductas como "castañeteo de dientes" (83.33%), "vocalización" (56.52%) y "trompeo" (64%). El macho N/N desplegó con mayor frecuencia el "olfateo de vagina" (48%). Durante la cópula el macho Y/N desplegó con mayor frecuencia el "contacto naso-vaginal" (41%) y el macho N/N, vocalización (46.9%). Cuatro de las hembras después de la cópula fueron montadas por otras hembras en estro, las primeras expulsaron el tapón vaginal del macho. Los resultados demuestran una fuerte competencia conductual entre los tres machos y sesgo en la elección precopulatoria femenina hacia el macho heterocigotico Y/N. Una posible explicación a este hecho es que tanto los "mordiscos" como las secreciones salivales y prepuciales del macho Y/N fueron percibidas por las hembras como pertenecientes a un macho de buena calidad genética. La expulsión del tapón vaginal de las hembras montadas por otras hembras posiblemente indica una forma de competencia intrasexual, que reduciría las probabilidades de fertilización de las hembras recién copuladas.

Palabras Clave: Elección precopulatoria, conducta copulatoria, cerdos, landrace, yorkshire

ABSTRACT

It is well known that male wild boars (*Sus scrofa*) are usually solitary. However, during the mating season, they compete for females which may bias their mate choice toward some of the males breed. In order to determinate whether or not a precopulatory choice occurs in captivity, 18 yorklandrace multiparous females (Y/N) were mated with three males belonging to three breeds: yorkshire (Y/Y), yorklandrace (Y/N), landrace (N/N). Copulation preference, precopulatory and copulatory behaviors, as well as the female-female interactions were registered. During the precopulatory phase, in terms of time, the Y/N male received more female attention (53.7%) than the other males. Additionally, Y/Y male more frequently displayed behaviors

as "teeth chattering" (83.33%), "vocalization" (56.52%) and "trumping" (64%). “Vagina smelling" was more frequently displayed by N/N male (48%) and "biting" by Y/N male (60%). During the copulation, Y/N male displayed significantly more "nose-vagina" behavior (41%) and N/N male, the "vocalization" behavior (46.9%). Four females recently copulated by males, were mounted by other females in estrus producing an expulsion of both the seminal tap and the ejaculate. The results show a strong behavioral competition between the three males and a female precopulatory preference by the heterozygous Y/N male. A possible explanation to this phenomenon is that the Y/N male odoripherous secretions from both, salivary and prepucial glands; carry information about his genetic quality. Female-female mounting is probably an expression of intra-sexual competition, reducing chances for fertilization.
Key Words: precopulatory choice, copulatory behavior, pigs, landrace, yorkshire.

INTRODUCCIÓN

Se considera como cortejo precopulatorio cualquier patrón conductual desplegado por los miembros de un sexo que incremente su probabilidad de obtener apareamientos fértiles con miembros específicos del sexo opuesto (Halliday 1983). Al mismo tiempo, en los machos, los rasgos morfológicos y fisiológicos pueden influir en la elección copulatoria femenina. Por ejemplo, en los vertebrados se ha observado que los machos de mayor tamaño y colorido son más atractivos para las hembras. Las hembras del pájaro viuda (*Pharomacros auriceps)* prefieren la cópula con machos de colas más largas (Davies 1996). Este tipo de elección por parte de las hembras ha sido muy estudiada.

Sin embargo, existe otro tipo de elección femenina conocida como elección críptica de la hembra que ocurre al inicio de la cópula, dentro del aparato reproductor de la hembra, por lo que no es evidente para el observador (Thornhill 1983). Eberhard (1996, 1998, 2001) ha descrito diversos mecanismos que las hembras pueden utilizar a fin de favorecer la fertilización de sus óvulos por espermatozoides de algún macho particular con el que haya copulado. Por ejemplo, la hembra puede copular con otro macho inmediatamente después de haber copulado con un macho de baja calidad. En los mamíferos las hembras pueden utilizan mecanismos fisiológicos más complejos que los de otros vertebrados para sesgar la paternidad, por ejemplo pueden evitar la implantación de los embriones; expulsar la mayoría del semen recibido; no ovular; abortar o terminar la cópula prematuramente.

Las ventajas que las hembras pueden obtener las hembras al copular muchas veces son las de incrementar las probabilidades de fertilización (Hrdy 1981); intercambiar recursos (Thornhill & Sauer 1991); disminuir el hostigamiento de otros machos (Bro-Jorgensen 2002); acceder a rangos jerárquicos superiores (Symonds 1979); elegir buenos genes (Zuck *et al.* 1990, Cook *et al.* 1997) y/o incrementar la variabilidad genética de sus hijos (Cook *et al.* 1997). Todos estos mecanismos han sido comprobados en diferentes especies. Si las hembras utilizan mecanismos para sesgar la probabilidad de ser fertilizadas por cada uno de los machos con los que han copulado, se espera que el comportamiento masculino evolucione para maximizar esa probabilidad (Gomendio & Roldán 1993).

Para sesgar la probabilidad de ser fertilizada por un macho, una hembra puede adoptar la estrategia de copular pocas veces con muchos machos, o la estrategia del

mejor macho, copular muchas veces con pocos machos (Hrdy 1981, Harvey & Bradbury 1991). Ishida *et al.* (2001) estudiaron la elección copulatoria femenina en el gato doméstico registrando las conductas de intento de montas aceptadas y rechazadas, montas con intromisión y cópulas. Los resultados demostraron, que las hembras pueden sesgar su elección en función del rango social de los machos. Potts *et al*. (1991), Manning *et al. (1992)* y Wedekind (1994) encontraron que, en ratones, las hembras eligen para copular a machos que presentan un complejo principal de histocompatibilidad tipo II (MHC-II) diferente al de ellas. Dimitris *et al*. (2000) encontraron que en cerdos, la calidad de las cópulas en cuanto a tiempo en el cortejo y duración de la cópula, depende del rango social. Los machos de mayor rango social ejecutaron apareamientos de mejor calidad en contraste con los de menor rango aunque todos los machos se aparearon con las hembras.

Se ha descrito que durante el estro la cerda despliega conductas tales como el levantamiento de orejas, acercamiento al macho, olfateo y el llamado reflejo de inmovilización, el cual es un indicativo de que está receptiva (Hughes & Marley 1984 y Anderson 1987). En presencia de uno o varios machos la hembra se desplaza rítmicamente olfateando hacia ellos, y los machos responden liberando grandes cantidades de saliva la cual contiene elevadas concentraciones de androstenona que funciona como una feromona al igual que las secreciones prepuciales, pudiendo inducir el estro en las cerdas (Pearce *et al*. 1988, Gonyou 2001).

Los machos que antes de la cópula olfatean frecuentemente a la hembra especialmente en sus flancos, tienen una mayor tasa de reproducción (Hemsworth *et al*. 1978). Este frecuente olfateo sobre los flancos de la hembra estimula la secreción de oxitocina por la hipófisis de la hembra, provocando contracciones del útero y oviducto, favoreciendo la velocidad del transporte y el número de espermatozoides a este nivel e incrementando la probabilidad de fertilización (Mayer & Brisbin 1986).

El presente estudio es una contribución a la verificación de la hipótesis de que ante la presencia de varios machos, la cerda en estro es capaz de sesgar su elección hacia alguno de ellos.

MATERIALES Y MÉTODOS

El presente estudio se realizó utilizando una población de cerdos de la Posta Zootécnica de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia de la Universidad Autónoma del Estado de México. Se utilizaron tres cerdos machos adultos expertos: un homocigoto Yorkshire Y/Y, un heterocigoto York-Landrace Y/N y un homocigoto Landrace N/N; de 12 a 14 meses de edad y de 180 a 200 kg de peso corporal. También se utilizó un grupo de 18 hembras multíparas F1 Yorkshire-Landrace Y/N de pesos similares.

Diseño experimental

El estro en las hembras fue detectado de acuerdo con las características reportadas por Hughes & Marley (1984) y Anderson (1987). Para registrar la elección y comportamiento precopulatorio, cada cerda fue colocada en el área de experimentación (Fig. 1), que consistió en un encierro de forma cuadrada y con una

superficie de $3m^2$. Cada pared presentaba una ventana hasta el piso de un $1m^2$ delimitada con tubos de acero cada 20cm, lo que permitía la comunicación olfativa, visual, auditiva y parcialmente táctil de cada hembra con los machos que se encontraban en tres encierros adjuntos al de la hembra. Los machos eran rotados sistemáticamente de su posición en los encierros en cada evento de elección precopulatoria femenina a fin de evitar sesgos en el comportamiento de las hembras debidas al sitio y no al macho. El registro del comportamiento precopulatorio de los cerdos se realizó a través de la técnica de muestreo "focal en pareja" (Altman 1974, Lehner 1996). Cada evento de registro conductual precopulatorio tuvo una duración de 15 minutos iniciando con la introducción de la hembra en el área de experimentación. La elección precopulatoria de la hembra sobre los machos se determinó registrando el tiempo que la hembra estaba en contacto con la cerca donde se encontraban los machos, así como las frecuencias de conductas de acercamiento, olfateo y contacto naso-nasal desplegadas de las hembras hacia los machos. Este procedimiento se llevó a cabo siguiendo el etograma descrito por Blackschaw (1986) para el cortejo en el cerdo; acercamiento, olfateo, contacto naso-nasal, olfateo de vagina, trompeo, mordiscos, castañeteo de dientes, vocalizaciones, secreciones prepuciales y salivación. Para el registro de conductas copulatorias se colocó cada hembra con el macho correspondiente de acuerdo al orden de cópula (Cuadro 1). Las conductas copulatorias desplegadas por los machos fueron intento de monta, monta con intromisión, cópula, también se registraron algunas conductas precopulatorias. Se registró la duración de la cópula y la deposición de tapón vaginal (secreción gelatinosa depositada por el macho durante la eyaculación).

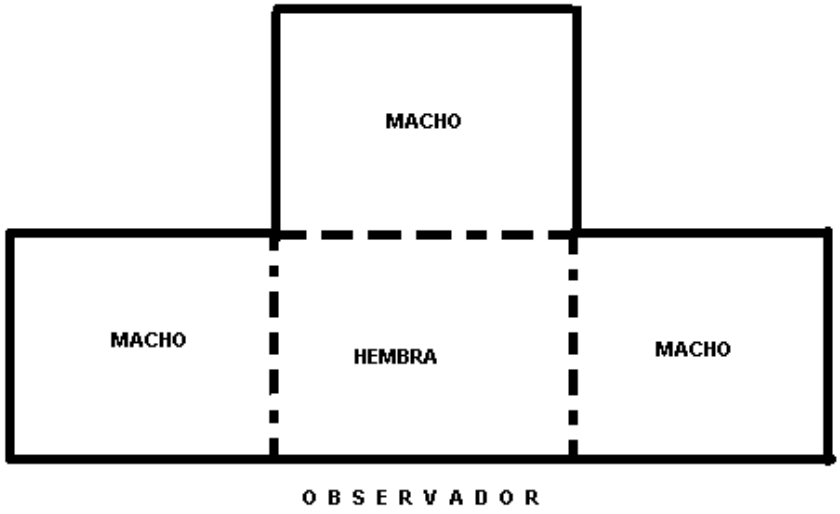


Figura 1
Área de experimentación para las cópulas

Cuadro 1
Orden de apareamiento entre los cerdos machos con las cerdas.

Orden de apareamiento de los machos			H e m b r a s		
Y/Y	Y/N	N/N	1	2	3
Y/Y	N/N	Y/N	4	5	6
Y/N	Y/Y	N/N	7	8	9
Y/N	N/N	Y/Y	10	11	12
N/N	Y/Y	Y/N	13	14	15
N/N	Y/N	Y/Y	16	17	18

Clave: macho york (Y/Y); macho york/landrace (Y/N); macho landrace (N/N)

Las diferencias significativas entre el tiempo que las hembras dedicaron a cada macho y entre la duración de la cópula con cada macho se determinó por medio de la prueba de Kruskal Wallis. La prueba de χ^2 fue utilizada para determinar las diferencias en las conductas de los machos hacia las hembras (Tabachnick 1989).

RESULTADOS

Conductas precopulatorias y elección precopulatoria. Se observaron las siguientes conductas precopulatorias desplegadas por las hembras: "acercamiento", "olfateo" y "contacto naso-nasal". Las hembras las desplegaron con mayor frecuencia hacia el macho Y/N, aunque estas preferencias no fueron significativas (Cuadro 2). Se aprecia (Fig. 2) que el macho Y/N recibió una atención en tiempo promedio 766seg, que representan el 53.7% de duración de las conductas. Las hembras dedicaron significativamente menos tiempo promedio a los machos Y/Y y N/N (568 y 514seg) respectivamente; χ^2= 13.2462, p= 0.05). Las conductas precopulatorias desplegadas por los machos fueron, "olfateo de la vagina"; "mordiscos", "olfateo", "castañeteo de dientes", "vocalizaciones" "trompeo" y "salivación" (Cuadro 3). La conducta "olfateo de la vagina" fue desplegada con mayor frecuencia por el macho N/N con un 48%(χ^2=13.52 p < 0.01). El macho Y/N emitió con mayor frecuencia la conducta de "mordiscos" (χ^2= 7.59 p< 0.02), y finalmente, el macho Y/Y desplegó con mayor frecuencia las conductas de "castañeteo de dientes" con un 83.33% (χ^2=10.66, p< 0.001), al igual que las "vocalizaciones" 56.52%, (χ^2=11.65 p< 0.002) y "trompeo" con 64% (χ^2=22.23, p< 0.0001).

Cuadro 2
Conductas desplegadas por las hembras hacia los machos durante la precópula.

Conductas	macho Y/Y	macho Y/N	macho N/N	gl	χ^2	p
Acercamientos	206	222	208	2	0.71698	p < 0.7
Olfateo	190	236	179	2	9.0678	p < 0.1
Contacto naso-nasal	186	198	188	2	0.4336	p < 0.8

Cuadro 3
Conductas desplegadas por los machos hacia las hembras durante la precópula.

Conductas	macho Y/Y	macho Y/N	macho N/N	gl	χ^2	p
Olfateo de la vagina	34	18	48	2	13.52**	p < 0.01
Mordiscos	2	12	6	2	7.59*	p < 0.02
Olfateo	10	10	4	2	3.0	p < 0.223
Castañeteo de dientes	20	4	0	1	10.66***	p < 0.001
Vocalizaciones	26	12	8	2	11.65***	p <0.002
Trompeo	32	12	6	2	22.23 ***	p <0.0001
Salivación	SI	SI	SI			

* diferencias significativas p> 0.05

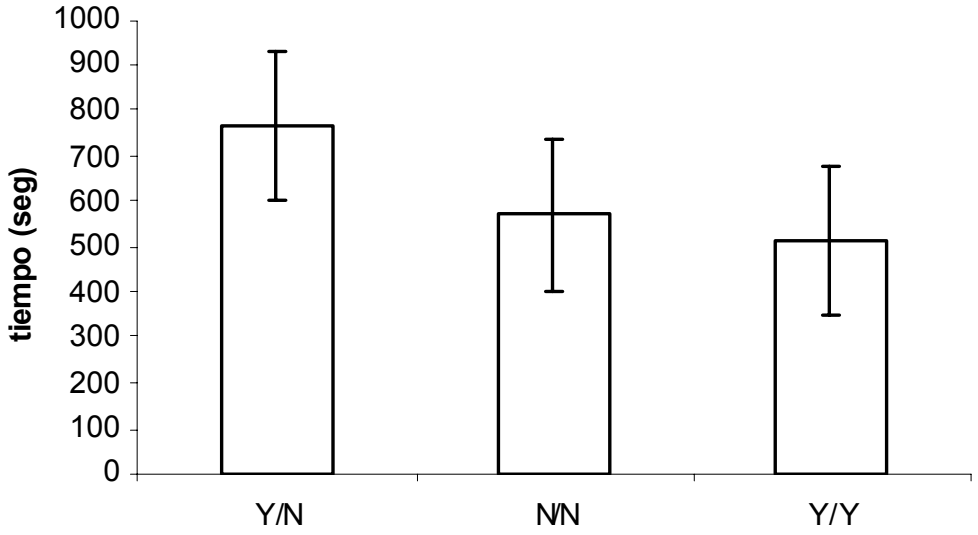


Figura 2
Tiempo de permanencia de las cerdas cerca de cada macho durante la precópula. (seg.) (media ± error estándar)

Conductas desplegadas durante la cópula y postcópula. Al encerrar a la hembra con el macho correspondiente de acuerdo con el orden previamente establecido (Cuadro 1), se observó que los machos emitieron conductas precopulatorias. Las conductas desplegadas con mayor frecuencia por los machos fueron "olfateo de la vagina" por el macho Y/N (41%, χ^2=10.101, p< 0.05) y vocalizaciones por el macho N/N (χ^2=37.731, p< 0.006; Cuadro 4). Dentro de la conductas copulatorias (intentos de montas, montas con intromisión y cópulas) solo hubo diferencias en la duración de las cópulas siendo el macho N/N con 220 seg el que en promedio presentó mayor tiempo copulando (χ^2= 11.34, p= 0.03; Fig. 3).

Cuadro 4
Conductas desplegadas por los machos hacia las hembras durante la cópula.

Conductas	macho Y/Y	macho Y/N	macho N/N	gl	χ^2	p
Olfateo de la vagina	30	43	31	2	10.101**	p < 0.05
Montas incompletas	45	48	54	2	0.857	p < 0.65
Intento de montas	36	39	48	2	1.902	p < 0.38
Trompeos	101	84	90	2	1.621	p < 0.44
Vocalizaciones	200	108	213	2	37.731*	p < 0.006
Contacto naso- vaginal	90	115	72	2	10.101*	p < 0.05

* diferencias significativas

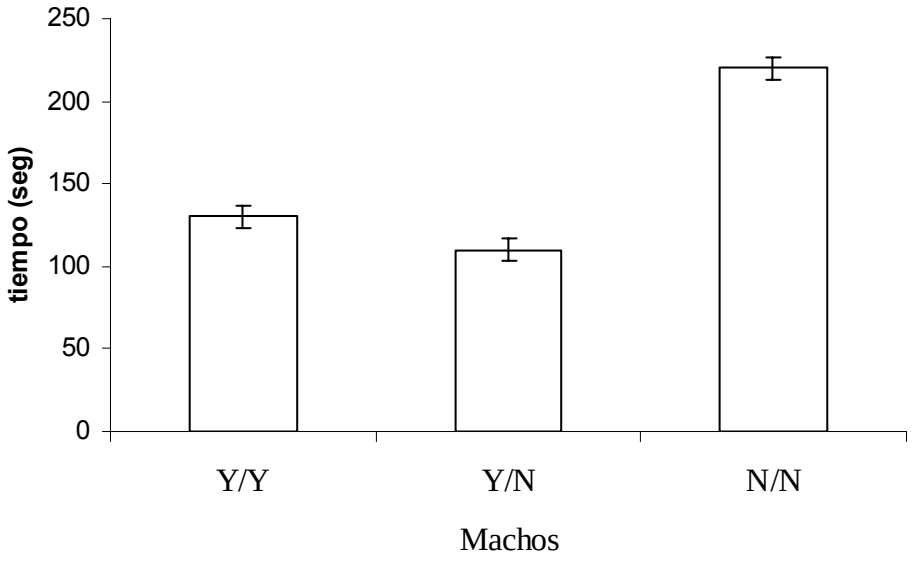


Figura 3
Tiempo promedio de la monta con eyaculación de cada macho (seg.) (media ± error estándar).

Cuadro 5
Efecto de las montas hembra-hembra después de la cópula con machos.

Orden de apareamiento			apareamiento hembra	apareamiento macho	monta hembra/hembra	Expulsión del tapón seminal y eyaculado
Y/Y	Y/N	N/N	1	Y/N	1/10	SI
Y/N	Y/Y	N/N	7	N/N	7 /16	SI
Y/N	N/N	Y/Y	10	Y/Y	10/6	SI
N/N	Y/Y	Y/N	13	Y/Y	13 /6	SI

Clave: macho york (Y/Y); macho york/landrace (Y/N); macho landrace (N/N).

Después de la cópula, las hembras fueron colocadas en un encierro para hembras en estro y allí, en diferentes momentos, 4 hembras (1, 7, 10 y 13) fueron montadas por otras hembras (10, 16, 6) y en todos los casos fue expulsado el tapón vaginal y parte del eyaculado depositado por el macho que acababa de realizar la cópula (Cuadro 5).

DISCUSIÓN

Los resultados nos muestran que las hembras presentan elección precopulatoria hacia el macho Y/N. Este mismo macho presenta preferencia hacia las hembras en el despliegue de "contactos naso-vaginales" durante la cópula.

En mamíferos se ha explicado que la elección femenina a la cópula ocurre a través de mecanismos de filopatría (Ishida *et al*. 2001). En primates, la elección del macho a la cópula ocurre con base al alto rango social, el tamaño corporal o por lo novedoso del macho (Matsumoto-Oda 1999). En el mono ardilla (*Saimiri oerstedi*) (Boinski 1987) y en el lémur de cola anillada (*Lemur catta*) (Pereira & Weiss 1991) las hembras prefieren copular con los machos inmigrantes por sobre con los integrantes de su manada. En el presente estudio durante la fase precopulatoria las hembras mostraron mayor preferencia en términos de tiempo hacia el macho Y/N. En cambio se observa, que algunas conductas hacía las hembras se asocian más con alguno de los machos, por ejemplo el "olfateo de vagina" es más frecuente en el macho N/N, adicionalmente, los tres machos mostraron una intensa salivación. Durante la cópula, el macho Y/N se destacó especialmente a través del "contacto naso-vaginal". Pearce *et al.* (1988) y Gonyou (2001) mencionan, que la presencia de androstenona en la saliva junto a las secreciones prepuciales funcionan como feromonas induciendo a las cerdas al estro. Los machos que repetidamente olfatean a la cerda - especialmente en sus flancos - antes de la cópula, pueden tener una alta tasa de concepción (Hemsworth 1978).

Hemsworth (1978), Mayer & Brisbin (1986), Pearce *et al*. (1988) y Gonyou (2001) comentan, que las conductas de "olfateo" y "contacto naso-vaginal" desplegadas tanto por machos como hembras están fuertemente relacionadas con el comportamiento de cópula, además, un individuo heterocigoto produce una mayor diversidad de moléculas del complejo principal de histocompatibilidad tipo II (MHC-II) que un homocigoto, lo que implica una mejor respuesta ante agentes infecciosos. Esta observación coincide con los resultados de los estudios de Potts *et al*. (1991), Manning *et al. (1992)* y Wedekind (1994) los cuales demostraron en ratones, que los productos del metabolismo de moléculas de MHC-II excretadas a través de la orina les permiten a las hembras sesgar la elección copulatoria de los machos con diferente MHC-II. Tomando en cuenta que las hembras mostraron mayor preferencia en tiempo sobre el macho Y/N, aun cuando el macho N/N tuvo mayor permanencia durante el evento de cópula, consideramos que la preferencia de las hembras sobre el macho Y/N podría estar relacionada con sus características genotípicas. El macho Y/N es quien muestra mayor variabilidad genética de los tres, y esto potencialmente le confiere ventaja a las hembras en términos de su descendencia.

Conductas desplegadas durante la cópula

De acuerdo con Benson (1994) durante la cópula ocurren contracciones rítmicas del pene, uretra, conducto deferente, ano y perineo. En el cerdo, además, el glande espiralado en rosca derecha se amolda perfectamente a nivel del cérvix con espiral de rosca izquierda de la hembra (Hughes & Marley 1984, Hafez 1987). Los estímulos somatosensoriales durante cópula podrían ser sumatorios, tanto los olfatorios, los auditivos, los visuales y los de contacto podrían acelerar la ovulación de la cerda durante el periodo de estro (Hafez 1987). Por ejemplo, en conejos se ha comprobado que las secreciones odoríferas del macho son suficientes para que las hembras entren en estro y ovulen (Cruz *et al.* 1998, Caba *et al*. 2000). La cerda es una especie que depende en gran parte de su sistema olfatorio para obtener información de su ambiente (Flowers 1996). En el presente estudio, la conducta de olfateo se registró con alta frecuencia durante la fase precopulatoria. Si en éste estudio las secreciones odoríferas liberadas al ambiente por los machos sirvieron de indicadores para que las hembras sesgaran su elección hacia el macho Y/N, entonces el probable mecanismo de esta elección es la estimulación del hipotálamo y de la amígdala de las hembras, facilitando la secreción de la hormona liberadora de gonadotropina (GnRH) y la posterior liberación de la hormona folículo estimulante (FSH) y luteinizante (LH), favoreciendo así la ovulación en las cerdas. Por otro lado, el olfateo frecuente de los machos sobre los flancos de la hembra podría estimular la secreción de oxitocina por la neurohipófisis de ella, provocando contracciones caudocefálicas del útero y oviducto facilitando el transporte de espermatozoides y favoreciendo las probabilidades de fertilización (Mayer y Brisbin 1986). Por esta razón consideramos que el presente trabajo aporta evidencia conductual sobre la elección precopulatoria por parte de las hembras hacia uno de los machos estudiados y la recomendación de realizar un estudio a nivel neuroendocrinológico que apoye lo aportado a nivel conductual.

AGRADECIMIENTOS

Deseamos expresar nuestro agradecimiento y reconocimiento a la memoria del Dr. Gerardo Iglesias Sahagún, a las autoridades de la FMVZ-UAEMEX por el apoyo para la realización del estudio en la Posta Zootécnica y a Mariusz Janczur por sus valiosos comentarios al manuscrito. Esta investigación ha sido posible gracias al proyecto UAEM Clave: 1548/2002.

LITERATURA CITADA

Altman, J. 1974. Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour* 49:227-267.

Anderson, L. L. 1987. Pigs. En E.S.E. Hafez (Ed). *Reproduction in farm animals*. 5th ed. Lea and Febiger, USA.

Benson, G. S. 1994. Male sexual function: erection, emission, and ejaculation. Pp. 1489-1506. *In:* E. Knobil & J. D. Nelly (Eds). *The physiology of reproduction.* Raven Press, LTD. New York.

Blackschaw, J. K. 1986. Notes on some topics in applied animal behavior. School of Veterinary Science. Australia.

Boinski, S. 1987. Mating patterns in squirrel monkeys (*Saimiri oerstedi*). *Behav. Ecol. Sociobiol*. 21:13-21.

Bro-Jorgensen, J. 2002. Overt female mate competition and preference for central males in a lekking antelope. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 99(14):9290-9293

Caba, M., K. Y. F. Pau, C. Beyer, A. González, R. Silver & H. G. Spies. 2000. Coitus-induced activation of c-fos and gonadotropin-relasing hormone in hypothalamic neurons in female rabbits. *Molec. B. Res*. 78:69-79.

Cook, P. A., I. F. Harvey & G. A. Parker. 1997. Predicting variation in sperm precedence. *Proc. Real Soc. Biol.* 352:771-780.

Cruz, Y., M. Martínez-Gómez, I. Villalpando, H. Drummond & R. Hudson. 1998. El MHC en la elección de la pareja: ¿realidad biológica o artefacto? Pp. 93-116, *In:* M. Martínez y J. Velásquez-Moctezuma (Eds). *Bases neurobiológicas y ecológicas de la conducta.* Universidad Autónoma de Tlaxcala. México.

Davies, B. 1996. *Behavioural ecology: and evolutionary approach.* 2a. ed. Oxford Blackwell Scientific.

Dimitris, F., S. Edwards, P. R. English & F. M. Davidson. 2000. The Reproductive Behaviour of Pig in a Dynamic Service System for Gilts. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 66:203-216.

Eberhard, W. G. 1996. *Female control choice*. Academic Press. New York. USA. 501 pp.

_____. 1998. Importancia de la elección femenina críptica para la etología. *Etología* 6:1-8.

_____. 2001. *Animal genitalia and female choice*. Pp. 194-201. *In:* Sherman P. W. y J. A. Alcock. (Eds) *Exploring animal behaviour*: Massachusetts Sinauer Associates, Inc, 194-201.

Flowers, B. 1996. *Detection of estrus in sows*. Swine news. North Carolina Cooperative Extension Service. 20(2):1.

Gomendio, M., & E. R. Roldan. 1993. Mechanism of sperm competition: linking physiology and Behavioural ecology. *TREE* 8(3):95-100 pp.

Gonyou, H. W. 2001. The social behaviour of pigs, in Social Behaviour in Farm Animals, ed. Keeling, L.J. and Gonyou, H.W. CABI, Oxon.

Hafez, E. S. E. 1987. Anatomy of female reproduction. Pp 35-64. *In*: (E. S.E. Hafez, Eds.). *Reproduction in farm animals.* Lea and Febiger Ed. Philadelphia, USA.

Halliday, T. R. 1983. The study of mate choice. *In*: Bateson P (ed) *Mate choice.* Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp 3-22

Harvey, P. H. & J. W. Brabdury. 1991. Sexual selection, Pp 203-233. *In*: Krebs, J. R., N. B. Davies (Eds). *Behavioural Ecology an Evolutionary Approach*. Blackwell. Oxford.

Hemsworth, P. H., Beilharz, R. G. & W. L. Brown. 1978. The importance of the Courting behaviour of the boar on the success of natural and artificial matings. *Appl. Anim. Ethol.* 4:341-347.

Hrdy, S. B. 1981. *The woman that never envolved.* Harvard University Press. Cambridge, Mass.

Hughes, P. E., & M. A. Marley. 1984. *Reproducción del cerdo*. Ed. Acribia. Zaragoza, España. 384 pp.

Ishida, Y., Yahara, T., Kasuya, E. & A. Yamane. 2001. Female control choice of paternity during copulation: inbreeding avoidance in feral cats. *Behaviour* 138:235-250.

Lehner, P. N. 1996. *Handbook of Ethological Methods.* 2a ed. Cambridge University Press. Cambridge.

Manning, C. J., Waleland, E. K. & W. K. Poots. 1992. Communal nesting patterns in mice implicate MHC genes in kin-ecognition. *Nature* 360:581-583.

Matsumoto-Oda, A. 1999. Female choice in the opportunistic mating of wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) at mahale. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 46:258-266.

Mayer, J. J. & I. L Brisbin. 1986. A note on the scent marking behaviour of two captive reared feral boars. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 16:85-90.

Pearce, G. P., P. E. Hughes, & W. D. Booth. 1988. The involvement of boar submaxillary salivary gland secretions in boar induced precocious puberty attainment in the gilt. *Anim. Repro. Sci.* 16, 125-134.

Pereira, M. E. & M. L. Weiss. 1991. Female mate choice, male migration, and the treat of infanticide in ringtailed lemurs. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 28:141-152.

Potts, W. K., C. J. Manning, & E. K. Wakeland. 1991. Mating patterns in seminatural populations of mice influenced by MHC genotype. *Nature* 352:619-621.

Symonds, D. 1979. *The evolution of human sexuality.* Oxford University Press, Oxford.

Tabachnick, B. 1989. *Using multivariate statistics.* 2a ed. Library of Congress, Cataloging in Harper Collins Publishers. USA. 234 pp.

Thornhill, R. 1983. Cryptic female choice and its implications in the scorpionfly Harpobittacus nigriceps. *Am. Nat.* 122:765-788.

Thornhill, R. & K. P. Sauer. 1991. The notal organ of the scorpionfly (*Panorpa vulgaris*): an adaptation to coerce mating duration. *Behav. Ecol.* 2:156-164.

Wedekind, C. 1994. Mate choice and maternal selection for specific parasite resistance before, during and after fertilization. *Phil. Trans. Real Soc. Lond. B*.346:303-311.

Zuck, M., K. Johnson, R. Thornhill. & J. D. Ligon. 1990. Parasites and males ornaments in free-ranging and captive red jungle fowl*. Behaviour* 114:232-248.

Recibido: 12 de abril 2005
Aceptado: 11 de noviembre 2005