

---

ATTI ACCADEMIA NAZIONALE DEI LINCEI  
CLASSE SCIENZE FISICHE MATEMATICHE NATURALI

# RENDICONTI

---

DANILO MAINARDI

## Interazione tra preferenze sessuali delle femmine e predominanza sociale dei maschi nel determinismo della selezione sessuale nel topo (*Mus musculus*)

*Atti della Accademia Nazionale dei Lincei. Classe di Scienze Fisiche,  
Matematiche e Naturali. Rendiconti, Serie 8, Vol. 37 (1964), n.6, p. 484–490.*  
Accademia Nazionale dei Lincei

<[http://www.bdim.eu/item?id=RLINA\\_1964\\_8\\_37\\_6\\_484\\_0](http://www.bdim.eu/item?id=RLINA_1964_8_37_6_484_0)>

L'utilizzo e la stampa di questo documento digitale è consentito liberamente per motivi di ricerca e studio. Non è consentito l'utilizzo dello stesso per motivi commerciali. Tutte le copie di questo documento devono riportare questo avvertimento.

---

*Articolo digitalizzato nel quadro del programma  
bdim (Biblioteca Digitale Italiana di Matematica)  
SIMAI & UMI*

<http://www.bdim.eu/>

**Biologia.** — *Interazione tra preferenze sessuali delle femmine e predominanza sociale dei maschi nel determinismo della selezione sessuale nel topo (Mus musculus)*<sup>(\*)</sup>. Nota di DANILO MAINARDI, presentata<sup>(\*\*)</sup> dal Corrisp. S. RANZI.

#### INTRODUZIONE E SCOPO DELLA RICERCA.

Tra i vari fattori etologici determinanti selezione sessuale in *Mus musculus*, grande importanza assumono, per la particolare organizzazione sociale della specie, le preferenze sessuali delle femmine e lo stato gerarchico dei maschi [1]. È noto che la femmina di topo di sottospecie *domesticus* si accoppia preferenzialmente con i maschi (della medesima sottospecie) quanto più possibile geneticamente distanti [2]. Questa tendenza all'eterogamia può esplicarsi ancora ad avvenuta fecondazione, nel caso in cui la femmina, fecondata da maschio del proprio ceppo, venga secondariamente a contatto con maschio di ceppo differente: infatti detto incontro provoca un blocco esterocettivo della gravidanza, con susseguente nuovo estro [3, 4, 5, 6, 7].

Poco chiare sono invece le preferenze sessuali, nell'ambito della sottospecie, dei maschi. Esperienze in stadio avanzato di realizzazione non hanno permesso di evidenziare, in questo sesso, significative preferenze.

È invece ben noto come tra i maschi abitanti un medesimo territorio si instauri una gerarchia la quale è prevedibile influenzi le varie quote di partecipazione all'accoppiamento [8, 9]. L'esistenza in questa specie di un territorio, propriamente inteso come « area difesa », prima messa in dubbio da Blair [10], è stata poi chiaramente evidenziata dalle ricerche di Anderson [11]. Va detto per inciso che questi territori hanno dimensioni molto limitate, e che tutti i membri del gruppo fanno capo ad uno o più nidi collettivi ove si riproducono promiscuamente. Gruppi sociali di territori molto vicini risultano, dall'esame delle frequenze geniche, piuttosto altamente isolati [11, 12].

La presente ricerca si prefigge di indagare l'influenza che lo stato sociale dei maschi ha sulle loro reali capacità riproduttive, e come detto fenomeno interagisca con quello, già in precedenza studiato [1, 2, 13, 14], delle preferenze sessuali delle femmine. A tale scopo si è allestito un esperimento consistente nel porre a contatto coppie di maschi, geneticamente marcati, di rango sociale noto, con gruppetti di femmine dalle ben definite preferenze sessuali. L'esame della progenie viene usato come indice degli accoppiamenti.

(\*) Ricerche eseguite e pubblicate con un contributo del C.N.R. all'Istituto di Zoologia dell'Università di Parma.

(\*\*) Nella seduta del 12 dicembre 1964.

## MATERIALE E METODO.

*Caratteristiche dei ceppi usati:* ceppo C57BL/6 = genotipo CCaaBB, fenotipo nero; ceppo SWM/Mai = genotipo ccAABB, fenotipo albino. L'ibrido (CcAaBB) è riconoscibile dai genitori avendo fenotipo agouti. La quota di inincrocio è mantenuta in questi ceppi in condizioni per quanto possibile vicine a quelle naturali dei gruppi collettivi [11, 12]: ogni generazione proviene da 12 coppie formate casualmente (per estrazione coi numeri randomizzati) dalla progenie della generazione precedente. Anche l'allevamento, fino allo svezzamento, e cioè nell'ambito temporale comprendente i principali periodi sensitivi critici, avviene in condizioni essenzialmente naturali, e cioè: *a*) in presenza del maschio, che partecipa alle cure parentali ed inoltre apporta lo stimolo olfattivo caratteristico [15, 16, 17, 18] alla progenie, importante per il determinismo delle preferenze sessuali femminili [2, 14]; *b*) senza sostituzioni del nido e della lettiera, affinché tutti gli stimoli di natura olfattoria siano presenti, ed infine, *c*) senza manipolazioni di sorta dei neonati, ben noto essendo il loro effetto alterante sul comportamento dell'adulto [19, 20, 21, 22, 23].

I maschi usati nell'esperimento (C57BL e SWM) avevano l'età approssimativa di 150 giorni, ed erano stati precedentemente provati fertili mediante accoppiamento con femmine del medesimo ceppo.

Le femmine usate nell'esperimento erano vergini di circa 100 giorni d'età, di ceppo C57BL. Le femmine di questo ceppo hanno una spiccata preferenza per i maschi SWM: infatti, messe nell'alternativa di potere essere fecondate da questi oppure da maschi del proprio ceppo, in condizioni sperimentali tali per cui non possa esplicitarsi predominanza tra i maschi, esse risultano, per una percentuale superiore al 90, fecondate da maschi SWM.

Molto rara è anche, in queste femmine, la inseminazione multipla.

*Rilevamento della predominanza sociale:* 10 coppie miste di maschi C57BL e SWM vennero formate associandoli mediante uso di numeri casuali ed il comportamento fu osservato finché venne stabilito quale maschio era predominante, e quale sottomesso. Ogni coppia di maschi era posta in una cassetta di plastica trasparente delle dimensioni di cm 24 × 18 × 14. Per ogni coppia il comportamento durante lo stabilirsi degli stati gerarchici venne scrupolosamente annotato.

L'incontro di due maschi adulti non appartenenti al medesimo gruppo determina una serie di azioni stereotipate attraverso le quali essi pervengono allo stabilirsi del loro stato sociale.

Mancando di una definita terminologia nella nostra lingua, per maggiore chiarezza detti comportamenti verranno qui, accanto alla descrizione in italiano, accompagnati dai vocaboli ormai inequivocabili in uso presso gli etologi di lingua inglese.

Gli individui in oggetto, dopo essersi riconosciuti, attraverso reciproci annusamenti, quali maschi adulti appartenenti a gruppi diversi, hanno iniziato le manifestazioni specifiche. È noto infatti che sono massimamente gli stimoli olfattori (*type odour = age, sex and reproductive state odour; colony odour*) che agiscono come scatenanti il combattimento (*fighting releasers*). Tra gli atti stereotipati che sono sempre stati osservati vi è, e per primo, il tipico atteggiamento di minaccia (*threat posture*), consistente nell'arcuare il dorso e nel rizzare il pelo (*arched-back attitude and hair raising*). Lo stadio poi manifestatosi è stato quello del vero e proprio attacco, con morsi e rotolamenti (*leaping and biting*). Tra l'uno e l'altro attacco ambedue i soggetti hanno, come di regola, assunto una posizione di guardia (*defensive attitude*).

Nei nostri maschi la predominanza si è stabilita quando uno dei due maschi ha assunto il tipico atteggiamento sottomesso (*drooping posture and bedraggled appearance*), talora accompagnato da squittii. Questo comportamento, che in qualche caso è stato assunto molto precocemente, e cioè non appena uno dei maschi aveva mostrato l'atteggiamento di minaccia, ma più frequentemente dopo un numero variabile di combattimenti, ha agito (eccetto in un caso: esp. 3) quale soppressore (*suppressing stimulus*) dell'azione aggressiva dell'antagonista, che è subito cessata.

*Accoppiamenti e analisi delle progenie:* stabiliti così i maschi predominanti e quelli sottomessi, in ogni cassetta vennero aggiunte tre femmine C57BL con le caratteristiche sopradette, che vennero sostituite dopo una settimana con altre tre femmine pure C57BL. Dopo la settimana di permanenza coi maschi, le femmine vennero stabulate singolarmente, e la progenie venne analizzata, per stabilirne la paternità, all'età di 7-10 giorni. A quest'età infatti è chiaramente distinguibile il pelame agouti (padre SWM) dal nero (padre C57BL). All'immissione delle femmine nella cassetta coi maschi, il comportamento del gruppo fu annotato per circa due ore, cui seguirono, nel corso delle successive giornate, due periodi quotidiani di un'ora, pure di osservazione e annotazioni.

#### RISULTATI.

Alla immissione delle femmine, di norma il maschio predominante ha iniziato ad interessarsi ad esse. Alcuni accoppiamenti sono stati osservati durante la prima giornata. Il maschio sottomesso, di solito, non ha manifestato interesse sessuale (annusamento dei genitali) per le femmine, ha per lo più evitato il maschio predominante, e solo si è unito al gruppo durante i periodi di riposo, quanto tutti gli individui dei due sessi si ammassavano per dormire.

Il comportamento delle femmine è stato piuttosto attivo, dimostrando esse interesse sessuale per i maschi, in special modo per quelli di ceppo SWM. Già in un altro muride, il *Rattus norvegicus*, è stata descritta un'azione attiva da parte della femmina intesa a stimolare il maschio. Scrive, a proposito di

questa specie il Barnett: « *if a female is in oestrous she may herself take the initiative in approaching the male and nuzzling him* » [24]. Ciò è stato ripetutamente osservato anche nelle nostre esperienze con *Mus*, e, in una di esse, l'influenza dell'azione delle femmine è stata tale da determinare il capovolgere della predominanza. Questo caso rappresenta un fenomeno etologico finora non descritto, e cioè l'inversione della predominanza determinato da individui non facenti parte della serie gerarchica. Ciò è avvenuto nell'esperimento N. 2, dove, dopo molti violenti combattimenti, era risultato chiaramente predominante il maschio C57BL. All'immissione delle femmine, la loro insistente azione (*nuzzling and grooming*) verso il maschio SWM ha determinato in quest'ultimo un aumento dell'aggressività manifestatosi in attacchi verso il maschio C57BL, ogni qualvolta questo tentava di montare una femmina. Dopo due giorni veniva notata la completa inversione della predominanza, rimasta poi a favore del maschio SWM fino al termine dell'esperienza.

Sotto certi aspetti anomalo è pure l'esperimento N. 3, in cui il maschio predominante, di ceppo C57BL, si è dimostrato eccezionalmente aggressivo, continuando a mordere il maschio sottomesso e portandolo a morte nel giro di otto giorni. Detto maschio fu sostituito con altro dello stesso ceppo, che fu a sua volta ucciso in 24 ore. Un terzo maschio SWM fu subito immesso, ed anch'esso fu trovato morto dopo quattro giorni, dopo di che fu terminato l'esperimento.

Nella Tabella I sono riportati in dettaglio i risultati delle esperienze. Tenendo conto dello stato delle predominanze sociali dei maschi all'inizio dell'esperienza (cioè *prima* dell'immissione delle femmine), 188 individui della progenie su 216 sono figli dei maschi predominanti, e cioè l'87 %, mentre solo 28, il 13 %, provengono dai maschi sottomessi. Se poi si tien conto, ed è questa la situazione più naturale, delle predominanze *dopo* l'immissione delle femmine, ben 211 individui su 216, pari a più del 97 %, sono figli di maschi predominanti, mentre solo 5 (meno del 3 %) provengono dai maschi sottomessi, e precisamente da un'unica nidata ad inseminazione mista (esp. N. 5). In ambedue i casi, comunque, altamente significativo è il rapporto tra stato sociale e numero dei figli.

La metà delle femmine immesse sono risultate fecondate (15 dai maschi SWM predominanti, 14 dai maschi C57BL predominanti, 1 per inseminazione mista del maschio C57BL predominante e del maschio SWM sottomesso). Dei 216 individui nati, 105 sono figli di maschi C57BL, 111 di maschi SWM. Ovviamente nessuna di queste differenze, che sono veramente minime, è significativa.

#### DISCUSSIONE E CONCLUSIONI.

Nelle condizioni sperimentali attuali la quasi totalità della progenie (97 %) deriva dai maschi che erano predominanti nel corso dell'esperimento. La situazione sperimentale si diversifica però, sotto certi aspetti, da quanto si verifica in natura. Rispetto alle condizioni naturali, in questo esperimento,

TABELLA I.

E S P E R I M E N T I				
N. 1	N. 2 (*)	N. 3 (**)	N. 4	N. 5
♂ SWM predominante ♂ C57BL sottossesso	♂ C57BL predominante ♂ SWM sottossesso	♂ C57BL predominante ♂ SWM sottossesso	♂ SWM predominante ♂ C57BL sottossesso	♂ C57BL predominante ♂ SWM sottossesso
figli/midiata padre 5 SWM 10 SWM 5 SWM 9 SWM	figli/midiata padre 8 SWM 9 SWM 6 SWM	figli/midiata padre 7 C57BL 6 C57BL 8 C57BL 9 C57BL	figli/midiata padre 8 SWM 6 SWM 8 SWM 8 SWM	figli/midiata padre 8 C57BL 2-5 C57BL-SWM 7 C57BL 7 C57BL 6 C57BL
E S P E R I M E N T I				
N. 6	N. 7	N. 8	N. 9	N. 10
♂ C57BL predominante ♂ SWM sottossesso	♂ C57BL predominante ♂ SWM sottossesso	♂ SWM predominante ♂ C57BL sottossesso	♂ SWM predominante ♂ C57BL sottossesso	♂ C57BL predominante ♂ SWM sottossesso
figli/midiata padre 7 C57BL 9 C57BL	nessuna progenie	figli/midiata padre 5 SWM 7 SWM 5 SWM	figli/midiata padre 7 SWM	figli/midiata padre 5 C57BL 9 C57BL 8 C57BL 7 C57BL

(\*) Inversione della predominanza durante l'esperimento (si veda nel testo).

(\*\*) In questo esperimento si sono usati tre diversi maschi SWM, tutti trovati uccisi a causa dell'aggressività del maschio C57BL (vedasi testo).

che si deve considerare pilota, vi è in primo luogo una maggiore ristrettezza ed invalicabilità del territorio, che rende impossibili quelle attività esplorative attraverso le quali è verosimile che la femmina possa esplicitare una parte delle proprie preferenze, siano esse pre- o postgamiche (*pregnancy block*). Inoltre va tenuto presente che una serie gerarchica formata da due soli individui è quasi certamente più rigida di quanto possa essere un complesso intrecciarsi di predominanze, e che questo fatto può avere aumentato l'effetto inibente dei maschi predominanti su quelli sottomessi.

Importante è l'osservazione che la femmina può svolgere una parte attiva per il determinarsi delle predominanze sociali. Per quanto riguarda il meccanismo con cui ciò avviene, vale la pena di ricordare che l'aggressività dei maschi è influenzata dalla quantità di testosterone presente nel sangue [25, 26, 27]. È perciò lecito avanzare l'ipotesi che la femmina in estro possa, attraverso feromoni [28] ed anche col comportamento attivo, come si è chiaramente visto nelle esperienze qui descritte, influire sulla funzione della adenoipofisi, e di conseguenza su quella testicolare. Attraverso questa via la femmina potrebbe cioè agire, nel senso delle sue preferenze, sul grado di aggressività dei maschi, e perciò sul formarsi della gerarchia.

I fattori etologici che influiscono sulla selezione sessuale sono, come si è in parte visto, assai complessi per questa specie. Lo stato attuale delle ricerche è essenzialmente analitico, e solo quando i principali fattori saranno noti e valutati, potrà essere tentata una sintesi. Da queste esperienze sono scaturite alcune nuove informazioni, che, in sintesi, possono essere così riunite:

1° è stata sperimentalmente dimostrata una diretta influenza dello stato sociale sulla capacità riproduttiva dei maschi, nel senso che i predominanti effettuano una vera e propria castrazione psicologica sui sottomessi;

2° le femmine possono, col loro comportamento, influire sul determinarsi delle predominanze sociali dei maschi;

3° nelle condizioni sperimentali attuali, e cioè con un territorio ristretto, con impossibilità di attività esplorative extraterritoriali, ed una volta definite le predominanze, le preferenze sessuali delle femmine non si possono più manifestare: esse cioè non vengono fecondate dal maschio da esse preferito, ma bensì dal maschio predominante.

#### BIBLIOGRAFIA.

- [1] D. MAINARDI, *Un esperimento sulla parte attiva svolta dalla femmina nella selezione sessuale in Mus musculus*, « Arch. Sc. biol. », 47, 227-237 (1964).
- [2] D. MAINARDI, *Relations between early experience and sexual preferences in female mice*, « Atti Ass. Genet. It. », 9, 141-145 (1963).
- [3] H. M. BRUCE, *Further observations on pregnancy block in mice caused by the proximity of strange males*, « J. Reprod. Fertil. », 1, 311-312 (1960).
- [4] H. M. BRUCE e D. M. V. PARROT, *Role of olfactory sense in pregnancy block by strange males*, « Science », 131, 1526 (1960).
- [5] H. M. BRUCE e A. S. PARKES, *An olfactory block to implantation in mice*, « J. Reprod. Fertil. », 2, 195-196 (1961).

- [6] H. M. BRUCE, *An olfactory block to pregnancy in mice*. – Part. 1: *Characteristics of the block*, « Proc. IVth Intern. Congr. An. Reprod. », 159–162 (1961).
- [7] A. S. PARKES, *An olfactory block to pregnancy in mice*. – Part. 2: *Hormonal factors involved*, « Proc. IVth Intern. Congr. An. Reprod. », 163–165 (1961).
- [8] V. C. WYNNE-EDWARDS, *Animal dispersion in relation to social behaviour*, Oliver and Boyd, Londra (1962).
- [9] S. C. RATNER, *Comparative psychology*, Dorsey Press, Homewood, Ill. (1964).
- [10] W. F. BLAIR, *Population dynamics of rodents and other small mammals*, « Adv. Genet. », 5, 1–41 (1953).
- [11] P. K. ANDERSON, *Lethal alleles in Mus musculus: local distribution and evidence for isolation of demes*, « Science », 145, 177–178 (1964).
- [12] P. K. ANDERSON, L. C. DUNN e A. B. BEASLEY, *Introduction of a lethal allele into a feral house mouse population*, « Amer. Natur. », 98, 57–64 (1964).
- [13] D. MAINARDI, *Speciazione nel topo. Fattori etologici determinanti barriere riproduttive tra Mus musculus domesticus e M. m. bactrianus*, « Ist. Lombardo (Rend. Sc.) » B 97, 135–142 (1963).
- [14] D. MAINARDI, *Eliminazione della barriera etologica all'isolamento riproduttivo tra Mus musculus domesticus e M. m. bactrianus mediante azione sull'apprendimento infantile*, « Ist. Lombardo (Rend. Sc.) », B 97, 291–299 (1963).
- [15] W. K. WHITTEN, *Modification of the oestrous cycle of the mouse by external stimuli associated with the male*, « J. Endocr. », 13, 399–404 (1956).
- [16] W. K. WHITTEN, *The effect of removal of the olfactory bulbs on the gonads of mice*, « J. Endocr. », 14, 160–163 (1956).
- [17] A. S. PARKES e H. M. BRUCE, *Olfactory stimuli in mammalian reproduction*, « Science », 134, 1949–1954 (1961).
- [18] A. S. PARKES, *The role of odorous substances in mammalian reproduction*, « J. Reprod. Fertil. », 1, 312–314 (1960).
- [19] L. BERNSTEIN, *The effects of variations in handling upon learning and retention*, « J. comp. physiol. Psychol. », 50, 162–167 (1957).
- [20] S. LEVINE, J. A. CHEVALIER e S. J. KORCHIN, *The effects of early shock and handling on later avoidance conditioning*, « J. Pers. », 24, 475–493 (1956).
- [21] J. A. KING e B. E. ELEFThERIOU, *Effects of early handling upon adult behavior in two subspecies of deermice, Peromyscus maniculatus*, « J. comp. physiol. Psychol. », 52, 82–88 (1959).
- [22] M. W. LIEBERMAN, *Early developmental stress and later behavior*, « Science », 141, 824–825 (1963).
- [23] J. T. TAPP e H. MARKOVITZ, *Infant handling: effects on avoidance learning, brain weight, and cholinesterase activity*, « Science », 140, 486–487 (1963).
- [24] S. A. BARNETT, *A study in behaviour*, Methuen, Londra (1963).
- [25] J. V. LEVY e J. A. KING, *The effects of testosterone propionate on fighting behaviour in young male C57BL/10 mice*, « Anat. Rec. », 117, 562–563 (1953).
- [26] J. TOLLMAN e J. A. KING, *The effects of testosterone propionate on aggression in male and female C57BL/10 mice*, « British J. An. Behaviour », 4, 147–149 (1956).
- [27] A. K. CHAMPLIN, W. C. BLIGHT e T. A. MACGILL, *The effects of varying levels of testosterone on the sexual behaviour of the male mouse*, « Animal Behaviour », 11, 244–245 (1963).
- [28] E. O. WILSON, *Pheromones*, « Sc. Amer. », 208, 100–114 (1963).