



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE PSICOLOGIA

PREFERENCIAS DE RATONES MACHOS Y  
HEMBRAS POR OLORES DE CONESPECIFICOS.  
COMPARACION ENTRE CUATRO CEPAS.

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:  
MAESTRO EN PSICOBIOLOGIA

P R E S E N T A :

LILIAN MAYAGOITIA NOVALES

MEXICO, D. F.

1989



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**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 esta 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.

**PREFERENCIAS DE RATONES MACHOS Y HEMBRAS POR OLORES  
DE CONESPECIFICOS. COMPARACION ENTRE CUATRO CEPAS.**

**T E S I S  
PARA OBTENER EL TITULO DE:  
MAESTRO EN PSICOBIOLOGIA  
P R E S E N T A**

**Lilian Mayagoitia Novales**

**México, D.F.**

**1989**

**Jurado:**

Director de tesis

Sinodal

Sinodal

Sinodal

Sinodal

:Dr. José Luis Díaz

:Dr. Avedis Aznavurian A.

:Dr. Carlos M. Contreras P.

:Dr. Víctor A. Colotla E.

:Dr. Roberto Prado A.

A David (chico) y María Dolores

A Myriam y Alfonso Mondragón

A Balthazar y Sebastián

A Ricardo Mondragón C.

Mis más sinceros agradecimientos a los doctores José Luis Díaz, Carlos M. Contreras, Avedis Aznavourian, Víctor Colotla, Roberto Prado A. y a la maestra María Corsi C. por su ayuda, asesoría y apoyo en el desarrollo y culminación de esta maestría.

Agradezco también al Instituto Mexicano de Psiquiatría las facilidades brindadas para llevar a cabo esta tesis.

## INDICE

RESUMEN	2
INTRODUCCION	3
La comunicación animal y la zoosemiótica	3
Semioquímica	9
Clasificación de semioquímicos	9
Importancia de la comunicación química	12
Comunicación química en roedores	14
Comunicación olfativa en ratones	17
Planteamiento e hipótesis	19
METODOS	21
Sujetos	21
Muestras olorosas	21
Aparato experimental y procedimiento	22
Análisis de los datos	23
RESULTADOS	25
Visita a las cámaras del laberinto	25
Análisis general de los efectos de los estímulos olorosos	28
Efecto del Sexo en la exploración de las fuentes olorosas	31
Efecto de la Cepa en la exploración de los olores	32
DISCUSION	37
BIBLIOGRAFIA	44

### RESUMEN

Este trabajo se realizó con el fin de averiguar si los ratones hembras y machos de cuatro diferentes cepas, muestran preferencias por entrar y permanecer en sitios con olor a raton macho. Se cuantificó el número de visitas así como el tiempo de permanencia que realizaron 160 ratones de las cepas Balb/cAnN, C57B1/6j, DBA/2j y Silvestre; hembras y machos (20/cepa/sexo) en un laberinto octagonal el cual contenía en cuatro de sus cámaras aserrín proveniente de las jaulas de parejas de ratones macho de las cuatro cepas antes mencionadas. Como resultado de este experimento se encontró que estos estímulos olorosos ejercen atracción sobre todos los individuos, en comparación con la frecuencia y tiempo que dedicaron a la exploración de los lugares vacíos. Por otro lado, aunque las condiciones en que crecieron los sujetos probados debieron homogenizar la respuesta de las hembras, encontramos una preferencia por visitar el olor de los machos Silvestres, esto para las hembras en general. Por último, se encontró que el olor de los machos C57B1/6j es el menos atractivo para todas las cepas, siendo el comportamiento exploratorio en este sitio fuertemente influenciado por la cepa a la que pertenece el individuo que la percibe.

Estos resultados hacen suponer que la exploración de estas fuentes olorosas esta ligada no solo a la experiencia sino a la expresión de factores genéticos que permiten el reconocimiento y enriquecimiento del acervo genético, así como el reconocimiento de señales especie-específicas. Finalmente, en el caso del olor de los machos C57B1/6j, parece haber un fenómeno discriminativo asociado a un proceso de especiación.



## INTRODUCCION

### **La Comunicación Animal y la Zoosemiótica**

La idea de que los animales poseen un "lenguaje" con el cual se comunican entre ellos, es una idea común a todas las culturas y probablemente tan antigua como la humanidad. En la actualidad el estudio de la comunicación animal constituye una disciplina científica debidamente formalizada conocida como zoosemiótica. Este nombre le fue dado por el lingüista húngaro Tomas Sebeok (1965), aunque desde las descripciones de Darwin (1873) sobre las actitudes de los perros y los trabajos de Lorenz (1968) sobre los desplantes de anátidos, ya se había identificado que ciertas pautas conductuales en los animales servían como señales y mensajes. La zoosemiótica constituye una de las disciplinas fundamentales de la biología conductual junto con la etología y la sociobiología. Aunque formalmente se le considera una disciplina autónoma, Hailman (1985) ha señalado que estas áreas de la biología conductual están íntimamente relacionadas, pues no es posible realizar investigaciones dentro de uno de estos campos sin recurrir a conceptos y técnicas de los otros dos. Entre los temas centrales de la zoosemiótica se encuentra el estudio de la estructura de la señal, el contexto donde ocurre la comunicación, la información transmitida y los lenguajes animales.

Todos los individuos del reino animal interactúan en mayor o menor grado con su entorno, que incluye a otros individuos de la misma especie. Aún cuando los animales responden a la conducta de

otros, no se ha establecido definitivamente que posean lenguajes simbólicos por medio de los cuales se comuniquen experiencias. Sin embargo, esto último no implica que los animales no sean capaces de intercambiar información. De hecho, la conducta social puede ser definida como una actividad que es estimulada por o ejerce efectos en otro miembro de la misma especie. Así, las conductas sociales tienen una función comunicativa la cual es parte esencial de la organización social. Además, cada sociedad animal puede incluir una o varias formas de comunicación.

La comunicación animal es un proceso complejo, moldeado filogenéticamente e íntimamente vinculado al desarrollo anatómico y fisiológico de la especie, de manera que un organismo debe ser capaz de diferenciar en un entorno heterogéneo aquellas señales que le son relevantes para su supervivencia. La manera más conveniente de clasificar los modos de comunicación es por los órganos de los sentidos a través de los cuales la información es recibida. Esto es algo artificial, ya que en la mayoría de los casos un animal responde a una combinación de estímulos más que a un estímulo recibido por un solo órgano sensorial.

Además de la forma y coloración característica de cada especie, y en ocasiones de cada individuo, que per se conllevan información (Portmann, 1967), la comunicación visual ocurre en al menos tres formas generales. Una de ellas es por medio de posturas fijas, en ésta el individuo adopta una postura de manera que expone cierta área de su cuerpo hacia el receptor permaneciendo así por algún tiempo; entre estas tenemos las presentaciones genitales de las hembras en primates o las muy conocidas exhibiciones de marcas y colorido de las aves. La segunda es un movimiento activo tal como el picoteo de una gallina dirigido a otra o un babuino corriendo hacia otro, es decir un acto o acción funcionando como señal. Finalmente los movimientos también pueden conformar expresiones faciales más o menos fijas como mostrar los colmillos en los lobos y perros o las diferentes expresiones

faciales de los primates.

Una forma de comunicación ampliamente extendida entre los animales de respiración aérea y los mamíferos de vida acuática es la comunicación auditiva. Los cetáceos usan señales auditivas de modo parecido al sonar de los barcos. Los estímulos auditivos son generados en una gran variedad de formas; los insectos producen ruidos mediante la vibración de sus alas y los órganos chirriantes como los de los grillos y otros ortópteros que producen señales más específicas. Las aves canoras emiten sus trinos gracias a un órgano especial llamado la "siringe" y los mamíferos pueden emitir una amplia gama de sonidos utilizando la cavidad bucal y la garganta a manera de caja de resonancia. Otros animales como los quirópteros, tienen estructuras especializadas que les permiten emitir chillidos de alta frecuencia. Hay un amplio rango de frecuencia de señales sonoras que van desde los muy bajos (20 Hz) en la ballena de aleta, hasta sonidos de muy alta frecuencia (60-80 kHz) en murciélagos y marsopas.

La distribución de los estímulos químicos ya sea en el aire o en el agua, es realizada a través de difusión y corrientes. Consecuentemente, estos estímulos son mucho menos confiables que los estímulos visuales o auditivos en cuanto a información transmitida y su rango de acción es más restringido. Los estímulos químicos llevan a cabo funciones comunicativas importantes, desde los bien conocidos ejemplos de atractores sexuales en insectos hasta la distribución de olores urinarios y heces por mamíferos.

Los estímulos táctiles son mucho más restringidos en su uso que cualquiera de los antes mencionados pero son muy importantes en muchas formas de conducta social, especialmente en la sexual y el cuidado de las crías en mamíferos. Aún en animales que tienen esqueleto externo, como los insectos, la estimulación táctil puede ser usada comúnmente. Por ejemplo los movimientos de fricción de las antenas, son parte prominente de la conducta sexual en los escarabajos cantáridos (Selander, 1966). Sin embargo en

las aves, por estar cubiertas de plumas, los estímulos táctiles tienen relativamente poca importancia.

Las clases de estímulos que son importantes en comunicación dependen en gran medida del habitat y modo de vida de la especie particular. La comunicación ha sido estudiada extensamente en pájaros. Estos animales están adaptados principalmente a la existencia aérea y la gran mayoría de ellos son de hábitos diurnos. En estos animales, que se mueven rápidamente, los estímulos olfatorios tienen poca importancia, mientras que los estímulos visuales en forma de movimientos y desplantes son muy prominentes. Los estímulos auditivos son casi tan importantes y los poderes vocales de las aves están tan bien desarrollados como los de los mamíferos. Por otro lado, los mamíferos, animales primariamente terrestres, han evolucionado formas como las ballenas que llevan una existencia totalmente acuática y otras formas como los murciélagos, quienes llevan una existencia aérea similar a la de las aves. Los mamíferos incluyen formas de vida diurna y nocturna, las especies nocturnas que viven en tierra hacen mucho uso del olfato en su comunicación. Los individuos tanto nocturnos como diurnos pueden ocurrir en formas relacionadas. La comunicación visual es de suma importancia en los primates, desde los prosimios nocturnos hasta los antropoides diurnos. En contraste con las aves, la comunicación táctil a través del pelo y las vibrisas es importante en la mayoría de las especies.

La comunicación en reptiles ha sido poco estudiada excepto en iguanas. Muchos de estos animales son diurnos y terrestres y ellos exhiben pautas visuales de forma y color que son mucho más parecidas a las de los pájaros. Por otro lado los anfibios son principalmente nocturnos y hacen mucho uso de la comunicación vocal.

La comunicación visual puede ser muy importante en ciertos peces, especialmente aquellos que viven en aguas claras poco profundas; sin embargo, otras especies que viven a grandes pro-

fundidades o en aguas turbias deben depender de otros modos de comunicación, de los cuales los más eficientes son los estímulos auditivos o vibratorios. Los repelentes de tiburones desarrollados de tejidos del propio pez indican que las señales químicas pueden también ser de importancia. Muchas especies de peces del océano hacen ruidos, pero la mayoría de peces de agua dulce parecen ser silenciosos, las principales excepciones pertenecen a la familia de las carpas (Moulton, 1963). La comunicación auditiva podría ser inútil en una corriente ruidosa de montaña y es posible que tales vocalizaciones pudieran fácilmente atraer la atención de predadores en aguas claras superficiales.

Entre los artrópodos, las señales visuales son de escasa importancia, no por los hábitos de los animales, sino porque los ojos compuestos son menos eficientes que los de los vertebrados. Gran parte de la conducta y las coloraciones de los insectos que resultan en estimulación visual han evolucionado, no en relación a la comunicación social sino como protección hacia la predación por vertebrados. En los insectos nocturnos como las polillas, las señales olorosas son importantes y en los saltamontes y grillos las señales auditivas están altamente desarrolladas.

Los modos de comunicación están, por tanto, relacionados no solo con la ecología sino a la morfología y fisiología básica de las especies. Los sentidos humanos pueden detectar bastante menos estímulos que los de un animal, como es el caso de los gritos supersónicos producidos por muchos mamíferos y la clase de olores que puede ser detectada por muchos otros. Por otro lado, el ojo humano puede detectar más detalles visuales que los de muchos insectos con sus ojos compuestos de foco fijo y más detalles de color que muchos mamíferos cuyos ojos detectan solo estímulos blanco y negro. De esta forma el estudio observacional de la comunicación animal está lleno de problemas de detección e interpretación, dependientes de las limitaciones de los órganos de los sentidos humanos.

Como se ha señalado antes, la comunicación en el más amplio sentido puede utilizar cualquier estímulo producido por otro animal. Además, muchos animales han evolucionado medios de producción de estímulos que tienen una función mayor de señalamiento. Estos pueden incluir muchas de las clases de estímulos descritas arriba. Algunos de los casos son aquellos en los que las pautas conductuales han cambiado su papel de alguna otra función adaptativa a la de señalamiento. Tinbergen (1964) en su revisión de la evolución de las señales conductuales cita el ejemplo del autoacicalamiento en los patos, el cual, a través de los cambios evolutivos, ha venido a formar parte de la conducta de cortejo de los machos. Además, ciertos movimientos que originalmente tenían una función directa han sido convertidos en movimientos rituales que tienen solo una función de comunicación, como el ondeo de la tenaza del cangrejo "barrenador", originado probablemente como un ataque real con la gran tenaza.

Todavía podemos hacer una distinción entre la conducta que es comunicativa en un sentido general, comprendiendo casi cualquier pauta y aquella que tiene una función de señalamiento especializada y semántica tal como las vocalizaciones de alarma en el mono verde (Struhsaker, 1967). Estas señales especializadas frecuentemente son muy conspicuas, aún para el observador humano, indicando que ellas tienen una importante función adaptativa en la vida de las especies. Sin embargo, el hecho de que estas señales sean evidentes al observador, contribuye al sesgo o mala interpretación de la función de la señal. Maurus y col. (1984), en sus estudios del repertorio vocal del mono ardilla han logrado minimizar este tipo de error mediante el análisis espectral y clasificación de dichas vocalizaciones.

### **Semioquímica**

Una de las más recientes aproximaciones al estudio del comportamiento social y la comunicación en mamíferos es la semioquímica, disciplina que estudia aquellas sustancias por medio de las cuales los organismos interactúan en el medio natural que comparten. Inicialmente, los estudios semioquímicos fueron desarrollados en insectos como hormigas, abejas, langostas, etc., y se orientaron principalmente al control de plagas. Sin embargo, en las últimas dos décadas, el estudio de la comunicación química en mamíferos se ha incrementado y sistematizado debido a su importante participación en fenómenos fisiológicos y conductuales de gran valor adaptativo como son la selección de pareja, reproducción, fuentes alimenticias, señales de alarma, etc.

### **Clasificación de Semioquímicos**

Regnier (1971) define como "semioquímico" a un compuesto o mezcla de compuestos que acarrean información y median interacciones entre organismos en el medio natural que comparten. Dependiendo de la especie a la cual pertenece el organismo receptor, las señales se clasifican como **homeoquímicos**, si participan en la interacción entre miembros de la misma especie, o **aleloquímicos** si transmiten información entre individuos de diferente especie.

Los homeoquímicos o **feromonas** son las sustancias responsables de todo tipo de interacciones semioquímicas que ocurren entre individuos de la misma especie. Karlson y Lüscher (1959) describen a la feromona como una sustancia excretada al medio ambiente por un organismo, la cual, al ser percibida por otro individuo de la misma especie, facilita una reacción específica tal como una respuesta o un proceso conductual particular. Martin (1980), propone que las feromonas solamente deben incluir aquellos compuestos aislados que muestren ser relativamente especie-específicos y que faciliten funciones conductuales y endócrinas

claras y obvias. Además, los efectos producidos deben involucrar un alto grado de programación genética y poca influencia de la experiencia.

Aunque el concepto de feromona ha sido usado ampliamente en los estudios de organismos inferiores, algunos autores opinan que no parece apropiado para los mamíferos, en los cuales las señales químicas son menos claras y las respuestas conductuales no se distinguen de acuerdo a la definición clásica. Así, en mamíferos las respuestas no solo dependen de la recepción de la señal química, sino también de intrincadas combinaciones de pistas visuales y táctiles, del estado fisiológico del individuo y de su experiencia pasada, etc. Sin embargo, en aquellos casos donde el concepto de feromona resulta apropiado, se distinguen dos categorías: las liberadoras y las promotoras.

La **feromona liberadora** es una feromona que induce una respuesta primariamente conductual e inmediata. Así tenemos algunos olores corporales que provocan en el animal receptor el evitar o alejarse del sitio donde fue depositada la substancia. Entre los efectos feromonales liberadores se encuentran los olores vaginales de las perras y las gatas que propician husmeo y lamido reiterativo de la zona genital por parte de los machos y que parecen incluso desencadenar la cópula.

La **feromona promotora** es una feromona que induce respuestas primariamente fisiológicas y a largo plazo, por ejemplo, endócrinas. A pesar de que estos efectos son mas difíciles de identificar y cuantificar, pues es necesario encontrar la correlación entre la percepción de un estímulo oloroso con los cambios hormonales y hasta conductuales que desarrollara a mediano y largo termino el animal receptor, esta familia de feromonas ha sido estudiada más sistemáticamente y con resultados interesantes, pues constituyen probables mecanismos reguladores de la vida social de muchos vertebrados.



Por otro lado, los aleloquímicos, que son definidos como moléculas que median interacciones entre organismos de diferentes especies, se clasifican dependiendo de la especie favorecida en alomonas y kairomonas.

Las **alomonas** son moléculas que favorecen adaptativamente a la especie que la emite. Por ejemplo, la hormiga de los faraones (Monomorium pharaonis) compete con otras especies por los sitios de alimentación, repeliendo a las otras con el olor de una sustancia liberada por la glándula venenosa (Hölldobler, 1973). Se pueden encontrar también este tipo de interacciones entre especies animales y vegetales. Allen (1967) ha reportado que varias especies de murciélagos poseen glándulas en diversas partes del cuerpo que emiten olores almizclados. A su vez, algunas flores tropicales emiten olores almizclados que atraen a los murciélagos polinizadores, favoreciendo así su reproducción (van der Pijl, 1961; Baker, 1963). También se encuentran en esta categoría las secreciones de defensa como la conocida emisión de orina de las mofetas o los zorrillos en situaciones de peligro.

Las **kairomonas** son semioquímicos que favorecen adaptativamente a la especie que la recibe. En general, este tipo de compuestos parecen ser primordialmente homeoquímicos explotados por especies diferentes a la excretora, frecuentemente se trata de predadores o simbioses de la especie depositante. Por ejemplo, muchas de las feromonas sexuales atractoras liberadas por las hembras son utilizadas por los predadores para localizar a sus presas. Los olores provenientes de los gerbos (Meriones unguiculatus) estresados o heridos atraen a los gatos predadores al mismo tiempo que alejan a sus conespecíficos (Cocke y Thiessen, 1986).

Como es de esperarse, un compuesto o mezcla de compuestos puede pertenecer a más de una categoría de semioquímicos y actuar como feromona, alomona o kairomona, dependiendo de los organismos involucrados en la interacción.

### **Importancia de la Comunicación Química**

La comunicación entre los organismos ocurre de diferentes maneras dependiendo de las ventajas que brinda el entorno particular de desarrollo o hábitat a la evolución de los órganos sensoriales. Así, las modalidades en la comunicación incluyen las señales visuales, táctiles, auditivas y olfatorias. Sin embargo, es probable que evolutivamente los compuestos químicos hayan sido las primeras señales puestas al servicio de la comunicación animal. Por ejemplo, Haldane (1955) sostiene que la comunicación entre protozoarios debió preceder a la formación de metazoarios y esta comunicación primitiva fue seguramente química. Como las células de los metazoarios se comunican con otras por medio de hormonas, parece haber una relación evolutiva lineal entre feromonas y hormonas (Wilson, 1968); pues en todo el reino animal encontramos ejemplos de comunicación por medio de señales químicas.

Es posible hacer una clasificación de feromonas en función de su estructura química, propiedades físicas, tipo de glándula u órgano donde se producen, interacción con el órgano blanco, género o familia biológica donde se encuentran o por su función conductual y/o fisiológica. Desde el punto de vista biológico, lo más importante son los aspectos donde la comunicación química brinda verdaderas ventajas. Se han descrito ya varias funciones de señales químicas en diversas especies animales que van desde insectos hasta mamíferos incluyendo primates (vease Albone, 1984; Rogel, 1978; Scott y Pfaff, 1970). Entre las señales químicas más importantes desde el punto de vista adaptativo, se encuentran las de reclutamiento y las de alarma. Las primeras son generalmente usadas durante la búsqueda de comida o forrajeo y tienen como función atraer la mayor cantidad de individuos a sitios donde se ha detectado alguna fuente alimenticia. Las señales de alarma pueden provocar dos reacciones, agrupamiento o dispersión, dependiendo de la concentración de la feromona liberada y la presencia

o ausencia de otras feromonas (Dawson, Griffiths, Janes, Mudd, Pickett, Wadhams y Woodcock, 1987; Wilson, 1968).

Existen algunos mecanismos por medio de los cuales la señal puede hacerse más efectiva y específica, ya sea ajustando el tiempo de desvanecimiento de la señal, por expansión del espacio activo, mediante el uso de varias glándulas exócrinas o de una mezcla de feromonas provenientes de la misma glándula, cambiando las condiciones ambientales en que se da, variando la concentración o la duración de la señal o por una sucesión de diferentes señales.

Uno de los efectos feromonales más simples que se ha encontrado es el de agregación. Los miembros de algunas especies animales se congregan antes de la alimentación, apareamiento, hibernación etc. sin que haya señales directamente relacionadas con la actividad subsecuente. Wilson (1962) ha mostrado que el dióxido de carbono, el cual es abundante en los nidos de insectos sociales, es un atractor para la hormiga Solenopsis saevissima. Verron (1963), encontró que el 3-hexen-1-ol es el principal atractor en la termita Kalotermes flavicollis. La agregación parece proveer a los individuos de protección al propiciar un efecto repelente a los predadores.

Se han reportado también feromonas sexuales que pueden producir atracción, conducta sexual o ambas. Las feromonas sexuales mejor conocidas son de insectos, pero también se han identificado en crustáceos, peces, salamandras y mamíferos (Albone, 1984). Aunque en algunos casos un solo tipo de molécula es suficiente para desencadenar el efecto en muchos otros es necesario un conjunto de compuestos para hacer la señal especie-específica. El tipo y las propiedades de las moléculas usadas en este tipo de señales varía de acuerdo al medio de difusión en el que son liberadas, así como a los hábitos característicos de la especie. Algunos de los efectos importantes de este tipo de feromonas en mamíferos serán mencionados a continuación.

### Comunicación Química en Roedores

En los roedores está ampliamente difundido el uso de olores para el marcaje del ámbito hogareño y territorial. El marcaje puede ser hecho mediante orina y heces, o por las secreciones de glándulas exócrinas particulares presentes en uno o varios sitios del cuerpo (p. ej. las glándulas pedal, carpal, tarsal, metatarsal, preorbital, occipital, caudal, prepucial, anal, etc.). Estas secreciones generalmente contienen grandes cantidades de ácidos grasos, las cuales se dispersan por medio de frotación de la región corporal excretora contra diferentes lugares del entorno, como troncos de árbol, piedras u otro individuo y pueden quedar presentes durante largo tiempo. Este tipo de señales puede informar del riesgo de introducirse en un territorio perteneciente a otro individuo o inducir dispersión o alejamiento. Estas últimas se han encontrado principalmente en insectos y aparentemente señalan lugares no adecuados para la especie; ya sea debido al agotamiento de recursos alimenticios o para evitar la oviposición en lugares parasitados por la misma especie (Salt, 1936).

Muy relacionado con el marcaje del ámbito hogareño se encuentra el uso de feromonas en el reconocimiento de grupo y de rango social. Esta es una característica de todos los insectos sociales y de muchos mamíferos. Por medio de estas señales se pueden reconocer a individuos de la misma especie que pertenecen a otros grupos, distinguir nidos propios de ajenos o el rango social al que pertenecen individuos del mismo grupo. Incluso se han encontrado correlaciones entre el tamaño de las glándulas submandibulares en el conejo (Mykytowycz, 1965) y de los flancos en hamsters (Drickamer y Vandenberg, 1973), involucradas en el marcaje territorial y el status social.

La orina es uno de los productos más usados en la comunicación química en mamíferos, la cual, dependiendo de su composición y disposición en el ambiente puede actuar como feromona promotora y/o liberadora. En el ratón Mus musculus se han descrito cuatro

efectos directamente relacionados con la reproducción, facilitados por medio de la orina, los cuales se han encontrado en otros roedores y en otros mamíferos, incluidos los humanos. En estos efectos, la orina actúa como feromona promotora sobre el sistema endócrino del receptor.

Lee y Boot (1956) reportaron que la agrupación de cuatro o más ratones hembras, en ausencia de machos, induce inicialmente ciclos estrales irregulares que desembocan en anestro o desarrollo de falsos embarazos (efecto Lee-Boot) hasta en un 61% de los individuos (Gangrade y Dominic, 1984). Sin embargo, cuando estas hembras son expuestas a orina de algún macho, se induce y acelera el ciclo estral (efecto Whitten); efecto observado aún cuando el ciclo estral ha sido suprimido por agrupamiento (Whitten, 1959; Izard y Vandenbergh, 1982; Clulow y Baddaldu, 1987). Por otro lado, Bruce (1959) encontró que cuando una ratona recientemente fecundada es expuesta a un macho con olor distinto al de su refugio, la implantación fracasa y la hembra retorna rápidamente al celo (Monder, Lee, Donovick y Burrigh, 1978; Dewsbury, 1985). Otro de los efectos de la orina sobre el sistema endócrino del animal receptor fue descrito por Ropartz (1966). La exposición a olores provenientes de grupos de ratones propicia un incremento en el tamaño de las cápsulas adrenales y una producción de corticosteroides proporcional al tamaño del grupo del cual se recogió la muestra olorosa (Benton, Goldsmith, Gamal El-Din, Brain y Hucklebridge, 1978).

Aparte de los efectos promotores de las feromonas urinarias, se han reportado una gran cantidad de señales químicas en Mus musculus por medio de las cuales se transmite información acerca de las características de los individuos de la misma especie (conespecíficos), tales como sexo (Davies y Bellamy, 1974; Wysocki, Nyby, Whitney, Beauchamp y Katz, 1982) o status social del depositante (Jones y Nowell, 1974). También se pueden reconocer en los olores características genéticas relevantes a la

reproducción y a interacciones agonistas. Tanto en cepas entrecruzadas, como en ratones silvestres, los sujetos reconocen en los olores ciertos caracteres letales y modifican sus preferencias sexuales, hasta cierto punto, evitando la expresión y dispersión de esos genes (Yamazaki, Boyse, Mike, Thaler, Mathieson, Abbott, Boyse, Zayas y Thomas, 1976; Lenington, 1983; Lenington y Egid, 1985; Egid y Lenington, 1985). La presencia de un factor aversivo en la orina de ratones dominantes o aislados, que inhibe la exploración y el tránsito por los lugares donde se deposita, fue demostrada por Jones y Nowell (1974). Se ha reportado que la conducta exploratoria de ratones hembra y macho se modifica cuando se encuentra un estímulo oloroso en un ambiente novedoso perteneciente a ratones seleccionados para alta o baja agresividad (Sandnabba, 1985). Los machos tienden a evitar olores de ratones agresivos, mientras que las hembras evitan las pistas de animales no agresivos, exhibiendo preferencias por deposiciones de ratones agresivos. Los resultados de Sandnabba (1985), muestran que este factor aversivo es un carácter ligado a la agresividad heredada. Sin embargo, la expresión de este factor puede ser modificada por experiencias sociales (Jones y Nowell, 1974; Sandnabba, 1986).

Por medio de condicionamiento selectivo, es posible entrenar a ratones a discriminar pistas olorosas provenientes de diferentes cepas (Bowers y Alexander, 1967). Más aún, los ratones muestran espontáneamente preferencias por olores de conoespecíficos, relacionados al grado de parentesco (Hayashi y Kimura, 1983) o sexo del depositante (Gilder y Slater, 1978). Estos datos sugieren que las feromonas del ratón participan en la elección de compañero sexual.

Dado que la exploración de pistas olorosas es de gran importancia para especies tales como los roedores, es de esperarse que la presentación simultánea de distintas fuentes olorosas facilite una exploración diferencial, en relación al significado que tenga

cada una de estas señales en el contexto de su especie y grupo particular. Por ejemplo, Jones y Nowell (1974) reportan que los ratones macho de la cepa T.T. evitan permanecer en lugares con olor de orina de macho dominante de su propia cepa, sin embargo no muestran preferencia o evitación a olores de individuos aislados de otras especies, o por olores provenientes de machos agrupados de su propia cepa.

#### **Comunicación Olfativa en Ratones**

Se ha postulado que aprender a reconocer las características fenotípicas externas y diferenciables de los compañeros de grupo y camada durante el desarrollo es el mecanismo que subyace al reconocimiento familiar en la etapa adulta en mamíferos (Holmes y Sherman, 1983). Gracias al reconocimiento familiar un animal adulto puede establecer coaliciones agonistas ventajosas (Gouzoules y Gouzoules, 1987), invertir en su adecuación inclusiva y evitar el incesto y la endogamia (Trivers, 1972; Bateson, 1978; Hayashi y Kimura, 1983). La evidencia actual sugiere que en roedores este reconocimiento esta mediado por pistas olfativas. Así, Hepper (1987) encuentra que cuando las ratas son crias prefieren el olor de sus hermanos al de sus madres, y éste al de extraños. Más aún, los ratones (Hayashi y Kimura, 1983; Marr y Gardner, 1965) y las ratas machos (Fillion y Blass, 1986) prefieren copular con hembras cuyo olor está asociado al de su camada. En cuanto a las hembras, Mainardi (1964) ha reportado que cuando las ratonas han crecido con olores de macho adulto, prefieren los olores provenientes de machos de cepa diferente a la propia. No obstante, cuando crecen en ausencia de olores de macho, no muestran preferencias diferenciales en la elección (Mainardi, Marsan y Pasquali, 1965). Estas últimas tampoco discriminan entre parientes y familiares en el momento de aparearse, como lo hacen los machos (Hayashi y Kimura, 1983).

El ratón doméstico macho (Mus musculus) se caracteriza por ser un animal extremadamente agresivo, siendo en la actualidad la especie preferida en los estudios concernientes a la biología de la agresión (Brain y Al-Maliki, 1978; Al-Maliki y Brain, 1979; Winslow y Miczek, 1984; Van Oortmerssen, Dijk y Schuurman, 1987). La agresividad del ratón macho se propicia fácilmente en el laboratorio permitiéndole el acceso exclusivo a un territorio de vivienda. Por lo tanto, se ha reconocido a la defensa territorial como un fondo motivante de la conducta agresiva (Connor y Lynds, 1977; Blanchard, Takahashi y Blanchard, 1977). Las hembras, en cambio, son poco agresivas durante la mayor parte del tiempo excepto durante el embarazo y la lactancia, cuando ayudan activamente al macho en la defensa territorial (Flannelly, Flannelly y Lore, 1986; Flannelly y Flannelly, 1985; Albert, Walsh, Zalys y Dyson, 1987). Los grupos de ratones pertenecientes a poblaciones comensales densas y estables dividen el área de vivienda en territorios, cada uno de éstos defendido por un solo macho. Por otro lado, mientras que los machos son completamente intolerantes con los machos desconocidos e intrusos, la agresividad inter-machos se abate cuando los animales son hermanos o han crecido juntos sin ser parientes (Archer, 1968). Cada territorio usualmente incluye varias hembras en edad reproductiva (< 10) y sus crias, algunos machos subordinados y por un solo macho territorial dominante sobre todos ellos (Poole y Morgan, 1976). A pesar de las grandes densidades que llegan a tener las poblaciones de ratones en ciertas áreas, el número de territorios permanece constante, es decir sin subdividirse; lo cual obliga a una proporción elevada de ratones jóvenes a la migración. Sin embargo, ya que los ratones macho son altamente agresivos con los intrusos de su mismo sexo, cuando han conseguido establecerse en un territorio, resulta más fácil a las hembras dispersarse y pasar a formar parte de un grupo nuevo (Bronson y Coquelin, 1980). Estas características sociales del ratón doméstico sugieren que la



evolución ha favorecido la migración de las hembras como el canal por el cual se mantiene el flujo genético en las poblaciones silvestres, tal como sucede en otros mamíferos como los gorilas de montaña, ( Stewart y Hartcourt, 1987). Esto podría explicar la razón por la cual los machos y las hembras muestran diferentes preferencias por estímulos olfativos relacionados a su desarrollo ontogenético y el reconocimiento familiar.

### **Planteamiento e Hipótesis**

En el presente trabajo se estudiaron las preferencias espontáneas de ratones macho y hembra por olores provenientes de grupos de machos de su misma cepa y de cepas diferentes. En particular, se trató de encontrar si las respuestas conductuales que evocan los olores tenían alguna relación con el entrecruzamiento. Es decir, ya que el número de genes que comparten los ratones entrecruzados y no emparentados cercanamente es mayor que el compartido entre hermanos completos (mismos padres) en poblaciones naturales o cruzadas aleatoriamente (Plomin, DeFries y McClearn, 1980), podría esperarse que los olores provenientes de la misma cepa fueran identificados como "familiares", si las pistas olfativas mediadoras del reconocimiento familiar dependen exclusivamente de la expresión genética. En cambio, en animales no entrecruzados, los olores provenientes de machos de la misma cepa con los cuales no guarden parentesco alguno, resultarían tan "extraños" como los provenientes de otras cepas. En general, las ratonas evitan los estímulos olfativos asociados a machos adultos con los cuales se han desarrollado, en tanto que los machos parecen preferirlos. Este tipo de hipótesis puede estudiarse en las respuestas conductuales evocadas espontáneamente por estímulos olfativos en un medio ambiente novedoso en el cual se coloca al animal experimental. Se reconocen dos pautas fácilmente cuantificables; la preferencia y la evitación, medidas por el tiempo que pasa un animal husmeando y transitando sobre los lugares

donde se han colocado las pistas olfativas. Así, si el animal visita frecuentemente y pasa períodos relativamente largos en el sitio donde se encuentra un estímulo oloroso se habla de una mayor o menor preferencia. Por el contrario, si el animal apenas visita al estímulo y cuando lo hace el tiempo transcurrido en dicho lugar es muy corto, se habla de evitación.

Se trata de demostrar 1) que para todos los individuos probados, los estímulos olfativos usados, son más explorados que los lugares vacíos ya que de la información que obtengan de las pistas olorosas puede depender su supervivencia; 2) que la exploración realizada por hembras y machos debe ser diferente considerando el significado que para cada sexo tiene el olor de machos conespecíficos, esto es, mientras que para los machos muy probablemente representa competencia en la obtención de territorios, para las hembras representa la oportunidad de conseguir un compañero sexual y, por último, que 3) los olores provenientes de los machos de diferentes cepas son explorados de manera diferente dependiendo de la cepa a la cual pertenecen los receptores de las fuentes olorosas, es decir, que las diferencias genéticas existentes entre las cepas usadas se ponen de manifiesto en la exploración de acuerdo a la cantidad de información compartida a través de sus olores y la importancia del significado de ésta para el explorador.

## METODOS

### Sujetos

Se usaron 160 ratones M. musculus; 80 hembras y 80 machos de las cepas Balb/cAnN, C57Bl/6j, DBA/2j y una cepa silvestre cruzada al azar (20 animales/cepa/sexo). Las tres cepas entrecruzadas fueron obtenidas del Instituto de Investigaciones Biomédicas, el cual originalmente las adquirió de los Laboratorios Jackson en los Estados Unidos. La cepa abierta son ratones criados a partir de animales silvestres capturados en la parte sur de la Ciudad de México. Todos los animales fueron mantenidos en ciclos de luz-obscuridad 12/12 (luz de 0700 a 1900 hr), temperatura constante de 24°C y acceso libre a agua y alimento (purina). Los ratones fueron enjaulados en grupos de cinco animales del mismo sexo desde el destete. Al momento del experimento, los ratones tenían de 12 a 14 semanas de edad y eran sexualmente inexpertos. Las hembras se probaron en anestro logrado mediante agrupación (Lee y Boot, 1956).

### Muestras Olorosas

Los "olores corporales" fueron muestras de aserrín obtenidas de camas de ocho animales macho de las cuatro cepas mencionadas (un par por cepa). Estos ratones "donadores" tenían entre 16 y 20 semanas de edad y vivieron en parejas desde el destete sin establecer relaciones de dominancia. Estos animales no estaban emparentados con los ratones "receptores" o experimentales. El aserrín de los donadores fue cambiado semanalmente; así, las muestras usadas en el experimento tenían ocho días de antigüedad.

### Aparato Experimental y Procedimiento

Se uso un laberinto radial octagonal de acrílico transparente. El laberinto (fig. 1) consta de un área central (22 cm de diámetro) conectada a ocho brazos, cada uno de los cuales (20 x 6 cm) conduce a una cámara (27 x 7 cm); de manera que si el animal se desplaza de una cámara a otra, es necesario que pase por el área central. El laberinto tiene un techo de acrílico que lo cubre totalmente y es iluminado desde arriba por un foco de 40 W de color rojo, para evitar reacciones de fotofobia que inhiban la exploración (Archer, 1973).

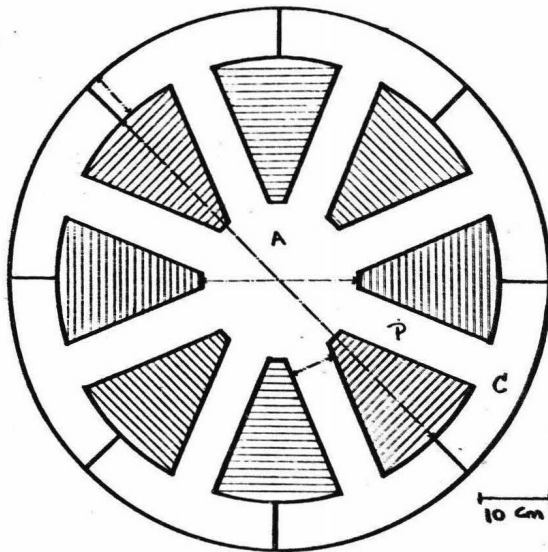


Figura 1. Diagrama del laberinto octagonal utilizado en el presente trabajo. A: área central; P: pasillo; C: cámara.

Las diferentes muestras de aserrín (2 g en cada cámara) de cada una de las diferentes cepas, fueron colocadas en las cámaras alternandolas con lugares vacíos. En un experimento previo se comparó la exploración a sitios vacíos y sitios que contenían aserrín limpio en el cual se encontró que no hay diferencia entre el tiempo asignado a cada cámara, de manera que se decidió llevar a cabo las pruebas con sitios sin aserrín en lugar de aserrín limpio. La colocación de las muestras olorosas fue asignada al azar. Para propósitos de registro, el laberinto fue dividido en 17 sitios: 8 brazos, 8 cámaras y el área central.

Las pruebas fueron llevadas a cabo de 1800 a 1900 horas, con una duración de diez minutos. Antes y después de cada prueba, el laberinto fue lavado vigorosamente con una solución jabonosa y desodorante. Las muestras de aserrín fueron cambiadas con cada prueba. Al comenzar la prueba, el animal fue colocado en el área central. Se registraron los sitios visitados y el tiempo transcurrido en cada una de las visitas en un microprocesador HP-85, considerando como entrada cuando más de la mitad del cuerpo del animal se encontraba dentro del sitio. La ejecución de cada animal fue archivada para los análisis posteriores.

#### **Análisis de los Datos**

De los ensayos realizados se obtuvieron la frecuencia de visita por minuto a cada una de las cámaras y el tiempo total en ellas. Para evitar heterogeneidad entre las varianzas (heteroscedasticidad) y la no-normalidad, los datos de frecuencia fueron transformados a su raíz cúbica y los tiempos a logaritmos naturales (Sokal y Rohlf, 1969). Se hicieron Análisis de Varianza Multivariados (traza de Hotelling-Lawley  $T^2$ ) y Univariados según ameritara el caso (Vasey y Thayer, 1987). Se empleó el Método de Bonferroni mejorado por Holm (Hollander y Copenhaver, 1987) para hacer las comparaciones pareadas entre medias posteriores a los análisis de varianza. Las probabilidades exactas para la tasa F y

la  $t$  de Student fueron calculadas por medio del procedimiento de Ogasawara (1982).

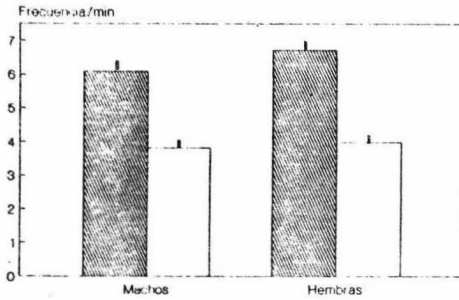
## RESULTADOS

### Visita a las Cámaras del Laberinto

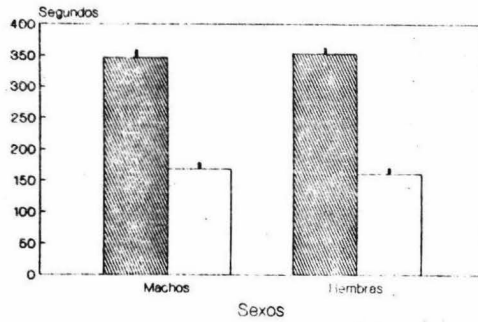
Como primer paso, se procedió a evaluar si los olores usados propiciaron una exploración diferente con respecto a los lugares vacíos, para lo cual se realizaron Análisis de Varianza Multivariados de dos vías siendo la frecuencia de visita y el tiempo total acumulado en las cámaras con olor y en las cámaras vacías las variables y los dos sexos y las cuatro cepas las vías o factores. El análisis realizado para la frecuencia reveló que los individuos visitaron más veces los sitios con olor que los vacíos ( $F_{(1,152)} = 201.892$ ,  $p < 0.0001$ ). No se encontró interacción significativa entre Sexos y Cepas ( $T^2 = 0.038$ ;  $F_{(6,300)} = 0.951$ ,  $p = 0.459$ ). Sin embargo, se encontraron diferencias significativas en cuanto a la frecuencia con que cada cepa visitó a las cámaras del laberinto ( $T^2 = 0.168$ ;  $F_{(6,300)} = 4.207$ ,  $p < 0.0001$ ), aunque los efectos del Sexo no fueron significativos ( $T^2 = 0.033$ ;  $F_{(2,151)} = 2.470$ ,  $p = 0.088$ ).

El mismo patrón se encontró para el tiempo de permanencia, el cual fue mayor en los lugares con olor que en los vacíos ( $F_{(1,152)} = 107.266$ ,  $p < 0.0001$ ). Asimismo, la interacción Sexo x Cepa no fue significativa ( $T^2 = 0.029$ ;  $F_{(6,300)} = 0.724$ ,  $p = 0.631$ ); ni los efectos del Sexo ( $T^2 = 0.002$ ;  $F_{(2,151)} = 0.181$ ,  $p = 0.835$ ), pero sí los efectos debidos a la Cepa ( $T^2 = 0.103$ ;  $F_{(6,300)} = 2.582$ ,  $p = 0.019$ ).

a.



b.



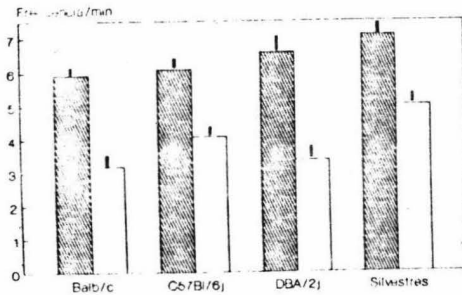
**Figura 2.** En la gráfica superior se muestra la frecuencia promedio (+1ES) de visita de los ratones machos y hembras a los lugares con olor (barras rayadas) y vacíos (barras blancas). En la gráfica inferior se ilustra la media (+1ES) del tiempo de permanencia en dichos lugares.

La figura 2 muestra la frecuencia de visita (2a) y el tiempo promedio (2b) dedicado por hembras y machos a la exploración de los sitios con olor o vacíos. Como puede observarse, no hay diferencias sexuales ya que los perfiles de machos y hembras resultaron similares. En cambio, la comparación de la frecuencia y tiempo dedicados a la exploración de cámaras con y sin olor, resultó en una diferencia altamente significativa tanto para la frecuencia de visita ( $t_{(158)} = 7.9920$ ,  $p < 0.0001$ ) como para el tiempo de permanencia ( $t_{(158)} = 18.9162$ ,  $p < 0.0001$ ). En cuanto a las cepas (fig. 3), todas mostraron preferencias significativas

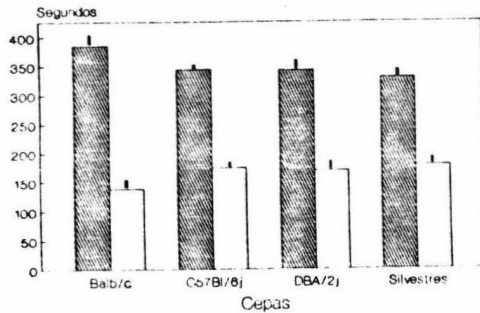


por visitar y permanecer en sitios con olor. Los valores de  $t$  para las cepas Balb/cAnN= 4.9213 y 8.7748; C57Bl/6j= 4.1946 y 10.6694; DBA/2j= 4.3738 y 6.3704 y Silvestres= 3.3827 y 7.2141 en frecuencia y tiempo respectivamente, resultaron significativos a  $p < 0.001$  para 38 grados de libertad, excepto para la frecuencia de visita de los Silvestres que alcanzó una  $p < 0.005$ .

a.



b.



**Figura 3.** Frecuencia promedio (+1ES) de visita (a) y tiempo promedio (+1ES) permanecido (b) por los ratones de las diferentes cepas en las cámaras con olor (barras rayadas) y vacías (barras blancas).

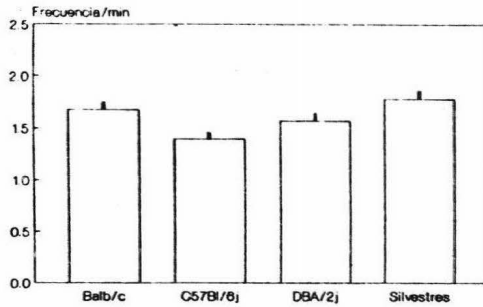
Finalmente, la comparación entre cepas reveló que los individuos de la cepa Balb/cAnN visitan significativamente menos los sitios con olor que los de la cepa Silvestre ( $t_{(38)} = -2.0345$ ,  $p < 0.05$ ) pero permanecen significativamente más tiempo en dichos lugares ( $t_{(38)} = 2.1570$ ,  $p < 0.05$ ). La figura 3 muestra las medias y un error estandar de la frecuencia (fig. 3a) y el tiempo (fig. 3b) asignado por cada cepa a la exploración de los diferentes sitios. Pueden apreciarse las diferencias antes mencionadas así como la similitud existente en el resto de las medias cuyos valores de  $t$  no resultaron ser significativos.

#### **Análisis General de los Efectos de los Estímulos Olorosos**

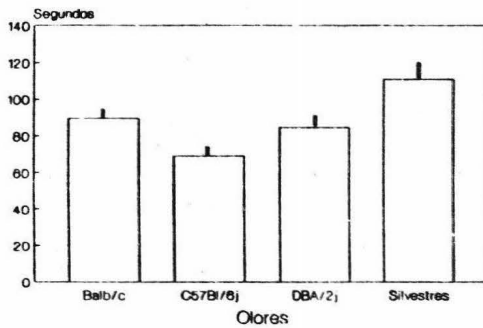
El siguiente paso fue analizar detalladamente la exploración de las fuentes olorosas, para lo cual se realizaron Análisis de Varianza Multivariados para la frecuencia de visita y el tiempo de permanencia en cada una de las fuentes olorosas. Se encontró que los individuos en general exploran de manera diferente los olores provenientes de machos de diferentes cepas tanto en frecuencia ( $T^2 = 0.113$ ;  $F_{(3,150)} = 5.634$ ,  $p = 0.001$ ) como en tiempo ( $T^2 = 0.110$ ;  $F_{(3,150)} = 5.492$ ,  $p = 0.001$ ).

La figura 4 muestra la frecuencia y el tiempo promedio que los individuos en total, sin importar sexo o cepa, asignaron a la exploración de cada uno de los olores. Como resultado de las comparaciones se encontró que la frecuencia de visita al olor de los C57Bl/6j (fig. 4a) fue significativamente menor que la registrada en el olor de los Silvestres ( $t_{(158)} = -2.6805$ ,  $p < 0.01$ ) y en el de los Balb/cAnN ( $t_{(158)} = -2.0289$ ,  $p < 0.05$ ), no encontrándose diferencias significativas entre la exploración de los tres olores restantes. De igual manera, el tiempo de permanencia (fig. 4b) en el olor de los C57Bl/6j, resultó significativamente menor que el dedicado por todos los individuos al olor de los Silvestres ( $t_{(158)} = -3.1900$ ,  $p < 0.005$ ) y al de los Balb/cAnN ( $t_{(158)} = -2.4003$ ,  $p < 0.025$ ).

a.



b.



**Figura 4.** La figura a muestra la media (+1ES) del número de visitas por minuto realizadas por todos los animales (sin distinguir cepa ni sexo) a los diferentes olores de ratón macho. En b se ilustra el tiempo promedio (+1ES) dedicado a la exploración de cada olor.

En el Análisis de Varianza Multivariado, la primera instancia es buscar si los factores interactúan de manera significativa tal que este efecto tenga que ser evaluado por separado con respecto a cada uno de los factores.

En los análisis realizados no se encontró interacción entre el Sexo, la Cepa y el Olor ni para la frecuencia ( $T^2 = 0.029$ ;  $F(9,446) = 0.481$ ,  $p = 0.888$ ) ni para el tiempo de permanencia ( $T^2 = 0.035$ ;  $F(9,446) = 0.573$ ,  $p = 0.891$ ). Más aún, la interacción entre

el Sexo y la Cepa tampoco resultó significativa en frecuencia ( $T^2 = 0.061$ ;  $F(12,443) = 0.752$ ,  $p = 0.700$ ) y en tiempo ( $T^2 = 0.041$ ;  $F(12,443) = 0.499$ ,  $p = 0.915$ ). Esta carencia de interacción en los datos obtenidos trae como consecuencia la posibilidad de llevar a cabo análisis por separado para cada uno de los factores.

Las tablas 1 y 2 muestran los valores de F obtenidos para la frecuencia de visita y el tiempo de permanencia, así como su interacción con cada uno de los factores (Sexo y Cepa). Como puede notarse, en ningún caso la interacción Sexo x Cepa resultó significativa. Sin embargo, se encuentran valores significativos en la frecuencia de visita al olor de los Silvestres como efecto del Sexo y en la exploración del olor de los C57Bl/6j como efecto de la Cepa, esto último se aprecia en ambas variables.

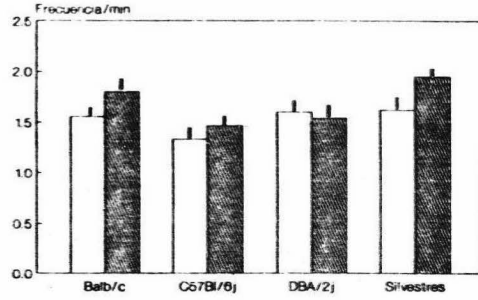
Tabla 1. Valores de F para la frecuencia de visita.

Olor	Sexo		Cepa		Sexo X Cepa	
	F(1,152)	p	F(3,152)	p	F(3,152)	p
Balb/cAnN	2.339	0.128	1.411	0.242	0.888	0.449
C57Bl/6j	1.292	0.257	6.033	0.001	0.535	0.659
DBA/2j	0.179	0.672	0.096	0.962	0.427	0.734
Silvestre	5.240	0.023	1.939	0.126	1.355	0.259

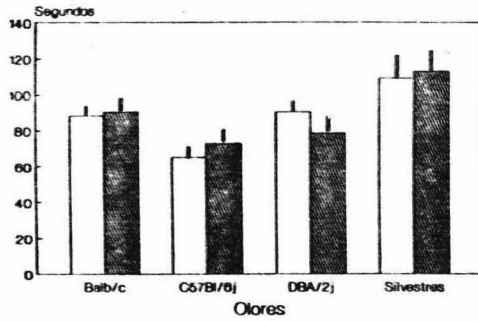
Tabla 2. Valores de F para el tiempo de permanencia.

Olor	Sexo		Cepa		Sexo X Cepa	
	F(1,152)	p	F(3,152)	p	F(3,152)	p
Balb/cAnN	0.063	0.802	2.333	0.076	0.751	0.524
C57Bl/6j	0.392	0.532	3.316	0.022	0.224	0.880
DBA/2j	2.519	0.155	1.610	0.189	0.282	0.831
Silvestre	0.970	0.326	0.181	0.909	1.402	0.245

a.



b.



**Figura 5.** Las gráficas ilustran el comportamiento de machos (barras blancas) y hembras (barras rayadas) en la exploración de los diferentes olores. La media (+1ES) de la frecuencia aparece en a y en b se muestra el tiempo de permanencia.

**Efecto del Sexo en la Exploración de las Fuentes Olorosas**

Como resultado del análisis multivariado se encontró para la frecuencia un efecto casi significativo debido al Sexo ( $T^2= 0.060$ ;  $F(4,149)= 2.247$ ,  $p= 0.067$ ) a pesar de que el efecto del Sexo en el tiempo de visita no fue significativo ( $T^2= 0.033$ ;  $F(4,149)= 1.232$ ,  $p= 0.300$ ). La figura 5 muestra la media y error estandar de la frecuencia de visita de los machos y las hembras a cada uno de los olores (fig. 5a). En el caso del olor de los machos Silvestres, las hembras lo visitan significativamente más

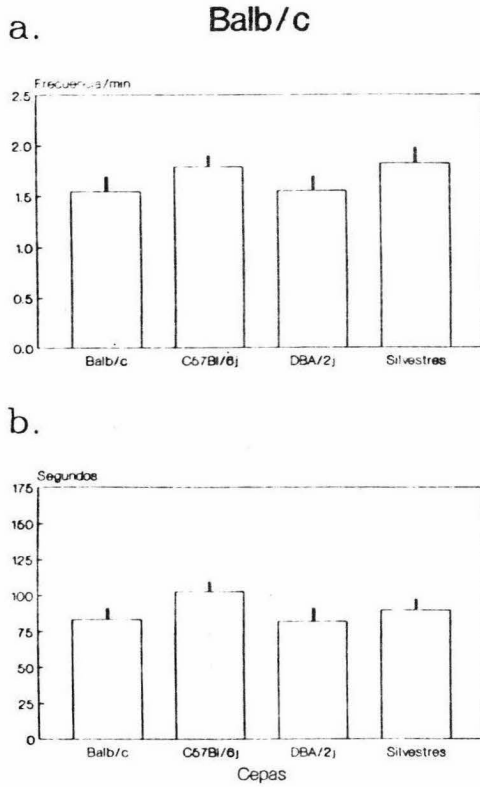
que los machos ( $F_{(1,152)} = 5.240$ ,  $p = 0.023$ ), mientras que para los demás olores no hay diferencias entre hembras y machos. De igual manera, el tiempo que dedican a la exploración de las fuentes olorosas, no presenta diferencias significativas por efecto del Sexo (fig. 5b).

#### **Efecto de la cepa en la exploración de los olores**

Como se mencionó en la primera sección de resultados, la cepa de la cual provienen los individuos es un factor que revela diferencias de exploración hacia las fuentes olorosas utilizadas. El análisis realizado para el factor Cepa en relación a los olores, reveló diferencias significativas en la frecuencia de visita ( $T^2 = 0.188$ ,  $F_{(12,443)} = 2.313$ ,  $p = 0.007$ ) y una tendencia no significativa en el tiempo de permanencia ( $T^2 = 0.141$ ;  $F_{(12,443)} = 1.740$ ,  $p = 0.056$ ).

**Olor de Balb/cAnN.** La figura 6 muestra el comportamiento de los individuos de las diferentes cepas con respecto al olor de los machos Balb/cAnN. La frecuencia de visita a este olor (fig. 6a) no resultó significativamente diferente para ninguna de las cepas empleadas. En cuanto al tiempo de permanencia, este muestra una ligera tendencia a ser mayor en la exploración de los individuos de la cepa C57Bl/6j, sin embargo, ni el Análisis Univariado ( $F_{(3,152)} = 2.333$ ,  $p = 0.076$ ) ni las comparaciones entre medias resultan ser significativos.

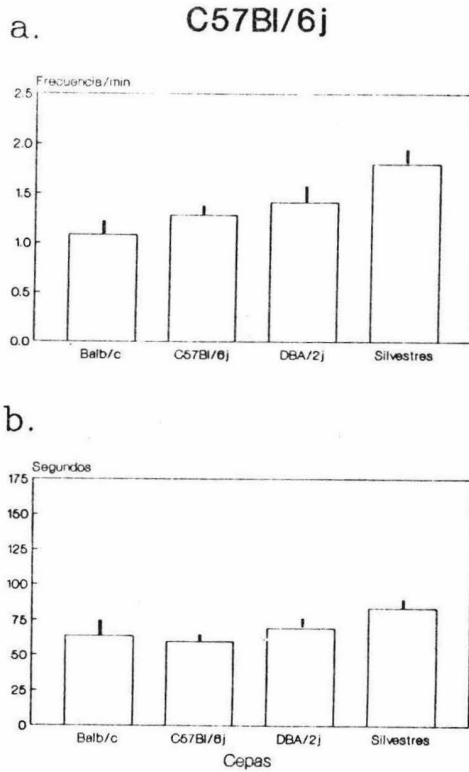
**Olor de C57Bl/6j.** La figura 7 muestra la frecuencia de visita y el tiempo de permanencia de los individuos de cada cepa en el olor de los C57Bl/6j. Como resultado de los análisis univariados, se tiene que ambos parámetros muestran diferencias significativas en relación a las cepas ( $F_{(3,152)} = 6.033$ ,  $p = 0.001$  para la frecuencia y  $F_{(3,152)} = 3.316$ ,  $p = 0.022$  para el tiempo). Las comparaciones entre medias revelan que la frecuencia de visita a este olor (fig. 7a) fue mayor en los individuos de la cepa Silvestre con respecto a los ratones Balb/cAnN ( $t_{(38)} = 2.7036$ ,  $p < 0.01$ ) y



**Figura 6.** Exploración del olor proveniente de los machos Balb/cAnN por los individuos de las diferentes cepas. La gráfica superior corresponde a la frecuencia promedio (+1ES) y la inferior a la media (+1ES) del tiempo de permanencia.

los C57Bl/6j ( $t_{(38)} = 2.4987$ ,  $p < 0.025$ ), mientras que el número de visitas de los animales de la cepa DBA/2j no es significativamente diferente en comparación con las demás cepas.

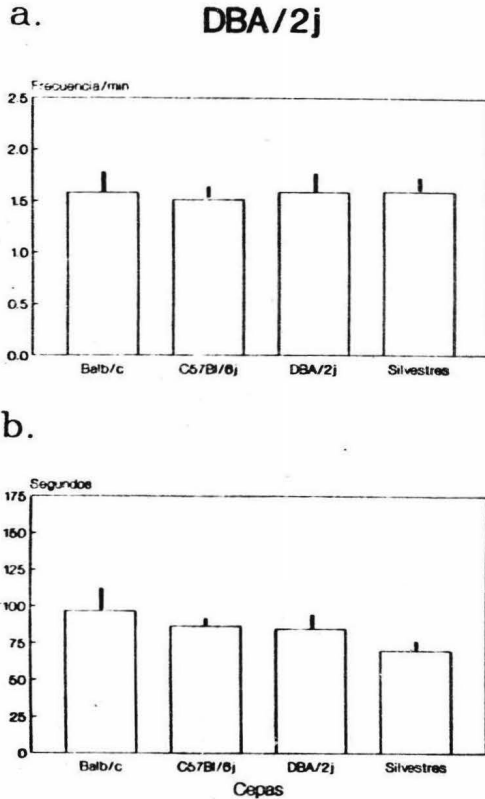
En cuanto al tiempo de permanencia en este olor (fig. 7b), se encontró que solo los individuos de la cepa Silvestre exploraron significativamente más estos sitios ( $t_{(38)} = 2.093$ ,  $p < 0.05$ ) que los de la cepa C57Bl/6j quienes exploraron durante menor tiempo su propio olor.



**Figura 7.** Exploración del olor proveniente de los machos C57Bl/6j por los individuos de las diferentes cepas. La gráfica superior corresponde a la frecuencia promedio (+1ES) y la inferior a la media (+1ES) del tiempo de permanencia.

**Olor de DBA/2j.** En el caso del olor de los ratones de la cepa DBA/2j, los análisis univariados revelaron que no hay diferencias significativas entre las cepas con respecto a la frecuencia de visita ( $F_{(3,152)} = 0.096$ ,  $p = 0.962$ ) ni en lo correspondiente al tiempo de permanencia ( $F_{(3,152)} = 1.610$ ,  $p = 0.189$ ). La figura 8a muestra la frecuencia de visita al olor de los machos DBA/2j, en la cual los perfiles de las cuatro cepas son muy similares. Por otro lado, aunque los individuos de la cepa Silvestre son quienes menos tiempo dedican a la exploración de este olor (fig. 8b), la





**Figura 8.** Exploración del olor proveniente de los machos DBA/2j por los individuos de las diferentes cepas. La gráfica superior corresponde a la frecuencia promedio (+1ES) y la inferior a la media (+1ES) del tiempo de permanencia.

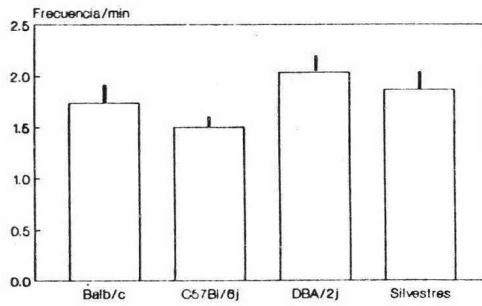
diferencia no es significativa.

**Olor de Silvestres.** En cuanto a las visitas al olor de los Silvestres se encontró que aunque la diferencia en frecuencia que presentan los individuos de las cepas C57Bl/6j y DBA/2j (fig. 9a) es grande y significativa ( $t_{(38)} = -2.2438$ ,  $p < 0.05$ ) el análisis univariado realizado para este olor da una  $F_{(3,152)} = 1.939$ , la cual tiene una  $p = 0.126$ , que no es considerada significativa.

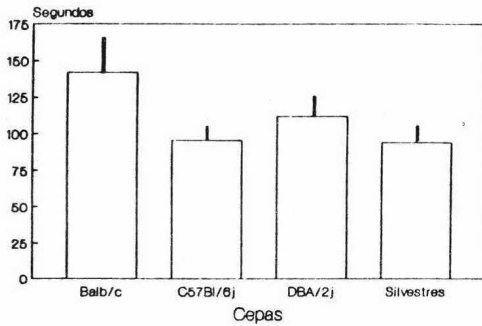
Finalmente, el tiempo de permanencia (fig. 9b) acumulado por la cepa Balb/cAnN es el mayor registrado, sin embargo el análisis

de varianza ( $F_{(3,152)} = 0.181, p = 0.909$ ) no avala esta diferencia como significativa.

a. **Silvestres**



b.



**Figura 9.** Exploración del olor proveniente de los machos Silvestres por los individuos de las diferentes cepas. La gráfica superior corresponde a la frecuencia promedio (+1ES) y la inferior a la media (+1ES) del tiempo de permanencia.

### DISCUSION

Como resultado de este trabajo encontramos que: (1) los estímulos olorosos usados resultaron ser más atractivos que los lugares vacíos para todos los animales usados, ya que tanto la frecuencia de visita como el tiempo de permanencia en los sitios con olor, fueron significativamente mayores que en las cámaras vacías, (2) que hay un efecto de sexo en la exploración realizada en el olor de los machos Silvestres, siendo las hembras quienes visitan más frecuentemente el olor de los machos Silvestres y (3) que hay un efecto debido a la cepa en la exploración de cada una de las fuentes olorosas, es decir que, aún cuando en general el olor de los machos C57Bl/6j es el menos visitado, cada cepa explora de manera diferente las fuentes olorosas.

En el primer caso, nuestros resultados apoyan la idea de Whittier y McReynolds (1965) de que los estímulos olorosos de ratones extraños son atractivos en un ambiente novedoso. En su experimento, estudiaron la exploración realizada en una caja cuya mitad había sido ocupada previamente por otro ratón durante cinco minutos, encontrando que dicha área es más explorada que la limpia. Por otro lado, Jones y Nowell (1974), encuentran que los ratones albinos de la cepa T.T. muestran aversión hacia orinas provenientes de individuos de su propia cepa cuando los donadores han permanecido aislados, pero no hacen ninguna diferencia con con el área limpia cuando el estímulo oloroso es orina proveniente de ratas, hamsters o ratones de las cepas C57Bl y 129 Re aislados o ratones de su propia cepa agrupados.

Los argumentos empleados por Jones y Nowell (1974) para explicar esta discrepancia, son que el olor corporal es diferente del de la orina siendo en ésta donde se encuentra el factor aversivo, además de que el tiempo que permanece el individuo en la caja es muy corto en comparación con el período de 1-4 días de colecta que ellos emplean.

En nuestro caso, las fuentes olorosas contenían tanto olores corporales como orina y heces, además de ser camas de aserrín de alrededor de ocho días de antigüedad, de manera que de ser estos los factores que hacen diferir los resultados, nosotros deberíamos haber encontrado tiempos similares para la exploración de los lugares con olor o vacíos. Así, al parecer esta respuesta aversiva especie-específica y la falta de interés hacia el resto de los estímulos olorosos pueden ser rasgos de la cepa más que un comportamiento general de los ratones; como el encontrado por Whittier y McReynolds (1965) o en este trabajo.

En cuanto al efecto del sexo en la exploración, aunque las hembras mostraron preferencia por visitar más frecuentemente el olor de los ratones Silvestres que los machos, el tiempo que acumularon explorando dicho olor no fue diferente del que asignaron los machos a esta actividad. En lo que respecta al resto de las fuentes olorosas, no hubo diferencias sexuales ni en tiempo ni en frecuencia.

Esta diferencia sexual en la respuesta ante olores de machos conespecíficos es acorde con las evidencias filopátricas de M. musculus. En el ratón doméstico los machos y hembras juveniles o adultos jóvenes, son forzados a abandonar el nido y el territorio paternos, de manera que emigran en busca de nuevos sitios donde establecerse (Bronson y Coquelin, 1980). Los machos establecidos marcan sus territorios con señales olorosas, principalmente de origen urinario (Harrington, 1976) evitando así que otros machos durante la migración invadan áreas ya ocupadas por otro macho, que además sirven de guía y atraen a las hembras emigrantes en

edad reproductiva. Es por ésto que en esta especie la elección del compañero sexual recae sobre las hembras. Así, es posible interpretar en nuestros resultados que para las hembras las señales olorosas provenientes de diversos machos tienen un carácter sexual; donde se les presenta la oportunidad de elegir a un compañero entre cuatro distintos .

En general resulta que las preferencias de las ratonas fueran similares, independientemente de la cepa de la cual provenían. Fueron los olores de los machos Silvestres los visitados con mayor frecuencia . Esta cepa se distingue por ser genéticamente heterogénea (abierta) y por ser los machos más agresivos que los de las otras cepas estudiadas (Kravetz y Mayagoitia, en preparación). Además, los ratones silvestres, en contraste con los entrecruzados, muestran una mayor capacidad sexual (McGill, 1962; Mosig y Dewsbury, 1976). Sandnabba (1986) ha descrito que en cepas entrecruzadas, seleccionadas por alta y baja agresividad, las hembras son más atraídas por los olores de los machos agresivos. Por otro lado, los olores urinarios de ratones machos castrados carecen de interés para las hembras (Davies y Bellamy, 1974) y la castración abole la agresividad (p.e. Beeman, 1947). Más aún, las cepas entrecruzadas difieren en cantidad de andrógenos y conducta sexual (Batty, 1978), y muy posiblemente también en la cantidad y calidad de los semioquímicos que producen. Esto sugiere que los semioquímicos relacionados con agresividad y capacidad sexual, sin ser necesariamente los mismos, se hallan relacionados al funcionamiento testicular; mismos que las hembras pueden detectar por olfacción y que influyen decisivamente en sus preferencias y probablemente en la elección de un compañero sexual.

Debe recordarse que en el presente estudio se utilizaron ratones ingenuos: las hembras carecían de experiencia previa con olores de machos adultos, y la única experiencia de los machos era con sus propios olores. Hayashi y Kimura (1983) han mostrado

que en ratones el aprendizaje infantil de los olores está asociado a la evitación del incesto: las hembras eluden aparearse con machos que huelan como sus padres o hermanos. Wysocki y colaboradores (Wysocki, Nyby, Whitney, Beauchamp y Katz, 1982; Lepri, Wysocki y Vandenbergh, 1985; Eisthen, Wysocki y Beauchamp, 1987) han reportado que en ratones y *cuyos*, la remoción temprana del órgano vomeronasal interfiere con el reconocimiento sexual y de conespecíficos. Esto sugiere que es necesaria una sensibilización del sistema olfatorio a los olores propios de la especie; de esta manera el adulto puede reconocer el sexo y el parentesco con otros sujetos, e incorpora en las señales que permiten este reconocimiento otro tipo de pistas tales como las vocalizaciones ultrasónicas y las pautas conductuales. Asimismo, Mainardi y colaboradores (1965) han encontrado que cuando las ratonas crecen en ausencia de olores de macho adulto no muestran preferencias sexuales cuando llegan a la edad reproductiva, aceptando cualquier compañero; incluidos los padres y hermanos. Los resultados aquí presentados no contradicen aquellos de Mainardi y colaboradores (1965), aunque muestran que al darseles la oportunidad, las hembras ingenuas pueden mostrar espontáneamente preferencias. Todo esto habla de una especie de preparación a priori de los ratones para desplegar un cierto comportamiento específico ante la presencia de olores, el cual es modulado posteriormente por el aprendizaje. Si bien puede ser cierto que es por medio del aprendizaje que los ratones se reconocen individualmente entre sí, este proceso no parece ser necesario para facilitar respuestas de "curiosidad" y preferencia cuando los animales ingenuos son presentados con estímulos odoríferos de conespecíficos.

Por otro lado, para los machos esta situación de toparse con señales odoríferas en un medio novedoso puede representar una condición semejante a encontrarse con territorios ocupados por otros machos durante la migración fuera del nido paterno.

La falta de interacción entre sexos y cepas, así como el efecto significativo debido a las cepas, indican que el patrón exploratorio global de las hembras fue semejante al de los machos de su propia cepa, independientemente de las preferencias antes discutidas. En general, lo más característico del efecto de cepas fueron las diferencias en el número y tiempo dedicado a visitar el olor de los C57Bl/6j. Los ratones Balb/cAnN y C57Bl/6j fueron los que menos visitaron el olor de machos C57Bl/6j. Esto no significa una preferencia por parte de los DBA/2j o los Silvestres, pues en la distribución dentro de cepas, se advirtió que en promedio ninguna de estas dos cepas visitaba más frecuentemente ni permanecía más tiempo en el olor de los C57Bl/6j que en cualquier otro olor. De manera semejante, exceptuando el comportamiento ante el olor de los C57Bl/6j, los ratones Balb/cAnN y C57Bl/6j tampoco hicieron grandes distinciones entre los olores restantes. Esto sugiere que para estas dos cepas el olor de los C57Bl/6j resultaba menos atractivo que el de las otras cepas.

La cepa C57Bl y sus derivados se han destacado por las grandes diferencias que tienen con otras cepas entrecruzadas y puras de ratones. Estas diferencias van desde la bioquímica hasta la conducta. Los C57Bl tienen una mayor actividad de deshidrogenasa alcohólica que el resto de las cepas de ratón (McClearn, Bennett, Hebert, Kakiyama y Schlesinger, 1964) y carecen de actividad las enzimas limitantes para la producción de melatonina en la glándula pineal (Ebihara, Marks, Hudson y Menaker, 1986). En comparación con los DBA/2j, tienen poca sensibilidad para ser inducidos a convulsionar por la exposición al ruido (Collins y Fuller, 1968; Collins, 1970). Parsons (1972) al comparar los C57Bl con los Balb/c, usando varios índices conductuales, encontró que los primeros son menos emocionales en el campo abierto, tienen una mayor habilidad exploratoria, aprenden más rápidamente a evitar estímulos aversivos y responden con mayor rapidez a los choques. Por otro lado, los C57Bl/6j son menos reactivos (atien-

den y se acercan menos) que los DBA/2j ante la cercanía de otros ratones, aún más si el vecino es de su propia cepa (Kudryavtseva, 1987). También son menos agresivos que los Balb/c y su conducta anidatoria es totalmente diferente, por lo cual van Oortmerssen (1971) sugirió que los ratones albinos y los negros se derivaban de dos especies distintas de ratón europeo.

Aunque no se ha podido sustentar que la cepa C57B1 sea una especie diferente al resto de las cepas de ratón de laboratorio, no cabe duda que es la más distinta de las cepas. Los estudios de proteínas (Blank, Campbell y D'Eustachio, 1986) y cromosómicos (Fitch y Atchley, 1985) han señalado que esta cepa se halla a una distancia genética de otras cepas (p. ej. DBA, Balb/c, A, CBA, y C3H), tal como si se hallara en un proceso de especiación (Fitch y Atchley, 1985). En situaciones naturales, es este proceso de alejamiento conductual y genético lo que conduce a que una población se constituya en una especie distinta (Futuyma, 1986). Muy probablemente las peculiaridades conductuales de los C57B1 se sustenten en sus particularidades fisiológicas y bioquímicas, las cuales también influyan en su capacidad de producir semioquímicos. Nuestros datos hacen suponer que el menor interés prestado a esta cepa, incluso por los individuos de su propia cepa, es debido a que los olores producidos por los C57B1/6j conllevan una información poco relevante para los individuos que las perciben, tanto sexual como territorial.

Por último, nuestros datos permiten plantear algunas preguntas que pueden ayudar al entendimiento de algunos fenómenos que subyacen a las diferencias exploratorias que en este trabajo se han encontrado. Por ejemplo, sería interesante aclarar si la respuesta al parecer poco discriminativa de la cepa C57B1/6j es debida a una disminución en la capacidad de percepción olfativa, la cual podría averiguarse comparando la respuesta de diferentes cepas ante una amplia gama de fuentes olorosas. Aunque desde luego esta respuesta podría medirse tanto conductual como elec-



trofisiológicamente, se ha reportado que la respuesta de hembras a olores de machos intactos y castrados es muy evidente conductualmente pero poco consistente en registros electrofisiológicos (Scott y Pfaff, 1970).

Por otro lado, el hecho de que todos los animales muestren menor interés por los olores de los C57 también podría deberse a que dadas las diferencias genéticas y fisiológicas de estos individuos, la composición de sus olores tenga diferencias importantes con respecto a la del resto de las cepas. Esto podría aclararse comparando los perfiles químicos de los olores provenientes de individuos de diferentes cepas. Finalmente, sería interesante averiguar si la respuesta ante los diferentes olores es consistente ante la presentación del individuo o estas diferencias se reducen al complementar la información olfativa con otro tipo de señales, tales como visuales y auditivas.

## BIBLIOGRAFIA

- Albone, E.S. (1984). *Mammalian Semiochemistry: the investigation of chemical signals between mammals*. John Wiley & Sons Ltd., London.
- Albert, D.J., Walsh, M.L., Zalys, C. y Dyson, E.M. (1987). Maternal aggression and intermale social aggression: a behavioral comparison. *Behavioural Processes*, 14: 267-275.
- Allen, G.M. (1967). *Bats*. Dover Publications Inc., New York. pp. 138-140.
- Al-Maliki, S. y Brain, P.F. (1979). Effects of food deprivation on fighting behaviour in standard opponent test by male and female "TO" strain albino mice. *Animal Behaviour*, 27: 562-566.
- Archer, J. (1968). The effect of strange male odor on aggressive behavior in male mice. *Journal of Mammalogy*, 49: 572-575.
- Archer, J. (1973). Emotionality in rats and mice: a review. *Animal Behaviour*, 21: 205-235.
- Baker, H.G. (1963). Evolutionary mechanisms in pollination biology. *Science*, 139: 877-883.
- Bateson, P. (1978). Sexual imprinting and optimal outbreeding. *Nature*, 273: 659-660.
- Batty, J. (1978). Plasma levels of testosterone and male sexual behaviour in strains of the house mouse (*Mus musculus*). *Animal Behaviour*, 26: 339-348.
- Beeman, E.A. (1947). The effect of male hormone on aggressive behavior in mice. *Physiological Zoology*, 20: 373-405.

- Benton, D., Goldsmith, J.F., Gamal El-Din, L., Brain, P.F. y Hucklebridge, F.H. (1978). Adrenal activity in isolated mice and mice of different social status. *Physiology & Behavior*, 20: 449-454.
- Blanchard, R.J., Takahashi, L.K. y Blanchard, D.C. (1977). The development of intruder attack in colonies of laboratory rats. *Animal Learning and Behavior*, 5(4): 365-369.
- Blank, R.D., Campbell, G.R. y D'Eustachio, P. (1986). Possible derivation of the laboratory mouse genome from multiple wild Mus species. *Genetics*, 114: 1257-1269.
- Bowers, J.M. y Alexander, B.K. (1967). Mice: individual recognition by olfactory cues. *Science*, 58: 1208-1210.
- Brain, P.F. y Al-Maliki, S. (1978). A comparison of "intermale fighting" in "standard opponent" tests and attack directed towards locusts by "T0" strain mice: effects of simple experimental manipulations. *Animal Behaviour*, 26: 723-737.
- Bronson, F.H. y Coquelin, A. (1980). The modulation of reproduction by priming pheromones in house mice: speculations on adaptive function. En: *Chemical Signals* (D. Müller-Schwarze y R.M. Silverstein, eds.), Plenum Publishing Corporation, London and New York, pp 243-265.
- Bruce, H.M. (1959). An exteroceptive block to pregnancy in the mouse. *Nature*, 184: 105.
- Clulow, F.V. y Baddaloo, E.G.Y. (1987). Influence of odour of male organ homogenates on maturation of young female meadow voles, Microtus pennsylvanicus. *Behavioural Processes*, 14: 225-227.
- Cocke, R. y Thiessen, D.D. (1986). Chemocommunication among prey and predator species. *Animal Learning & Behavior*, 14: 90-92.
- Collins, R.L. (1970). A new genetic locus mapped from behavioral variation in mice: audiogenic seizure prone (asp). *Behavior Genetics*, 1: 99-109.
- Collins, R.L. y Fuller, J.L. (1968). Audiogenic seizure prone (asp): a gene affecting behavior in linkage group VIII of the mouse. *Science*, 162: 1137-1139.
- Connor, J.L. y Lynds, P.G. (1977). Mouse aggression and the intruder-familiarity effect: evidence for multiple-factor determination. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 91(2): 270-280.

- Darwin, C. (1873). *La Expresión de las Emociones en los Animales y en el Hombre*. Alianza Editorial, Madrid, 1984.
- Davies, V.J. y Bellamy, D. (1974). Effects of female urine on social investigation in male mice. *Animal Behaviour*, 22: 239-241.
- Dawson, G.W., Griffiths, D.C., Janes, N.F., Mudd, A., Pickett, J.A., Wadhams, L.J. y Woodcock, C.M. (1987). Identification of an aphid sex pheromone. *Nature*, 325: 614-616.
- Dewsbury, D. (1985). Studies of pericopulatory pregnancy blockage and the gestation period in deer mice (Peromyscus maniculatus). *Hormones and Behavior*, 19: 164-173.
- Drickamer, L.C. y Vandenbergh, J.G. (1973). Predictors of social dominance in the adult female golden hamster (Mesocricetus auratus). *Animal Behaviour*, 21: 564-570.
- Ebihara, S., Marks, T., Hudson, D.J. y Menaker, M. (1986). Genetic control of melatonin synthesis in the pineal gland of the mouse. *Science*, 231: 491-493.
- Egid, K. y Lenington, S. (1985). Responses of male mice odors of females: effects of T-and H-2-locus genotype. *Behavior Genetics*, 15: 287-295.
- Eisthen, H.L., Wysocki, C.J. y Beauchamp, G.K. (1987). Behavioral responses of male guinea pigs to conspecific chemical signals following neonatal vomeronasal organ removal. *Physiology and Behavior*, 41: 445-449.
- Fillion, T.J. y Blass, E.M. (1986). Infantile experience with suckling odors determines adult sexual behavior in male rats. *Science*, 231: 729-731.
- Fitch, W.M. y Atchley, W.R. (1985). Evolution in inbred strains of mice appears rapid. *Science*, 228: 1169-1175.
- Flannelly, K.J. y Flannelly, L. (1985) Opponents' size influences maternal aggression. *Psychological Reports*, 57: 883-886.
- Flannelly, K.J., Flannelly, L. y Lore, R. (1986). Post partum aggression against intruding male conspecifics in sprague-dawley rats. *Behavioural Processes*, 13: 279-286.
- Futuyma, D.J. (1986). *Evolutionary Biology*. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts. U.S.A.

- Gangrade, B.K. y Dominic, C.J. (1984). Evaluation of the involvement of the pheromonal influences on the oestrous cycle of laboratory mice. *Experimental and Clinical Endocrinology*, 84: 13-19.
- Gilder, P.M. y Slater, P.J.B. (1978). Interest of mice in conspecific male odours is influenced by degree of kinship. *Nature*, London, 274: 364-365.
- Gouzoules, S. y Gouzoules, H. (1987). Kinship. En: *Primate Societies*. (Smuts, B.B. et al. eds.). The University of Chicago Press, Chicago. pp. 299-305.
- Hailman, J.P. (1985). Ethology, zoosemiotic and sociobiology. *American Zoologist*, 25: 695-705.
- Haldane, J.B.S. (1955). Animal communication and the origin of human language. *Science Progress*, London, 43 (171): 385-401.
- Harrington, J.E. (1976). Recognition of territorial boundaries by olfactory cues in mice (Mus musculus L.). *Z. Tierpsychol.* 41: 295-306.
- Hayashi, S. y Kimura, T. (1983). Degree of kinship as a factor regulating preferences among conspecifics in mice. *Animal Behaviour*, 31: 81-85.
- Hepper, P.G. (1987). Rat pups prefer their siblings to their mothers: possible implications for the development of kin recognition. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 39 b: 265-271.
- Hollander, B.S. y Copenhaver, M.D. (1987). An improved sequentially rejective Bonferroni test procedure. *Biometrics*, 43: 417-423.
- Hölldobler, B. (1973). Chemische strategie beim nahrungserwerb der diebsameise (Solenopsis fugax Latr.) un der pharaoameise (Monomorium pharaonis L.). *Oecologia*, Berlin, 11: 371-380.
- Holmes, W.G. y Sherman, P.W. (1983). Kin recognition in animals. *American Scientist*, 71: 46-55.
- Izard, M.K. y Vandenberg, J.G. (1982). The effects of bull urine on puberty and calving date in crossbred beef Heifers. *Journal of Animal Science*, 55: 1161-1168.
- Jones, R.B. y Nowell, N.W. (1974). The urinary aversive pheromone of mice: species, strain and grouping effects. *Animal Behaviour*, 22: 187-191.

- Karlson, P. y Lüscher, M. (1959). "Pheromones" a new term for a class of biologically active substances. *Nature*, 183: 155-156.
- Kudryavtseva, N.N. 1987) Differences in reactivity of mice of two genotypes to zoosocial signals in "partition" test. *Revista Actividad Nerviosa Superior, Academia de Ciencias de la URSS*, 37(5): 929-934.
- Lee, S. van der., y Boot, L.M. (1956). Spontaneous pseudopregnancy in mice. *Acta Physiol. Pharmacol. Neer.*, 5: 213-215.
- Lenington, S. (1983). Social preferences for partners carrying "good genes" in wild house mice. *Animal Behaviour*, 31: 325-333.
- Lenington, S. y Egid, K. (1985). Female discrimination of male odors correlated with male genotype at the T locus: a response to T-locus or H-2-locus variability? *Behavior Genetics*, 15: 53-67.
- Lepri, J.J., Wysocki, C.J. y Vandenberg, J.G. (1985). Mouse vomeronasal organ: effects on chemosignal production and maternal behavior. *Physiology & Behavior*, 35: 809-814.
- Lorenz, K. (1968). Lorenz, K. y Leyhausen, P. *Biología del Comportamiento*. Editorial Siglo XXI, México, D.F.
- Mainardi, D. (1964). Interazione tra preferenze sessuali delle femmine e predominanza sociale dei maschi nel determinismo della selezione sessuale nel topo (*Mus musculus*). *Rendiconti Accademia Nazionale Lincei, Roma*, 37: 484-490.
- Mainardi, D., Marsan, M. y Pasquali, A. (1965). Causation of sexual preferences of the house mouse. The behaviour of mice reared by parents whose odour was artificially altered. *Atti Società Italiana Scienze Naturale Museo Civico Storia Naturale, Milano*, 54: 325-338.
- Marr, J.N. y Gardner, L.E. Jr. (1965). Early olfactory experience and later social behavior in the rat: preference, sexual responsiveness, and care of young. *Journal of Genetic Psychology*, 107: 167-174.
- Martin, I.G. (1980). "Homeochemic", intraspecific chemical signal. *Journal of Chemical Ecology*, 6: 517-519.

- Maurus, M., Streit, K.-M., Geissler, B., Barclay, D., Wiesner, E. y Kuehlmorgen, B. (1984). Categorical differentiation in amplitude changes of squirrel monkey calls. *Language & Communication*, 4 (3): 195-208.
- McClearn, G.E., Bennett, E.L., Hebert, M., Kakihana, R. y Schlesinger, K. (1964). Alcohol dehydrogenase activity and previous ethanol consumption in mice. *Nature*, 203: 793-794.
- McGill, T.E. (1962). Sexual behaviour in three inbred strains of mice. *Behaviour*, 19: 341-350.
- Monder, H., Lee, C.T., Donovan, P.J. y Burright, R.G. (1978). Male mouse urine extract effects on pheromonally mediated reproductive functions of female mice. *Physiology & Behavior*, 20: 447-452.
- Mosig, D.W. & Dewsbury, D.A. (1976). Studies of the copulatory behavior of house mice (Mus musculus). *Behavioral Biology*, 16: 463-473.
- Moulton, J.M. (1963). Acoustic behavior of fishes. En: *Acoustic Behavior of Animals*. (Bunsel, R.G. ed.) Elsevier, Amsterdam.
- Mykutowycz, R. (1965). Further observations on the territorial function and histology of the submandibular cutaneous (chin) glands in the rabbit, Oryctolagus cuniculus. *Animal Behaviour*, 13: 400-412.
- Ogasawara, T.H. (1982). The calculation of F, t, and r on the Apple II. *Behavior Research Methods and Instrumentation*, 14: 492-493.
- Oortmerssen, G.A. van. (1971). Biological significance, genetics and evolutionary origin of variability in behaviour within and between inbred strains of mice (Mus musculus). *Behaviour*, 38: 1-92.
- Oortmerssen, G.A. van, Dijk, D.J. y Schuurman, T. (1987). Studies in wild house mice II. Testosterone and Aggression. *Hormones and Behavior*, 21: 139-152.
- Parsons, P.A. (1972). Genetic determination of behavior (mice and men). En: *Genetics, Environment, and Behavior*. (Ehrman, L., Omenn, G.S. y Caspari, E. eds.) Academic Press, New York, London.
- Pijl, L. van der. (1961). Ecological aspects of flower evolution. *Evolution*, 15: 44-59.

- Plomin, R., DeFries, J.C. y McClearn, G.E. (1980). Behavioral Genetics. A Primer. (Lindzey, G., Freedman, J. y Thompson, R.F. eds.) W.H. Freedman and Co. San Francisco.
- Poole, T.B. y Morgan, H.D.R. (1976). Social and territorial behaviour of laboratory mice (Mus musculus L.) in small complex areas. *Animal Behaviour*, 24: 476-480.
- Portmann, A. (1967). Animal Forms and Patterns. Schocken Books Inc., U.S.A.
- Regnier, F.E. (1971). Semiochemicals - structure and function. *Biology of Reproduction*, 4: 309-326.
- Rogel, M.J. (1978). A critical evaluation of the possibility of higher primate reproductive and sexual pheromones. *Psychological Bulletin*, 85: 810-830.
- Ropartz, P. (1966). Contribution a l'etude du determinisme d'un effet de groupe chez les souris. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences, Paris*, 263: 2070-2072.
- Salt, G. (1936). Experimental studies in insect parasitism: 4, the effect of superparasitism on populations of *Trichogramma evanescens*. *Journal of Experimental Biology*, 13: 363-375.
- Sandnabba, N.K. (1985). Differences in the capacity of male odours to affect investigatory behaviour and different urinary marking patterns in two strains of mice, selectively bred for high and low aggressiveness. *Behavioural Processes*, 11: 257-267.
- Sandnabba, N.K. (1986). Changes in male odours and urinary marking patterns due to inhibition of aggression in male mice. *Behavioural Processes*, 12: 349-361.
- Scott, J.W. y Pfaff, D.W. (1970). Behavioral and electrophysiological responses of female mice to male urine odors. *Physiology & Behavior*, 5: 407-411.
- Sebeok, T.A. (1965). Animal communication. *Science*, 147: 1006-1014.
- Selander, R. (1966). Patterns of sexual behavior in pyrotine blister beetles (Meloidae). *American Zoologist*, 6: 322.
- Sokal, R.R. y Rohlf, F.J. (1969). Biometry. San Francisco: W.H. Freeman.



- Stewart, K.J. y Hartcourt, A.H. (1987). Gorillas: variation in female relationships. En: Primate Societies. (Smuts, B.B., et al. eds.). The University of Chicago Press, Chicago. pp. 155-164.
- Struhsaker, T.T. (1967). Auditory communication among vervet monkeys (Cercopithecus aetiops). En: Social Communication among Primates. (Altmann, S.A. ed.) Chicago, University of Chicago Press, U.S.A.
- Tinbergen, N. (1964). Social Behavior in Animals. Science Paperbacks, London, Chapman y Hall.
- Trivers, R.L. (1972). Parental investment and sexual selection. En: Sexual Selection and the Descent of Man, 1871-1971. (Campbell, B. ed.) Chicago: Aldine.
- Vasey, M.W. y Thayer, J.F. (1987). The continuing problem of false positives on repeated measures ANOVA in psychophysiology: a multivariate solution. *Psychophysiology*, 24: 479-486.
- Verron, H. (1963). Role des stimuli chimiques dans l'attraction sociale chez Calotermes flavicollis (Fabr.) *Insectes Sociaux*, 10 (2): 167-184.
- Whitten, W.K. (1959). Occurrence of anoestrus in mice caged in groups. *Journal of Endocrinology*, 18: 102-107.
- Whittier, J.L. y McReynolds, P. (1965). Persisting odors as a biasing factor in open-field research with mice. *Canadian Journal of Psychology*, 19: 224-230.
- Wilson, E.O. (1962). Chemical communication among workers of the fire ant Solenopsis saevissima (Fr. Smith): 1, the organization of mass-foraging; 2, an information analysis of the odour trail; 3, the experimental induction of social responses. *Animal Behaviour*, 10: 134-164.
- Wilson, E.O. (1968). Chemical systems. En: *Animal Communication: Techniques of Study and Results of Research* (T.A. Sebeok, ed.), Indiana University Press, Bloomington London. Capitulo 6, pp 75-102.
- Winslow, J.T. y Miczek, K.A. (1984). Habituation of aggressive behavior in mice: a parametric study. *Aggressive Behavior*, 10: 103-113.

- Wysocki, C.J., Nyby, J., Whitney, G., Beauchamp, G.K. y Katz, Y. (1982). The vomeronasal organ: primary role in mouse chemosensory gender recognition. *Physiology & Behavior*, 29: 315-327.
- Yamazaki, K., Boyse, E.A., Mike, V., Thaler, H.T., Mathieson, B.J., Abbott, J., Boyse, J., Zayas, Z.A. y Thomas, L. (1976). Control of mating preferences in mice by genes in the major histocompatibility complex. *Journal of Experimental Medicine*, 144: 1324-1335.