

21965



Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Psicología
División de Estudios de Posgrado

1
2ej

EFFECTO DE LA ORINA DE RATON MACHO SOBRE LA
CONDUCTA SEXUAL DE CONESPECIFICOS.

T E S I S
Que para obtener el Título de
MAESTRO EN PSICOBIOLOGIA
p r e s e n t a
ALFONSO SERGIO CORREA REYES

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

MEXICO, D. F.

ABRIL DE 1991



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

INDICE

RESUMEN	1
ANTECEDENTES GENERALES	2
OBJETIVOS	9
EXPERIMENTO I EFECTOS DEL RANGO SOCIAL SOBRE LA CONDUCTA SEXUAL	11
MATERIAL Y METODO	13
- Sujetos	13
- Material	13
- Procedimiento	14
RESULTADOS	17
- Tablas	21
- Gráficas	23
DISCUSION	31
EXPERIMENTO II EFECTO DE LA ORINA DE RATON SOBRE LA CONDUCTA SEXUAL	34
MATERIAL Y METODO	37
- Sujetos	37
- Material	37
- Procedimiento	37
RESULTADOS	40
- Gráficas	45
DISCUSION	50
DISCUSION GENERAL	52
REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	57

RESUMEN

Se ha sugerido que uno de los beneficios adaptativos que conlleva ocupar una posición socialmente dominante en múltiples especies de mamíferos, consiste en asegurar la reproducción de los individuos, demostrándose que los dominantes, sean machos o hembras, tienen mayores probabilidades de engendrar que los subordinados. En general, se acepta que los machos dominantes aseguran su reproducción evitando el acceso a las hembras receptivas por los subordinados, ahuyentándolos por medio de interacciones agresivas, también es posible que el estatus social suponga alteraciones fisiológicas, reflejadas en el comportamiento, que inhiben o faciliten la conducta sexual, minimizando la necesidad de interacciones agonistas.

El presente trabajo se dividió en dos experimentos. El primero investigó los efectos que tiene el rango social en dos cepas diferentes de ratones macho (Mus musculus) sobre la conducta sexual, mientras que en el segundo se estudió la mediación feromonal de la orina en la inhibición o facilitación del comportamiento sexual de conspecíficos machos. En el primero se utilizaron 40 ratones machos silvestres, agrupados por parejas, 44 Balb/cAnN agrupados por parejas separados por una malla de alambre, de ocho semanas de edad al inicio del experimento y 45 hembras estrogenizadas. Para todos los sujetos se llevaron a cabo 6 pruebas de ejecución sexual durante seis semanas, 4 al inicio de la investigación, una intermedia y una al final. Dichas pruebas duraban 60 minutos y se registraban el número de montas e intromisiones y las latencias de estas conductas así como la de eyaculación. Los resultados de la prueba "z" de Proporciones indican que los silvestres dominantes fueron los que presentaron el porcentaje mayor de sujetos con montas (85.7%, $P < 0.05$), intromisiones (75.4%) y eyaculaciones (42.8%). De acuerdo con la prueba U de Mann Whitney los sujetos dominantes silvestres tuvieron el mayor número de montas ($P < 0.05$) e intromisiones y las latencias de eyaculación más cortas, mientras que los dominantes de la cepa Balb/cAnN mostraron las latencias de monta más cortas de todos los sujetos ($P = 0.01$).

En el segundo experimento se utilizaron 114 ratones de la cepa Balb/cAnN, de ocho semanas de edad al inicio de la investigación, 22 de los cuales fueron expuestos a orina de ratón dominante, 22 a orina de ratón subordinado y 26 a agua. La orina se recolectó de los 22 sujetos dominantes y 22 subordinados empleados en el experimento anterior. A los primeros 70 sujetos se les sometió a 6 pruebas de ejecución sexual bajo el mismo procedimiento y duración que en el experimento anterior. Los resultados de las pruebas "z" de Proporciones y Newman Keuls mostraron que los sujetos expuestos a la orina de subordinado presentaron el porcentaje menor de sujetos que montaron ($P = 0.01$), el mayor de sujetos que tuvieron intromisión ($P < 0.05$) y las latencias de intromisión más cortas ($P < 0.001$).

Estos datos sugieren la presencia de factores en la orina que interfieren con la motivación y ejecución del comportamiento sexual de los ratones machos.

RESUMEN

Se ha sugerido que uno de los beneficios adaptativos que conlleva ocupar una posición socialmente dominante en múltiples especies de mamíferos, consiste en asegurar la reproducción de los individuos, demostrándose que los dominantes, sean machos o hembras, tienen mayores probabilidades de engendrar que los subordinados. En general, se acepta que los machos dominantes aseguran su reproducción evitando el acceso a las hembras receptivas por los subordinados, ahuyentándolos por medio de interacciones agresivas, también es posible que el estatus social suponga alteraciones fisiológicas, reflejadas en el comportamiento, que inhiben o faciliten la conducta sexual, minimizando la necesidad de interacciones agonistas.

El presente trabajo se dividió en dos experimentos. El primero investigó los efectos que tiene el rango social en dos cepas diferentes de ratones macho (Mus musculus) sobre la conducta sexual, mientras que en el segundo se estudió la mediación feromonal de la orina en la inhibición o facilitación del comportamiento sexual de conspecíficos machos. En el primero se utilizaron 40 ratones machos silvestres, agrupados por parejas, 44 Balb/cAnN agrupados por parejas separados por una malla de alambre, de ocho semanas de edad al inicio del experimento y 45 hembras estrogenizadas. Para todos los sujetos se llevaron a cabo 6 pruebas de ejecución sexual durante seis semanas, 4 al inicio de la investigación, una intermedia y una al final. Dichas pruebas duraban 60 minutos y se registraban el número de montas e intromisiones y las latencias de estas conductas así como la de eyaculación. Los resultados de la prueba "z" de Proporciones indican que los silvestres dominantes fueron los que presentaron el porcentaje mayor de sujetos con montas (85.7%, $P < 0.05$), intromisiones (75.4%) y eyaculaciones (42.8%). De acuerdo con la prueba U de Mann Whitney los sujetos dominantes silvestres tuvieron el mayor número de montas ($P < 0.05$) e intromisiones y las latencias de eyaculación más cortas, mientras que los dominantes de la cepa Balb/cAnN mostraron las latencias de monta más cortas de todos los sujetos ($P = 0.01$).

En el segundo experimento se utilizaron 114 ratones de la cepa Balb/cAnN, de ocho semanas de edad al inicio de la investigación, 22 de los cuales fueron expuestos a orina de ratón dominante, 22 a orina de ratón subordinado y 26 a agua. La orina se recolectó de los 22 sujetos dominantes y 22 subordinados empleados en el experimento anterior. A los primeros 70 sujetos se les sometió a 6 pruebas de ejecución sexual bajo el mismo procedimiento y duración que en el experimento anterior. Los resultados de las pruebas "z" de Proporciones y Newman Keuls mostraron que los sujetos expuestos a la orina de subordinado presentaron el porcentaje menor de sujetos que montaron ($P = 0.01$), el mayor de sujetos que tuvieron intromisión ($P < 0.05$) y las latencias de intromisión más cortas ($P < 0.001$).

Estos datos sugieren la presencia de factores en la orina que interfieren con la motivación y ejecución del comportamiento sexual de los ratones machos.

ANTECEDENTES GENERALES

Una de las aproximaciones al estudio del comportamiento animal (Hailman, 1985) sugiere que éste puede abordarse desde las siguientes perspectivas: La Etología que se encarga del estudio de todas las formas de comportamiento animal en ambientes naturales, poniendo de relieve el análisis de las adaptaciones (Wilson, 1975; Hailman, 1985); La Sociobiología que es el estudio sistemático de las bases biológicas de todo comportamiento social (Wilson, 1975; Hailman, 1985) y La Zoosemiótica, término acuñado por Sebeok (1965), quien la definió como el estudio de la estructura de la señal, el análisis del contexto y el lenguaje animal. Estas tres disciplinas no existen separadamente, por lo que la comprensión de la conducta depende del estudio interrelacionado de ellos. Dentro de la zoosemiótica, la Semioquímica, que es la disciplina que estudia aquellas sustancias por medio de las cuales los organismos interactúan en el medio natural que comparten (Regnier, 1971), investiga las señales químicas que son usadas por predadores, presas y congéneres para facilitar tanto la orientación, como la evitación entre ellos (Sandhabba, 1985; Cocke y Thiessen, 1986; Weldon, Divita y Middenorf, 1987; de Catanzaro, 1988). La comunicación química involucra la recepción y la producción de dichas señales, en donde el sentido del olfato es el receptor principal o primario de las sustancias transmitidas por el aire; existen sin embargo, otros

sistemas de recepción de estos compuestos como el órgano septal, el nervio terminal, el sistema del trigémino y el órgano vomeronasal (Vandenbergh, 1988). La producción de estas señales puede ser hecha mediante secreciones o excreciones de glándulas particulares en mamíferos (pedal, carpal, tarsal, metatarsal, preorbital, occipital, caudal, prepuccial y anal) (Henry, 1977).

Dichos compuestos son una fuente de información específica de la especie que puede ser utilizada para indicar rango social (Smith y Block, 1985; Kappeler, 1990), grado de madurez y estado endócrino y sexual del depositante (Colby y Vandenbergh, 1974; Drickamer, 1974, 1984, 1987; Levin y Johnston, 1986), así como ubicación de las fuentes alimenticias (Clapperton, 1989) y demarcación de territorialidad (Clapperton, 1989; Smith, McDougall y Miquelle, 1989) entre otras.

Los semioquímicos se clasifican, dependiendo de la especie a la cual pertenece el organismo receptor, en: Homeoquímicos o Feromonas, si participan en la interacción entre miembros de la misma especie y en Aleloquímicos si transmiten información entre individuos de diferente especie. Aunque el concepto de feromona ha sido usado ampliamente en organismos inferiores, se ha planteado que en el caso de los mamíferos, las respuestas no solo dependen de la recepción de la señal química sino también de señales visuales y táctiles, del estado fisiológico del individuo y de su experiencia pasada, entre otros. En aquellos casos en los que el concepto de

Alfonso S. Correa R.

feromona resulta apropiado, se distinguen dos categorías: las liberadoras y las promotoras.

La feromona liberadora es aquella que induce una respuesta primariamente conductual e inmediata, mientras que la feromona promotora es aquella que induce respuestas fisiológicas y a largo plazo conductuales.

En el caso de los aleloquímicos éstos se clasifican, dependiendo de la especie beneficiada, en alcomonas cuando favorecen adaptativamente a la especie que las emite y kajromonas cuando favorecen a la especie que las recibe (Albone y Shirley, 1984).

Las primeras investigaciones en feromonas fueron realizadas en insectos, tales como las hormigas, las abejas y las termitas, llegándose incluso a aislar algunos compuestos químicos transmisores de la información (Wilson, 1962; Hölldobler, 1973; Jaisson, 1975).

Se ha encontrado que existen compuestos feromonales principalmente en la orina, heces fecales, flujo vaginal, saliva y sudor (Henry, 1977; Dobkin de Rios y Hayden, 1985; Almagor, 1990), utilizados como vía de comunicación en diversas especies tales como: gerbos (Smith y Block, 1989), ratones (Smale, Pedersen, Block y Zucker, 1990), ratas (Peden y Timberlake, 1990), salamandras (Houck y Reagan, 1990), tigres (Smith, McDougall y Miquelle, 1987) y en humanos (Filsinger, Monte, Braun y Linder, 1984; Cutter, Preti, Krieger, Huggins, García y Lawley, 1986; Preti, Cutter, Christansen,

Lawley, Huggins y García, 1987; Schleidt y Genzel, 1990).

La orina de ratones domésticos ha servido para descubrir una serie de efectos conductuales y fisiológicos, producto de una acción feromonal, tres de ellos directamente relacionados con la conducta reproductiva.

El efecto Lee-Boot, (1956) quienes 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 (Gangrade y Dominic, 1984; Andreolini, Jemiolo y Novotny, 1937; Witt, Carter, Carlstead y Read, 1988). El efecto Whitten (1959), donde al exponer a hembras a la orina de algún macho, se induce y acelera el ciclo estral; efecto observado aun cuando éste haya sido suprimido por agrupación (Bronson y Coquelin, 1980; Izard y Vandenberg, 1982; Clulow y Baddaloo, 1987). El efecto Bruce (1959), quien encontró que cuando una hembra recientemente fecundada es expuesta a un macho con olor distinto al de su consorte o de su refugio, la implantación fracasa y la hembra retorna rápidamente al celo (Monder, Lee, Donovan y Burright, 1978; Dewsbury, 1985; de Catanzaro, 1988). El efecto Ropartz (1966) (no reproductivo) en el cual la exposición a olores provenientes de grupos de diferentes dimensiones propician, en ratones, un incremento en el volumen de las cápsulas adrenales y una producción de corticoesteroides 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 anteriormente mencionados de las feromonas urinarias, se han reportado una gran cantidad de señales químicas por medio de las cuales se transmite la información acerca de ciertas características de los conespecíficos tales como: sexo (Davis y Bellamy, 1974; Wysocki, Nyby, Whitney, Beauchamp y Katz, 1982), estatus social del depositante (Jones y Nowell, 1974) y características genéticas letales (Yamasaki, Boyse, Mike, Thaler, Mathieson, Abbott, Boysa, Zayas y Thomas, 1976; Lenington, 1983; Egid y Lenington, 1985; Lenington y Egid, 1985; Coopersmith y Lenington, 1990).

Se ha sugerido que ocupar una posición dominante en una sociedad conlleva beneficios adaptativos, entre otros, el de asegurar la reproducción y supervivencia de los individuos que ocupan las esferas más altas (Plomin, DeFries y McClearn, 1980). Los ratones dominantes aseguran su reproducción evitando a los subordinados el acceso a las hembras receptivas mediante ataques, aunque también es posible que el estatus de subordinado suponga alteraciones fisiológicas que inhiban la conducta sexual (Catanzaro y Ngan, 1983).

Se entiende por dominancia social una predictibilidad estable en el éxito de encuentros agonistas entre individuos (Rowell, 1974); el dominante no es necesariamente el sujeto más agresivo, sino el que gana los encuentros agresivos (Dewsbury, 1990). Otros parámetros importantes para la determinación de la dominancia en roedores incluyen la

actividad socio-sexual, el marcaje territorial, el cavado y las montas entre machos (Farabollini, 1987).

La dominancia en muchas especies se establece frecuentemente a través de características sexuales, de edad y tamaño. Los machos dominan a las hembras (aunque puede ocurrir lo contrario); los adultos dominan a los jóvenes y los individuos más grandes dominan a los más chicos (Richner, 1989; Kappeler, 1990; Katano, 1990).

Welch y Welch (1971) y Desjardins, Maruniak y Bronson (1973) encontraron que ratones agrupados poco tiempo después del destete no se agreden, mientras que si son aislados por varias semanas antes de ser agrupados, se presentan más peleas, las relaciones de dominancia-subordinación se hacen más evidentes y los subordinados presentan heridas en las caderas y cola. Sin embargo, no se puede generalizar el hecho de que el aislamiento predisponga a los animales de todas las especies a volverse dominantes; lo que si es claro es que condiciones medioambientales diferentes pueden anular los efectos del entrenamiento y la experiencia y pueden, así mismo, ejercer un efecto determinante sobre la conducta social.

En relación al estatus, se ha planteado que la subordinación no es simplemente lo opuesto a la dominancia, sino que se caracteriza por perfiles de comportamiento y endócrinos diferentes, así, conductualmente hablando el sujeto con rango de dominancia más alto es también el que tiene la puntuación más baja en la escala de subordinación, pero el sujeto con la

calificación de subordinado más alta no es el que ocupa el rango de dominante más bajo. Los niveles de hormonas también son diferentes, se asocian a la dominancia altas concentraciones de testosterona y estradiol, mientras que la subordinación se relaciona con la presencia de androstenediona, de corticosterona y de la hormona adrenocorticotrópica (ACTH) (Farabollini, 1987). También se ha encontrado en ratones, que los dominantes muestran niveles más bajos de metionina-encefalina (aproximadamente la cuarta parte) en relación a los subordinados (Díaz y Asai, 1990). Por todo esto se ha llegado a la conclusión de que las relaciones de dominancia-subordinación, por lo menos en roedores, son el resultado de una conducta social compleja que involucra aprendizaje, estado endócrino y comunicación feromonal (Ferris, Axelsson, Shinto y Albers, 1987).

En años recientes el estudio de las feromonas en mamíferos ha cobrado gran importancia ya que, además de servir como medio de comunicación, las alteraciones fisiológicas que ocurren tanto en el emisor como en el receptor de la señal resultan de interés para entender las ventajas adaptativas que reportan a los individuos, sobre todo en lo que respecta a la relación dominancia-subordinación, en la que los machos dominantes aseguran su posición y reproducción, evitando a los subordinados el acceso tanto a los recursos alimenticios (Brodski, Ankney y Dennis, 1988; Stevens, 1988), como a las hembras, ya sea por medio de ataques o de olores depositados que minimizan las interacciones agonistas que

ponen en peligro la vida de los protagonistas (Fadem y Cole, 1985; Ferris, Axelson, Shinto y Albers, 1987). Otra de las áreas en las que la comunicación olfativa reporta ventajas a los individuos es la relacionada con la conducta sexual, que representa el resultado final de la acción de numerosos factores. Entre otras cosas, es una respuesta a la estimulación medioambiental, y como otros patrones conductuales es la expresión de la acción del sistema nervioso central, depende generalmente de hormonas producidas por las gónadas, controladas a su vez por el cerebro y la pituitaria. Asimismo es moldeada por las condiciones sociales y la historia del individuo, por lo que tiene que ser estudiada desde todos estos puntos de vista con el fin de lograr una comprensión integral de ella (Michael, 1975; Larsson, 1979). Por otra parte, dicha conducta involucra, para la mayoría de la especies, la coordinación de dos organismos diferentes interactuando de tal forma que se produzca progenie, mediante el establecimiento de una comunicación entre ellos e implica entre otras cosas, que sean de la misma especie, reproductivamente maduros y competentes para producir y algunas veces cuidar a la descendencia (Adler, 1979).

OBJETIVOS

El presente trabajo tuvo como objetivo investigar los efectos que tiene el rango social de los ratones macho (Mus musculus) sobre la conducta sexual y la mediación feromonal en la inhibición o facilitación del comportamiento. Por tanto esta

tesis se ha dividido en dos experimentos. En el primero se investigó la conducta sexual en relación al estatus social de dos cepas diferentes de ratones, una no endogámica (silvestres) y otra endogámica (balb/cAnN), muy utilizada en el laboratorio por su facilidad de reproducción; con el fin de establecer las características de su conducta sexual a la vez que determinar si existían diferencias entre ambas cepas, para obtener una línea base de comparación, mientras que en el segundo se estudió el efecto de la orina de ratón sobre la conducta sexual de conoespecíficos machos.

EXPERIMENTO I

EFECTOS DEL RANGO SOCIAL SOBRE LA CONDUCTA SEXUAL

Una de las conductas en las que se presentan mayores diferencias en relación al estatus del ratón macho, es la sexual, que incluye las conductas de monta, intromisión y eyaculación. Dawsbury (1990) y Fernández, Saldivar, Picazo y Roldán (1990) definen a la monta como aquella respuesta en la que el macho se posa sobre la parte posterior de la hembra, realiza una serie de movimientos pélvicos, pero no alcanza a tener inserción peneana en la vagina; en la intromisión, igual que en el caso de la monta el macho realiza movimientos pélvicos pero alcanza a obtener inserción peneana sin transferencia de espermatozoides y en la eyaculación el macho presenta una serie de movimientos pélvicos muy intensos, hay inserción peneana, transferencia de espermatozoides e invariablemente ocurre acicalamiento genital después de ésta.

Se ha planteado (Bean, Nyby, Kerchner y Dahinden, 1986) que la conducta reproductiva del ratón incluye un componente precopulatorio y otro copulatorio. El precopulatorio se inicia con la atracción de una hembra, frecuentemente a través de su olor lo que forma parte del cortejo y asociado a patrones conductuales que incluyen investigación anogenital, marcaje e investigación urinaria (Dawsbury, 1979). En relación a este componente se han identificado dos señales químicas diferentes en la orina de las ratonas que facilitan la conducta precopulatoria:

una quimioseñal volátil dependiente de los ovarios y una quimioseñal no volátil independiente de los ovarios.

En lo que respecta a la influencia que ejerce el estatus sobre estas respuestas, se ha establecido que roedores macho adultos que viven aislados son sexualmente más activos que los que viven en grupos (Gorzalka y de Catanzaro, 1979; de Catanzaro y Gorzalka, 1980), al mismo tiempo que sujetos agrupados presentan menos montas e intromisiones y latencias de respuesta más largas (de Catanzaro, 1987). Mientras que por otro lado, la supresión de la conducta de monta que presentan los subordinados parece depender de la sola presencia del dominante (de Catanzaro y Ngan, 1983).

Es en este contexto donde se ubica el presente trabajo, en el que se investigaron algunas características de la conducta sexual en relación a la jerarquía en dos cepas diferentes de Mus musculus, suponiendo, con base a los trabajos antes mencionados, que los sujetos dominantes de ambas cepas tendrán una conducta sexual más efectiva que los subordinados y con la hipótesis nula de que no hay diferencia estadísticamente significativa entre la conducta sexual de los sujetos dominantes y los subordinados ni entre las cepas y si existe se debió al azar.

MATERIAL Y METODO**Sujetos**

Se emplearon 84 ratones machos (Mus musculus) de ocho semanas de edad al inicio del experimento, 40 de los cuales pertenecían a una cepa silvestre cruzada al azar; obtenidos del Bioterio del Instituto Mexicano de Psiquiatría y criados a partir de animales capturados en el sur de la Cd. de México y 44 pertenecientes a la cepa Balb/cAnN obtenidos del bioterio del Instituto de Investigaciones Biomédicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, el cual originalmente los adquirió de los Laboratorios Jackson en los Estados Unidos de Norteamérica. Además de utilizaron 45 ratones hembras de la cepa Balb/cAnN de ocho semanas de edad al inicio del experimento obtenidas también del bioterio del Instituto de Investigaciones Biomédicas. Todos los animales fueron mantenidos en ciclos de luz-obscuridad 12/12 (luz de las 16:00 a las 4:00 hrs, con el fin de que los registros coincidieran con su periodo de mayor actividad), temperatura constante de 24° C y acceso libre al agua y al alimento .

Material

Se utilizaron cajas-habitación trapezoidales de acrílico para roedor con las siguientes dimensiones aproximadas: base menor 28 x 18 cm, base mayor 32 x 23 cm., 15 cm. de altura y tapa

de rejilla metálica. Además cajas de vidrio de 50 x 25 x 30 con tapas de rejilla metálica.

Procedimiento

Al inicio del experimento todos los sujetos machos fueron aislados por espacio de una semana y posteriormente agrupados de la siguiente manera: los cuarenta sujetos silvestres fueron colocados en las cajas trapezoidales por parejas (20 parejas) durante las siete semanas siguientes; en la primera de las cuales se establecieron las relaciones de dominancia y subordinación que fueron detectadas por el número de mordidas en la cola, considerándose como dominante a aquel ratón que no tenía mordidas o el número de éstas era mucho menor que en el otro. Al término de esta semana solo quedaron siete parejas; el resto de los animales no fueron utilizados ya que el ratón subordinado no sobrevivió.

Dada la gran mortandad de ratones subordinados, la técnica de agrupación se cambió para limitar y controlar la conducta agonista, agrupando a los cuarenta y cuatro ratones Balb/cAnN por parejas en cajas de vidrio de 50 x 25 x 30 cm durante ocho semanas; en la primera de las cuales se colocó en la mitad de la caja un cristal que generaba dos espacios de 25 x 25 x 30 cm, en cada uno de los cuales se encontraba un ratón. Posteriormente la placa de cristal fue sustituida por una malla de alambre que permaneció colocada hasta el final del experimento (procedimiento

utilizado por Kudryavtseva, 1987). Durante la primer semana en que se colocó la malla, se permitió que los sujetos pelearan diariamente; en las seis semanas restantes los sujetos pelearon dos veces por semana. Todos los encuentros agonistas tenían una duración de diez minutos y en ellos se registraban tanto el número de intrusiones de cada sujeto al territorio vecino como el de agresiones y sumisiones. Se consideraba como dominante a aquel ratón que tenía un mayor número de intrusiones y agresiones y presentaba el menor número de sumisiones.

Para los 84 sujetos la primera semana se consideró como de habituación al habitat y, simultáneamente a los procedimientos descritos anteriormente fueron sometidos a seis pruebas individuales de ejecución sexual bajo el siguiente programa: para los sujetos silvestres cuatro de las pruebas se llevaron a cabo al inicio de la segunda semana (una diaria), una al finalizar la cuarta semana y una al finalizar la séptima, mientras que para los Balb/cAnN, cuatro de las pruebas se llevaron a cabo al inicio de la tercera semana (una diaria), una al finalizar la quinta y una al finalizar la octava.

Dichas pruebas duraban sesenta minutos y en ellas se registraban el número de montas e intromisiones, las latencias de cada una de estas conductas, así como de la eyaculación. Se consideró como monta aquella respuesta en la que el macho se posaba sobre la parte posterior de la hembra, realizando una serie de movimientos pélvicos, pero sin alcanzar a tener inserción peneana en la vagina; se consideró como

intromisión, igual que en el caso de la monta, cuando el macho realizaba movimientos pélvicos alcanzando a obtener inserción peneana, y se consideraba como eyaculación si el macho presentaba movimientos pélvicos, había inserción peneana y ocurría acicalamiento genital después de ésta (Dewsbury, 1990 y Fernández, Saldivar, Picazo y Roldán, 1990).

Las 45 hembras que participaron en la prueba de ejecución sexual fueron estrogenizadas (5 µg diarios de valerianato de estradiol, administrado por vía subcutánea) con el fin de aumentar su receptividad sexual.

Los análisis estadísticos se hicieron aplicando una U de Mann-Whitney y una Prueba z para proporciones.

RESULTADOS

El análisis de la proporción de sujetos silvestres que presentaron las diferentes pautas de conducta sexual (Tabla 1) muestra que, en relación a la respuesta de monta (Figura 1), el porcentaje de sujetos dominantes que mostraron dicho comportamiento fue significativamente mayor ($z = 1.873$, $P < 0.05$) que el de los subordinados. En lo que respecta a las intromisiones (Figura 2), se observa que nuevamente son más los dominantes que presentan esta conducta que los subordinados, aun cuando las diferencias solo se aproximan a la significancia ($P = 0.09$). En la eyaculación (Figura 3), los dominantes también muestran un porcentaje mayor que los subordinados, aunque tampoco son significativas las diferencias.

En relación al porcentaje de sujetos Balb/cAnN que mostraron la conducta de monta (Tabla 1), se observa que el de los subordinados fue ligeramente mayor que el de los dominantes (Figura 1). Por otra parte para la conducta de intromisión (Figura 2), la proporción de sujetos dominantes que la presentaron fue ligeramente mayor que la de los subordinados, aun cuando las diferencias no son significativas; mientras que en lo que respecta a la eyaculación, el porcentaje fue el mismo en ambos grupos (Figura 3).

Al llevar a cabo los análisis estadísticos entre cepas en relación a los porcentajes de los sujetos que presentaron la

conducta de monta, se notó una ligera tendencia en las diferencias entre subordinados silvestres vs subordinados Balb/cAnN ($z=1.55$, $P=0.06$) y en las diferencias entre dominantes silvestres y dominantes Balb/cAnN ($z=1.405$, $P=0.08$).

En lo que respecta al número de intromisiones, ninguna de las comparaciones fue estadísticamente significativa, sin embargo, se detectó una ligera tendencia en las diferencias entre los dominantes silvestres y subordinados Balb/cAnN ($z=1.542$, $P=0.06$) y en la diferencia entre los sujetos dominantes silvestres y dominantes Balb/cAnN ($z=1.322$, $P=0.09$). Asimismo, en relación a la conducta de eyaculación, ninguna comparación resultó estadísticamente significativa (Tabla 1).

Los ratones silvestres dominantes presentaron un mayor número de montas ($x= 6.2$, ± 2.14 es) que los subordinados ($x= 2.25$, ± 2.9 es) (Tabla 2), mientras que el número de intromisiones fue prácticamente igual en los dominantes ($x= 1.394$, $\pm .64$ es) que en los subordinados ($x= 1.38$, ± 1.2 es) (Tabla 2). En lo que respecta a la latencia de monta, ésta fue mayor en los dominantes ($x = 425 \pm 121$ es) que en los subordinados ($x = 260 \pm 79$ es), encontrándose por otro lado, que la latencia de intromisión para los dominantes fue mayor ($x = 1007 \pm 308$ es) que para los subordinados ($x = 873 \pm 624$ es). Asimismo, la latencia de eyaculación fue mayor para los subordinados ($x = 1355 \pm 86$ es) que para los dominantes ($x = 247 \pm 153$ es).

Para los sujetos Balb/cAnN, los resultados mostraron que, el número de montas fue ligeramente mayor en los subordinados ($x = 2.17 \pm 1.863$ es) que en los dominantes ($x = 2.04 \pm 1.645$ es), mientras que el número de intromisiones también fue ligeramente mayor en los subordinados ($x = 2.083 \pm 3.6$ es) que en los dominantes ($x = 2.005 \pm 3.45$ es). Se observa por otro lado que, la latencia de monta resultó ser mayor para los sujetos subordinados ($x = 258 \pm 162$ es) que para los sujetos dominantes ($x = 135 \pm 159$ es) y que la latencia de intromisión fue mayor para los dominantes ($x = 422 \pm 219$ es) en relación a la de los subordinados ($x = 353 \pm 313$ es). En lo que respecta a la latencia de eyaculación se encontró que fue mayor para los subordinados ($x = 758 \pm 441$ es) que para los dominantes ($x = 614 \pm 276$ es). (Tabla 2 y Figuras 4-8).

Los resultados del análisis de la prueba de U de Mann-Whitney revelaron diferencias significativas en el número de montas de los dominantes silvestres y los Balb/cAnN ($U_z = -2.005$, $P < 0.05$); al igual que para las comparaciones entre los grupos Dominante-silvestre vs Subordinado-balb/cAnN ($U_z = -1.96$, $P < 0.05$), siendo las demás comparaciones estadísticamente no significativas. En relación a las latencias de monta, las diferencias resultaron estadísticamente significativas solo para la comparación entre los grupos de sujetos Dominantes-silvestres vs Dominantes-balb/cAnN ($U_z = 2.259$, $P = 0.01$) no encontrándose ningún otro dato significativo para los demás grupos. Por otro lado, en lo que respecta al número y latencia de intromisión y la

latencia de eyaculación ninguna comparación resultó estadísticamente significativa (Tabla 2).

Tabla 1. Porcentaje de sujetos, silvestres y Balb/c \times M que presentaron las diferentes variables de la conducta sexual.

Conducta	<u>Silvestres</u>		<u>Balb/c\timesM</u>	
	Dominantes n=7	Subordinados n=7	Dominantes n=24	Subordinados n=24
Montas	85.7 *	42.8	62.5	75
Intrusiones	75.4	42.8	50	45.8
Eyacuaciones	42.8	28.5	25	25

* $P < 0.05$ ($z = 1.873$) al compararse contra el grupo subordinado silvestre.

Tabla 2. Procedio de las diferentes conductas sexuales de ratones machos según rango y cepa.

Conducta	SILVESTRES		BALB/cfM	
	Dominantes	Subordinados	Dominantes	Subordinados
Montas	6.2 ± .810	2.2 ± 1.056	2.04 ± .357 *	2.1 ± .401 **
Intrusiones	1.3 ± .242	1.3 ± .479	2.005 ± .749	2.08 ± .768
Latencia de monta	425 ± 46.07 *	260 ± 30.12	135 ± 33.9	258 ± 34.5
Latencia de intrusión	1007 ± 116.4	873 ± 235.9	422 ± 46.7	353 ± 66.9
Latencia de eyaculación	247 ± 57.8	1355 ± 32.6	614 ± 58.9	758 ± 94

* P < 0.05 (Uz=-2.005) en relación a los silvestres dominantes.

** P < 0.05 (Uz=-1.96) en relación a los silvestres dominantes.

* P = 0.01 (Uz=-2.259) en relación a Balb/cfM dominantes.

Las cifras expresan medias de frecuencia para montas e intrusiones y segundos para las medias de las latencias de las conductas de monta, intrusión y eyaculación (! E.S.).

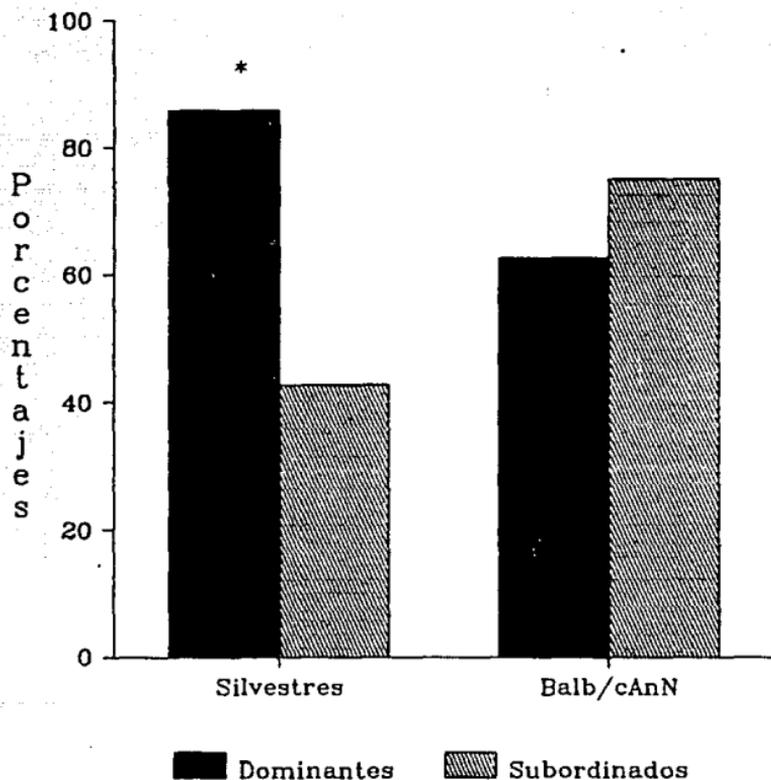


Figura 1. Porcentaje de sujetos que mostraron conducta de monta

* $P=0.05$ vs silvestres subordinados.

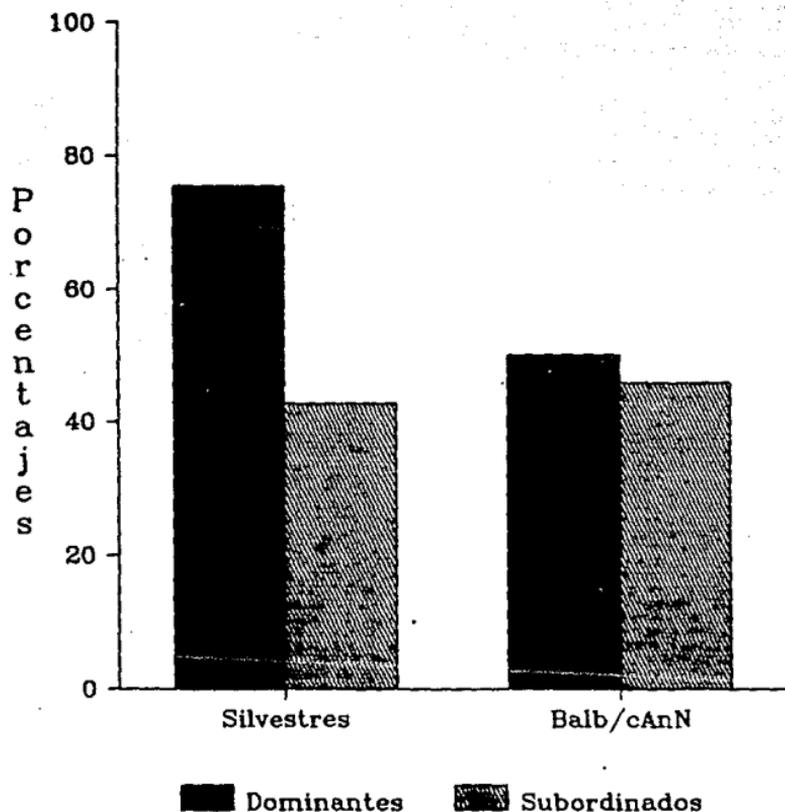


Figura 2. Porcentaje de sujetos que mostraron conducta de intromision.

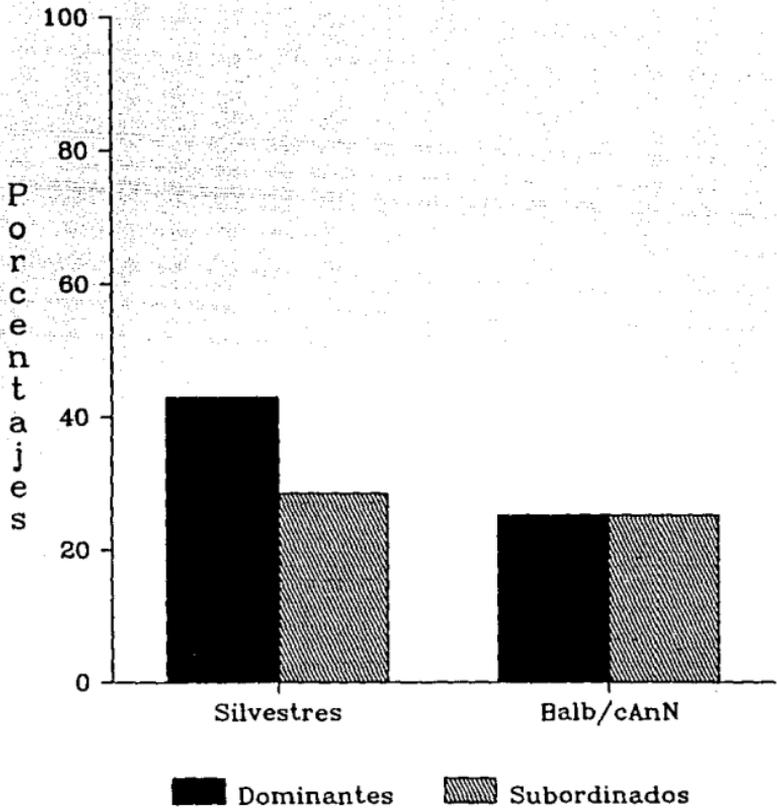


Figura 3. Porcentaje de sujetos que mostraron eyaculacion.

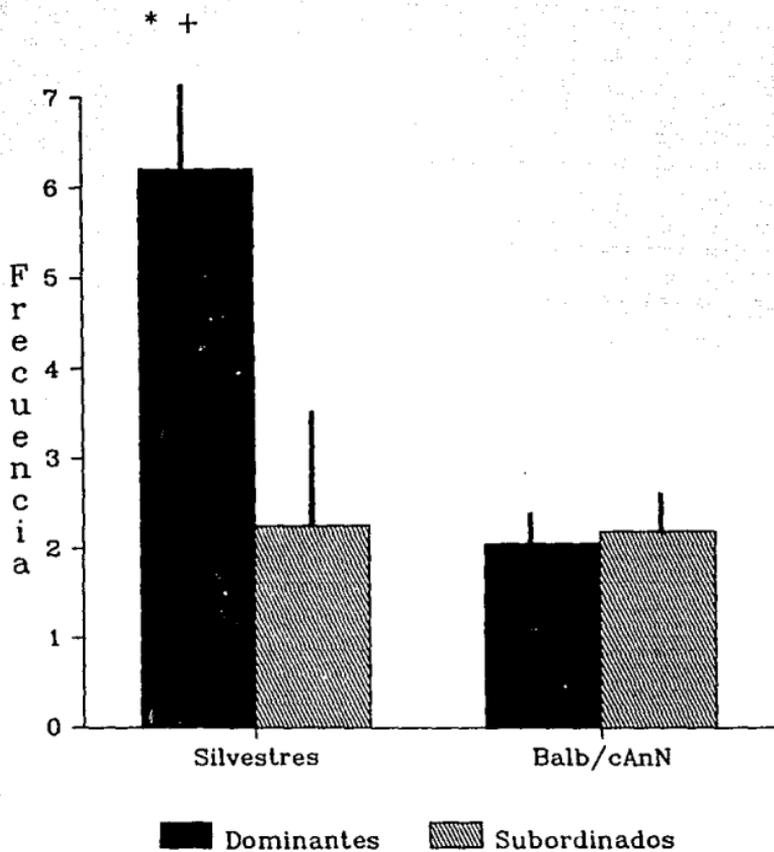


Figura 4. Media de la frecuencia de emision de la conducta de monta.

*P=.05 vs Balb dom. +P=.05 vs Balb sub.

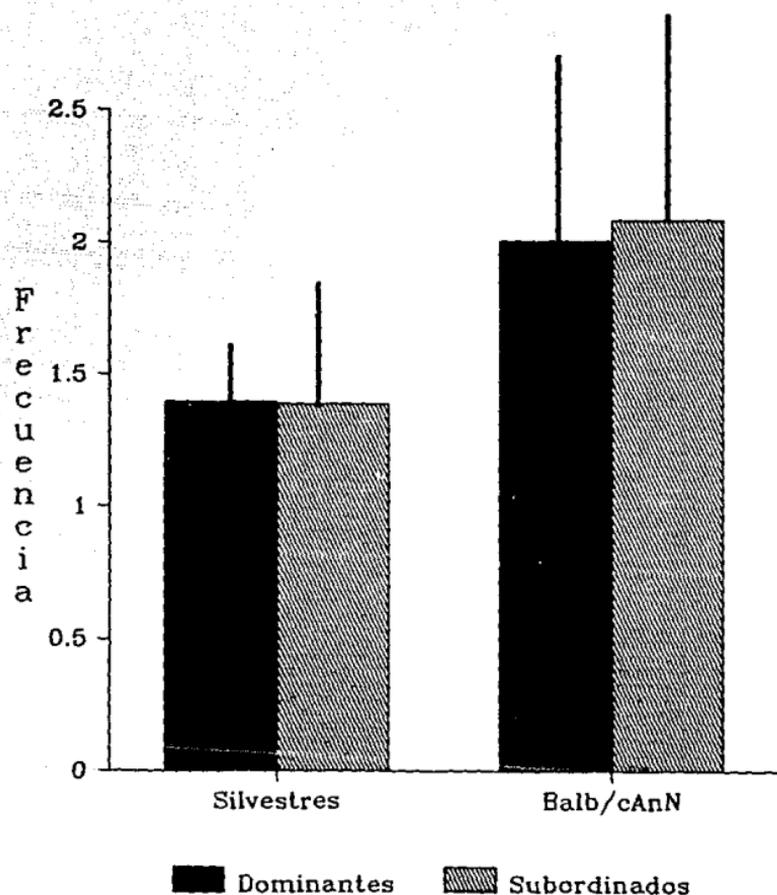


Figura 5. Media de la frecuencia de emision de la conducta de intromision.

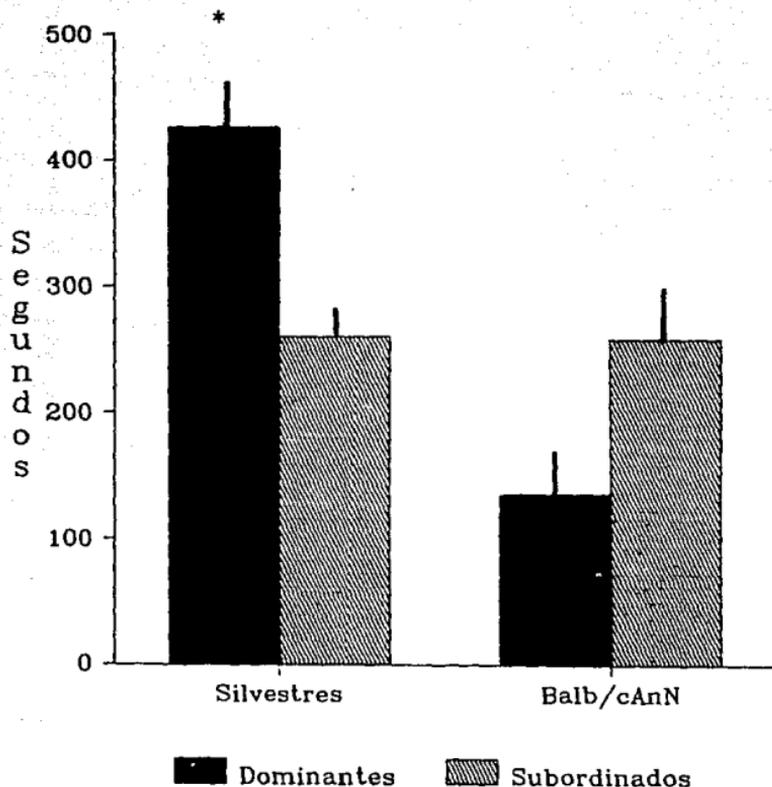


Figura 6. Medias de las latencias de la respuesta de monta.

* P= 0.01 vs Balb dominante.

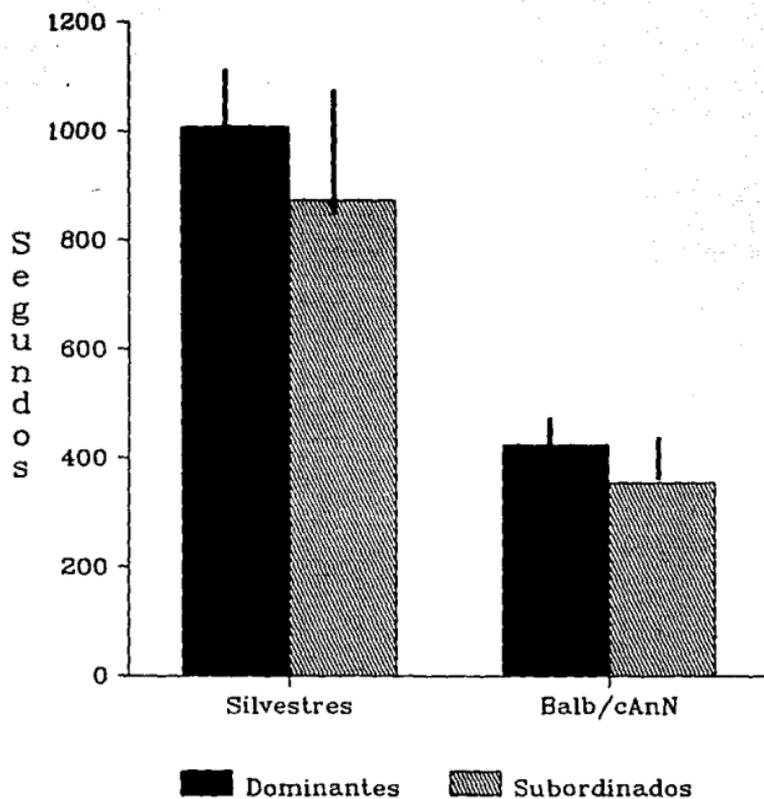


Figura 7. Medias de las latencias de la respuesta de intromision.

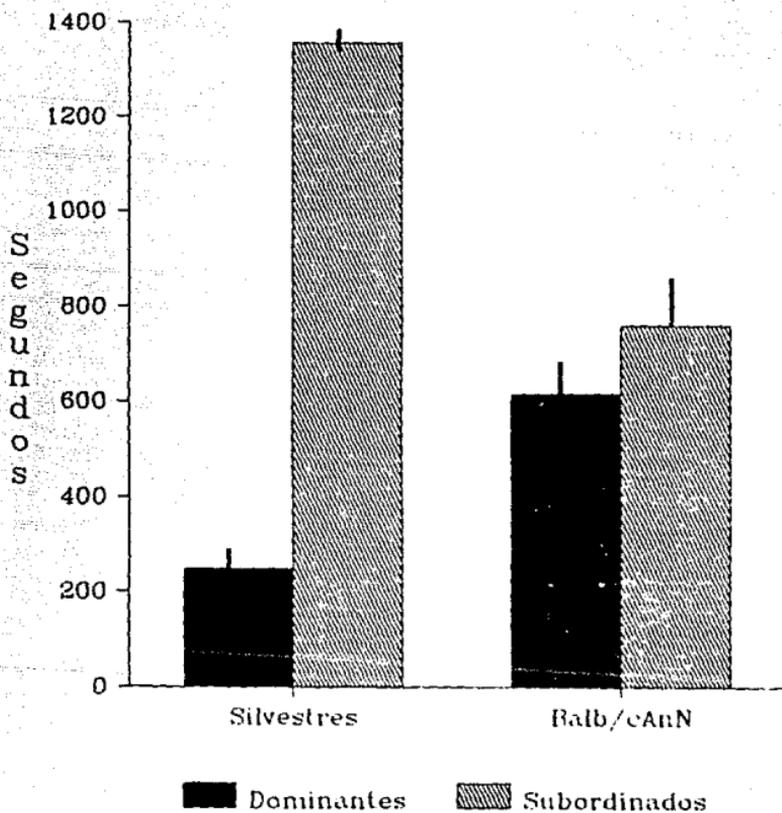


Figura 8. Medias de las latencias de la respuesta de eyaculación.

DISCUSION

En términos generales podemos decir que, con respecto al porcentaje de sujetos que presentaron conducta sexual, el más alto correspondió al grupo de los dominantes silvestres; mientras que los subordinados silvestres presentaron el menor número de montas, aun en comparación con los ratones Balb/cAnN. En relación a las intromisiones, fue mayor el número de ratones silvestres que presentó esta conducta en comparación con los Balb/cAnN; en cuanto a la proporción de sujetos que eyacularon, ésta fue ligeramente mayor en los sujetos dominantes silvestres. Con respecto a las medias obtenidas para la frecuencia de monta se observó que fueron mayores en los dominantes silvestres que en los dominantes Balb/cAnN, presentando los subordinados de esta última cepa el número mayor de intromisiones.

Con lo que respecta a las latencias en la conducta de monta, las más cortas las presentaron los sujetos dominantes Balb/cAnN, siendo las más largas las latencias de eyaculación que presentaron los subordinados silvestres, así mismo la latencia de eyaculación más corta la mostraron los dominantes silvestres.

En resumen, se observó que los sujetos dominantes silvestres tuvieron, de acuerdo con la definición de Fernández-Guasti, Escalante y Agmo (1989); Fernández-Guasti,

Escalante, Hong y Agmo (1990); Fernández-Guasti, Roldán-Roldán, Saldívar (1990), una conducta sexual más motivada (mayor número de montas) y parcialmente más efectiva, dado que presentaron un número menor de intromisiones y latencias de eyaculación más cortas que los Balb/cAnN, a la vez que el porcentaje de sujetos silvestres dominantes que emitieron las diferentes respuestas sexuales fue mayor que en los otros grupos. Así mismo, los dominantes de esta cepa también tuvieron latencias de eyaculación más cortas que los subordinados de ambas cepas. Por estas razones se acepta parcialmente nuestra hipótesis de trabajo en lo que se refiere a la efectividad de los dominantes en relación a la conducta sexual. Esto refuerza lo planteado por Plomin, DeFries y McClearn (1980) al respecto de los beneficios adaptativos que tiene el ser dominante, es decir, mayor acceso a recursos alimenticios, a más hembras, etc., lo que asegura su reproducción y supervivencia. Así también, en el presente experimento se observó que las diferencias en cuanto al estatus se hicieron más evidentes en los silvestres que en los Balb/cAnN, de tal manera que la medición de las respuestas sexuales reveló valores más extremos en la primera cepa que en la segunda. Esto probablemente se haya debido a que los silvestres, por tratarse de una cepa no endogámica, sean más eficientes, aun cuando la cepa Balb/cAnN tiene fama de reproducirse con rapidez y facilidad en condiciones de laboratorio en comparación con otras (Oortmerssen, 1971). Esto es posiblemente un efecto de la isogenia, en donde al seleccionarse

artificialmente ciertos caracteres de interés científico, otros se vean también afectados, ya sea porque están ligados a loci similares o por efectos pleiotrópicos o epistáticos de los genes involucrados en la expresión de estos caracteres. De cualquier manera es muy conocido entre veterinarios y criadores el "vigor híbrido" de las cepas exogámicas, donde la expresión conductual es mayor y más vigorosa.

Aunque no fue cuantificado, los sujetos subordinados, sobre todo aquellos de la cepa silvestre, presentaron cuantiosas heridas en cadera y cola, lo que apoya lo encontrado por Welch y Welch (1971) y Desjardins, Maruniak y Bronson (1973) en los sujetos subordinados utilizados en sus experimentos quienes también presentaban este tipo de heridas, lo que a su vez sugiere que son un índice confiable para la determinación de las relaciones dominancia-subordinación; hecho también observado en ratas intrusas a poblaciones ya establecidas (Blanchard, Pank, Fellows y Blanchard, 1985). Inclusive, es posible atribuir parcialmente a estas heridas las malas ejecuciones sexuales de los subordinados, donde las ventajas copulatorias obtenidas por los dominantes se debieran al deterioro físico de los subordinados.

EXPERIMENTO II

EFFECTO DE LA ORINA DE RATON SOBRE LA CONDUCTA SEXUAL

Conceptualizar el papel funcional de cualquier acción feromonal debe iniciarse cuestionándose si el estatus social, ejerce un efecto sobre la conducta en condiciones naturales. Un rasgo constante de toda la población de ratones es la propensión de los machos a ser agresivos hacia otros machos. Esta conducta constituye la base de la estructura social de esta especie (Bronson y Coquelin, 1980).

Se ha demostrado que el aislamiento no solo incrementa la agresividad en los ratones, sino también la probabilidad de que el ratón se vuelva dominante al ser reintegrado a un grupo social. Incluso, en ocasiones los sujetos subordinados, al ser aislados por varias semanas, se convierten en dominantes al ser puestos nuevamente en situaciones sociales (Welch y Welch, 1971; Desjardins, Maruniak y Bronson, 1973).

Existe una correlación positiva entre la agresividad y la producción de olores aversivos a los machos y atractivos a las hembras, donde incluso estas últimas evitan las áreas marcadas por machos no agresivos (Sandnabba, 1985). Sin embargo, los animales extraídos de cepas agresivas, criados por generaciones pueden aprender conductas no agresivas y su olor pierde las características aversivas para los machos y atractivas para las hembras (Sandnabba, 1986).

El factor aversivo de los machos se encuentra principalmente en la orina de sujetos aislados o dominantes mientras que los subordinados o castrados no lo presentan (Jones y Nowell, 1973a, 1973b, 1974). Esta propiedad aversiva de la orina se pierde cuando se agrupan animales previamente aislados, por lo que se ha planteado que se requieren de ciertas condiciones para que se libere la feromona aversiva, encontrándose que el aislamiento es la más efectiva (Jones y Nowell, 1974). Se ha concluido que uno de los factores determinantes en el establecimiento y mantenimiento de las relaciones sociales, lo constituyen las feromonas que, en condiciones naturales, rara vez operan en ausencia de otras señales sensoriales y nunca fuera del contexto del medio (Vandenbergh, 1988). Es así como la conducta sexual de los mamíferos incluye un arreglo de factores físicos y sociales relacionados en gran medida con la comunicación feromonal a través de la orina (Bronson, 1974), hecho particularmente relevante en el caso de organismos que viven en ambientes oscuros como los ratones.

Por otro lado, también se ha planteado que una de las funciones del marcaje urinario es suprimir la actividad reproductiva de los miembros subordinados (Epple, 1986; Kappeler, 1990) por medio de componentes volátiles que inducen un decremento en la testosterona plasmática (Schilling, Perret & Predine, 1984; Kappeler, 1990).

El presente experimento tuvo como objetivo investigar los efectos que tiene la orina de ratones macho (Mus musculus),

tanto dominantes como subordinados, sobre la conducta sexual de congéneres que han estado viviendo aislados. En vista de lo propuesto por los autores antes mencionados y en referencia a los resultados reportados en el experimento anterior, en relación a la cantidad de estímulos ambientales y sociales requeridos para la inhibición de algunos componentes del comportamiento sexual en animales subordinados, la hipótesis de trabajo fue que la orina de ratones dominantes o subordinados no acarrearía cambios de la conducta sexual de los animales experimentales. La hipótesis alternativa, por el contrario, proponía que la exposición a orina de animales dominantes disminuiría la conducta sexual de los ratones experimentales, en tanto que la exposición a orina de animales subordinados no tendría mayores efectos que la exposición a líquidos inertes, como el agua.

MATERIAL Y METODO

Sujetos

Se emplearon 114 ratones machos Mus musculus de ocho semanas de edad al inicio del experimento, pertenecientes a la cepa Balb/cAnN obtenidos del Bioterio del Instituto de Investigaciones Biomédicas de la Universidad Nacional Autónoma de México. También se utilizaron 45 ratones hembras de la cepa Balb/cAnN de ocho semanas de edad al inicio del experimento. Todos los animales fueron mantenidos en ciclos de luz-obscuridad 12/12 (luz de las 16:00 a las 4:00 hrs), temperatura constante de 24°C y acceso libre a agua y alimento.

Material

Se utilizaron cajas-habitación trapezoidales de acrílico para roedor con las siguientes dimensiones aproximadas: base menor 28 x 18 cm., base mayor 32 x 23 cm., 15 cm. de altura y tapa de rejilla metálica. Además cajas de vidrio de 50 x 25 x 30 cm. con tapa de rejilla metálica.

Procedimiento

Setenta ratones se mantuvieron aislados individualmente durante 7 semanas en las cajas de acrílico trapezoidales. A partir de la segunda semana estos animales fueron asignados a uno de los tres subgrupos siguientes: 22 sujetos fueron expuestos a orina de ratón dominante, 22 a orina de ratón

subordinado y 26 a agua.

La orina se recolectó de los cuarenta y cuatro sujetos Balb/cAnN (22 dominantes y 22 subordinados) empleados y descritos en el experimento anterior, de la siguiente manera: se inmovilizaba al sujeto y se apretaban suavemente sus costados en la parte más próxima a la vejiga (Drickamer, 1984). La orina así obtenida se mezclaba con la de todos los sujetos que pertenecían al mismo subgrupo (dominante o subordinado) y se aplicaba diariamente en el hocico de los sujetos asignados a los diferentes grupos experimentales usando un pincel embebido en orina y posteriormente cepillando cinco veces las vibrisas. Este procedimiento también fue utilizado con el último subgrupo sustituyendo la orina por agua.

Para los 70 ratones machos, la primera semana se consideró como de habituación al habitat y, simultáneamente a los procedimientos descritos anteriormente, fueron sometidos a seis pruebas individuales de ejecución sexual, cuatro de las cuales se llevaron a cabo al inicio de la segunda semana (una diaria), una al finalizar la cuarta y una al finalizar la séptima semana.

Dichas pruebas duraban 60 minutos y en ellas se registraban el número de montas e intromisiones, las latencias de cada una de estas conductas, así como de la eyaculación.

Las 45 hembras que participaron en la prueba de ejecución sexual fueron estrogenizadas (5 µg de valerianato de estradiol subcutáneo diariamente) con el fin de aumentar su

receptividad sexual (Morali y Beyer, 1979).

Para los análisis estadísticos se aplicó la Prueba z de proporciones y la Prueba de Newman Keuls para comparaciones pareadas.

RESULTADOS

El 84.61% de los sujetos pintados con agua presentaron la conducta de monta en el último día antes de iniciar el tratamiento, el 53.84% en el 21º día de tratamiento y el 61.53% en el 42º. Por otro lado, 77.27% de los sujetos pintados con orina de dominante montaron en el último día antes de iniciar el tratamiento, el 86.36% en el 21º día de tratamiento y el 59.09% en el 42º. Así mismo se encontró que el 72.72% de los sujetos pintados con orina de subordinado presentaron montas en el último día antes de iniciar el tratamiento experimental, 59.09% en el 21º día de tratamiento y 54.54% en el 42º. (Figura 9).

Al analizar la proporción de sujetos que presentaron monta se observaron diferencias significativas a los 21 días después de iniciado el tratamiento para las comparaciones entre los grupos pintados con orina de dominante vs agua ($z = 3.143$, $P = 0.0008$) y los pintados con orina de subordinado vs pintados con orina de dominante ($z = 2.134$, $P = 0.01$). En cambio no hubo diferencias significativas en la proporción de sujetos expuestos a orina de subordinado al comparárseles con el control. A los 42 días de tratamiento no se encontraron diferencias significativas entre ninguno de los grupos.

En lo que respecta a la conducta de intromisión (Figura 10), el 30.76% del grupo pintado con agua la presentaron en el último día antes de iniciar el tratamiento, el 26.92% en el 21º día de

tratamiento y el 7.69% en el 42°; el 59.09% de los sujetos pertenecientes al grupo pintado con orina de dominante exhibieron intromisiones en el último día antes de iniciar el tratamiento, el 22.72% en el 21° día de tratamiento y el 45.45% en el 42°. Para el grupo pintado con orina de subordinado, se observó que el 50% de sus miembros mostraron intromisiones en el último día antes de iniciar el tratamiento y a los 21 días después de iniciado y el 45.45% en el 42° día.

Con respecto a la proporción de sujetos que presentaron intromisión fueron estadísticamente significativas las diferencias en las comparaciones entre los grupos pintados con orina de dominante vs pintados con agua para el día 42 después de iniciado el tratamiento ($z = 3.191, P=0.0007$) y pintados con orina de subordinado vs pintado con orina de dominante en el día 21 de tratamiento experimental ($z=1.963, P<0.05$). Por otro lado también fueron estadísticamente significativas las diferencias entre los sujetos pintados con agua vs pintados con orina de subordinado para el día 21 ($z = 1.677, P< 0.05$) y el día 42 ($z = 3.191, P = 0.0007$), resultando las demás comparaciones estadísticamente no significativas.

Finalmente, en relación a la conducta de eyaculación, el 3.84% de los sujetos pintados con agua la exhibieron durante el último día antes de iniciar el tratamiento experimental, siendo ésta la única ocasión en que la mostraron. Por otro lado, el 9.09% de los sujetos pintados con orina de dominante la presentaron durante el último día antes de iniciar el

tratamiento experimental y el 4.54% durante el 21º día de tratamiento, no eyaculando durante el 42º día. En el caso del grupo pintado con orina de subordinado, solo el 4.54% eyacularon durante el último día antes de iniciar el tratamiento y durante el día 21, sin presentar esta respuesta en el 42º día.

En lo que respecta a la conducta de eyacuación, ninguna comparación resultó estadísticamente significativa.

Debido a que se observó que la variabilidad intragrupo, desde los primeros registros antes del tratamiento, era mayor que la variabilidad entre grupos, se decidió agrupar los datos de todos los sujetos de las sesiones sin tratamiento para tomarse como línea base, de acuerdo al método empleado por de-Waal (1987), contra el cual se compararon las frecuencias y latencias de respuesta durante el tratamiento por medio del análisis de Newman Keuls para comparaciones pareadas.

Los resultados de este análisis mostraron que en relación al número de montas (Figura 11), la comparación con la línea base y los sujetos pintados con orina de subordinado resultó significativamente mayor para el 21º día de tratamiento ($t = -2.573$, $P < 0.05$) y para el 42º ($t = -2.280$, $P < 0.05$). Por otra parte, para los animales tratados con orina de dominante se aprecia una tendencia a incrementarse significativamente el número de montas para el día 42 ($t = -1.946$, $P =$). En los animales pintados con agua no hubo cambios significativos.

En lo que se refiere a la latencia de monta (Figura 12), el grupo pintado con agua mostró latencias significativamente mayores a la línea base en el 21º día de tratamiento ($t = -5.468$, $P < 0.001$), así como en el 42º ($t = -2.846$, $P = 0.01$). También resultaron significativamente mayores las diferencias entre los sujetos pintados con orina de dominante y la línea base tanto en el 21º día de tratamiento ($t = -2.845$, $P = 0.01$), como en el 42º ($t = -2.429$, $P < 0.05$).

El número de intromisiones (Figura 13) fue significativamente mayor que la línea base en los ratones pintados con agua ($t = -5.291$, $P < 0.001$) en el 21º día y en los sujetos pintados con orina de dominante tanto en el 21º día ($t = -2.202$, $P < 0.05$), como en el 42º ($t = -2.832$, $P = 0.01$).

En lo que respecta a la latencia de intromisión (Figura 14) se observó que las diferencias resultaron ser significativamente mayores en comparación con la línea base en los sujetos pintados con agua en el 42º día de tratamiento ($t = -5.06$, $P < 0.001$). También fue significativamente mayor que la línea base la latencia de intromisión de los sujetos pintados con orina de dominante tanto en el día 21º de tratamiento ($t = -4.132$, $P < 0.001$), como en el 42º ($t = -2.790$, $P = 0.01$) y significativamente menor que la línea base las latencias de los sujetos pintados con orina de subordinado en el 21º día ($t = 3.693$, $P < 0.001$).

Por lo que respecta a la latencia de eyaculación no se observaron diferencias estadísticamente significativas.

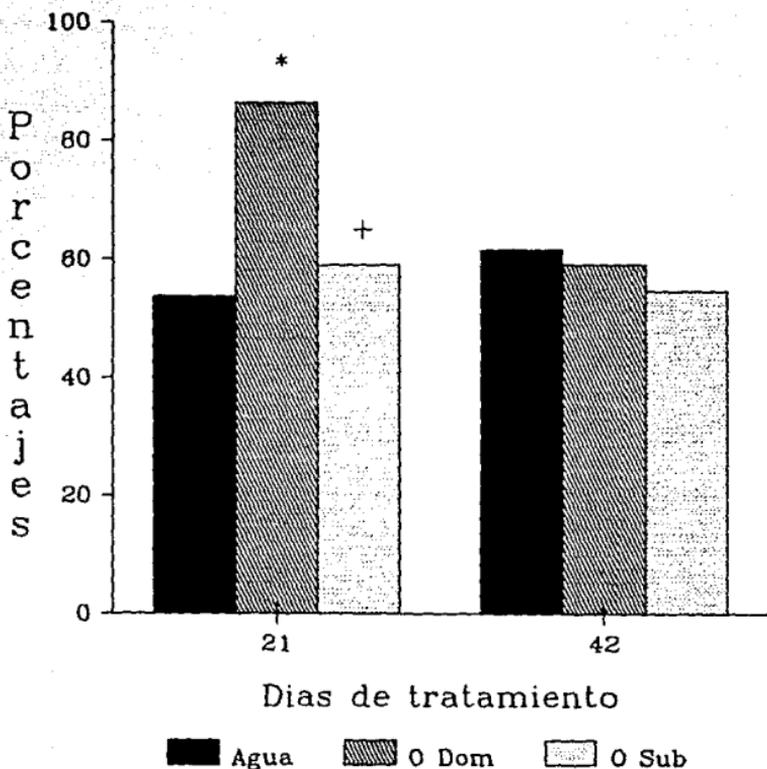


Figura 9. Porcentaje de sujetos que mostraron conducta de monta.

* $P < .001$ vs agua, + $P = .01$ vs o. dom.

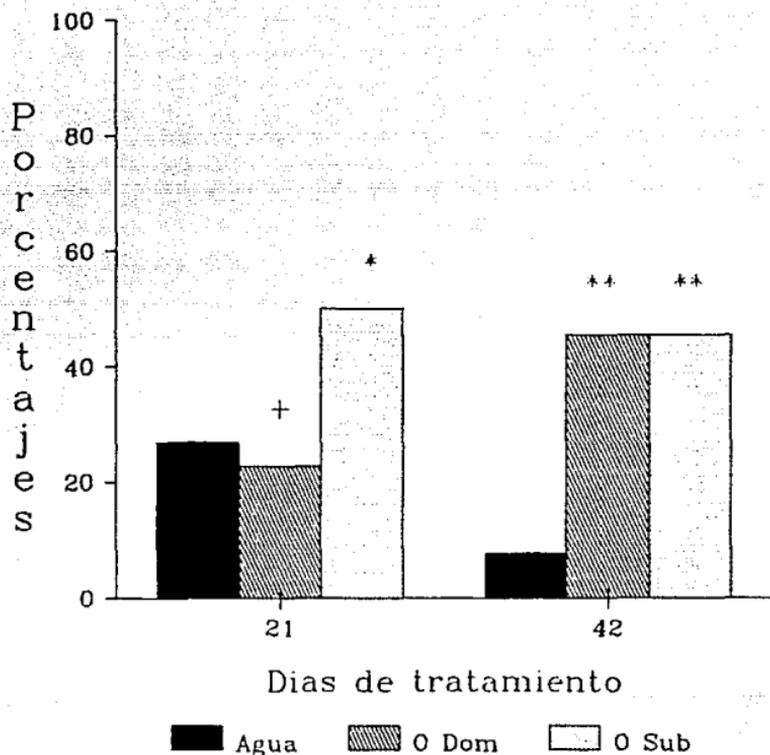


Figura 10. Porcentaje de sujetos que presentaron intromision. * $P=.05$ vs agua, + $P=.05$ vs o.sub, ** $P<.001$ vs agua

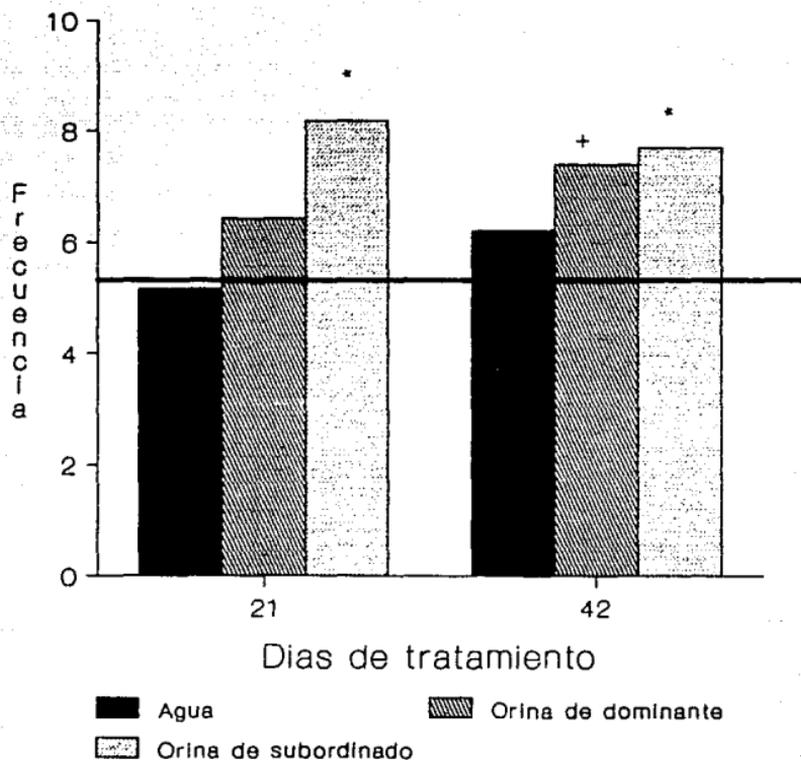


Figura 11. Comparaciones del número de montas entre grupos.

* $P < .05$ + $P < .05$

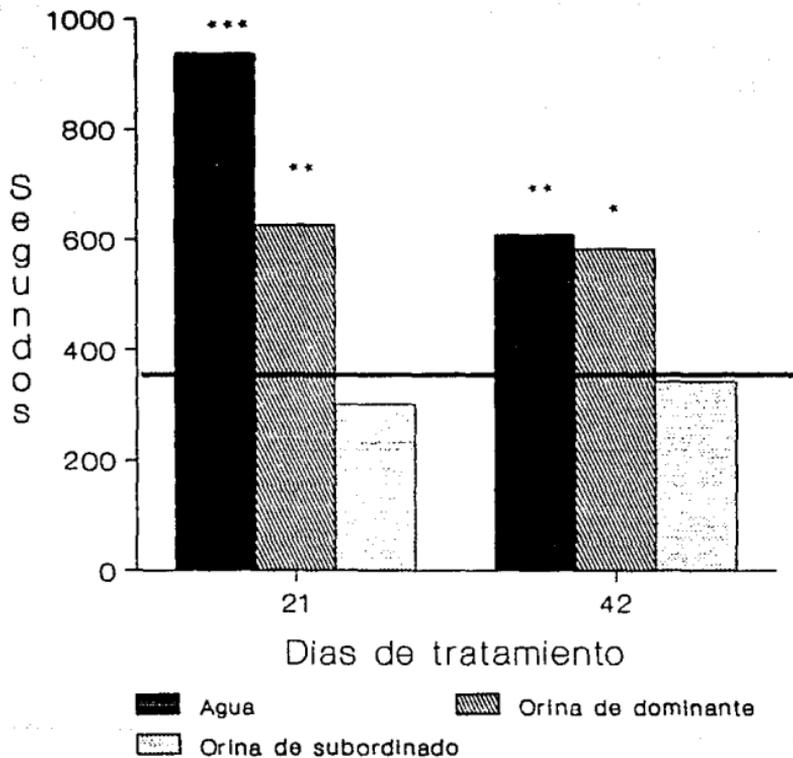


Figura 12. Latencia de montas en sujetos pintados.

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$

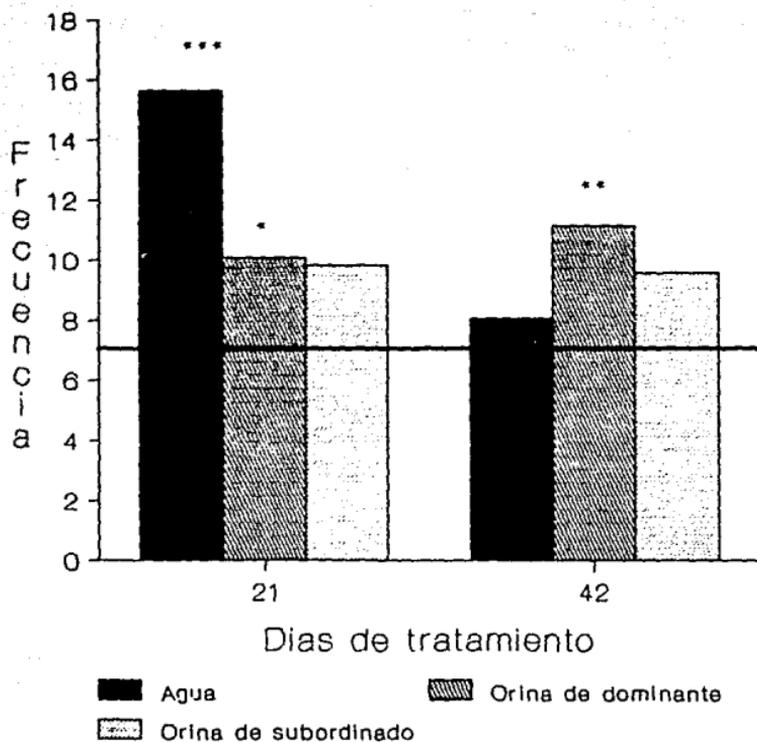


Figura 13. Número de intromisiones en sujetos pintados.

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$

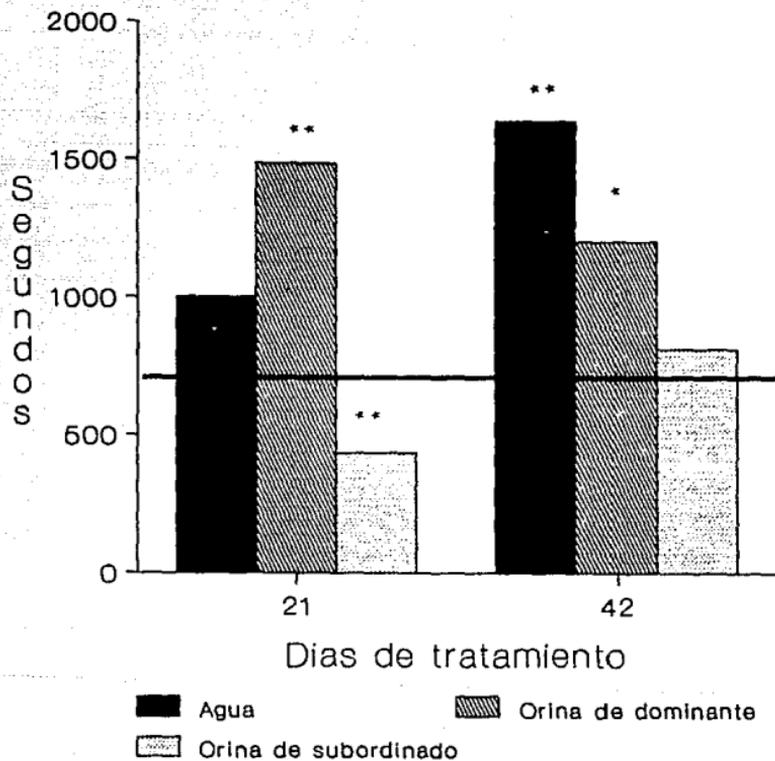


Figura 14. Latencia de intromisión en sujetos pintados.

* $P < .01$, ** $P < .001$

DISCUSION

En general se observaron mejores ejecuciones en el 21º día después de iniciado el tratamiento que en el 42º; presentando un mayor número de montas los sujetos pintados con orina de dominante durante el día 21, mismo día en la que mostraron el mayor número de intromisiones los sujetos pintados con orina de subordinado. La conducta de eyaculación se presentó en una proporción muy baja (Figuras 8-10).

Al analizar los resultados de las comparaciones de las diferentes variables de conducta sexual contra la línea base (Figuras 11-14), se observa que los sujetos pintados con orina de subordinado fueron los que mostraron las frecuencias de monta más altas en el día 21, a la vez que mostraron las latencias de monta e intromisión más bajas. En este tipo de análisis también se obtuvieron resultados diferenciales en el 21º y en el 42º día de tratamiento.

Dados los resultados anteriores se rechaza la hipótesis nula y se acepta la hipótesis de que los sujetos que estuvieron expuestos a la orina de subordinado se comportarían sexualmente como dominantes, ya que fue este grupo el que mostró las ejecuciones más eficientes, de acuerdo a la definición de Fernández-Guasti, Escalante y Agmo (1989); Fernández-Guasti, Escalante, Hong y Agmo (1990); Fernández-Guasti, Roldán-Roldán, Saldivar (1990), al presentar el porcentaje menor de sujetos que montaron, el porcentaje mayor de sujetos que tuvieron intromisión

y las latencias de intromisión más cortas; lo que sugiere la presencia de una feromona en la orina de los ratones.

Por otra parte, la gran variabilidad intragrupo encontrada en el presente experimento podría explicarse, desde el punto de vista de la Biología evolutiva, por las ventajas que representa la diferenciación, ya que los individuos del mismo grupo se ven forzados a llevar una enorme competencia entre ellos y el ser diferente puede significar tener una ventaja en la lucha por la consecución de una pareja sexual, así como tener una menor susceptibilidad a la infección por los patógenos comunes a los miembros de la comunidad (Santillán-Doherty, Arenas, Chiappa y Mondragón-Ceballos, 1991).

Aunque no fue cuantificado en este experimento, es importante señalar que durante las pruebas de ejecución sexual, todas las hembras rechazaban a los sujetos subordinados y pintados con orina de dominante, lo que apoyaría lo sugerido por Sandhabba (1985, 1986) al respecto de los olores aversivos a machos y atractivos a hembras en relación a la agresividad y la relación dominancia-subordinación.

DISCUSION GENERAL

A partir de los resultados obtenidos en ambos experimentos hemos observado que el comportamiento sexual puede afectarse por una feromona promotora (Albone y Shirley, 1984) dado que las diferencias se presentan en forma evidente tras 21 días de tratamiento, aunque los efectos sobre la ejecución no son tan evidentes a los 42 días de tratamiento. La aparente abolición del efecto feromonal puede deberse a un aprendizaje específico, donde el haber tenido la posibilidad de apareamiento sin contratiempos durante la prueba a los 21 días influya significativamente, restaurando la ejecución normal e interfiriendo con el tratamiento. Otra posible explicación a lo anterior se relaciona con el efecto que ejerza la interacción feromonal aunada al encuentro físico con otro macho. En el presente trabajo solo se investigaron los efectos del primer componente, el olfativo, el cual solamente ocasionó efectos ligeros sobre la conducta copulatoria apoyando la idea de Drickamer (1983) y Ferris, Axelson, Shinto y Albers, (1987) concerniente a que la comunicación química no es en si condición suficiente para facilitar cambios conductuales y fisiológicos en el receptor. Otra posibilidad radica en que la duración de los efectos de la feromona sean limitados (Drickamer, 1983) teniendo una forma de curva bitónica con un período pico, habiéndose hecho las pruebas en una parte de esa curva (21 y 42 días), por

lo que se sugiere que los registros se hagan en períodos más cortos (cada tres días por ejemplo) ya que es posible que para procesos que conlleven la inhibición sostenida de una respuesta (como sería la sexual en el subordinado por el dominante) sea necesaria la presencia continua y prolongada tanto del estímulo físico (presencia del dominante, por ejemplo) como del feromonal, efecto que también se ha observado para el disparo de otras respuestas mediadas por feromonas, como es el caso del inicio de la pubertad en ratonas (Drickamer, 1983, 1984).

Bronson (1974) y Vandenbergh (1988) han enfatizado que la conducta sexual de los mamíferos incluye un arreglo de factores físicos y sociales relacionados en gran medida con la comunicación feromonal a través de la orina, siendo esta última una condición limitante ya que la ausencia de referencias odoríferas puede retrasar, malograr o inhibir las conductas pertinentes a una cierta interacción (Connor y Lynds, 1977; Bean, 1982; Langley y Weigand, 1986; Eisthen, Wysocki y Beauchamp, 1987).

En términos generales se puede decir que los sujetos silvestres dominantes fueron los que presentaron la conducta sexual más efectiva y motivada, siendo los Balb/cAnN dominantes los que les siguen en efectividad, así mismo los sujetos pintados con orina de subordinado muestran las frecuencias de monta más altas y las latencias de monta e intromisión más bajas, por lo que podemos decir que tienen la conducta sexual más facilitada (Fernández-Guasti, Escalante y Agmo, 1989; Fernández-Guasti,

Escalante, Hong y Agmo, 1990; Fernández-Guasti, Roldán-Roldán y Saldivar, 1990). Es importante tomar en cuenta que los paralelismos entre la investigación de conducta sexual experimental y la clínica deben ser tomados con precaución, ya que lo que en investigación animal es considerado como una facilitación de la conducta sexual (reducción en la latencia de eyaculación), en la clínica humana se definiría como una conducta disruptiva de "eyaculación precoz" (Larsson, 1956; Fernández-Guasti, Roldán-Roldán y Saldivar, 1990).

La proporción diferencial de conducta sexual presentada por los sujetos pintados, tanto con orina de dominante como con orina de subordinado, en relación a los sujetos pintados con agua, indica que los ratones sí reciben señales relevantes olorosas del medio a través de la orina. Estas señales afectan la pulsión sexual inhibiéndola, pero no suprimiéndola por completo. Esto sugiere que el efecto feromonal sea más de tipo facilitador que promotor, pues dado el tipo de estructura social del ratón doméstico es poco probable que un ratón macho sea atraído hacia un deme conteniendo un macho residente (o dominante) a menos que las mismas señales olfativas le indiquen que tiene posibilidades de luchar por la tenencia del deme. Así, es posible que el efecto feromonal sea a corto plazo, disminuyendo la motivación sexual en un macho al cruzar el territorio de otro macho sexualmente activo, desapareciendo el suprimirse el olor o ante una situación contradictoria como la del presente experimento (hembra presente,

macho "residente" ausente).

Se ha sugerido (de Catanzaro y Ngan, 1983) que la sola presencia del ratón dominante reduce la conducta sexual del subordinado; a partir de los resultados observados en nuestras investigaciones sugerimos la presencia de un fenómeno de retroalimentación en el que el olor del dominante disminuye la respuesta sexual del subordinado, a la vez que el olor de este último ejerce un efecto facilitador de la conducta sexual del dominante; hecho que ya se ha observado en sujetos C57B1/6j, ya que los miembros de esta cepa no copulan si además de la hembra no hay otro macho presente (Oortmerssen, 1971).

Por otro lado se observaron ciertos efectos de la idiosincracia de los diferentes sujetos, ya que no a todos ellos les afecta por igual la orina de conoespecíficos, pero a los que si lo hace, resulta de consecuencias significativas.

Dado que la conducta de eyacuación observada en nuestros experimentos fue muy escasa no se puede dar una conclusión confiable con respecto a lo planteado por Epple (1986) y Kappeler (1990) acerca de la función del marcaje urinario de suprimir la actividad reproductiva en los miembros subordinados. Lo que si se puede concluir es que, debido a que se observa una gran cantidad tanto en el número de montas como en el de intromisiones, pero poca eficiencia en la eyacuación, la conducta sexual no está facilitada pero el sujeto si está motivado.

Ya para terminar, debido a la problemática encontrada en los presentes experimentos, se sugiere llevar a cabo más pruebas de

Alfonso S. Correa R.

ejecución sexual bajo tratamiento para observar cómo el paso del tiempo o la habituación afectan a la conducta de los sujetos. Cuantificar el rechazo de la hembra a los subordinados con un diseño apropiado. Ampliar el número de cepas utilizadas. Contrabalancear adecuadamente los experimentos ya que la mortandad, sobre todo del grupo silvestre, hizo estragos en el presente trabajo.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Adler, N.T. (1979). On the Physiological Organization of Social Behavior: Sex and Aggression. En: Marler, P. & Vandenbergh, J. G. (Eds). Handbook of Behavioral Neurobiology, Vol. 3 Social Behavior and Communication. Plenum Press, New York. 29-71.
- Albone, E.S. & Shirley, S.G. (1984). Mammalian Semicchemistry. The Investigation of Chemicals Signals Between Mammals. Ed. John Wiley and Sons Limited. London.
- Almagor, U. (1953). Cuck and Private Language: Observations on the Phenomenology of Scent. Human Studies, 13: 253-274.
- Andreolini, F., Jemiolo, B. & Novotny, M. (1987). Dynamics of Excretions of Urinary Chemosignals and the House Mouse (Mus musculus) During the Natural Estrous Cycle. Experientia, 43: 998-1002.
- Bean, N.J. (1982). Modulation of Agonistic Behavior by the Dual Olfactory System in Male Mice. Physiology & Behavior, 29(3): 433-437.
- Benton, D., Goldsmith, J.F., Gamal El-Din, L., Brain, P.F. & Hucklebridge, F.H. (1978). Adrenal Activity in Isolated Mice and Mice of Different Social Status. Physiology and Behavior, 20:449-454.
- Blanchard, R.J., Pank, L., Fellows, D. & Blanchard, D.C. (1985). Conspecific Wounding in Free-ranging R. Norvegicus from Stable and Unstable Populations. The Psychological Record, 35: 329-335.
- Brodsky, L.M., Ankney, C.D. & Dennis, D.G. (1988). The Influence of Male Dominance on Social Interactions in Black Ducks and Mallards. Animal Behaviour, 36(5): 1371-1378.
- Bronson, F.H. (1974). Pheromonal Influences on Reproductive Activities in Rodents. In: Birch, M.C. (Ed.) Pheromones, 344-365. New York: American Elsevier.
- Bronson, F.H. & Coquelin, A. (1980). The Modulation of Reproduction by Priming Pheromones in House Mice: Speculations on Adaptive Function. In: Müller-Schwarze, D. & Silverstein, R.M. (Eds.). Chemical Signals. Plenum Publishing Corporation, 243-265.
- Bruce, H.M. (1959). An Exteroceptive Block to Pregnancy in the Mouse. Nature, 184: 105.

- Clapperton, B.K. (1989). Scent-Marking Behaviour of the Ferret, Mustela furo L. Animal Behaviour, 38: 436-446.
- Clulow, F.V. & 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. & Thiessen, D.D. (1986). Chemocommunication Among Prey and Predator Species. Animal Learning and Behavior, 14: 90-92.
- Colby, D.R. & Vandenbergh, J.G. (1974). Regulatory Effects of Urinary Pheromones on Puberty in the Mouse. Biology of Reproduction, 11: 268.
- Connor, J.L. & 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.
- Coopersmith, C.B. & Lenington, S. (1990). Preferences of Female Mice for Males whose t-Haplotype Differs from their Own. Animal Behaviour, 40(6): 1179-1192.
- Cutter, W.B., Preti, G., Krieger, A., Huggins, G.R., Garcia, C.R. & Lawley, H.J. (1986). Human Axillary Secretions Influence Women's Menstrual Cycles: The Role of Donor Extract From Men. Hormones and Behavior, 20: 463-473.
- Davis, V.J. & Bellamy, D. (1974). Effects of Female Urine on Social Investigation in Male Mice. Animal Behaviour, 22: 239-241.
- de Catanzaro, D. & Gorzalka, B. (1980). Sexual Arousal in Male Mice: Effects of Brief Periods of Isolation or Grouping. Behavioral and Neural Biology, 28: 442-453.
- de Catanzaro, D. & Ngan, E.T. (1983). Dominance in Intermale Encounters and Subsequent Sexual Success in Mice. Journal of Comparative Psychology, 93(3): 269-278.
- de Catanzaro, D. (1987). Differential Sexual Activity of Isolated and Grouped Male Mice Despite Testosterone Administration. Behavioral and Neural Biology, 48: 213-221.
- de Catanzaro, D. (1988). Effect of Predator Exposure upon Early Pregnancy in Mice. Physiology and Behavior, 43: 691-696.
- de Waal, F.B. (1987). Tension Regulation and Nonreproductive Functions of Sex in Captive Bonobos (Pan paniscus). National Geographic Research, 3(2): 318-335.

Orina y conducta sexual

- Desjardins, C., Maruniak, J.A. & Bronson, F.H. (1973). Social Rank in House Mice: Differentiation Revealed by Ultraviolet Visualization of Urinary Marking Patterns. Science, 182: 939-941.
- Dewsbury, D.A. (1979). Description of Sexual Behavior in Research on Hormone-Behavior Interactions. En: Beyer, C. (Ed). Endocrine Control of Sexual Behavior. Raven Press, New York.
- Dewsbury, D.A. (1985). Studies of Pericopulatory Pregnancy Blockage and the Gestation Period in Deer Mice (Peromyscus maniculatus). Hormones and Behavior, 19: 164-173.
- Dewsbury, D.A. (1990). Fathers and Sons: Genetic Factors and Social Dominance in Deer Mice, Peromyscus maniculatus. Animal Behaviour, 39:284-289.
- Diaz, J.L. & Asai, M. (1990). Dominant Mice Show Much Lower Concentrations of Methionine-Enkephalin in Brain Tissue than Subordinates: Cause or Effect. Behavioural Brain Research, 39: 275-280.
- Dobkin de Rios, M. & Hyden, B. (1985). Odorous Differentiation and Variability in the Sexual Division of Labor Among Hunter/Gatherers. Journal of Human Evolution, 14: 219-228.
- Drickamer, L.C. (1974). Sexual Maturation of Female House Mice: Social Inhibition. Developmental Psychobiology, 7: 257-265.
- Drickamer, L.C. (1983). Effect of Period of Grouping of Donors and Duration of Stimulus Exposure on Delay of Puberty in Female Mice by a Urinary Chemosignals from Grouped Females. Journal of Reproduction and Fertility, 69: 723-727.
- Drickamer, L.C. (1984). Acceleration of Puberty in Female Mice by a Urinary Chemosignal from Pregnant or Lactating Females: Timing and Duration of Stimulation. Developmental Psychobiology, 17(5): 451-455.
- Drickamer, L.C. (1987). Intermittent Stimulation and Acceleration of Puberty by Urinary Chemosignals in Female Mice (Mus musculus domesticus). Biology of Reproduction, 37: 89-95.
- Egid, K. & Lenington, S. (1987). Responses of Male Mice Odors of Females: Effects of T-and H-2-Locus Genotype. Behavioral Genetics, 15: 287-295.
- Eisthen, H., Wysocki, Ch. & Beauchamp, G.K. (1987). Behavioral Responses of Male Guinea Pigs to Conspecific Chemical Signals Following Neonatal Vomeronasal Organ Removal. Physiology & Behavior, 41(5): 445-449.

- Epple, G. (1986). Communication by Chemical Signals. En: Mitchel, G. & Erwin, J. (Eds.). Comparative Primate Biology 2A., 531-580. New York: A.R. Liss.
- Fadem, B.H. & Cole, E.A. (1985). Scent-Marking in the Grey Short-Tailed Opossum (Monodelphis domestica). Animal Behaviour, 33(3): 730-738.
- Farabollini, F. (1987). Behavioral and Endocrine Aspects of Dominance and Submission in Male Rabbits. Aggressive Behavior, 13: 247-258.
- Fernández, A., Saldivar, A., Picazo, O. y Roldán, G. (1990). Relaciones entre la Ansiedad y la Conducta Sexual en Roedores. Salud Mental, 13 (3): 35-44.
- Fernández-Guasti, A., Escalante, A. & Agmo, A. (1989). Inhibitory Action of Various 5-HT_{1B} Receptor Agonists on Rat Masculine Sexual Behaviour. Pharmacology Biochemistry & Behavior, 34(4): 811-816.
- Fernández-Guasti, A., Escalante, A., Hong, E. & Agmo, A. (1990). Behavioural Actions of the Serotonergic Anxiolytic Indorenate. Pharmacology Biochemistry and Behavior, 37(1): 83-88.
- Fernández-Guasti, A., Roldán-Roldán, G. & Saldivar, A. (1990). Pharmacological Manipulation of Anxiety and Male Rat Sexual Behavior. Pharmacology Biochemistry and Behavior, 35(1): 263-267.
- Ferris, C.F., Axelson, J.F., Shinto, L.H. & Albers, H.G. (1987). Scent Marking and the Maintenance of Dominant/Subordinate Status in Male Golden Hamsters. Physiology and Behavior, 40: 661-664.
- Filsinger, E.E., Monte, W.C., Braun, J.J. & Linder, D.E. (1984). Human (Homo sapiens) Responses to the Pig (Sus scrofa) Sex Pheromone 5 Alpha-androst-16-en-3-one. Journal of Comparative Psychology, 93(2): 219-222.
- Gangrade, B.K. & Dominic, C.J. (1984). Evaluation of the Involvement of the Pheromonal Influences on the Oestrous Cycle of Laboratory Mice. Experimental and Clinical Endocrinology, 34: 13-19.
- Gorzalka, B. & de Catanzaro, D. (1979). Pituitary-Adrenal Effects on Sexual Behavior in Isolated and Group-House Mice. Physiology and Behavior, 22: 939-945.
- Hailman, J.P. (1985). Ethology Zoosemiotic and Sociobiology. American Zoologist, 25: 695-705.

- Henry, J.D. (1977). The Use of Urine Marking in the Scavenging Behaviour of the Red Fox (*Vulpes vulpes*). Behaviour, 61 : 82-106.
- Hölldobler, B. (1973). Chemische Strategie beim nahrungserwerb der diebsameise (*Solenopsis fugax* Latr.) un der pharaomeise (*Monomorium pharaonis* L.). Oecologia, Berlin, 11: 371-380.
- Houck, L.D. & Reagan, N. (1990). Male Courtship Pheromones Increase Female Receptivity in a Plethodontid Salamander. Animal Behaviour, 39: 729-734.
- Izard, M.K. & Vandenbergh, J.G. (1982). The Effects of Bull Urine on Puberty and Calving Date in Crossbred Beef Heifers. Journal of Animal Science, 55(5): 1160-1168.
- Jaisson, P. (1975). Comment des Fourmis Apprennent à Soigner Leur Progeniture. La Recherche, 6(58): 680-683.
- Jones, R.B. & Nowell, N.W. (1973a). Aversive and Aggression Promoting Properties of Urine From Dominant and Subordinate Male Mice. Animal Learning Behavior, 1(3): 207-210.
- Jones, R.B. & Nowell, N.W. (1973b). The Effect of Urine on the Investigatory Behaviour of Male Albino Mice. Physiology and Behavior, 11: 35-38.
- Jones, R.B. & Nowell, N.W. (1974). The Urinary Aversive Pheromone of Mice: Species, Strain and Grouping Effects. Animal Behaviour, 22: 187-191.
- Kappeler, P.M. (1990). Social Status and Scent-Marking Behaviour in *Lemur catta*. Animal Behaviour, 40(4): 774-776.
- Katano, O. (1990). Dynamic Relationships Between the Dominance of Male Dark Chub, *Zacco temmincki*, and their Acquisition of Females. Animal Behaviour, 40 (6): 1018-1034.
- 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.
- Langley, W.M. & Weigand, A. (1986). Importance of Tactile and Olfactory Cues to the Inhibition of the Grasshopper Mouse's Attack Trough Toxicosis. Behavioral and Neural Biology, 46: 337-347.
- Larsson, K. (1956). Conditioning and Sexual Behavior in the Male Albino Rat. Stockholm: Almqvist and Wiksell.
- Larsson, K. (1979). Features of the Neuroendocrine Regulation of Masculine Sexual Behavior. En: Beyer, C. (Ed.). Endocrine Control of Sexual Behavior. Raven Press, New York.

- Lee, S. van der. & 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. & 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.
- Levin, R.N. & Johnston, R.E. (1986). Social Mediation of Puberty: An Adaptive Female Strategy? Behavioral and Neural Biology, 46: 303-324.
- Michael, R.P. (1975). Hormones and Sexual Behavior in the Female. Hospital Practice. December: 69-76.
- Monder, H., Lee, C.T., Donovick, P.J. & Burright, R.G. (1978). Male Mouse Urine Extract Effects on Pheromonally Mediated Reproductive Functions of Female Mice. Physiology and Behavior, 20: 447-452.
- Morali, G. & Beyer, C. (1979). Neuroendocrine Control of Mammalian Estrous Behavior. En: Beyer, C. (Ed). Endocrine Control of Sexual Behavior. Raven Press, New York.
- 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.
- Peden, B.F. & Timberlake, W. (1990). Environmental Influences of Flank Marking and Urine Marking by Female and Male Rats. Journal of Comparative Psychology, 104(2): 122-130.
- Plomin, R., DeFries, J.C. & McClearn, G.E. (1980). Behavioral Genetics. A Primer. W.H. Freeman and Company, San Francisco, USA.
- Preti, G., Cutter, W.V., Christensen, C.M., Lawley, H., Huggins, G. R. & Garcia J.R. (1987). Human Axillary Extracts: Analysis of Compounds from Samples which Influence Menstrual Timing. Journal of Chemical Ecology, 13(4): 717.
- Regnier, F.E. (1971). Semochemicals-Structure and Function. Biology of Reproduction, 4: 309-326.
- Richner, H. (1989). Phenotypic Correlates of Dominance in Carrion Crows and their Effects on Acces to Food. Animal Behaviour, 38: 606-602.

- 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.
- Rowell, T.E. (1974). The Concept of Social Dominance. Behavioral Biology, 11:131-154.
- 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.
- Santillán-Doherty, A.M., Arenas, V., Chiappa, P. y Mondragón-Ceballos, R. (1991). La "Personalidad" y el Comportamiento de los Macacos Ccla de Muñón: Efectos del Sexo, la Edad y el Rango Social. Anales del Instituto Mexicano de Psiquiatría, 2: 102-109.
- Schilling, A., Perret, M. & Predine, J. (1984). Sexual Inhibition in a Prosimian Primate: A Pheromone-Like Effect. Journal of Endocrinology, 102: 143-151.
- Schleidt, M. & Genzel, C. (1990). The Significance of Mother's Perfume for Infants in the First Weeks of Their Life. Ethology and Sociobiology, 11: 145-154.
- Sebeok, T.A. (1965). Animal Communication. Science, 147: 1006-1014.
- Smale, L., Pedersen, J.M., Block, M. & Zucker, I. (1990). Investigation of Conspecific Male Odours by Female Prairie Voles. Animal Behaviour, 39: 768-774.
- Smith, B.A. & Block, M.L. (1989). Preference of Mongolian Gerbils for Salivary Cues: A Developmental Analysis. Animal Behaviour, 39: 512-521.
- Smith, J.L.D., McDougall, Ch. & Miquelle, D. (1989). Scent-Marking in Free-Ranging Tigers, Panthera tigris. Animal Behaviour, 37: 1-10.
- Stevens, E.F. (1988). Contests Between Bands of Feral Horses for Access to Fresh Water: The Resident Wins. Animal Behaviour, 36(6): 1851-1853.
- Vandenbergh, J.G. (1983). Pheromones and Mammalian Reproduction. In: Knobil, E. & Neill, J. (Eds). The Physiology of Reproduction. Raven Press, Ltd. New York, pp. 1679-1696.

- Welch, A.S. & Welch, B.C. (1971). Isolation, Reactivity and Aggression: Evidence for an Involvement of Brain Catecholamines and Serotonin. In: Eleftheriou, B.E. & Scott, J.P. (Editors) The Physiology of Aggression and Defeat. Plenum Press, New York-London.
- Weldon, P.J., Divita, F.M. & Middendorf, G.A. III. (1987). Responses to Snake Odors by Laboratory Mice. Behavioural Processes, 14: 137-146.
- Whitten, W.K. (1959). Occurrence of Anoestrus in Mice Caged in Groups. Journal of Endocrinology, 18: 102-107.
- 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. (1975). Sociobiología. La Nueva Síntesis. Ed. Omega. Barcelona, España (1980).
- Witt, D.M., Carter, C.S., Caristead, K. & Read, L.D. (1988). Sexual and Social Interactions Preceding and During Mate-Induced Oestrus in Prairie Voles. Microtus ochrogaster. Animal Behaviour, 36: 1465-1471.
- Wysocki, C.J., Nyby, J., Whitney, G., Beauchamp, G.K. & Katz, Y. (1982). The Vomeronasal Organ: Primary Role in Mouse Chemosensory Gender Recognition. Physiology and Behavior. 29: 315-327.
- Yamasaki, K., Boyse, E.A., Mike, V., Thaler, H.T., Mathieson, B.J., Abbott, J., Boyse, J., Zayas, Z.A. & Thomas, L. (1976). Control of Mating Preferences in Mice by Genes in the Major Histocompatibility Complex. Journal of Experimental Medicine, 144: 1324-1335.

- 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.
- Rowell, T.E. (1974). The Concept of Social Dominance. Behavioral Biology, 11:131-154.
- 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.
- Santillán-Doherty, A.M., Arenas, V., Chiappa, P. y Mondragón-Ceballos, R. (1991). La "Personalidad" y el Comportamiento de los Macacos Cola de Muñón: Efectos del Sexo, la Edad y el Rango Social. Anales del Instituto Mexicano de Psiquiatria, 2: 102-109.
- Schilling, A., Perret, M. & Pridine, J. (1984). Sexual Inhibition in a Prosimian Primate: A Pheromone-Like Effect. Journal of Endocrinology, 102: 143-151.
- Schleidt, M. & Genzel, C. (1990). The Significance of Mother's Perfume for Infants in the First Weeks of Their Life. Ethology and Sociobiology, 11: 145-154.
- Sebeok, T.A. (1965). Animal Communication. Science, 147: 1006-1014.
- Smale, L., Pedersen, J.M., Block, M. & Zucker, I. (1990). Investigation of Conspecific Male Odours by Female Prairie Voles. Animal Behaviour, 39: 768-774.
- Smith, B.A. & Block, M.L. (1989). Preference of Mongolian Gerbils for Salivary Cues: A Developmental Analysis. Animal Behaviour, 39: 512-521.
- Smith, J.L.D., McDougall, Ch. & Miquelle, D. (1989). Scent-Marking in Free-Ranging Tigers, Panthera tigris. Animal Behaviour, 37: 1-10.
- Stevens, E.F. (1988). Contests Between Bands of Feral Horses for Access to Fresh Water: The Resident Wins. Animal Behaviour, 36(6): 1351-1353.
- Vandenbergh, J.G. (1988). Pheromones and Mammalian Reproduction. In: Knobil, E. & Neill, J. (Eds). The Physiology of Reproduction. Raven Press, Ltd. New York, pp. 1679-1696.