



01765

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Psicología
División de Estudios de Posgrado

2
2ej

MANIPULACIONES EXPERIMENTALES QUE MODIFICAN
LA CONDUCTA DE MARCAJE TERRITORIAL EN EL RATON

T E S I S
Que para obtener el Título de
MAESTRO EN PSICOBIOLOGIA
p r e s e n t a
MA. DEL REFUGIO CUEVAS MARTINEZ

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
GENERALIDADES	2
- Comunicación Animal y Semioquímica	5
- Estatus Social y Marcaje	12
- Territorialidad	15
PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA Y OBJETIVOS	16
MATERIAL Y METODO	19
- Sujetos	19
- Materiales	19
- Procedimiento	20
RESULTADOS	23
- Tablas	29
- Gráficas	35
DISCUSION Y CONCLUSIONES	42
REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	48

RESUMEN

Se ha demostrado que los ratones dominantes presentan pautas de marcaje territorial urinario diferentes a las de los subordinados, caracterizadas por una gran cantidad de gotas de orina depositadas durante el deambular del animal.

El presente trabajo investigó el efecto de diferentes manipulaciones experimentales sobre estas pautas en animales aislados socialmente.

Se emplearon ciento cuarenta ratones machos Balb/cAnN de ocho semanas de edad al inicio del experimento, que fueron aislados durante dos semanas y posteriormente divididos en los siguientes grupos: cuarenta sujetos en una situación de convivencia social (veinte dominantes y veinte subordinados); veinte sujetos bajo un programa de condicionamiento operante positivo (RF+); veinte mantenidos al 80% de su peso inicial, introducidos a una caja de condicionamiento operante sin programa vigente; veinte a los que solo se les mantuvo al 80% de su peso, veinte a los que se dejó en alimentación libre y fueron introducidos a una caja de condicionamiento operante sin programa vigente. Durante las seis semanas siguientes a la formación de los grupos experimentales, todos los sujetos fueron sometidos a una prueba individual de marcaje de orina sobre papel filtro Whatman 3, las pruebas tuvieron una duración de diez minutos y se aplicaron una vez por semana. Se analizaron el número de heces y cinco tamaños diferentes de manchas de orina: 1 (0-.5 cm²), 2 (.5-1 cm²), 3 (1-2 cm²), 4 (2-3 cm²) y 5 (más de 3 cm²).

El análisis de la prueba Hotelling-Lawley Trace para el tamaño uno demuestra que las diferencias son significativas en lo que respecta al efecto que ejerce la repetición de las pruebas ($P < 0.001$). En relación al tamaño dos los resultados son significativos tanto en la interacción entre los tratamientos ($P = 0.01$) como en las repeticiones ($P < 0.001$). En el tamaño tres, la interacción entre tratamientos y pruebas fue significativa ($P = 0.005$) al igual que las diferencias de semana a semana ($P < 0.001$). En lo que respecta al tamaño cuatro se observaron efectos de una semana a otra ($P = 0.02$), mientras que en el tamaño cinco se presentó un efecto estadísticamente significativo producido por la interacción de los tratamientos por prueba ($P = 0.01$). En relación a las heces se obtuvieron diferencias significativas como producto de la interacción entre las manipulaciones experimentales y las pruebas ($P < 0.001$).

Se concluye que las manipulaciones experimentales si afectan las pautas de marcaje territorial y el aislamiento incrementa las características de territorialidad (dominancia), mientras que las manipulaciones las decremantan (subordinación).

Generalidades

El comportamiento no deja fósiles (excepto por la cultura humana), aunque a veces es posible establecer algunas conjeturas acerca de cómo los animales han resuelto sus problemas en el pasado. Un fósil dotado de alas probablemente poseía la facultad de volar y los soldados termitas fosilizados posiblemente se dedicaron en vida a defender los termiteros al igual que sus descendientes actuales.

Un problema que se plantea al tratar de estudiar el significado adaptativo del comportamiento es que éste ha evolucionado como respuesta a un medio determinado y por lo tanto solo puede ser comprendido completamente en relación al medio que lo generó (Slater, 1985). Uno de los determinantes medioambientales más importantes de la conducta animal lo constituye la estructura y dinámica de sus poblaciones (Suthers y Gallant, 1973) y aun cuando difícilmente puede considerarse que las sociedades animales se encuentran organizadas de manera similar a la de los humanos, si es evidente que se producen estructuras sociales complejas a consecuencia de las interacciones establecidas entre los componentes de una población. El surgimiento de dichas estructuras depende, por otra parte, de la distribución del alimento y la cantidad de territorio que un animal puede defender por sí solo.

Los organismos que conforman grupos sociales obtienen una serie de ventajas; por ejemplo, en relación a la defensa son más difíciles de atacar por predadores que si se mantienen solitarios diseminados por todo el territorio, ya que entre otras cosas hay

más sujetos vigilando y además de que, al permanecer en un grupo, se minimiza el área de peligro para cada animal porque basta interponer otro compañero entre ellos y el predador para reducir las posibilidades de un ataque. Otro conjunto de beneficios se relaciona con la explotación de los suministros de alimento ya que, al estar agrupados se pueden localizar más presas y conseguir aquellas que sean de mayor tamaño.

Sin embargo, es rara la existencia de grupos de animales en los que todo sea armonioso, con todos los individuos ayudándose entre sí y compartiendo los recursos alimenticios, lo más frecuente es que se produzcan luchas y que alguno resulte vencedor, de modo que al final éste se aparee más y obtiene más alimentos que sus compañeros, entre otras ventajas. A éstos se les ha llamado "dominantes", mientras que a los demás miembros se les ha denominado "subordinados". Una vez establecida la jerarquía, las agresiones abiertas son poco frecuentes y el mantenimiento del estatus dependerá de otras formas de comunicación que no impliquen interacciones agonistas.

En términos generales, la comunicación implica la transmisión de información o de señales de un individuo a otro. El significado de esta información depende de la situación que favorece al organismo que la origina, ya que ésta posee también costos y beneficios asociados. Por ejemplo: el animal que da a conocer su presencia para conseguir una pareja, puede terminar convertido en presa. Las señales pueden variar de un lugar a otro y cada individuo suele presentar su propia idiosincrasia en relación a la forma de la señal que utiliza; sin embargo, el

número de éstas no es muy amplio pero sí bastante estereotipado, a pesar de lo cual se logra transmitir información abundante de un individuo a otro. La señal consiste en la forma física en la que se produce la transmisión de información de un sujeto a otro. El significado es la interpretación o efecto que produce en el receptor.

La mayoría de las comunicaciones animales utilizan la vista, el oído o el olfato y, en condiciones de cercanía, el tacto y el gusto. En relación a la producción de señales olfativas podría parecer a primera vista que presentan pocas ventajas, ya que los olores se difunden muy lentamente a través del medio, su velocidad y dirección dependen del viento y es necesario aguardar la disipación total de una señal olfativa anterior antes de que sea perceptible el significado completo de una segunda. Sin embargo, presentan características que no poseen otro tipo de señales; por ejemplo, el mensaje se mantiene incluso mucho después de que el emisor se haya ido, además de que contienen abundante información, ya que indican no solo los límites de un territorio, sino qué tipo de individuo lo ocupa, el estado reproductor en el que se encuentra e incluso, a través de la frescura de la marca, el tiempo transcurrido desde que el depositante pasó por aquel punto (Slater, 1985).

Por lo tanto, a pesar de que el olfato pueda parecer el hermano pobre de los sentidos en relación a la comunicación, debido a su alta persistencia y a la lentitud de su difusión, lo que podría parecer una gran desventaja, está adaptado a una serie de usos para los que no existe alternativa en los restantes

sentidos.

Es así como se ha reconocido que este sentido juega un papel importante en la regulación de la conducta social en el ratón y, específicamente, la orina provee una fuente odorífica particularmente eficaz que tiende a facilitar distintas respuestas sociales en los conspecíficos, de acuerdo al tipo de orina excretada (de dominante, de subordinado, de hembra, de adulto, etc.).

Comunicación animal y Semioquímica

La habilidad para distinguir entre congéneres es esencial para la organización social de los mamíferos, lo que facilita, entre otras cosas, el reconocimiento de la pareja, de las crías, de los extraños, de los parientes y el nivel jerárquico de los sujetos (Wolton, 1984; Smith y Block, 1989).

Lo anterior es campo de acción de la Zoosemiótica, dentro de la cual se encuentra la Semioquímica, que es la disciplina encargada de estudiar aquellas sustancias por medio de las cuales los organismos interactúan o intercambian información en el medio natural que comparten.

Regnier (1971) clasificó a los semioquímicos (compuestos o mezclas que acarrean información y median interacciones entre organismos en el ambiente que comparten) en:

Homeoquímicos.- Compuestos que participan en la interacción entre miembros de la misma especie.

Aleloquímicos.- Compuestos que transmiten información entre individuos de diferente especie.

Los homeoquímicos o feromonas se dividen a su vez en:

Feromonas liberadoras. Substancias que inducen una respuesta primariamente conductual e inmediata.

Feromonas promotoras. Compuestos químicos que inducen respuestas primariamente fisiológicas.

Los aleloquímicos a su vez se subdividen en:

Alomonas: Moléculas que favorecen adaptativamente a la especie que las emite y

Kairomonas: Compuestos que favorecen adaptativamente a la especie que las recibe (Albone y Shirley, 1984).

Se ha demostrado que el olfato juega un papel muy importante en la regulación de la conducta social y en el marcaje del ámbito hogareño y territorial en el ratón (Ropartz, 1968). Dicho marcaje se describe usualmente como las conductas usadas para depositar secreciones o excreciones sobre objetos del medio ambiente (Johnson, 1973) y puede ser hecho mediante orina y heces (Henry, 1977) o bien por medio de las excreciones de glándulas exócrinas particulares presentes en uno o varios sitios del cuerpo. En mamíferos se han identificado a las glándulas pedal, carpal, tarsal, metatarsal, preorbital, occipital, caudal, prepuccial y anal como responsables de la producción y liberación de feromonas. Sin embargo es conveniente diferenciar entre las conductas de orinar y marcar con orina ya que la primera implica simplemente la eliminación de productos de desecho, mientras que la segunda, además de contener dichos productos, puede o no

incluir secreciones glandulares o metabolitos de ellas, las cuales producen respuestas específicas de congéneres al ser percibidas por ellos (Henry, 1977). Una particularidad de estas secreciones es que contienen grandes cantidades de ácidos grasos (Hradeck, 1986).

En términos generales se han descrito cuatro efectos funcionales en los que la orina funciona como feromona promotora sobre el sistema endócrino del receptor, tres de los cuales se encuentran directamente relacionados con la reproducción. Dichos efectos han sido observados principalmente en roedores, aunque se han encontrado en otros mamíferos incluidos los humanos.

El primero es el efecto Lee-Boot (1956). La agrupación de cuatro o más ratones hembras, en ausencia de machos, induce inicialmente ciclos estrales que desembocan en anestro (Gangrade y Dominic, 1984; Andreolini, Jemiolo y Novotny, 1987; Witt, Carter, Carlstead y Read, 1988) o en desarrollo de falsos embarazos (Gangrade y Dominic, 1984). El segundo es el efecto Whitten (1959), que se manifiesta al exponer a hembras a orina de algún macho, induciéndose y acelerándose el ciclo estral; efecto observado aun cuando este ciclo haya sido suprimido por agrupamiento (Bronson y Coquelin, 1980; Izard y Vandenberg, 1982; Clulow y Baddaloo, 1987). El tercero es el efecto Bruce (1959) que ocurre cuando una hembra de ratón, recientemente fecundada, es expuesta a un macho con olor distinto al de su refugio o con olor diferente al del macho consorte, la implantación fracasa y la hembra retorna rápidamente al celo (Monder, Lee, Donovick y Burrig, 1978; Dewsbury, 1985; de

Catanzaro, 1988). Finalmente el efecto Ropartz (1966) que provoca un incremento en el tamaño de las cápsulas adrenales y en la producción de corticoesteroides, al exponer a un ratón a olores provenientes de grupos de otros ratones. Los incrementos en el tamaño y las secreciones de las adrenales son proporcionales al tamaño del grupo del cual se recogió la muestra olorosa (Benton, Goldsmith, Gamal El-Din, Brain y Hucklebridge, 1973).

Además de los mencionados, existen otros efectos menos conocidos de las feromonas urinarias que también se encuentran relacionados con la reproducción. Se ha encontrado, por ejemplo, que el marcaje funciona como un liberador social de la conducta copulatoria (Michael y Keverne, 1963; Doty, 1972; Hennessy, Coe, Mendoza, Lowe y Levin, 1978; Rissman, 1987), como modulador de la pubertad, acelerándola o retardándola (Colby y Vandenberg, 1974; Drickamer, 1974; Lombardi y Vandenberg, 1977; Izard y Vandenberg, 1982; Drickamer, 1984; Levin y Johnston, 1986; Clulow y Baddaloo, 1987; Drickamer, 1987; Drickamer y Lenington, 1987).

El proceso de comunicación olfativa sigue una secuencia compleja y proporciona una amplia variedad de mensajes tanto para los machos como para las hembras (Henry, 1977). Dicho proceso se ha estudiado en diversas especies, desde hormigas hasta humanos (Tabla 1).

Tabla 1. Relación de estudios acerca del proceso de comunicación olfativa.

ESPECIE	REFERENCIA
Hormigas	Jaisson, 1975; Crosland, 1989.
Abejas	Barrows, Bell y Michener, 1975.
Peces	Olsen, 1987.
Salamandras	Houck y Reagan, 1990.
Aves	Balthazart, 1979; Richner, 1989.
Musarañas	Rissman, 1987.
Garbos	Thiessen, Graham, Perkins, Marcks, 1977; O'Connell, 1984; Thiessen y Barth, 1985; Agren, Zhou y Zhong, 1989; Smith y Block, 1989.
Ratones	Weldon, Divita y Middenorf, 1987; de Catanzaro, 1988.
Ratas	Lydell y Doty, 1972; Johanson y Hall, 1982; Birke y Sadler, 1984; Youngentob, Mozell, Sheeke y Hornung, 1987; Peden y Timberlake, 1990.
Hamsters	Ferris, Axelson, Shinto y Albers, 1987; Reasner y Johnston, 1987.
Lobos	Dominic, 1966; Ralls, 1971; Dixon y Mackintosh, 1971.
Tigres	Smith, McDougall y Miquelle, 1987.
Primates	Michael, 1975; Hennessy, Coe, Mendoza, Lowe y Levine, 1978; Zeller, 1987.
Humanos	Almagor, 1990.

Existen dos teorías alternativas que enfatizan la importancia de los aspectos de comunicación que tiene el marcaje. La primera de éstas ha sido sugerida por Eisenberg y Kleiman (1972) quienes proponen que el marcaje es un proceso de retroalimentación que hace que el animal posea un grado máximo de familiaridad con su ambiente, de tal manera que si el olor del entorno del animal es perturbado por cualquier otro olor extraño, el marcaje se incrementará hasta que el olor original se restablezca. La segunda alternativa interpreta al marcaje como

Una respuesta a la novedad, ya sea medioambiental o fisiológica; por lo tanto el marcaje se incrementará ante cualquier estímulo novedoso (Bronson, 1976; Matthews, 1980; Hopp y Timberlake, 1983). Se puede decir que, de acuerdo con la primera teoría, los sujetos marcan para mantener un nivel óptimo de su propio olor en el medio, mientras que de acuerdo a la segunda, los individuos marcan ante cualquier objeto sobresaliente en su ambiente, independientemente de su olor.

En el ratón se ha reportado, además de los efectos promotores de las feromonas urinarias, la transmisión de una gran cantidad de señales e información acerca de: el reconocimiento de los conspecíficos del grupo (Bowers y Alexander, 1967; D'Udine y Partridge, 1981; Wolton, 1984, Barnard y Fitzsimons, 1988; Christopher, 1988; Ferkin, 1988; Drickamer, 1989), el reconocimiento del sexo (Davies y Bellamy, 1974; Wysocki, Nyby, Whitney, Beauchamp y Katz, 1982; Wolton, 1984; Smale, Pedersen, Block y Zucker, 1990), el reconocimiento de la pareja (Newman y Halpin, 1988), el estatus social (Ralls, 1971; Jones y Nowell, 1974; Bronson, 1976, Sandnabba, 1985), la agresividad (Desjardins, Maruniak y Bronson, 1973; Jones y Nowell, 1973a y 1973b; Matthews, 1981; Sandnabba, 1985 y 1986), la facilitación de la conducta paternal (Gubernick y Alberts, 1989), e incluso se pueden reconocer mediante olores ciertos caracteres genéticos letales evitando la expresión y dispersión de dichos genes (Yamasaki, Boyse, Mike, Thaler, Mathieson, Abbott, Boyse, Zayas y Thomas, 1976; Lenington, 1983; Lenington y Egid, 1985; Egid y Lenington, 1985).

Desde otra perspectiva, Taylor y Ludvigson (1983) han planteado la hipótesis de que las ratas de laboratorio excretan olores diferentes en respuesta a condiciones de reforzamiento y no reforzamiento en laberintos; encontrándose además que animales con el bulbo olfatorio lesionado no son capaces de aprender a discriminar entre dos opciones, a menos que se aparezca un estímulo luminoso externo (Seago, Ludvigson y Remley, 1970), incapacidad que se presenta también cuando se emplea un extractor para desaparecer los olores, haciendo circular el aire del espacio experimental (Phillips y Bloom, 1971; Bloom y Phillips, 1973). Así mismo se ha sugerido que los olores generados bajo condiciones de privación de comida y agua son discriminativamente diferentes (Davis, Prytula, Harper, Tucker, Lewis y Flood, 1974; Davis, Prytula, Noble y Mollenhour, 1976). Más específicamente, estos estudios indican que los animales privados de agua o comida, entrenados a recorrer laberintos, son incapaces de responder apropiadamente cuando se les presentan estímulos olorosos de donadores mantenidos bajo condiciones de privación diferentes; sin embargo, dichos sujetos responden en forma adecuada cuando el estado de privación de los donadores coincide con el de ellos. En relación a este tipo de experimentos, Davis, Nash, Anderson y Weaver (1985), han encontrado que es más fácil establecer la discriminación odorífica cuando se utiliza comida como reforzador que cuando se utiliza agua.

Estatus social y marcaje

En cualquier grupo organizado de animales gregarios (sobre todo en mamíferos), sin importar que tan cooperativos sean, hay siempre una lucha por la dominancia social en la que cada individuo adquiere una posición dentro de la jerarquía (Morris, 1971). Se ha definido a la dominancia social como "aquella predictibilidad más o menos estable en el éxito de encuentros agonistas entre individuos" (Rowell, 1974), otros autores definen a un sujeto dominante como "aquel que muerde, persigue y gana los encuentros agonistas" (Jones y Brain, 1985), mientras que Mackintosh (1970), Poole y Morgan (1976), Mondragón, Mayagoitia, López-Luján y Ramírez (1987) lo reconocen como aquel sujeto que es el más agresivo y recibe el mayor número de conductas sumisivas del resto del grupo. Si bien las anteriores definiciones pudieran resultar contradictorias, son compatibles entre sí al enfocarnos al estudio del rango social.

Ocupar una posición alta dentro de dicha jerarquía tiene consecuencias importantes en muchos parámetros, ya que los individuos dominantes (o de un estatus social elevado) gozan de prioridad de acceso a los recursos espaciales, alimenticios, sexuales y cualquier otro que el ambiente les proporcione (Wilson, 1975; Klingel, 1978; Desportes y Vloebergh, 1979; Tilson y Hamilton III, 1984; Brodsky, Ankney y Dennis, 1988; Stevens, 1988).

En general la dominancia se establece en referencia a tres parámetros: sexo, edad y tamaño. En la mayor parte de los grupos

sociales de mamíferos, los machos dominan a las hembras; los sujetos de mayor edad dominan a los jóvenes y los sujetos más grandes dominan a los más chicos (Wilson, 1975; Beacham, 1988; Richner, 1989; Wauters, Dhondt y DeVos, 1990; Kappeler, 1990).

Por otro lado, se ha encontrado en roedores que el marcaje, el enterramiento y las montas entre machos constituyen medidas más confiables de la dominancia cuando se les compara con la agresividad (Farabollini, 1987). Al mismo tiempo se sugiere que la subordinación no es simplemente lo opuesto a la dominancia, ya que se presentan perfiles conductuales y endócrinos diferentes, de tal manera que el sujeto con el rango de dominancia más alto, es al mismo tiempo el que tiene el rango más bajo de subordinación, pero el ratón con el rango de subordinación más alto no es el que tiene la calificación de dominancia más baja. Por otro lado se han asociado niveles circulantes altos de testosterona a la dominancia (Farabollini, 1987; Hegner y Wingsfield, 1987) y de estradiol, androstenediona, corticosterona y hormona adrenocorticotrópica (ACTH) a la subordinación (Farabollini, 1987). Asimismo se han observado niveles cerebrales mucho más bajos de metionina-enkefalina en los dominantes al compararlos con los subordinados (Díaz y Asai, 1990).

La esencia de la dominancia radica en las relaciones que se establecen entre los individuos y por lo tanto ésta no puede ser heredada. Sin embargo se ha encontrado que es probable que exista un mecanismo transmitido genéticamente que aumente la posibilidad de ser dominante en el ratón (Dewsbury, 1990) y las cucarachas (Moore, 1990), de manera tal que el estatus social

de un sujeto refleja las relaciones de dominancia de sus padres.

Una vez establecida la jerarquía social en roedores, el dominante se caracteriza, entre otras cosas, por marcar más con orina que los subordinados (Drickamer, Vandenberg y Colby, 1973; Jones y Nowell, 1973a y b; Matthews, 1980), con un olor específico (Drickamer, Vandenberg y Colby, 1973; Jones y Nowell, 1973a y b) y con un patrón diferente: manchas pequeñas y numerosas de orina, esparcidas por todo el espacio disponible, a diferencia del subordinado que deposita manchas grandes y en un número menor (Desjardins, Maruniak y Bronson, 1973; Sandnabba, 1985). Se ha sugerido que estas diferencias se deben, entre otras cosas, a que los dominantes responden a la novedad investigando, por lo que encuentran señales que facilitan el marcaje; mientras que los subordinados marcan menos debido a que reaccionan ante la novedad evitándola y por lo tanto no enfrentan estímulos que propicien el marcaje (Matthews, 1980). Por tanto se ha postulado que la conducta de marcaje comunica el estatus de dominancia a través de señales olfativas (feromonas), las cuales advierten a posibles intrusos sobre la presencia de un macho poseedor del territorio, con lo cual se reduce la posibilidad de enfrentamientos lesivos entre conspecíficos (Drickamer, Vandenberg y Colby, 1973; Erlinge, Sandell y Brinck, 1982; Fadem y Cole, 1985; Ferris, Axelson, Shinto y Albers, 1987; Smith, McDougall y Miquelle, 1989).

Territorialidad

El concepto de dominancia implica para algunos autores (Wilson, 1975) el análisis del concepto de territorialidad, entendiéndose ésta última como la defensa permanente o periódica de un espacio contra todos o alguno de los intrusos conespecíficos, e incluso contra individuos de especies diferentes (Klingel, 1978). Los territorios se pueden clasificar de acuerdo a su función (para alimentación, apareamiento y/o descanso), a su duración (permanente o temporal) y a la naturaleza y cantidad de los ocupantes (de machos, hembras, parejas o grupos) (Klingel, 1978).

La territorialidad puede ser estudiada en términos de un modelo general de organización espacial enfocada hacia la distribución de recursos (Lore, Gottdiener y Delahunty, 1986; Dyson-Hudson y Alden, 1978; Kodric-Brown, 1978), el costo que representa su defensa (Dyson-Hudson y Alden, 1978) y el patrón de dispersión de las hembras (Wolff y Cicirello, 1990). Dicha organización espacial se delimita, en roedores y otros mamíferos, a través del marcaje tanto urinario (Bronson, 1976; Platt, 1976; Henry, 1977; Agren, Zhou y Zhong, 1989; Clapperton, 1989; Smith, McDougall y Miquelle, 1989), como con heces fecales (Archer, 1973; Peters y Mech, 1975; Henry, 1977; Asa, Mech y Seal, 1985).

Los ratones silvestres domésticos viven en grupos con una organización social específica llamados "demes". Un grupo ocupa una área territorial restringida y dentro de esta área un número

variable de machos poseen subterritorios que son defendidos contra intrusos e incluso contra otros machos del grupo (Crowcroft, 1966). Como consecuencia de lo anterior, el ambiente social de un ratón macho es altamente variable, en un momento tiene que actuar como dominante y defender su propio subterritorio y en otro momento tiene que ser sumiso contra el ratón más dominante o contra otros machos cuando él es el que traspasa un subterritorio ajeno (Benus, Koolhaas y Van Dortmerssen, 1986). Estas situaciones sociales inestables desarrollan entre otras cosas hipertensión en los sujetos dominantes ya que tienen que luchar constantemente para mantener su posición (Alexander, 1974).

Planteamiento del Problema y Objetivos

Se ha observado que el medio ejerce efectos diferenciales sobre la conducta de los sujetos dependiendo del sexo (Hamilton y Bronson, 1985), cantidad de alimentación (Smart, 1974; Hamilton y Bronson, 1985), tipo de enjaulamiento (Goldsmith, Brain y Benton, 1978), programa de condicionamiento operante (Kling y Stevenson-Hinde, 1972; Shettleworth, 1978) y la edad (Palese y Bronstein, 1976) entre otros; sugiriéndose que las respuestas diferenciales a estas situaciones se deben en menor o mayor medida al estrés generado. Por otra parte se ha encontrado que los ratones aislados son hipersensibles a toda clase de estímulos medioambientales, incluidos la manipulación (King, Lee

y Visscher, 1955) y el ruido (Barrett y Stockham, 1963) y que los sujetos dominantes responden en forma diferente a los subordinados tanto fisiológica como conductualmente en situaciones ambientales cambiantes (Benus, Koolhaas y Van Dortmerssen, 1986).

A pesar de que se han mencionado diversos factores que pueden afectar a la dominancia, como la herencia (Dewsbury, 1990, Moore, 1990) o el aprendizaje (Sandnabba, 1986b), hasta la fecha no se ha llevado a cabo ningún experimento que de manera sistemática manipule algunos cambios ambientales que demuestren ejercer un efecto sobre los patrones de marcaje urinario y de heces fecales.

Por lo anterior el presente experimento tuvo como objetivos el investigar los cambios que se presentan en los patrones de marcaje utilizando diversas manipulaciones tales como someter al sujeto a un programa de condicionamiento operante, a un programa de privación de alimento y a diferentes situaciones sociales y de manipulación física. La hipótesis suponía que entre menos cambios ambientales produjera el procedimiento experimental en el sujeto (procedimientos que no incluyen privación, cambiar al sujeto de su caja habitación y menor cantidad de manipulación física) más se parecería su patrón de marcaje al de un animal dominante, mientras que a un mayor número de cambios ambientales producidos por el procedimiento experimental en el sujeto (situación de aprendizaje operante, privación de alimento y una gran cantidad de manipulación física, estímulos que suponemos muy estresantes) más se parecería su patrón de marcaje al de un

Ma. del Refugio Cuevas

individuo subordinado. La hipótesis nula se estableció en términos de que no habría diferencias estadísticamente significativas entre los grupos experimentales y si las había, se debían al azar.

MATERIAL Y METODO

Sujetos

Se emplearon 140 ratones machos Mus musculus de la cepa Balb/cAnN de ocho semanas de edad al inicio del experimento obtenidos del Bioterio del Instituto de Investigaciones Biomédicas, de la Universidad Nacional Autónoma de México, la cual originalmente los adquirió de los laboratorios Jackson en los Estados Unidos de Norteamérica.

Todos los animales fueron mantenidos en ciclos de luz-obscuridad 12/12 (luz de las 16:00 a las 4:00 h., para que el periodo de mayor actividad coincidiera con la hora de los registros), temperatura constante de 24° C y acceso libre a agua.

Materiales

Se utilizaron cajas-habitación trapezoidales de acrílico de las siguientes dimensiones: base menor 28 x 18 cm., base mayor 32 x 23 cm., y 15 cm. de altura, con una tapa de rejilla metálica. Asimismo se emplearon dos cajas de condicionamiento operante tipo Skinner para ratón de fabricación casera, cuyas dimensiones aproximadas eran 15 x 15 x 18.5 cm., con un estímulo discriminativo (foco), un operando (palanca), un comedero y controles manuales. Además se usaron hojas de papel filtro Whatman 3 y una lámpara de luz ultravioleta modelo "Compact 4 watt U V Lamp, U V G L-25" fabricada por U V P Inc. U.S.A.

Procedimiento

Cien sujetos fueron enjaulados en forma individual durante una semana y posteriormente divididos en los siguientes cinco grupos de veinte individuos cada uno:

1. Sin caja y sin privación (SC/SP). Sujetos a los que se dejó en alimentación libre en su caja habitación durante seis semanas.

2. Con caja y sin privación (CC/SP). Sujetos a los que se dejó en alimentación libre y que eran introducidos todos los días durante una hora a la caja de condicionamiento operante sin algún programa vigente, durante seis semanas.

3. Con caja y con privación (CC/CP). Sujetos mantenidos al 80% de su peso original y eran introducidos todos los días, durante una hora a la caja de condicionamiento operante sin algún programa vigente, durante seis semanas.

4. Sin caja y con privación (SC/CP). Sujetos mantenidos en su caja-habitación al 80% de su peso inicial, durante seis semanas.

5. Programa de condicionamiento operante positivo RF6 (Sr⁺). Grupo de 20 sujetos que fueron enjaulados en forma individual durante dos semanas y simultáneamente sometidos a un procedimiento de moldeamiento operante diariamente durante una hora. Todos los sujetos fueron mantenidos al 80% de su peso inicial. Posteriormente durante las seis semanas siguientes permanecieron bajo un programa RF6 (se entregaba una pella de

comida de 0.5 miligramos cada seis respuestas de palanqueo) todos los días durante una hora.

De manera independiente cuarenta sujetos fueron aislados socialmente durante una semana y posteriormente enjaulados en parejas durante una semana más, al término de la cual se reconoció a un ratón dominante y a un ratón subordinado; considerándose como dominante aquel animal que ganaba los encuentros agonistas (Rowell, 1974), recibía una mayor cantidad de conductas sumisivas (Mondragón, Mayagoitia, López-Luján y Díaz, 1987) y presentaba menos o ninguna mordidas en la cola (Welch y Welch, 1971; Desjardins, Maruniak y Bronson, 1973), conformándose así los siguientes grupos:

Dominante (DOM). Formado por 20 sujetos dominantes y

Subordinado (SUB). Formado por 20 sujetos subordinados.

Durante las seis semanas siguientes a la formación de los grupos experimentales, todos los sujetos fueron sometidos a una prueba individual de marcaje de orina sobre papel filtro Whatman 3 colocado dentro de una caja trapezoidal similar a la de la vivienda. Las pruebas tenían una duración de 10 minutos y se aplicaban una vez por semana. Antes y después de cada prueba, la caja fue lavada vigorosamente con una solución jabonosa y desodorante.

Las marcas de heces y orinas dejadas por cada sujeto eran contadas acabando las pruebas. Las manchas de orina se revelaban bajo luz ultravioleta y se reconocían cinco tamaños diferentes de acuerdo al siguiente patrón: Tamaño 1 (de 0 a .5 cm²), Tamaño 2

Ma. del Refugio Cuevas

(de .5 a 1 cm²), Tamaño 3 (de 1 a 2 cm²), Tamaño 4 (de 2 a 3 cm²) y Tamaño 5 (de más de 3 cm²).

Se emplearon la prueba Hottelling-Lawley Trace y la prueba de comparaciones pareadas múltiples para los análisis estadísticos.

RESULTADOS

En lo que respecta a las distribuciones generales para todos los tamaños y tratamientos (Tabla 2-7 y Figura 1), se observa que las más altas fueron las obtenidas en el tamaño uno y en particular para los sujetos bajo la condición "con caja y sin privación" (CC/SP) y las más bajas para el tamaño cuatro (ver recuadro de la Figura 1) por los sujetos Subordinados (SUB).

Los resultados para el tamaño 1 (0 a 0.5 cm²) muestran (Figura 2) un proceso de habituación para la mayor parte de los tratamientos, siendo este efecto más evidente en los grupos "con caja y sin privación" (CC/SP), "sin caja y sin privación" (SC/SP) y el grupo de Dominantes (DOM). Los promedios registrados para este tamaño (Tabla 2) revelan que las medias más altas fueron obtenidas durante la primera semana por los sujetos pertenecientes a los grupos "con caja y sin privación" (CC/SP) ($X = 153, \pm 28.2$) y Dominantes (DOM) ($X = 151.5, \pm 23.8$) mientras que las más bajas fueron registradas durante la cuarta semana en el grupo "con caja y con privación" (CC/CP) ($X = 19.4, \pm 3.3$).

Los análisis estadísticos, muestran que para el tamaño 1, no hubo diferencias muy significativas, debido a la interacción entre los diferentes tratamientos y las semanas ($T^2 = 0.341, P = 0.059$) y si un efecto significativo debido a la repetición de las pruebas ($T^2 = 0.303, P < .001$) (Prueba Hottelling-Lawley Trace). Presentándose diferencias entre los grupos "con caja y sin privación" (CC/SP), Dominantes (DOM) y "sin caja y sin

privación" (SC/SP) con respecto a los grupos "sin caja y con privación" (SC/CP), "programa de condicionamiento operante" (Sr^e) y Subordinados (SUB) en la primera semana; entre el grupo "sin caja y sin privación" (SC/SP) con respecto a "con caja y con privación" (CC/CP) y Subordinado (SUB) en la segunda semana; entre el grupo "sin caja y sin privación" (SC/SP) y el grupo "programa de condicionamiento operante" (Sr^e) en la tercera y entre los grupos "con caja y sin privación" (CC/SP) y Dominante (DOM) con respecto al grupo "programa de condicionamiento operante" (Sr^e) en la cuarta (Tabla 2) (Prueba de Comparaciones Pareadas Múltiples, $P < 0.05$).

En los resultados para el tamaño 2 (0.5-1 cm²) de las manchas de orina también se observó (Figura 3) un proceso de habituación en la mayoría de los tratamientos, aunque menos evidente que el obtenido para el tamaño 1. Las medias más altas fueron obtenidas en los grupos "con caja y sin privación" (CC/SP) ($\bar{X} = 3.9, \pm 0.8$) y "sin caja y sin privación" (SC/SP) ($\bar{X} = 3.15, \pm 0.8$) durante la primera semana y las más bajas en los "Subordinados" (SUB) en las semanas dos ($\bar{X} = 0.1, \pm 0.06$) y seis ($\bar{X} = 0.1, \pm 0.06$) (Tabla 3).

El análisis estadístico para este tamaño muestra diferencias significativas tanto en la interacción entre los tratamientos y las repeticiones de la prueba ($T^2 = 0.393, P = .01$) como en las repeticiones de semana a semana ($T^2 = 0.272, P < .001$) siendo las diferencias más evidentes entre los grupos "con caja y sin privación" (CC/SP), "sin caja y sin privación" (SC/SP) y

Dominantes (DOM) en relación al grupo Subordinado (SUB) en la primera semana y entre el grupo "sin caja y sin privación" (SC/SP) y Subordinado (SUB) en la segunda semana (Tabla 3).

En relación a las manchas de orina del tamaño 3 (1-2 cm²) todos los tratamientos, con excepción del grupo "con caja y sin privación" (CC/SP) durante la primera semana, presentan valores bajos, mostrando al mismo tiempo patrones de marcaje urinario irregulares, con una tendencia a estabilizarse hacia el final del experimento (Figura 4). Para este tamaño, las medias más altas las presentaron los sujetos del grupo "con caja y sin privación" (CC/SP) durante la primera semana ($X = 4.55, \pm 1.07$), mientras que la media más baja es la que se observa en el grupo de Subordinados (SUB) en la sexta semana ($X = 0.05, \pm 0.05$) (Tabla 4).

En el tamaño 3 la interacción entre tratamientos y prueba fue significativa ($T^2 = .428, P = .005$) así como las comparaciones de semana a semana ($T^2 = 0.220, P < .001$), presentándose la diferencia más grande entre los grupos "con caja y sin privación" (CC/SP) y "sin caja y sin privación" (SC/SP) con respecto al grupo "sin caja y con privación" (SC/CP) para la semana uno (Tabla 4).

En relación al tamaño 4 (2-3 cm²) nuevamente se observa que los patrones de marcaje urinario son irregulares durante las seis semanas para todos los tratamientos (Figura 5), presentándose además valores muy bajos. La media más grande para este tamaño la presenta el grupo "con caja y sin privación" (CC/SP) durante la

semana uno ($X=0.95$, ± 0.2), siendo la más baja la que obtuvo el grupo Subordinado en la semana dos ya que no presentaron manchas de este tamaño en esta prueba (Tabla 5).

Los análisis revelan que si bien no hubo diferencias estadísticamente significativas en cuanto a los efectos producidos por los diferentes tratamientos, se observaron efectos de una semana a otra ($T^2=0.103$, $P=.02$), siendo más evidente la diferencia entre el grupo "con caja y sin privación" (CC/SP) y el grupo Subordinado (SUB) en la primer semana (Tabla 5).

El análisis visual de los resultados para el tamaño 5 (de más de 3 cm^2) sugiere patrones de marcaje urinario completamente irregulares, con valores extremadamente bajos que no llegan a una mancha en promedio durante todo el experimento y para todos los tratamientos (Figura 6). La media más alta fué obtenida por los grupos Subordinado (SUB) ($X= 0.75$, ± 0.1) y "con caja y sin privación" (CC/SP) ($X= 0.75$, ± 0.2) durante la prueba uno y la más baja la presentaron los grupos "con caja y con privación" (CC/CP) en la prueba dos ($X= 0.1$, ± 0.1), Sr^a en la tres ($X= 0.1$, ± 0.06) y 'sin caja y con privación (SC/CP) en la seis ($X=0.1$, ± 0.06) (Tabla 6).

En lo que respecta al análisis estadístico para este tamaño no se observan diferencias de semana a semana, sin embargo existe un efecto significativo producido por la interacción tratamientos vs pruebas ($T^2=0.406$, $P=.01$). Siendo las diferencias más evidentes entre los grupos "con caja y con privación" (CC/CP) y Subordinados (SUB) para la primer semana;

entre los grupos "con caja y con privación" (CC/CP) contra los Dominantes (DOM) y "sin caja y sin privación" (SC/SP); "con caja y sin privación" (CC/SP) contra "sin caja y sin privación" (SC/SP) y "sin caja y con privación" (SC/CP) contra "sin caja y sin privación" (SC/SP) para la segunda semana; en relación a la tercer semana destacan las diferencias entre los grupos "programa de condicionamiento operante" (Sr^o) contra Dominantes (DOM) y "sin caja y sin privación" (SC/SP) y, por otro lado, "sin caja y con privación" (SC/CP) contra "sin caja y sin privación" (SC/SP) y Dominante (DOM). A partir de la cuarta semana las diferencias ya no son significativas (Tabla 6).

La Figura 7 muestra el número de heces. Se observaron dos patrones de marcaje diferente, uno perteneciente a los grupos "sin caja y sin privación" (SC/SP), "con caja y sin privación" (CC/SP), Dominantes (DOM) y Subordinados (SUB) con valores altos y otro a los grupos "con caja y con privación" (CC/CP), "sin caja y con privación" (SC/CP) y "programa de condicionamiento operante" (Sr^o) con valores bajos. El promedio más alto fue el obtenido por los sujetos Dominantes (DOM) durante la prueba seis ($X = 8.9, \pm 0.9$) y el más bajo fue el mostrado por los sujetos del grupo "programa de condicionamiento operante" (Sr^o) en la misma prueba ($X = 1.15, \pm 0.3$) (Tabla 7).

No se observaron diferencias de semana a semana en el análisis de las heces, obteniéndose sin embargo diferencias estadísticamente significativas como producto de la interacción entre las manipulaciones experimentales y las pruebas ($T^2 = 0.683$,

Ma. del Refugio Cuevas

$P < .001$), destacándose las diferencias entre el grupo "sin caja y con privación" (SC/CP) contra todos los demás tratamientos y las diferencias del grupo "programa de condicionamiento operante" (Sr*) con respecto a "sin caja y sin privación" (SC/SP) y "con caja y sin privación" (CC/SP) para la primer semana. Para la segunda semana destacan las diferencias entre los grupos "sin caja y sin privación" (SC/SP), Dominantes (DOM), "con caja y sin privación" (CC/SP) y Subordinado (SUB) contra los grupos "con caja y sin privación" (CC/SP), "programa de condicionamiento operante" (Sr*) y "sin caja y con privación" (SC/CP) manteniéndose esta relación hasta la sexta semana, con excepción de la quinta semana en la que se añaden las diferencias entre el grupo "con caja y sin privación" (CC/SP) contra el grupo "sin caja y sin privación" (SC/SP) (Tabla 7).

Tabla 2. Comparaciones pareadas para el tamaño I en las diferentes semanas y manipulaciones experimentales.

S E M A N A S		
1	2	3
X ± es	X ± es	X ± es
cc/sp ² = 153.0 ± 28.2	cc/sp ² = 105.9 ± 30.5	cc/sp ² = 121.8 ± 36.1
Dom ⁴ = 151.5 ± 23.8	sc/sp ¹ = 66.1 ± 13.6	sc/sp ¹ = 60.4 ± 12.1
sc/sp ¹ = 98.7 ± 14.5	Dom ⁴ = 53.8 ± 10.7	Dom ⁴ = 57.8 ± 18.0
cc/cp ² = 56.3 ± 11.7	sc/cp ⁴ = 30.9 ± 6.9	sc/cp ⁴ = 30.1 ± 6.8
sc/cp ⁴ = 34.2 ± 6.3	cc/cp ² = 28.7 ± 8.8	Sub ⁷ = 28.5 ± 7.1
Sr6 ⁵ = 32.3 ± 6.5	Sr6 ⁵ = 24.7 ± 6.8	cc/cp ² = 23.5 ± 5.2
Sub ⁷ = 30.0 ± 8.9	Sub ⁷ = 21.1 ± 5.4	Sr6 ⁵ = 22.8 ± 6.5
4	5	6
X ± es	X ± es	X ± es
cc/sp ² = 115.9 ± 30.8	cc/sp ² = 84.8 ± 19.4	Dom ⁴ = 47.9 ± 10.1
sc/sp ¹ = 67.3 ± 17.4	Dom ⁴ = 47.9 ± 10.1	sc/sp ¹ = 36.5 ± 13.5
Dom ⁴ = 55.5 ± 10.0	sc/sp ¹ = 46.1 ± 12.5	cc/sp ² = 35.1 ± 8.9
sc/cp ⁴ = 28.0 ± 4.1	Sub ⁷ = 30.9 ± 7.4	cc/cp ² = 28.1 ± 5.3
Sub ⁷ = 23.0 ± 6.9	sc/cp ⁴ = 30.3 ± 6.4	Sr6 ⁵ = 26.5 ± 6.6
Sr6 ⁵ = 22.7 ± 8.6	cc/cp ² = 23.2 ± 5.2	sc/cp ⁴ = 24.4 ± 7.5
cc/cp ² = 19.4 ± 3.3	Sr6 ⁵ = 21.0 ± 5.6	Sub ⁷ = 22.2 ± 5.4

Las medias no encuadradas en las líneas son significativamente distintas a PC 0.05.

¹ Sin caja y sin privación; ² con caja y sin privación; ³ con caja y con privación; ⁴ sin caja y con privación; ⁵ programa de condicionamiento operante; ⁶ Dominantes; ⁷ Subordinados.

Tabla 3. Comparaciones pareadas para el tamaño 2 en las diferentes semanas y condiciones experimentales.

S E M A N A S								
1			2			3		
X ± es			X ± es			X ± es		
cc/sp ² =	3.9 ± 0.8	}	sc/sp ¹ =	2.4 ± 0.8	}	cc/sp ² =	1.5 ± 0.6	}
sc/sp ¹ =	3.1 ± 0.8		cc/cp ² =	2.0 ± 0.9		cc/cp ² =	1.3 ± 0.5	
Dom ⁶ =	2.8 ± 0.6		cc/sp ² =	1.3 ± 0.8		sc/sp ¹ =	1.1 ± 0.5	
cc/cp ² =	2.0 ± 0.6		Dom ⁶ =	1.2 ± 0.8		sc/cp ⁴ =	0.9 ± 0.6	
sc/cp ⁴ =	1.4 ± 0.4		sc/cp ⁴ =	0.9 ± 0.4		Sr6 ⁵ =	0.7 ± 0.7	
Sr6 ⁵ =	1.3 ± 0.3		Sr6 ⁵ =	0.5 ± 0.2		Dom ⁶ =	0.5 ± 0.3	
Sub ⁷ =	0.2 ± 0.1		Sub ⁷ =	0.1 ± 0.06		Sub ⁷ =	0.3 ± 0.1	
4			5			6		
X ± es			X ± es			X ± es		
cc/sp ² =	1.6 ± 0.7	}	sc/sp ¹ =	1.5 ± 0.7	}	cc/cp ² =	1.3 ± 0.4	}
sc/sp ¹ =	1.6 ± 0.8		cc/sp ² =	1.2 ± 0.6		sc/sp ¹ =	1.3 ± 0.4	
Sr6 ⁵ =	1.2 ± 0.4		Dom ⁶ =	1.1 ± 0.4		Sr6 ⁵ =	1.3 ± 0.6	
sc/cp ⁴ =	1.1 ± 0.4		Sr6 ⁵ =	1.0 ± 0.3		Dom ⁶ =	0.9 ± 0.3	
cc/cp ² =	1.1 ± 0.4		sc/cp ⁴ =	0.8 ± 0.3		cc/sp ² =	0.5 ± 0.4	
Dom ⁶ =	0.6 ± 0.3		Sub ⁷ =	0.8 ± 0.3		sc/cp ⁴ =	0.2 ± 0.2	
Sub ⁷ =	0.3 ± 0.1		cc/cp ² =	0.6 ± 0.3		Sub ⁷ =	0.1 ± 0.06	

Las medias no encuadradas en las líneas son significativamente distintas a P < 0.05.

¹ Sin caja y sin privación; ² con caja y sin privación; ³ con caja y con privación; ⁴ sin caja y con privación; ⁵ programa de condicionamiento operante; ⁶ Dominantes; ⁷ Subordinados.

Tabla 4. Comparaciones pareadas para el tamaño 3 en las diferentes semanas y condiciones experimentales.

S E M A N A S								
1			2			3		
X ± es			X ± es			X ± es		
cc/sp ² =	4.5 ± 1.07		sc/sp ¹ =	1.4 ± 0.5		cc/sp ² =	1.5 ± 0.5	
sc/sp ¹ =	2.0 ± 0.6		cc/cp ² =	1.2 ± 0.6		Dom ⁶ =	1.4 ± 1	
Dom ⁶ =	1.5 ± 0.4		cc/sp ² =	0.7 ± 0.2		sc/sp ¹ =	1.9 ± 0.3	
cc/cp ² =	1.4 ± 0.4		Dom ⁶ =	0.5 ± 0.3		sc/cp ⁴ =	0.3 ± 0.3	
Sub ⁷ =	0.4 ± 0.1		Sr6 ⁹ =	0.2 ± 0.1		cc/cp ² =	0.2 ± 0.1	
Sr6 ⁹ =	0.2 ± 0.09		sc/cp ⁴ =	0.2 ± 0.1		Sr6 ⁹ =	0.2 ± 0.1	
sc/cp ⁴ =	0.1 ± 0.08		Sub ⁷ =	0.1 ± 0.06		Sub ⁷ =	0.1 ± 0.08	
4			5			6		
X ± es			X ± es			X ± es		
sc/sp ¹ =	2.0 ± 1.01		cc/sp ² =	0.9 ± 0.4		sc/sp ¹ =	0.9 ± 0.4	
cc/sp ² =	0.8 ± 0.3		sc/sp ¹ =	0.8 ± 0.3		cc/sp ² =	0.5 ± 0.2	
Dom ⁶ =	0.8 ± 0.6		cc/cp ² =	0.5 ± 0.2		Sr6 ⁹ =	0.4 ± 0.1	
sc/cp ⁴ =	0.5 ± 0.3		Dom ⁶ =	0.4 ± 0.3		cc/cp ² =	0.4 ± 0.1	
cc/cp ² =	0.4 ± 0.2		Sub ⁷ =	0.4 ± 0.2		Dom ⁶ =	0.4 ± 0.1	
Sr6 ⁹ =	0.3 ± 0.1		Sr6 ⁹ =	0.2 ± 0.2		sc/cp ⁴ =	0.3 ± 0.2	
Sub ⁷ =	0.2 ± 0.09		sc/cp ⁴ =	0.1 ± 0.08		Sub ⁷ =	0.05 ± 0.05	

as medias no encuadradas en las líneas son significativamente distintas a PC 0.05.

¹ Sin caja y sin privación; ² con caja y sin privación; ³ con caja y con privación; ⁴ sin caja y con privación; ⁵ programa de condicionamiento operante; ⁶ Dominantes; ⁷ Subordinados.

Tabla 5. Comparaciones pareadas para el tamaño 4 en las diferentes semana y condiciones experimentales.

S E M A N A S		
1	2	3
X \pm es	X \pm es	X \pm es
cc/sp ² = 0.9 \pm 0.2	sc/sp ¹ = 0.4 \pm 0.1	Dom ⁶ = 0.6 \pm 0.2
sc/sp ¹ = 0.9 \pm 0.3	cc/sp ² = 0.4 \pm 0.1	cc/sp ² = 0.5 \pm 0.2
Sr6 ⁵ = 0.4 \pm 0.1	cc/cp ³ = 0.3 \pm 0.1	Sr6 ⁵ = 0.4 \pm 0.2
Dom ⁶ = 0.4 \pm 0.2	sc/cp ⁴ = 0.3 \pm 0.1	sc/sp ¹ = 0.4 \pm 0.1
cc/cp ³ = 0.3 \pm 0.2	Dom ⁶ = 0.3 \pm 0.1	sc/cp ⁴ = 0.3 \pm 0.1
sc/cp ⁴ = 0.1 \pm 0.08	Sr6 ⁵ = 0.05 \pm 0.05	Sub ⁷ = 0.1 \pm 0.8
Sub ⁷ = 0.1 \pm 0.06	Sub ⁷ = 0.0 \pm 0.0	cc/cp ³ = 0.05 \pm 0.05
4	5	6
X \pm es	X \pm es	X \pm es
cc/sp ² = 0.3 \pm 0.1	cc/sp ² = 0.6 \pm 0.3	sc/sp ¹ = 0.3 \pm 0.1
sc/sp ¹ = 0.3 \pm 0.1	Dom ⁶ = 0.3 \pm 0.1	Dom ⁶ = 0.2 \pm 0.09
Sr6 ⁵ = 0.2 \pm 0.1	sc/cp ⁴ = 0.2 \pm 0.1	sc/cp ⁴ = 0.2 \pm 0.1
sc/cp ⁴ = 0.2 \pm 0.09	cc/cp ³ = 0.2 \pm 0.09	Sr6 ⁵ = 0.2 \pm 0.09
cc/cp ³ = 0.2 \pm 0.1	Sr6 ⁵ = 0.1 \pm 0.08	cc/sp ² = 0.2 \pm 0.1
Dom ⁶ = 0.1 \pm 0.1	sc/sp ¹ = 0.1 \pm 0.08	cc/cp ³ = 0.1 \pm 0.1
Sub ⁷ = 0.1 \pm 0.06	Sub ⁷ = 0.1 \pm 0.06	Sub ⁷ = 0.1 \pm 0.06

Las medias no encuadradas en las líneas son significativamente distintas a PC 0.05.

¹ Sin caja y sin privación; ² con caja y sin privación; ³ con caja y con privación; ⁴ sin caja y con privación; ⁵ programa de condicionamiento operante; ⁶ Dominantes; ⁷ Subordinados.

Tabla 6. Comparaciones pareadas para el tamaño 5 en las diferentes semanas y condiciones experimentales.

S E M A N A S								
1			2			3		
X ± es			X ± es			X ± es		
Sub ⁷ = 0.7 ± 0.1	sc/sp ¹ = 0.7 ± 0.1	cc/cp ² = 0.2 ± 0.1	sc/sp ¹ = 0.7 ± 0.1	Dom ⁶ = 0.7 ± 0.1	cc/cp ² = 0.1 ± 0.1	sc/sp ¹ = 0.6 ± 0.1	Dom ⁶ = 0.6 ± 0.1	cc/cp ² = 0.1 ± 0.1
cc/sp ² = 0.7 ± 0.2	Sub ⁷ = 0.4 ± 0.1	Dom ⁶ = 0.3 ± 0.1	Sub ⁷ = 0.4 ± 0.1	Sr6 ⁵ = 0.3 ± 0.06	cc/sp ² = 0.3 ± 0.1	Sub ⁷ = 0.5 ± 0.1	Sr6 ⁵ = 0.3 ± 0.1	cc/sp ² = 0.3 ± 0.1
sc/sp ¹ = 0.7 ± 0.1	sc/cp ⁴ = 0.2 ± 0.09	Dom ⁶ = 0.3 ± 0.1	cc/sp ² = 0.2 ± 0.09	sc/cp ⁴ = 0.2 ± 0.09	cc/sp ² = 0.2 ± 0.09			
cc/cp ² = 0.3 ± 0.1	cc/cp ² = 0.2 ± 0.1	Sr6 ⁵ = 0.3 ± 0.1	cc/cp ² = 0.2 ± 0.1	Sr6 ⁵ = 0.1 ± 0.1	Sr6 ⁵ = 0.1 ± 0.1	cc/cp ² = 0.1 ± 0.08	Sr6 ⁵ = 0.1 ± 0.08	Sr6 ⁵ = 0.1 ± 0.08
Dom ⁶ = 0.3 ± 0.1								
Sr6 ⁵ = 0.3 ± 0.1								
cc/cp ² = 0.2 ± 0.1								
4			5			6		
X ± es			X ± es			X ± es		
Dom ⁶ = 0.6 ± 0.1	Sub ⁷ = 0.6 ± 0.1	cc/cp ² = 0.5 ± 0.1	Sub ⁷ = 0.6 ± 0.1	Sr6 ⁵ = 0.4 ± 0.1	cc/cp ² = 0.2 ± 0.09	sc/sp ¹ = 0.6 ± 0.1	Sub ⁷ = 0.5 ± 0.1	cc/cp ² = 0.1 ± 0.06
Sub ⁷ = 0.6 ± 0.1	Sr6 ⁵ = 0.4 ± 0.1	cc/cp ² = 0.5 ± 0.1	Sr6 ⁵ = 0.4 ± 0.1	cc/sp ² = 0.4 ± 0.1	cc/cp ² = 0.5 ± 0.1	Sub ⁷ = 0.5 ± 0.1	Sr6 ⁵ = 0.3 ± 0.1	cc/cp ² = 0.5 ± 0.1
sc/cp ⁴ = 0.5 ± 0.1	cc/sp ² = 0.4 ± 0.1	cc/cp ² = 0.5 ± 0.1	cc/sp ² = 0.4 ± 0.1	sc/sp ¹ = 0.4 ± 0.1	cc/cp ² = 0.2 ± 0.09	Dom ⁶ = 0.5 ± 0.1	cc/sp ² = 0.5 ± 0.1	cc/cp ² = 0.2 ± 0.09
cc/cp ² = 0.5 ± 0.1	Dom ⁶ = 0.4 ± 0.1	Sr6 ⁵ = 0.4 ± 0.1	Dom ⁶ = 0.4 ± 0.1	Dom ⁶ = 0.4 ± 0.1	cc/cp ² = 0.1 ± 0.06	Sr6 ⁵ = 0.3 ± 0.1	Sr6 ⁵ = 0.3 ± 0.1	cc/cp ² = 0.1 ± 0.06
Sr6 ⁵ = 0.4 ± 0.1	sc/cp ⁴ = 0.3 ± 0.1	sc/sp ¹ = 0.3 ± 0.1	sc/cp ⁴ = 0.3 ± 0.1	cc/cp ² = 0.3 ± 0.1		cc/cp ² = 0.2 ± 0.09	cc/cp ² = 0.2 ± 0.09	cc/cp ² = 0.2 ± 0.09
sc/sp ¹ = 0.3 ± 0.1	cc/cp ² = 0.3 ± 0.1	cc/cp ² = 0.2 ± 0.09	cc/cp ² = 0.3 ± 0.1			cc/cp ² = 0.1 ± 0.06	cc/cp ² = 0.1 ± 0.06	cc/cp ² = 0.1 ± 0.06
cc/sp ² = 0.2 ± 0.09								

Las medias no encuadradas en las líneas son significativamente distintas a P < 0.05.

¹ Sin caja y sin privación; ² con caja y sin privación; ³ con caja y con privación; ⁴ sin caja y con privación; ⁵ programa de condicionamiento operante; ⁶ Dominantes; ⁷ Subordinados.

Tabla 7. Comparaciones pareadas para las heces en las diferentes semanas y condiciones experimentales.

S E M A N A S								
1			2			3		
X ± es			X ± es			X ± es		
cc/sp ² =	6.1 ± 0.5	}	cc/sp ² =	8.1 ± 1.6	}	Sub ⁷ =	6.9 ± 0.9	}
sc/sp ¹ =	5.6 ± 0.5		Dom ⁶ =	7.7 ± 0.8		cc/sp ² =	6.2 ± 0.7	
cc/cp ² =	4.7 ± 0.7		sc/sp ¹ =	7.4 ± 0.5		sc/sp ¹ =	6.2 ± 0.7	
Sub ⁷ =	4.6 ± 0.6		Sub ⁷ =	6.3 ± 0.6		Dom ⁶ =	5.5 ± 0.4	
Dom ⁶ =	4.4 ± 0.6		cc/cp ² =	2.4 ± 0.4		sc/cp ¹ =	2.9 ± 0.5	
Sr6 ³ =	3.1 ± 0.4		Sr6 ³ =	2.1 ± 0.4		Sr6 ³ =	2.2 ± 0.4	
sc/cp ¹ =	1.3 ± 0.3	sc/cp ¹ =	1.8 ± 0.3	cc/cp ² =	2.1 ± 0.2			
4			5			6		
X ± es			X ± es			X ± es		
cc/sp ² =	7.5 ± 0.9	}	sc/sp ¹ =	8.2 ± 0.7	}	Dom ⁶ =	8.9 ± 0.9	}
Sub ⁷ =	6.7 ± 0.6		Dom ⁶ =	7.3 ± 0.6		sc/sp ¹ =	6.4 ± 0.8	
Dom ⁶ =	6.3 ± 0.6		Sub ⁷ =	6.5 ± 0.8		Sub ⁷ =	6.3 ± 0.6	
sc/sp ¹ =	6.0 ± 0.4		cc/sp ² =	5.3 ± 0.5		cc/sp ² =	6.3 ± 1.06	
cc/cp ² =	2.9 ± 0.3		cc/cp ² =	1.9 ± 0.3		cc/cp ² =	1.6 ± 0.2	
Sr6 ³ =	1.9 ± 0.5		Sr6 ³ =	1.9 ± 0.3		sc/cp ¹ =	1.3 ± 0.3	
sc/cp ¹ =	1.6 ± 0.2	sc/cp ¹ =	1.4 ± 0.2	Sr6 ³ =	1.1 ± 0.3			

Las medias no encuadradas en las líneas son significativamente distintas a P < 0.05.

¹ Sin caja y sin privación; ² con caja y sin privación; ³ con caja y con privación; ⁴ sin caja y con privación; ⁵ programa de condicionamiento operante; ⁶ Dominantes; ⁷ Subordinados.

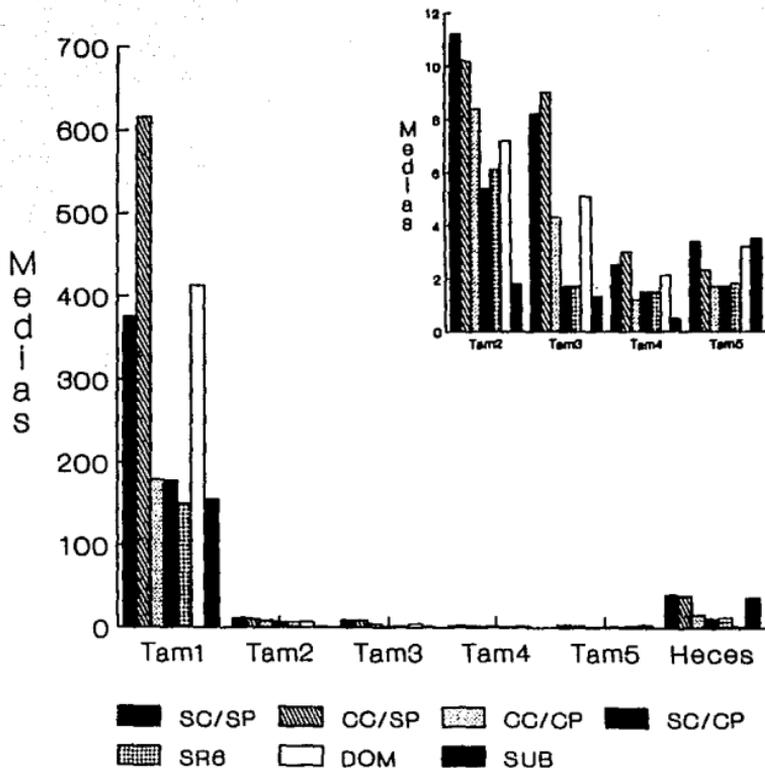


Figura 1. Medias totales de manchas y heces. El recuadro muestra los datos del tamaño 2 al tamaño 5.

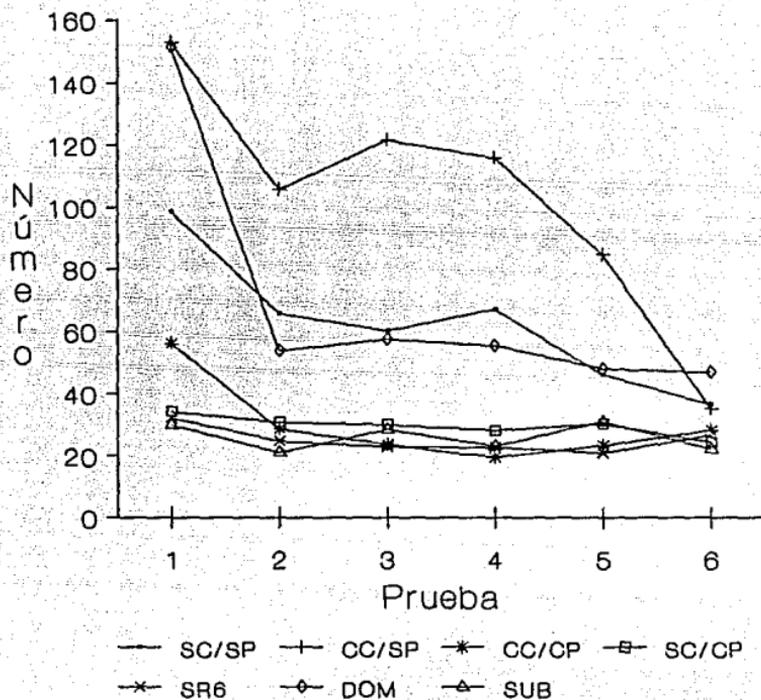


Figura 2. Muestra el promedio de manchas del tamaño 1 para todos los tratamientos y pruebas.

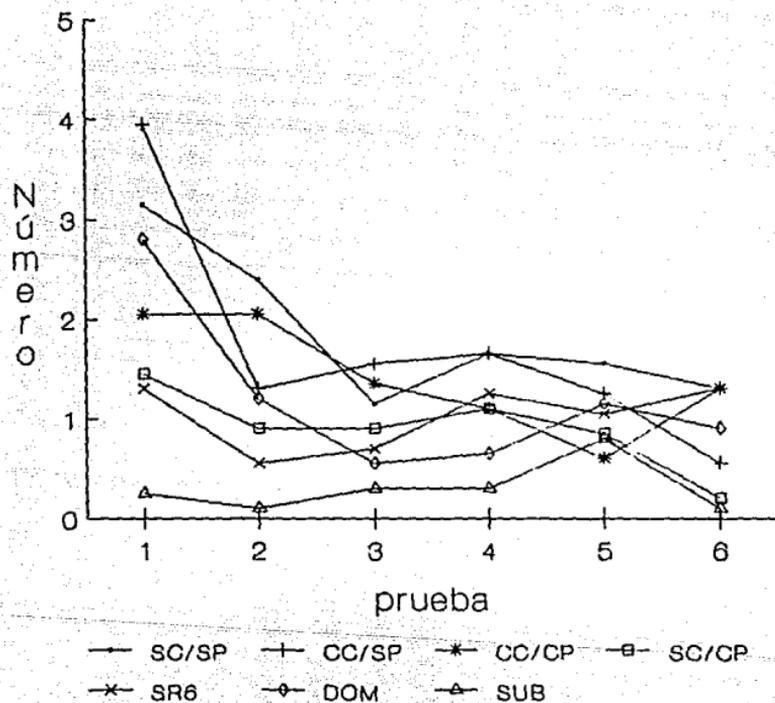


Figura 3. Muestra el promedio de manchas del tamaño 2 para todos los tratamientos y pruebas.

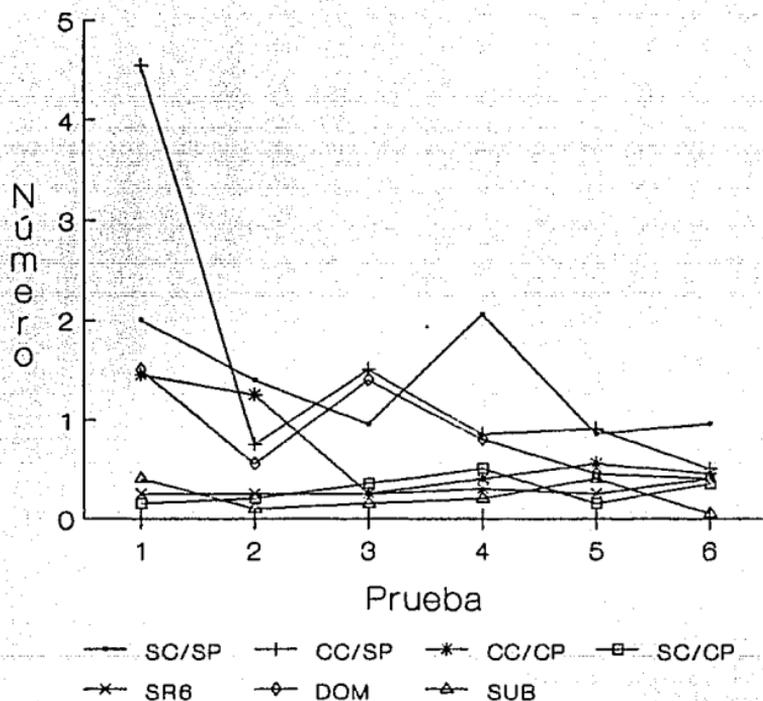


Figura 4. Muestra el promedio de manchas del tamaño 3 para todos los tratamientos y pruebas.

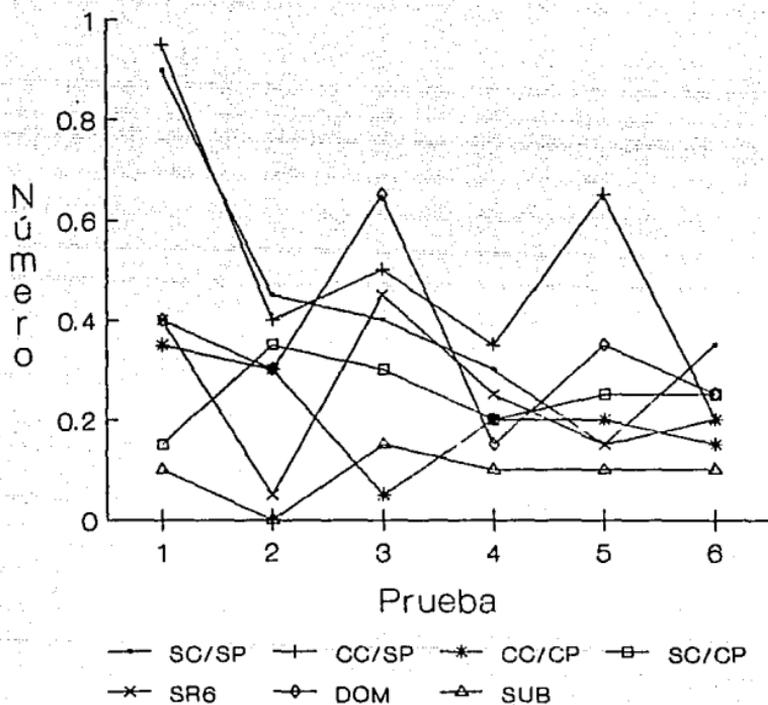


Figura 5. Muestra el promedio de manchas del tamaño 4 para todos los tratamientos y pruebas.

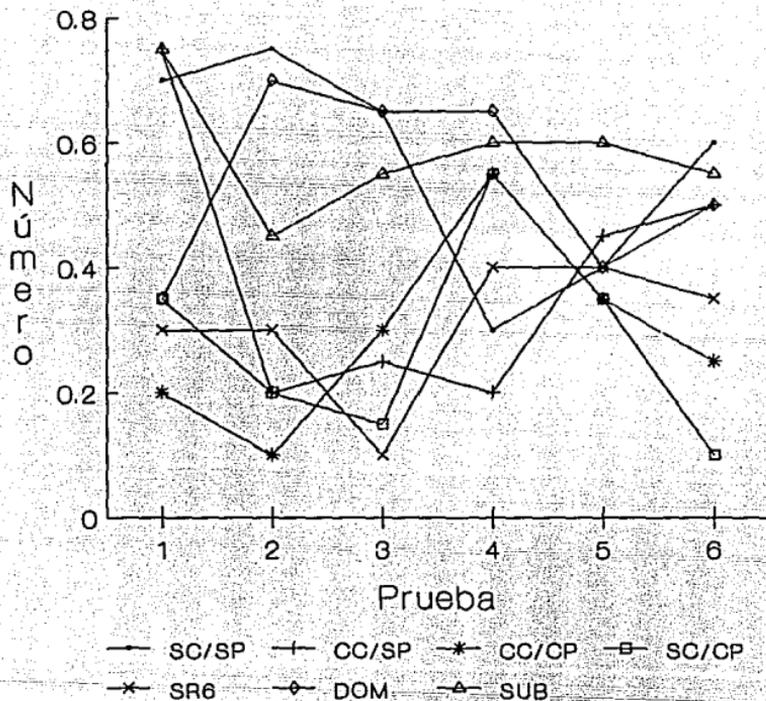


Figura 6. Muestra el promedio de manchas del tamaño 5 para todos los tratamlentos y pruebas.

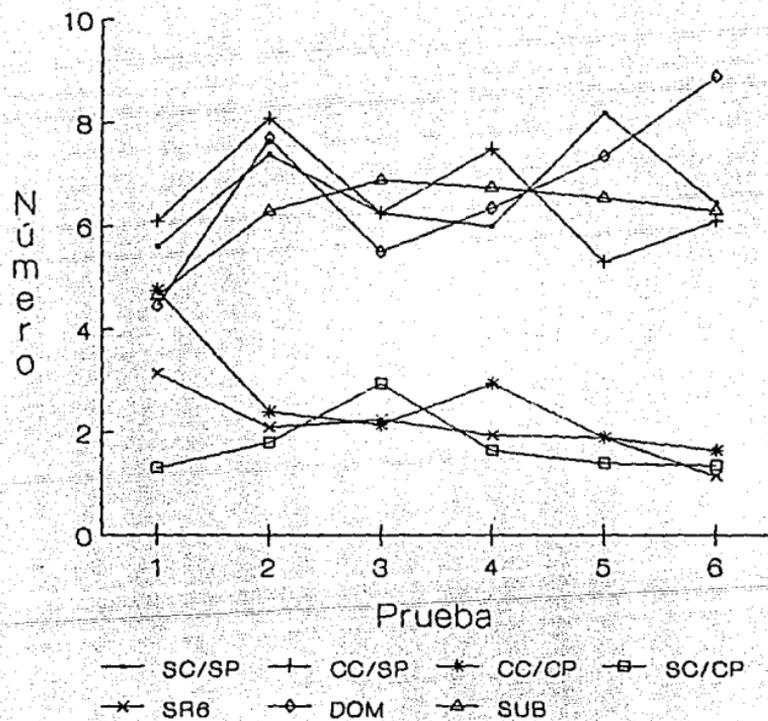


Figura 7. Muestra el promedio de heces depositadas para todos los tratamientos y pruebas.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

Los resultados de la Figura 2 señalan que los sujetos pertenecientes a los grupos "sin caja y sin privación" (SC/SP) y "con caja y sin privación" (CC/SP) presentan el patrón de marcaje urinario más parecido al de los Dominantes (DOM), mientras que los sujetos de los grupos "con caja y con privación" (CC/CP), "sin caja y con privación" (SC/CP) y "programa de condicionamiento operante" (Sr^o) presentan el patrón más parecido al de los Subordinados (SUB). Por otro lado, aun cuando los datos muestran una variabilidad considerable, podemos decir que el patrón de marcaje urinario para el tamaño 2 (Figura 3) es semejante al del tamaño 1, con los grupos "con caja y sin privación" (CC/SP) y "sin caja y sin privación" (SC/SP) parecidos al grupo Dominante (DOM) y los grupos "programa de condicionamiento operante" (Sr^o), "con caja y con privación" (CC/CP) y "sin caja y con privación" (SC/CP) parecidos al grupo Subordinado (SUB).

La Figura 4 nos muestra que los patrones de marcaje más semejantes al de los Dominantes (DOM) son, en términos generales, los de los grupos "sin caja y sin privación" (SC/SP) y "con caja y sin privación" (CC/SP), mientras que los grupos "programa de condicionamiento operante" (Sr^o) y "sin caja y con privación" (SC/CP) son los más parecidos a los Subordinados (SUB). Sin embargo, en lo que respecta al tamaño 4 (Figura 5) se observa que

los patrones de marcaje de los sujetos bajo condiciones de privación ("programa de condicionamiento operante", Sr^o y "sin caja y con privación", SC/CP) y los dominantes tienden a ser semejantes, presentándose asimismo esta relación entre los sujetos Subordinados y los pertenecientes al grupo "con caja y con privación" (CC/CP).

En relación a los resultados para el tamaño 5 (Figura 6) se observa un patrón irregular para todos los tratamientos y semanas. Sin embargo, en términos generales, se advierte una ligera semejanza entre las pautas de marcaje de los sujetos Dominantes (DOM) y de los Subordinados (SUB) y entre estos dos grupos y los patrones de los sujetos pertenecientes a los grupos sin privación ("sin caja y sin privación", SC/SP y "con caja y sin privación", CC/SP).

La Figura 7 muestra dos pautas de marcaje diferentes, por un lado se encuentran los grupos "sin caja y sin privación" (SC/SP), "con caja y sin privación" (CC/SP), Dominantes (DOM) y Subordinados (SUB) y por el otro, "con caja y con privación" (CC/CP), "programa de condicionamiento operante" (Sr^o) y "sin caja y con privación" (SC/CP). Estas pautas disímiles se explican debido a que los cuatro primeros grupos no fueron sometidos a privación de agua, por lo que tienen los valores más grandes ya que posiblemente tenían más líquidos en la vejiga.

En términos generales se observa un proceso de habituación para todos los tratamientos y tamaños. Se encontró que los datos que más información proporcionan son los del tamaño 1 y las

heces (Figura 1), en donde se muestra que los dominantes marcan más que los subordinados, lo que apoya lo planteado por Drickamer, Vandenberg y Colby (1973); Jones y Nowel (1973a y b) y Matthews (1980), pero no lo sugerido por Desjardins, Maruniak y Bronson (1973) y Sandnabba (1985) en relación a que los subordinados depositan manchas grandes y en mayor cantidad que el dominante, ya que los resultados para el tamaño 5 no lo demuestran. Las diferencias encontradas en el presente experimento posiblemente se deban a que los autores antes mencionados contaban el número total de marcas depositadas en una sola prueba, mientras que en éste se registraron cinco tamaños diferentes, además de las heces depositadas a lo largo de seis pruebas.

El análisis de los resultados para los diferentes tamaños y tratamientos revela que en la mayor parte de las situaciones, los sujetos de las condiciones sin privación ("sin caja y sin privación", SC/SP y "con caja y sin privación", CC/SP) marcan más que los sujetos Dominantes (DOM), sugiriéndose como causa de esto que los miembros de este último grupo afirman su posición en las peleas continuas que mantienen con los Subordinados, a diferencia de los dos primeros que no lo hacen, no obstante que, por ser sujetos aislados, debieran tener un patrón semejante al de los dominantes (Welch y Welch, 1971). Se sugiere que esto se debe a que como lo han reportado Bronson (1976), Matthews (1980) y Hopp y Timberlake (1983), los ratones prefieren marcar los objetos en función de sus características físicas más que en la

concentración de olores que tengan. Así mismo se ha planteado que la conducta de marcaje depende más del estado hormonal y de la experiencia del receptor que de algún mensaje específico contenido en la orina, por lo que en el caso de los grupos "sin caja y sin privación" (SC/SP) y "con caja y sin privación" (CC/SP) se puede decir que reaccionaron ante los estímulos novedosos marcando más. El marcaje diferencial que presentan los Dominantes (DDM) sugiere que en estos sujetos en los que la agresión juega un papel muy importante para el establecimiento de las relaciones sociales (Rowell, 1974; Dewsbury, 1990), el marcaje representa una característica de su estatus que funciona, entre otras cosas, como indicador de su jerarquía, más que una respuesta ante la novedad, ya que responden en forma incrementada solo en la primera semana, desarrollando un proceso de habituación a partir de la segunda.

Por otra parte se ha sugerido que la exposición a estímulos medioambientales estresantes produce cambios fisiológicos y conductuales en los roedores, que pueden ser modulados por la estimulación olfativa presente en esas situaciones (Barrett, Caza, Spear y Spear, 1982; D'Amato y Cabib, 1987). Se ha encontrado, por ejemplo, que el estrés restrictivo no solo aumenta la cantidad de aminas en el cerebro de sujetos aislados (Welch y Welch, 1971), sino que puede interrumpir embarazos (de Catanzaro, 1988) o afectar a las crías (alta mortandad de los machos recién nacidos, incremento en la capacidad sexual de los

mismos, etc) cuando quien lo recibe es una hembra embarazada (Rojo, Marin y Méndez-Patterson, 1985). Los resultados obtenidos en la presente investigación sugieren que la privación alimenticia puede ser considerada también como un estímulo estresor ya que, como se mencionó anteriormente, se observó durante la primera semana (Figura 1) que los sujetos privados de comida ("sin caja y con privación", SC/CP, "con caja y con privación", CC/CP y "programa de condicionamiento operante", Sr*) presentaron pautas de marcaje semejantes a los Subordinados (SUB) (pocas manchas pequeñas, a pesar de no estar privados de agua) aun cuando por tratarse de sujetos aislados deberían, en teoría, haber marcado como dominantes.

En relación a la territorialidad se ha sugerido (Brown, 1964) que ésta se presenta cuando los beneficios sobrepasan a los costos (en términos de defensa, energía, uso, etc.). La razón costo/beneficio de una estrategia territorial depende en gran medida del patrón de distribución de los recursos cuyos parámetros más importantes son: a) La disponibilidad, que implica que cuando los recursos son predecibles en su distribución espacio-temporal, tienen un valor mayor en términos del costo de defensa que los recursos no predecibles; lo que puede hacer que la territorialidad resulte incluso no viable y b) La abundancia o densidad, que sugiere que un sistema territorial es más costeable cuando se presenta un incremento en la densidad promedio de un recurso crítico simplemente porque se reduce el área que necesita

ser defendida (Dyson-Hudson y Alden, 1978; Kodric-Brown, 1978; Ferrigo y Bronson, 1985; Lore, Gottdiener y Delahunty 1986 y Wolff y Cicirello, 1990). Los resultados obtenidos en esta investigación apoyan lo sugerido por estos autores ya que se encontró que los sujetos dominantes son los que presentan variaciones más grandes en cuanto a su patrón de marcaje y no obstante que ésto sugiere un gasto energético muy grande, se compensa con los beneficios que acarrea la dominancia en relación al acceso a los recursos.

Finalmente se sugiere que con el fin de obtener una visión más general de este campo, así como información más detallada al respecto, se investigue con diferentes situaciones estresantes ya utilizadas por otros autores como podrían ser choques eléctricos, privación alimenticia aguda, ruido, corrientes de aire frío y que al mismo tiempo se lleven a cabo investigaciones que establezcan las correlaciones entre las variables fisiológicas y la conducta (tamaño de adrenales, hormonas en torrente sanguíneo y cerebro, etc.).

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Agren, G., Zhou, Q. & Zhong, W. (1989). Ecology and Social Behaviour of Mongolian gerbils, Meriones unguiculatus, at Xilinhot, Inner Mongolia, China. Animal Behaviour, 37: 11-27.
- Albone, E.S. & Shirley, S.G. (1984). Mammalian Semiochemistry. The Investigation of Chemical Signals Between Mammals. Ed John Wiley and Sons Limited, London.
- Alexander, N. (1974). Psychosocial Hypertension in Members of a Wistar Rat Colony. Proceedings of the Society of Experimental Biology and Medicine, 146: 163-169.
- Almagor, U. (1990). Odors and Private Language: Observations on the Phenomenology of Scent. Human Studies, 13: 253-274.
- Andreolini, F., Jemiolo, B. & Novotny, M. (1987). Dynamics of Excretion of Urinary Chemosignals in the House Mouse (Mus musculus) During the Natural Estrous Cycle. Experientia, 43: 998-1002.
- Archer, J. (1973). Tests for Emotionality in rats and mice: A Review. Animal Behaviour, 21: 205-235.
- Asa, CH. S., Mech, L.D. & Seal, U.S. (1985). The Use of Urine, Faeces and Anal-Gland Secretions in Scent-Marking by a Captive Wolf (Canis lupus) Pack. Animal Behaviour, 33: 1034-1036.
- Barnard, C.J. & Fitzsimons, J. (1988). Kin Recognition and Mate Choice in Mice: The Effects of Kinship, Familiarity and Social Interference on Intersexual Interaction. Animal Behaviour, 36 (4): 1078-1090.
- Barrett, A.M. & Stockham, M.A. (1963). The Effect of Housing Conditions and Simple Experimental Procedures Upon the Corticosterone Level in the plasma rats. Journal of Endocrinology, 26: 97-105.
- Barrett, B.A., Caza, P., Spear, N.E. & Spear, L.P. (1982). Wall Climbing, Odors from the Home Nest and Catecholaminergic Activity in Rat Pups. Physiology and Behavior, 29(3): 501-507.
- Beacham, J.L. (1988). The Relative Importance of Body Size and Aggressive Experience as Determinans of Dominance in Pumpkinseed sunfish, Lepomis gibbosus. Animal Behaviour, 36: 621-623.

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

Marcaje territorial

- Benton, D., Goldsmith, J.F., Gamal El-Din, L., Brain, P.F. & Hucklebridge, F.H. (1973). Adrenal Activity in Isolated Mice and Mice of Different Social Status. Physiology and Behavior, 20: 449-454.
- Benus, R.F., Koolhaas, J.M. & Van Oortmerssen, G.A. (1986). Individual Differences in Behavioural Reaction to a Changing Environment in Mice and Rats. Behaviour, 108: 105-122.
- Birke, L.I.A. & Sadler, D. (1984). Scent-Marking Behaviour in Response to Conspecific Odours by the Rat, Rattus Norvegicus. Animal Behaviour, 32: 493-500.
- Bloom, J.M. & Phillips, J.M. (1973). Conspecific Odors as Discriminative Stimuli in the Rat. Behavioral Biology, 8: 279-283.
- 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. (1976). Urine Marking in Mice: Causes and Effects. En: Doty, R.L. Mammalian Olfaction, Reproductive Processes and Behaviour. New York: Academic Press, pp. 119-141.
- Bronson, F.H. & Coquelin, A. (1980). The Modulation of Reproduction by Priming Pheromones in House Mice: Speculations on Adaptive Function. En: Müller-Schwarze, D. & Silverstein, R.M. (Eds). Chemical Signals. Plenum Publishing Corporation. 243-265.
- Brown, J.L. (1964). The Evolution of Diversity in Avian Territorial Systems. Wilson Bulletin 76: 160-169.
- Bruce, H.M. (1959). An Exteroceptive Block to Pregnancy in the Mouse. Nature, 184: 105.
- Bowers, J.M. & Alexander, B.K. (1967). Mice: Individual Recognition by Olfactory Cues. Science, 158: 1208-1210.
- 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 Odours of Organ Homogenates on Maturation of Young Female Meadow Voles, Microtus Pennsylvanicus. Behavioural Processes, 14: 225-227.
- Colby, D.R. & Vandenberg, J.G. (1974). Regulatory Effects of Urinary Pheromones on Puberty in the Mouse. Biology of Reproduction, 11: 268.

- Crosland, M.W.J. (1989). Kin Recognition in the Ant Rhytidoponera confusa. I. Environmental Odour. Animal Behaviour, 37: 912-919.
- Crowcroft, P. (1966). Mice All Over. Foulis, London.
- D'Amato, F.R. & Cabib, S. (1987). Chronic Exposure to a Novel Odor Increases Pup's Vocalizations, Maternal Care, and Alters Dopaminergic Functioning in Developing Mice. Behavioral and Neural Biology, 48: 197-205.
- Davis, S.F., Prytula, R.E., Harper, W.E., Tucker, H.K., Lewis, C. & Flood, L. (1974). Double-Alternation Runway Performance as a Function of Inter and Intra-Reinforcement Odor Cues. Psychological Reports, 35: 787-793.
- Davis, S.F., Prytula, R.E., Noble, M.J. & Mollenhour, M.N. (1976). Motivational Specificity of the Signal Value of Odors Cues. Animal Learning & Behavior. 4: 407-410.
- Davis, S.F., Nash, S.M., Anderson, B.J. & Weaver, M.S. (1985). Odor-Based Runway Performance of Rats as a Function of Type of Reinforcer and Multiple Deprivation Conditions. The Psychological Record, 35: 337-351.
- de Catanzaro, D. (1988). Effect of Predator Exposure upon Early Pregnancy in Mice. Physiology and Behavior, 43: 691-696.
- 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. (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.
- Doty, R.L. (1972). Odor Preferences of Female Peromyscus maniculatus Bairdi for Male Mouse Odors of P.M. Bairdi and P. Leucopus noveboracensis as a Function of Estrous State. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 81(2): 191-197.

- 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.
- Drickamer, L.C. (1989). Pregnancy Block in Wild Stock House Mice, Mus domesticus: Olfactory Preferences of Females During Gestation. Animal Behaviour, 37: 690-698.
- Drickamer, L.C. & Lenington, S. (1987). T-Locus Effects on the Male Urinary Chemosignal that Accelerates Puberty in Female Mice. Animal Behaviour, 35 (5): 1581-1583.
- Drickamer, L.C., Vandenbergh, J.G. & Colby, D.R. (1973). Predictors of Dominance in Male Golden Hamsters (Mesocricetus auratus). Animal Behaviour, 21: 557-563.
- D'Udine, B. & Partridge, L. (1981). Olfactory Preferences of Inbred Mice (Mus musculus) for their own Strain and for Siblings: Effects of Strain, Sex and Cross-Fostering. Behaviour, 78: 314-324.
- Dyson-Hudson, R. & Alden, E. (1978). Human Territoriality an Ecological Reassessment. American Anthropologist, 80 (1): 21-41.
- Eisenberg, J.F. & Kleiman, D.G. (1972). Olfactory Communication in Mammals. Animal Review of Ecology and Systematics, 3: 1-32.
- Erlinge, S., Sandell, M. & Brinck, C. (1982). Scent-Marking and its Territorial Significance in Stoats, Mustela Erminea. Animal Behaviour, 30 (3): 811-818.
- Fadem, B.H. & Cole, E.A. (1985). Scent-Marking in the Grey Short-Tailed Opossum (Monodelphis domestica). Animal Behaviour, 33 (3): 730-738.
- Ferkin, M.H. (1988). The Effect of Familiarity on Social Interactions in Meadow Voles, Microtus pennsylvanicus: A Laboratory and Field Study. Animal Behaviour, 36 (6): 1816-1822.
- 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 & Behavior, 40: 661-664.

- Goldsmith, J.F. , Brain, P.F. & Benton, D. (1978). Effects of the Duration of Individual or Group Housing on Behavioural and Adrenocortical Reactivity in Male Mice. Physiology & Behavior, 21: 757-760.
- Gubernick, D.J. & Alberts, J.R. (1989). Postpartum Maintenance of Paternal Behaviour in the Biparental California Mouse, Peromyscus californicus. Animal Behaviour, 37: 656-664.
- Hamilton, G.D. & Bronson, H. (1985). Food Restriction and Reproductive Development in Wild House Mice. Biology of Reproduction, 32: 773-778.
- Hegner, R.E. & Wingfield, J.C. (1987). Social Status and Levels of Hormones in Flocks of House Sparrows, Passer domesticus. Ethology, 76: 1-14.
- Hennessy, M.B., Coe, Ch. L., Mendoza, S.P., Lowe, E.L. & Levine, S. (1978). Scent-Marking and Olfactory Investigatory Behavior in the Squirrel Monkey (Saimiri sciureus). Behavioral Biology, 24: 57-67.
- Henry, J.D. (1977). The Use of Urine Marking in the Scavenging Behaviour of the Red Fox (Vulpes vulpes). Behaviour, 61: 82-106.
- Hopp, S.L. & Timberlake, W. (1983). Odor Cue Determinants of Urine Marking in Male Rats (Rattus norvegicus). Behavioral and Neural Biology, 37: 162-172.
- Hradecky, P. (1986). Volatile Fatty Acids in Urine and Vaginal Secretions of Cows During Reproductive Cycle. Journal of Chemical Ecology, 12(1): 187-195.
- 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.
- Johnson, R.P. (1973). Scent-Marking in Mammals. Animal Behaviour, 21: 521-535.
- Jones, S.E. & Brain, P.F. (1985). An Illustration of Simple Sequence Analysis with Reference to the Agonistic Behavior of 4 Strains of Laboratory Mice. Behavioral Processes, 11: 365-388.
- 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.

- Goldsmith, J.F. , Brain, P.F. & Benton, D. (1978). Effects of the Duration of Individual or Group Housing on Behavioural and Adrenocortical Reactivity in Male Mice. Physiology & Behavior, 21: 757-760.
- Gubernick, D.J. & Alberts, J.R. (1989). Postpartum Maintenance of Paternal Behaviour in the Biparental California Mouse, Peromyscus californicus. Animal Behaviour, 37: 656-664.
- Hamilton, G.D. & Bronson, H. (1985). Food Restriction and Reproductive Development in Wild House Mice. Biology of Reproduction, 32: 773-778.
- Hegner, R.E. & Wingfield, J.C. (1987). Social Status and Levels of Hormones in Flocks of House Sparrows, Passer domesticus. Ethology, 76: 1-14.
- Hennessy, M.B., Coe, Ch. L., Mendoza, S.P., Lowe, E.L. & Levine, S. (1978). Scent-Marking and Olfactory Investigatory Behavior in the Squirrel Monkey (Saimiri sciureus). Behavioral Biology, 24: 57-67.
- Henry, J.D. (1977). The Use of Urine Marking in the Scavenging Behaviour of the Red Fox (Vulpes vulpes). Behaviour, 61: 82-106.
- Hopp, S.L. & Timberlake, W. (1983). Odor Cue Determinants of Urine Marking in Male Rats (Rattus norvegicus). Behavioral and Neural Biology, 37: 162-172.
- Hradecky, P. (1986). Volatile Fatty Acids in Urine and Vaginal Secretions of Cows During Reproductive Cycle. Journal of Chemical Ecology, 12(1): 187-195.
- 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.
- Johnson, R.P. (1973). Scent-Marking in Mammals. Animal Behaviour, 21: 521-535.
- Jones, S.E. & Brain, P.F. (1985). An Illustration of Simple Sequence Analysis with Reference to the Agonistic Behavior of 4 Strains of Laboratory Mice. Behavioral Processes, 11: 365-388.
- 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.
- Kappeler, P.M. (1990). Social Status and Scent-Marking Behaviour in Lemur catta. Animal Behaviour, 40 (4): 774-776.
- King, J., Chiung, P.L. & Visscher, M.B. (1955). Single Versus Multiple Cage Occupance and Convulsive Frequency in C3H Mice. Proc. Soc. Exp. Biol. Med., 88: 661-663.
- Kling, J.W. & Stevenson-Hinde, J. (1972). Reinforcement, Extinction and Spontaneous Recovery of Key Pecking in Chaffinches. Animal Behaviour, 20: 425-429.
- Klingel, H. (1978). La Vie Sociale des zèbres et des Antilopes. La Recherche, 86 (9): 112-120.
- Kodric-Brown, A. (1978). Establishment and Defense of Breeding Territories in a Pupfish (Cyprinodontidae cyprinodon). Animal Behaviour, 26: 818-834.
- Lydell, K. & Doty, R.L. (1972). Male Rat Odor Preferences for Female Urine as a Function of Sexual Experience, urine age and urine source. Hormones and Behavior, 3: 205-212.
- Mackintosh, J.H. (1970). Territory Formation by Laboratory Mice. Animal Behaviour, 18: 177-183.
- Matthews, M.K. Jr. (1980). Urinary Marking and Tendency to Investigate to Novelty in Mus musculus. Behavioral and Neural Biology, 28: 501-506.
- Michael, R.P. (1975). Hormones and Sexual Behavior in the Female. Hospital Practice, December : 69-76.
- Mondragón, R., Mayagoitia, L., López-Luján, A. & Díaz, J.L. (1987). Social Structure Features in Three Inbred Strains of Mice, C57BI/6j, Balb/cj, and NIH: A Comparative Study. Behavioral and Neural Biology, 47: 384-391.
- Mondragón, R., Mayagoitia, L., López-Luján, A. & Ramirez, M.I. (1987). Social Experience and Dominance-Relationships in Mice. Abstracts and Selected Papers from the 4th European Conference of the International Society for Research on Aggression. Universidad de Sevilla, Sevilla. International Journal of Neuroscience, Vol. 41 (3-4): 336.
- Moore, A.J. (1990). The inheritance of Social Dominance, Mating Behaviour and Attractiveness to Mates in Male Nauphoeta cinerea. Animal Behaviour, 39: 383-397.

Ma. del Refugio Cuevas

- Newman, K.S. & Halpin, Z.T. (1988). Individual Odours and Mate Recognition in the Prairie Vole, Microtus ochrogaster. Animal Behaviour, 36(6): 1779-1787.
- O'Connell, R.J. (1984). Odor Modulation of Ventral Scent Gland Marking in the Mongolian Gerbil. Behavioral Neuroscience, 98 (4): 728-738.
- Olsén, K.H. (1987). Chemoattraction of Juvenile Arctic Charr (Salvelinus alpinus (L)) to Water Scented by Conspecific Intestinal Content and Urine. Comparative Biochemistry and Physiology, 87A (3): 641-643.
- Palese, R.P. & Bronstein, P.M. (1976). Exploration and Spontaneous Activity in Young Rats. Bulletin of the Psychonomic Society, 7(4): 352-354.
- Perrigo, G. & Bronson, F.H. (1985). Sex Differences in the Energy Allocation Strategies of House Mice. Behavioral Ecology and Sociobiology, 17: 297-302.
- Peters, R. & Mech, L.D. (1975). Scent-Marking in Wolves. American Scientist, 63: 628-637.
- Phillips, J.M. & Bloom, J.M. (1971). Control of Conspecific Odor in the Runway. Psychological Reports, 29: 838.
- Platt, W.J. (1976). The Social Organization and Territoriality of Short-Tailed Shrew (Blarina brevicauda) Populations in Old-Field Habitats. Animal Behaviour, 24 (2): 305-318.
- Poole, T.B. & Morgan, H.D.R. (1976). Social and Territorial Behavior of Laboratory Mice (Mus musculus) in Small Complex Areas. Animal Behaviour, 24: 476-480.
- Reasner, D.S. & Johnston, R.E. (1987). Scent Marking by Male Dwarf Hamsters (Phodopus sungorus campbelli) in Response to Conspecific Odors. Behavioral and Neural Biology, 48: 43-48.
- Regnier, F.E. (1971). Semiochemicals-Structure and Function. Biology of Reproduction, 4: 309-326.
- Richner, H. (1989). Phenotypic Correlates of Dominance in Carrion Crows and their Effects on Access to Food. Animal Behaviour, 38: 606-612.
- Rojo, M., Marin, B. & Méndez-Patterson, A. (1985). Effects of Low Stress During Pregnancy on Certain Parameters of the Offspring. Physiology and Behavior, 34: 895-899.
- 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: 253-267.
- Sandnabba, N.K. (1986a). Differences Between two Strains of Mice Selectively Bred for High and Low Aggressiveness, in the Capacity of Male Odours to Affect Aggressive Behavior. Aggressive Behavior, 12: 103-110.
- Sandnabba, N.K. (1986b). Changes in Male Odours and Urinary Marking Patterns Due to Inhibition of Aggression in Male Mice. Behavioural Processes, 12: 349-361.
- Seago, J.D., Ludvigson, H.W. & Remley, N.R. (1970). Effects of Anosmia on Apparent Double Alternation in the Rat. Journal of Comparative & Physiological Psychology, 71: 435-442.
- Shettleworth, S.J. (1978). Reinforcement and the Organization of Behavior in Golden Hamsters: Sunflower Seed and Nest Paper Reinforcers. Animal Learning and Behavior, 6(3): 352-362.
- Slater, P.J.B. (1985). Introducción a la Etología. Editorial Critica, Barcelona, España: 1988.
- Smart, J.L. (1974). Activity and Exploratory Behavior of Adult Offspring of Undernourished Mother Rats. Developmental Psychobiology, 7(4): 315-321.
- 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.
- Suthers, R.A. & Gallant, R.A. (1973). Biology. The Behavioral View. Xerox College Publishing. Lexington, Massachusetts, USA.
- Taylor, R.D. & Ludvigson, H.W. (1983). Odor-Mediated Alleyway Performance as a Function of Squad Position with Varied Donors. Bulletin of the Psychonomic Society, 21: 217-220.

Ma. del Refugio Cuevas

- Tilson, R. & Hamilton III, W.J. (1984). Social Dominance and Feeding Patterns of Spotted Hyaenas. Animal Behaviour, 32 (3): 715-724.
- Wauters, L., Dhondt, A.A. & DeVos, R. (1990). Factors Affecting Male Matings Success in Red Squirrels (Sciurus vulgaris). Ethology, Ecology & Evolution, 2: 195-204.
- Welch, A.S. & Welch, B.C. (1971). Isolation, Reactivity and Aggression: Evidence for an Involvement of Brain Catecholamines and Serotonin. En: Eleftheriou, B.E. & Scott, J.P. (Eds.). The Physiology of Aggression and Defeat. Plenum Press. New York-London.
- Weldon, P.J., Devita, F.M. & Middendorf, G.A. III. (1987). Responses to Snake Odors by Laboratory Mice. Behavioural Processes, 14: 137-146.
- Wilson, E.O. (1975). Sociobiologia. La Nueva Sintesis. Ed. Omega. pp. 611, 1980.
- Witt, D.M., Carter, C.S., Carlstead, 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.
- Wolff, J.O. & Cicirello, D.M. (1990). Mobility versus Territoriality: Alternative Reproductive Strategies in White-Footed Mice. Animal Behaviour, 39: 1222-1224.
- Youngentob, S.L., Mozell, M.M., Sheehe, P.R. & Hornung, D.E. (1987). A Quantitative Analysis of Sniffing Strategies in Rats Performing Odor Detection Tasks. Physiology and Behavior, 41 (1): 59-69.
- Zeller, A.C. (1987). Communication by Sight and Smell. En: Smuts, B.B., Cheney, D.L., Seyfarth, R.M., Wrangham, R.W. & Struhsaker, T.T. (Eds.). Primate Societies. The University of Chicago Press, Chicago, Ill., U.S.A., 433-439.