

11664
1.
2ij

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO.

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES CUAUTITLAN.

**EVOLUCIÓN DEL VÍNCULO MADRE-CRÍA DURANTE LA LACTANCIA Y
PAPEL DEL AMAMANTAMIENTO EN EL MANTENIMIENTO DE LA
CONDUCTA MATERNAL A LOS 2.5 MESES DE LACTANCIA EN LA OVEJA
COLUMBIA.**

**TESIS QUE PARA OBTENER EL GRADO
DE
MAESTRA EN CIENCIAS
(Producción de Ovinos y Caprinos)**

PRESENTA

LUZ MARINA HERNANDEZ CALVA.

ASESOR.

Dr. PASCAL POINDRON.

1996

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECIMIENTOS.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), por haberme distinguido al proporcionarme una beca para la realización de mis estudios de maestría.

A la Universidad Nacional Autónoma de México y a la Universidad Autónoma de Tlaxcala, por brindarme apoyo económico para la realización de esta tesis.

Al Dr. Carlos Beyer Flores del Centro de Investigación en Reproducción Animal, por todas las facilidades prestadas para la realización de este trabajo.

A los Catedráticos del Posgrado de la FES-C. UNAM. Por transmitir sus experiencias en el trabajo de la investigación y formar profesionales útiles a este país.

Al Jurado

Dr. Francisco Galindo Maldonado
Dr. Alain Romeyer
Dr. Mario Caba Vinagre
M.C. Rosalba Soto Gonzalez
Dr. Pascal Poindron Massot.

Por la acertada orientación de esta tesis.

A todas aquellas personas que de alguna forma colaboraron para que este trabajo haya podido ser concluido

DEDICATORIAS.

A Dios

Por mantener vivo mi espíritu, y ser mi refugio en la desesperación.

A mi esposo Efrén.

Por su amor y apoyo incondicional, y ser la fuente inagotable de energía que motiva mi existencia. Te amo.

A mi hija Mariana.

Por ser la alegría de mi vida.

A mis padres Florencia y Felipe.

Con amor, por apoyarme en cada una de mis metas y estar conmigo en todo momento. Gracias.

A mis suegros Emelia y Manuel.

Con cariño, por el apoyo brindado.

A mis hermanos, Omar y Roberto.

A mis sobrinos y a todos mis familiares.

Por su apoyo moral y espiritual.

A mi asesor Dr. Pascal Poindron.

Por la paciencia en la dirección de este trabajo profesional, y motivarme a seguir superandome profesionalmente, gracias.

A México.

Título:

Evolución del vínculo madre-cría durante la lactancia y papel del amamantamiento en el mantenimiento de la conducta maternal a los 2.5 meses de lactancia en la oveja Columbia.

Autor:
Luz Marina Hernández Calva.

Asesor:
Dr. Pascal Poindron Massot.

FES-C, UNAM. Maestría en Producción Animal (Ovinos y Caprinos). México, 1996.

Resumen:

El objetivo del presente trabajo fue de evaluar la relación madre-cría a lo largo de la lactancia, así como la importancia del amamantamiento sobre el mantenimiento de la motivación maternal en ovejas. Estas investigaciones se plantearon en dos experimentos cada uno con dos fases. El experimento 1 comprendió el estudio del vínculo madre-cría de los 8 hasta los 120 días de lactancia, así como el efecto que tiene el destete sobre la motivación maternal. Se utilizaron 23 hembras con cría paridas en la misma semana las cuales fueron evaluadas a diferentes tiempos (8, 30, 60, 90 y 120 días). La evaluación del vínculo consistió en el estudio de la respuesta maternal a la separación del cordero. Encontramos que las conductas de agitación (balidos altos, cambios de lugar e índice de agitación) que manifiestan la modificación de la conducta maternal al momento de la separación de la cría, fueron más altas durante los primeros días. La comparación de balidos altos entre las pruebas con cordero y sin cordero mostró diferencia significativa en todas las pruebas de 8 a 120 días de lactancia (a los 8 días 7.4 ± 4.4 vs 57 ± 6.6 ; a 60 días 2.5 ± 1.1 vs 32 ± 6.3 ; y 120 días 0.0 ± 0.0 vs 5.1 ± 1.4). En la fase dos sobre el efecto del destete, se utilizaron dos grupos de animales. En el primer grupo (control $n = 12$) el cordero permaneció con la madre; en el segundo grupo (separado $n = 11$) el cordero se separó de la madre a los 90 días de edad por 30 días antes de realizarse una prueba de conducta maternal. Los resultados indicaron que en el primer grupo no desaparece la conducta maternal, mientras que en el grupo separado la privación del cordero por un mes al final de la lactancia induce la desaparición de la motivación maternal. El experimento 2 tuvo por objetivo investigar la importancia del amamantamiento en el mantenimiento de la

conducta maternal a los 2.5 meses de lactancia. Se utilizaron tres grupos (con peto, n=11; madre-cría separados, n=14; control, n=13) con 8 días de tratamiento. La fase 1 del experimento consistió en verificar si la supresión de la estimulación del amamantamiento por petos o una separación total madre cría influye en las relaciones espaciales y las actividades de las madres y sus corderos. Los resultados indicaron una actividad motriz mayor (actividad camina y parado) tanto en las madres como en los corderos en los grupos con peto y separados, pero no en el grupo control. En la fase 2, el objetivo fue conocer si la supresión de la estimulación del amamantamiento por petos o una separación total madre cría durante 8 días afecta el mantenimiento de la conducta maternal. Los resultados nos indicaron que el efecto de privación del amamantamiento influyó sobre la frecuencia y tiempo de amamantamiento resultando mayor en el grupo con peto que en los otros dos grupos. Además el rechazo del cordero tuvo una frecuencia mayor en las hembras del grupo separado que en los otros dos grupos. En conjunto, la supresión del amamantamiento por 8 días no parece intervenir de manera importante sobre el mantenimiento de la motivación maternal en esta etapa tardía de la lactancia.

ÍNDICE .

	Pag.
1. Introducción	1
2. Marco Teórico	3
2.1. Descripción de la conducta maternal al parto.	3
2.1.1. Conducta preparto	3
2.1.2. Conducta del parto.	4
2.1.3. Conducta hacia el recién nacido	5
2.2. Control fisiológico de la conducta maternal	7
2.2.1. Bases fisiológicas del parto.	7
2.2.2. Eventos fisiológicos que intervienen en el despliegue de la conducta maternal.	8
2.2.3. Factores neurobiológicos de control de la conducta maternal	9
2.2.4. Importancia de los sentidos en el mantenimiento	
2.3. El vínculo selectivo madre cría	12
2.3.1. El reconocimiento del cordero por su madre: sentidos involucrados y selectividad.	13
2.3.1.1. Sentidos involucrados en la selectividad.	14
2.3.1.2. Posibles orígenes del olor del cordero.	15
2.3.2. Mecanismos neurobiológicos de control de la selectividad maternal	15
2.4. Lactación	16
2.4.1. Mamogénesis y su control hormonal	17

2.4.2. Lactogénesis.	17
2.4.3. El reflejo de la eyección de la leche	19
2.4.4. Hormonas involucradas en la producción de leche	21
2.5. El comportamiento maternal durante la lactancia	23
2.5.1. Características del vínculo durante la lactancia. Descripción del amamantamiento y selectividad	23
2.5.2. Relaciones espaciales entre madre y cordero	25
2.5.3. Respuesta a la separación madre cría.	25
2.5.4. Mecanismos de control de la motivación maternal durante la lactancia.	26
2.6. Relaciones entre conducta maternal, amamantamiento lactancia, actividad ovárica posparto	27
3. Hipótesis	30
4. Objetivos generales	30
5. Material y Métodos. Aspectos generales.	
5.1. Lugar de estudio.	31
5.2. Animales.	31
5.3. Instalaciones	31
5.4. Alimentación.	32
5.5. Descripción general de los experimentos	32
5.6. Registro de la conducta maternal.	32
5.7. Análisis estadístico.	34
6. Experimento 1. Vínculo de la madre-cría durante la lactancia y efecto del destete.	
6.1. <u>Fase 1. Caracterización del vínculo madre-cría durante</u>	

la lactancia.

6.1.1. Objetivo y protocolo experimental	35
6.1.2. Resultados.	35
6.1.3. Discusión y conclusión.	46
6.2. <u>Fase 2. Estudio del Destete.</u>	
6.2.1. Objetivo y protocolo experimental	48
6.2.2. Resultados.	48
6.2.3. Discusión y conclusión.	53

**7. Experimento 2. Importancia del amamantamiento en el
mantenimiento de la conducta maternal.**

7.1. <u>Fase 1. Influencia del amamantamiento sobre los ritmos de actividad y las relaciones espaciales.</u>	
7.1.1. Objetivo y protocolo experimental	55
7.1.2. Resultados.	56
7.1.3. Discusión y conclusión.	76
7.2. <u>Fase 2. Efecto de la deprivación del amamantamiento y de la separación total en el mantenimiento de la conducta.</u>	
7.2.1. Objetivo y protocolo experimental	78
7.2.2. Resultados.	78
7.2.3. Discusión y conclusión.	88

8. Discusión general	90
9. Conclusiones generales.	92
10. Literatura citada.	93

ÍNDICE DE GRÁFICAS.

Gráfica 1. Comportamiento de la oveja Columbia en varios momentos de la lactancia, con la presencia de su cordero	39
Gráfica 2. Comportamiento de la oveja Columbia en varios momentos de la lactancia al retirar el cordero.	43
Gráfica 3. Comportamiento de la oveja Columbia en varios momentos de la lactancia al reunirse nuevamente con su cordero.	45
Gráfica 4. Conducta maternal en presencia del cordero y su respuesta al destete en la oveja Columbia, privadas o no del cordero entre los 90 y 120 días de lactancia	52
Gráfica 5. Resultados de la actividad Cordero Camina de los tres grupos en los 4 días de observación durante la semana de prueba	59
Gráfica 6. Resultados de la actividad Cordero Acostado realizada por los tres grupos en los 4 días de observación durante la semana de prueba.	60
Gráfica 7. Resultados de la actividad cordero Come realizada por los tres grupos en los 4 días de observación durante la semana de prueba	63
Gráfica 8. Resultados de la actividad Cordero Parado realizada por los tres grupos en los 4 días de observación durante la semana de prueba	64
Gráfica 9. Resultados de la actividad Madre Camina y Madre acostada realizadas por las ovejas Columbia de los tres grupos, en los días de observación durante la semana de prueba	67
Gráfica 10. Resultados de la actividad Madre Parada y Madre Come realizada por las ovejas Columbia de los tres grupos, en los días de observación durante la semana de prueba	71
Gráfica 11. Distancia entre los corderos y su madre o algún vecino más cercano en los días de observación,	

durante la semana de prueba	73
Gráfica 12. Resultado de las frecuencias con que la madre es el vecino más cercano del cordero ó alguna otra oveja ó cordero en los 4 días de observación durante la semana de prueba	75
Gráfica 13. Conducta de tipo maternal de ovejas a los 3 meses de lactancia en presencia y ausencia de su cordero después de la privación del cordero o del amamantamiento por 8 días	85
Gráfica 14. Conductas de olfacción de ovejas a los 3 meses de lactancia en presencia y ausencia de su cordero después de la privación del cordero o del amamantamiento por 8 días	86
Gráfica 15. Conductas de agitación de ovejas a los 3 meses de lactancia en presencia y ausencia de su cordero después de la privación del cordero o del amamantamiento por 8 días	87

ÍNDICE DE CUADROS.

Pag.

Cuadro 1. Comportamiento de la oveja Columbia en varios momentos de la lactancia, con la presencia de su cordero	38
Cuadro 2. Comportamiento de la oveja Columbia en varios momentos de la lactancia al retirar el cordero.	42
Cuadro 3. Conducta maternal en presencia del cordero y su respuesta al destete en la oveja Columbia, privadas o no del cordero entre los 90 y 120 días de lactancia	51

1. INTRODUCCIÓN.

El término conducta maternal se refiere al comportamiento que la madre ejecuta para el cuidado de sus descendientes, hasta que por sí mismos pueden realizar actividades de alimentación (Arnold y Dudzinsky, 1978).

En los animales, los mamíferos que pertenecen al grupo de los euterios son los que han alcanzado el mayor desarrollo en el cuidado maternal, a pesar de que dichos cuidados se realizan de manera muy variable dependiendo de la especie. Dentro de esta variedad existen tres categorías principales en función del tipo de relación madre cría y del grado de desarrollo del crío al nacer. La primera categoría son los altricios, que comprende a los roedores y carnívoros, que se caracterizan por construir nidos y/o un desarrollo poco avanzado de las crías (Moltz, 1975). La segunda categoría son los precoces, característicos de los animales ungulados, que por lo general son bien desarrollados al nacer y donde las madres no construyen nidos (con la excepción del cerdo). La tercera es conocida como intermedia, en referencia a las dos anteriores, y comprende a la mayoría de los primates. En este grupo la cría es inmóvil al nacer y es transportada por la madre, pero tiene un buen desarrollo sensorial y poco a poco realiza desplazamientos cortos, siempre bajo la mirada vigilante de la madre (Moltz, 1975).

Los ovinos se ubican entre los precoces y el cordero es capaz de seguir a su madre poco después del parto, cuando esta asume sus actividades de pastoreo, lo cual es característico de los ungulados. Lent (1974), cita dos variantes, el tipo "seguidor" y el tipo "escondido". La oveja se encuentra en la primera variante, en la cual la cría sigue a su madre de inmediato cuando deja el lugar de parto unas horas después de haber parido (Stevens *et al.*, 1982; Alexander *et al.*, 1983). Desde el inicio de su vida las crías de tipo seguidor participan activamente en el inicio de las fases de amamantamiento. Por el contrario, ciervos, gacelas y antílopes son en general del tipo escondido, en el cual las crías son dependientes de su madre en la iniciación de los periodos de actividad. Esto parece ser también el caso de la cabra, a pesar de que la fase de esconderse se limita a unos días post-parto, y puede variar con las condiciones de alimentación (Lent, 1974; O'Brien, 1984; Lickliter 1984, 1985; Allan *et al.*, 1991a). El comportamiento de esconderse parece corresponder a una estrategia de refugio contra los predadores, pero gradualmente desaparece para dar paso a una introducción de la cría al grupo social

Independientemente de que pertenezcan al tipo seguidor o escondido, en todas las especies de rumiantes existe un período inmediatamente posterior al parto de interacciones madre-cría muy intensas. Los factores que controlan esta fase de desempeño de la conducta maternal han sido estudiados en varias especies. Así en ovinos existen diversos factores involucrados en el establecimiento de la conducta maternal, que en su conjunto son esenciales para la supervivencia del cordero (Poindron *et al.*, 1993). Por consiguiente, la aceptación inmediata del cordero a la ubre es un factor primordial para su supervivencia inicial, ya que un buen calostrado incrementa esta supervivencia (Parker y Nicol, 1993).

El conocimiento de las características de la conducta maternal y de los mecanismos que la controlan al parto ha permitido " el manejo de la fase periparto " (Alexander, 1988; Poindron *et al.*, 1993), la cual es un momento crítico para la mortalidad del cordero (Squires, 1975). Así la capacidad de la madre de aislarse al parto puede ser aprovechada para reducir perturbaciones en el mismo (Gonyou y Stookey, 1985) y también se ha utilizado la estimulación vaginocervical ya que facilita la conducta maternal para promover adopciones (Keverne *et al.*, 1983; Basouini y Gonyou, 1988).

El desempeño de la conducta maternal al parto ha sido estudiado con bastante detalle, pero este no es el caso durante la lactancia. Hasta el momento los factores que modulan la conducta maternal durante la lactancia, han sido poco estudiados. A pesar de que los problemas de mortalidad de corderos son menos marcados en esta fase, el mantener una buena conducta maternal tiene implicaciones tanto para el crecimiento de las crías, como para la reproducción de la madre. Existen evidencias en vacas, cabras y ovejas de que la presencia de la cría impide la recuperación de la actividad sexual (Mauléon y Dautier, 1965; Fletcher, 1971; Kann y Martinet, 1975, Schirar *et al.*, 1989; Silveira *et al.*, 1993). La alta frecuencia de amamantamiento que existe durante la lactancia en ovejas (Munro 1956, Ewbank 1964, 1967; Poindron *et al.*, 1995), y las relaciones que se dan entre amamantamiento y la fisiología maternal (Delouis y Richard 1993), resultan interesantes para investigar cuales son los factores que mantienen el vínculo entre la madre y la cría hasta la fase de destete.

2. MARCO TEORICO.

2.1 Descripción de la Conducta maternal al Parto.

2.1.1. Conducta preparto.

El aislamiento de las ovejas próximas a parir, indica un cambio en el comportamiento social y es considerado con frecuencia un signo de parición, a pesar de que puede variar según las condiciones y las razas, y también ser pasivo o activo (Arnold y Morgan 1975; Stevens *et al.*, 1981; Lécivain y Janeau, 1987). El aislamiento se ha observado tanto en ovejas salvajes como en razas domésticas (Arnold y Dudzinski, 1978). La tendencia de buscar el aislamiento es más marcada en ovejas multiparas que en primiparas. En hembras no preñadas el aislamiento social induce un estado de agitación, caracterizado por tonos de vocalización de alta intensidad emitidos con la boca abierta y actividad motriz intensa, todo indicando un comportamiento de incomodidad (Price y Thos, 1980; Romeyer y Bouissou, 1992; Le Neindre *et al.*, 1993). En contraste, madres de pocas horas de paridas no muestran signos de angustia cuando están solas con su cordero, pero en cambio reaccionan fuertemente cuando les retiran a su cría (Poindron *et al.*, 1994). Los anteriores resultados ilustran los cambios que ocurren en torno al parto y que hacen cambiar a las hembras su tendencia gregaria por la atracción al recién nacido (Poindron *et al.*, 1994). Aunque este comportamiento de aislamiento no puede ser calificado como estrictamente maternal, sí es un indicador de que el parto es inminente y se considera un factor importante para el buen desempeño de la relación madre-cordero (Arnold y Dudzinski, 1978).

Además del aislamiento, la proximidad del parto en la oveja puede ser indicado por cambios en otros comportamientos como la agitación, la cual se presenta con manoteo, olfateo de la tierra, caminar en círculo, lengüeteadas en los labios y lamer la tierra donde el líquido amniótico ha sido derramado (Arnold y Morgan, 1975). Wallace (1949), observó que el 15% de ovejas Romney Marsh manifestaban inquietud 3 h antes del parto, 15% entre 2 y 3 h, 30% de 1 a 2 h y 40% a 1 h de la parición. Arnold y Morgan (1975), estudiando ovejas de 7 razas, encontraron en Merino que la mayoría mostraban signos de agitación 2 h antes de parir, y en pocos casos hasta 11 h antes del parto; algunas diferencias fueron encontradas entre las razas, ovejas Merino y Southdown pateaban menos que las de otras razas. En ovejas Suffolk, el inicio del parto es anunciado por

signos físicos, tales como abultamiento del amnios o secreción de fluido amniótico en el 48% de las hembras, signos de comportamiento en el 32%, mientras que el 20% no presentó indicadores de parto.

El sitio final de nacimiento parece ser principalmente determinado por el lugar donde la oveja derrama los fluidos placentarios. La hembra usualmente permanece en ese sitio, lame la tierra, manotea y rasca algunas veces (Smith, 1965; Kilgour, 1972). Esta atracción probablemente representa una primera etapa esencial en el proceso del vínculo, pero puede conducir a el abandono del cordero si el recién nacido es movido del sitio de nacimiento después de la parición (Alexander, 1988).

La atracción por el fluido amniótico puede ser usada para predecir el parto. De tal manera que la atracción por los fluidos placentarios puede también llevar a una interferencia en el momento del nacimiento con otras hembras parturientas. Así Arnold y Morgan (1975), reportaron que antes del parto el 20 % de las ovejas muestran comportamiento maternal hacia otros corderos.

2.1.2. Conducta del Parto

La conducta de la oveja al momento del parto puede ser variable, pero depende de la rapidez y facilidad del proceso. En el inicio del parto existe inquietud constante en la hembra debido a las contracciones abdominales. Inicialmente son leves y después llegan a ser muy constantes e intensas, hasta la expulsión de la cría. Momentos antes del parto hay una rápida distensión de la ubre, del vientre e hinchazón de la vulva (Smith, 1965). El intervalo entre el inicio de la labor y la aparición del cordero puede variar, pero usualmente es de 30 a 60 minutos. Las membranas fetales sobresalen de la vulva conteniendo líquido amniótico, y la ruptura de estas membranas ocurre poco después. Las contracciones continúan con incrementos en frecuencia y fuerza, posteriormente aparece el morro apoyado en las patas anteriores sobre la vulva, y con frecuencia se necesita de más fuerza para impulsar la salida de la cabeza y hombros, el resto del cuerpo pasa fácilmente (Hulet et al., 1975). Algunas hembras se ponen de pie después de la expulsión del cordero, el cordón umbilical se alarga y se rompe. El parto se completa de 2 a 5 h más tarde cuando la placenta es arrojada. En ocasiones la hembra pare de pie sin presentar problemas, aunque la posición de echada es la mas común. Si la oveja va a parir otro

cordero, se desinteresa del primero durante el estado final del parto pero puede continuar dándole atención intermitentemente (Hersher *et al.*, 1963).

2.1.3. Conducta hacia el recién nacido.

En el proceso de parto la hembra adquiere un comportamiento enfocado a la aceptación y mantenimiento del neonato. Después de la expulsión, la madre inmediatamente lame al recién nacido vigorosamente de tal manera que elimina líquido amniótico y membranas placentarias que lo cubrían en su nacimiento. Esta conducta de limpieza del recién nacido es enfatizada por la atracción maternal hacia el líquido amniótico (Lévy *et al.*, 1983; Lévy y Poindron, 1984, 1987). El lamido se dirige en forma progresiva de la cabeza hacia el dorso, lo que ocasiona que estimule al cordero y que este dirija su interés primario hacia su madre (Vince *et al.*, 1985). Estos lamidos son conducidos por la intensa atracción que ejercen estos fluidos en la madre (Poindron *et al.*, 1993). Asimismo los lamidos facilitan la orientación en la localización de la ubre y promueven la circulación sanguínea. Para el establecimiento del vínculo madre-cría es importante, el tiempo que invierte la madre en lamer a su cordero, dedicando más tiempo a la región anal, al olerle ciertas regiones corporales, y la emisión de balidos bajos por la hembra (Lynch *et al.*, 1992).

Frecuentemente, al momento de lamer a su cordero, la oveja emite numerosos y típicos tonos de ruidos, generalmente con la boca cerrada denominados, "balidos bajos", mientras que el cordero bala ocasionalmente (Nowak, 1990). Este período es considerado importante en el establecimiento del vínculo madre-hijo, al desarrollarse una comunicación típica entre ambos. Los balidos bajos emitidos por la oveja producen un efecto de tranquilidad sobre el cordero. Además, los balidos de la madre pueden dar al cordero la oportunidad de aprender las características vocales de ella (Nowak, 1991). Por otra parte, los balidos altos de la madre inducen alta actividad en el cordero (Vince, 1986).

Las vocalizaciones emitidas por la madre, así como los lamidos en la región perianal del cordero, lo estimulan a moverse y ponerse de pie con movimientos inicialmente torpes hasta que logra pararse e inicia la familiarización con el olor, textura y temperatura de la superficie ventral de su madre. Los corderos se mueven por un gradiente de temperatura, de las piernas anteriores hacia las posteriores de la madre. El neonato se siente atraído por el área entre el hombro y el pecho, así como por el área

inguinal y la ubre, dependiendo de como toque a la madre (Albro, 1991; Lynch *et al.*, 1992; Vince, 1993).

La respuesta del cordero hacia topetear y oler ciertas regiones del cuerpo de su madre en busca de la ubre fue estudiado por Vince *et al.*, (1985). Ellos observaron los movimientos vigorosos hacia adelante y hacia arriba que el cordero realiza con la cabeza, así como el abultamiento de los labios y lengua formando un círculo abierto. Además el cordero se siente atraído por el olor y la cera del área inguinal de su madre, que probablemente le sirven de guía. Los movimientos de la cabeza hacia arriba, palpando con la frente, y morro la superficie ventral de su madre, así como el contacto de los labios origina que abra la boca y haga salir la lengua ondulándola en posición de succionar. Esta serie de respuestas innatas conducen al cordero hacia la ubre y se inicia la succión. La oveja juega un papel muy importante en la investigación de la ubre, porque ella puede inhibir o facilitar la búsqueda de la teta. En el caso de aceptación ella permanece inmóvil durante el esfuerzo que realiza su cordero, con frecuencias arquea su lomo, separa las piernas con la finalidad de facilitar el acceso. El amamantamiento ocurre en posición inversa paralela e inicialmente la madre lame la región perianal del neonato para conocerlo y estimularlo mientras se alimenta (Poindron *et al.*, 1993).

Los corderos son capaces de pararse dentro de los primeros 15 a 30 minutos de vida y son precoces para mamar. El intervalo desde el nacimiento y la primera succión a la glándula varía de 20 min hasta más de 3 h pero en la mayoría de los casos es aproximadamente de 1 h. Las crías más pesadas se consideran en ocasiones más vigorosas y tienen más atención por la madre que las de menor peso, porque al lamerlas las tiran, lo que les impide llegar a la ubre (O'Connor y Lawrence, 1992). La búsqueda de la ubre puede afectarse por una disminución en la temperatura rectal del cordero por debajo de los 37° C como resultado del frío o mojado que se encuentre por un mal secado o a lo adverso del clima (Lynch *et al.*, 1992).

Por consiguiente el lamido de la oveja hacia el cordero, los balidos de baja frecuencia, el aceptar que el cordero busque la ubre y succione son respuestas positivas que pueden ser utilizadas con confianza como índices de conducta maternal. Varios estudios han mostrado que la habilidad de la oveja a estar altamente receptiva a un recién nacido y expresar estas conductas está limitada a un período privilegiado, el cual se inicia justo antes del parto y dura unas horas (Arnold y Morgan, 1975; Hester *et al.*, 1963; Poindron *et al.*, 1979). En el caso de que la madre no tenga contacto con su cordero

dentro de este período (denominado período sensible o crítico), desaparece la conducta maternal. Al contrario, si puede interactuar con su cordero, se establece una conducta estable independiente de los factores de activación iniciales. Se considera que el período sensible corresponde a una fase de activación de la conducta maternal por factores fisiológicos internos a la madre y que la fase de mantenimiento depende más de un control psicosensoorial (Poindron y Le Neindre, 1980).

2.2. Control fisiológico de la conducta maternal.

2.2.1. Bases fisiológicas del parto.

Los mecanismos que desencadenan el parto hasta ahora han sido el objeto de numerosos estudios. El eje hipotálamo-hipófisis-adrenal del feto participa de manera importante. Al elevarse los niveles de cortisol en plasma fetal, se inicia una disminución en los niveles de progesterona periférica materna. Por otro lado la concentración de estradiol 17- β que se ha mantenido baja durante la gestación, se eleva unos días antes del parto y alcanza su máxima concentración horas previas al nacimiento (Chanley *et al.*, 1973), y retorna a niveles muy bajos dentro de las 4 horas siguientes a la expulsión del feto. Otro factor importante en el control del parto en la oveja es la producción de prostaglandinas (PG). Estas son sintetizadas principalmente en el amnios, y corion de la placenta. La concentración de PG aumenta en el feto a partir de los últimos 20 días de gestación y un aumento mayor ocurre también en la madre, especialmente en los últimos días que preceden al parto (Challis y Lye, 1994). Las PG facilitan las contracciones uterinas, reforzando la acción de la oxitocina (OT) en las últimas etapas del parto. La bajada de la progesterona y la presencia de los estrógenos (E) sensibiliza al útero a la acción de la oxitocina que es liberada a la circulación periférica por un reflejo neurohumoral y es responsable de la fuerza expulsiva en las contracciones del miometrio en la última etapa del parto, junto con las contracciones del abdomen. Esta liberación de OT esta inducida por la estimulación vaginocervical causada por el paso del feto a través del canal de parto. También la prolactina (PRL) se eleva notablemente antes del parto, en relación con la elevación de estradiol y la caída de la progesterona y se mantiene en niveles altos después del mismo por el estímulo del amamantamiento.

2.2.2. Eventos fisiológicos que intervienen en el despliegue de la conducta maternal.

La asociación estrecha que existe entre el parto y la aparición de la conducta maternal (Arnold y Morgan, 1975), sugiere que los cambios fisiológicos ocurridos en la madre durante el parto están también involucrados en el control de la conducta materna, tal como fue demostrado para el estradiol en la rata (Rosenblatt *et al.*, 1979). De hecho se encontró en ovejas que la aparición de la conducta materna durante un ciclo reproductivo (ciclo estral + gestación) coincide con niveles altos de estradiol (Poindron y Le Neindre, 1980).

El tratamiento con esteroides sexuales (combinación de progesterona y estradiol) permiten inducir respuestas maternas en al menos el 50 % de las ovejas secas (no lactantes, no gestantes)(Le Neindre *et al.*, 1979, Poindron y Le Neindre, 1980). Estos mismos investigadores probaron los efectos de estas dos hormonas por separado para averiguar su respectivo papel. Una sola inyección de 25 mg de estradiol determinó respuesta maternal en 80 % de las hembras contra 45 % con progesterona y 30 % en los controles. A pesar de la tendencia de la progesterona a estimular la conducta maternal, estudios durante la gestación indican que la progesterona sola no induce una respuesta materna en condiciones naturales (Poindron y Le Neindre, 1980). El papel de otros factores como la liberación de prostaglandinas o de prolactina han sido poco investigados, a pesar de que estas hormonas se encuentran involucradas en otras especies (PGF₂ α en la cerda: Blackshaw y Smith 1982 y en la rata: Rodriguez-Sierra y Rosenblatt 1982; PRL en la rata: Bridges 1990). Sin embargo, estudios sobre el período sensible en la oveja confirman la importancia del E₂ y sugieren que la PRL no tiene un papel principal en la activación inicial de la conducta maternal en esta especie. Así cuando el cordero es separado de su madre al momento mismo del parto, el 50 % de las madres dejan de ser maternas dentro de 4 horas y el 75 % dentro de 12 h. Sin embargo, la administración de 20 mg de estradiol antes del parto permite mantener la conducta maternal en ausencia del recién nacido por lo menos 24 h (Poindron *et al.*, 1979). A pesar de que dosis alta de E₂ induce una liberación marcada de PRL, el CB 154 (que bloquea la liberación de PRL) no impide el efecto del estradiol, lo cual indica que este efecto no involucra a la PRL (Poindron *et al.*, 1980a). Por consiguiente, estos resultados muestran que la duración del período sensible esta bien regulada por el pico de E₂ que ocurre antes del parto.

Como ya se mencionó, en ovinos se puede inducir la conducta maternal en hembras no preñadas con un tratamiento combinado de progesterona y estradiol ó benzoato de estradiol solo . Sin embargo, la acción del E₂ es raramente suficiente para inducir una reacción rápida y completa en hembras no preñadas, similar a lo que se observa en animales parturientos. La latencia del inicio de la conducta maternal siguiendo tal tratamiento es muchas veces de varias horas y el lamido del neonato es ausente o aparece solo después de la aceptación de la ubre. Así, parece que el E₂ sea un factor que prepare al SNC y a los canales sensoriales para la acción de determinantes más específicos (Poindron *et al.*, 1988), más que el factor clave responsable del despliegue rápido que ocurre al parto.

En conjunto se deduce que el estradiol facilita la manifestación de la conducta maternal, y resultados recientes indican que esta acción esta potencializada por exposición a la progesterona (Kendrick y Keverne, 1991). Sin embargo, todos los experimentos de inducción hormonal de la conducta maternal muestran una respuesta variable en latencia, cualidad e intensidad. Por consiguiente, existen otros factores también involucrados. Una primera confirmación de tal hipótesis fue encontrada por Keverne *et al.*, (1983), que demostraron que la estimulación vaginocervical (EVC) causada por la expulsión del feto en el momento del parto, es la que asegura el inicio inmediato de la conducta maternal cuando el neonato ha nacido. Así, 5 min de EVC aplicada a hembras multiparas no preñadas y preparadas con un tratamiento de esteroides (progesterona y estradiol), conducen a una manifestación completa de conducta maternal en el 80 % de las hembras, con rangos de latencia de 5 a 30 min máximo, lo cual se acerca más a lo ocurrido en hembras paridas.

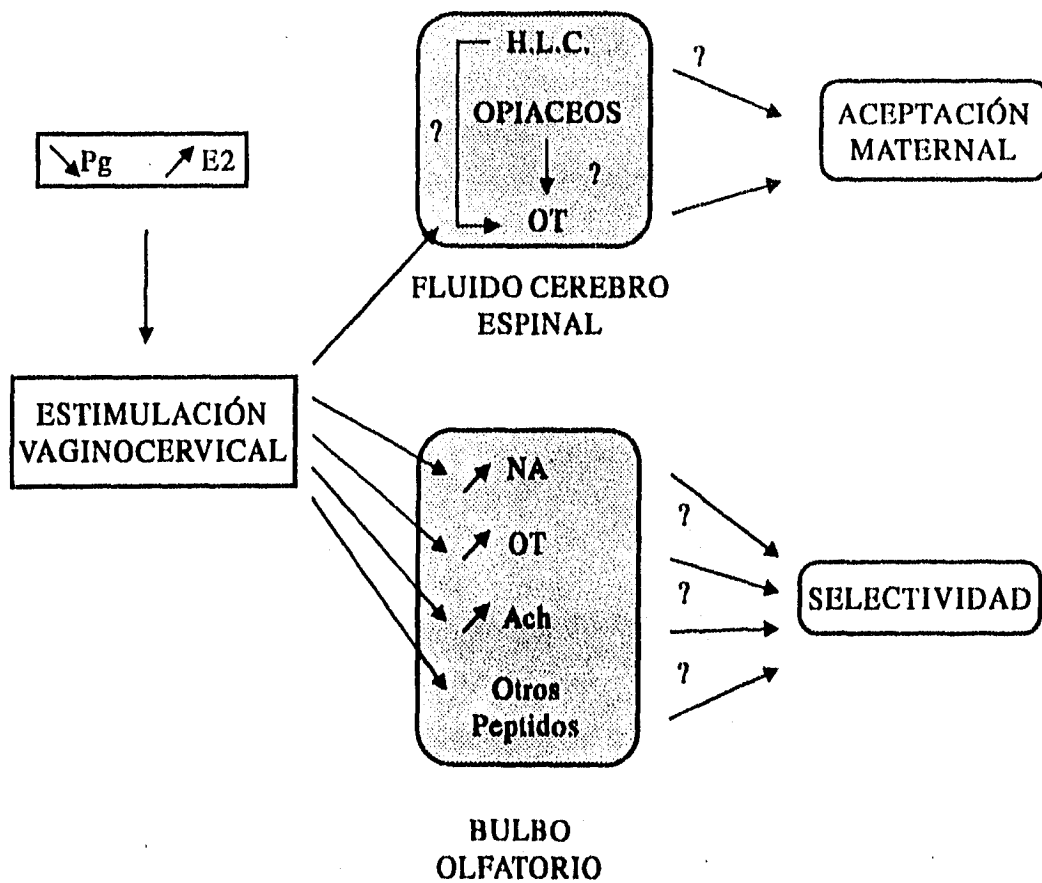
2.2.3. Factores neurobiológicos de control de la conducta maternal.

La oxitocina (OT) tiene un papel relevante en el establecimiento de la conducta maternal. Así se ha demostrado que en el proceso de EVC las concentraciones de oxitocina se incrementan en el fluido cerebroespinal al momento del parto, estimulando la manifestación de la conducta maternal. Incluso inyecciones intracerebroventriculares (i.c.v.) de OT inducen respuesta maternal dentro de 1 min en hembras ovariectomizadas y tratadas con estrógenos (Kendrick *et al.*, 1987). Por otra parte, la OT y la EVC no son efectivas cuando se dan sin preparación previa de estrógenos. La importancia de la EVC se ha demostrado no solo para inducir conducta maternal en hembras secas, sino también

en hembras parturientas. En tales hembras a las cuales se aplicó anestesia epidural, la respuesta maternal estuvo ausente, debido a que la anestesia previene la liberación central de oxitocina, mientras que la conducta se restablece después con inyecciones icv de OT (Lévy *et al.*, 1992). Sin embargo en ambas situaciones la administración de OT no ha sido capaz de inducir respuesta maternal tan efectivamente como en el mismo parto. Debido a que en el parto se inducen cambios en la liberación de muchos neurotransmisores, se sugiere que existen otros factores fisiológicos que pueden también estar involucrados en el inicio de la sensibilidad maternal. Keverne y Kendrick (1991), indicaron que los opioides potencializan el efecto de la EVC fomentando la aceptación maternal. Además, la infusión icv de naltrexona, un opioide antagonista, inhibe el comportamiento maternal en ovejas multiparas preparadas con estrógenos seguidos de la EVC (Kendrick y Keverne, 1989). Por otra parte, cuando se da la EVC a ovejas tratadas con morfina, esta induce respuesta maternal comparable con la de ovejas post-parturientas. Pero la administración icv de morfina sin EVC no fue efectiva (Keverne y Kendrick 1991). Debido a que la morfina no afecta los niveles de OT, pero si potencializa el efecto de la EVC, probablemente los opioides endógenos pueden influir la conducta maternal modulada en parte por la liberación de OT. Sin embargo, esta acción puede ser también directa, dado que altas dosis de OT no inducen respuesta maternal similar a la de ovejas parturientas (Keverne y Kendrick, 1991). También, dentro de los factores fisiológicos involucrados en la conducta maternal, se encontró que la hormona liberadora de corticotropina (HLC), juega un papel similar a la morfina, potencializando el efecto de la EVC, (Keverne y Kendrick, 1991).

Los diferentes factores fisiológicos identificados hasta ahora, dependen de la previa experiencia maternal. Así que ni la EVC ni los esteroides inducen aceptación del cordero en hembras nullparas (Le Neindre *et al.*, 1979; Keverne y Kendrick, 1991). La anestesia epidural al momento del parto por otra parte, induce significativamente más disturbios de conducta maternal en hembras primíparas (Krehbiel *et al.*, 1987). Asimismo ni la OT, los opioides y el HLC, inducen o facilitan la conducta maternal en hembras sin experiencia maternal. Por lo tanto, las hembras sin experiencia necesitan de todo el grupo de factores fisiológicos desarrollados y adaptados, para la presentación de conducta maternal, y no se puede compensar la ausencia de algún factor. Con la experiencia de la preñez, del parto y de una primera manifestación de conducta maternal, la oveja llega a ser mas sensible a uno o unos cuantos determinantes, sugiriendo que ocurre alguna reorganización en la estructura neural que controla la respuesta maternal.

Las breves descripciones citadas no demuestran todas las interconexiones de los mecanismos hormonales que regulan la conducta maternal. Actualmente existen puntos oscuros al respecto, pero se sospecha que los mecanismos hormonales que intervienen en la regulación de la conducta maternal se interrelacionan según lo propuesto en el siguiente esquema por Poindron, et al., (1993).



Factores fisiológicos involucrados en el control de la aceptación maternal y selectividad en ovinos. H.L.C., Hormona liberadora de corticotropina; OT, Oxitocina; NA, Noradrenalina; ACh, acetilcolina; Pg, progesterona; E, estradiol.

2.2.4. Importancia de los sentidos en el mantenimiento de la conducta maternal después del parto.

En ovinos existen datos indicando que el sentido del olfato es el primero en importancia para el desarrollo de la conducta maternal, y que la eliminación de este sentido lleva a una significativa reducción de la aceptación maternal (Poindron *et al.*, 1988; Poindron y Lévy, 1990).

La atracción maternal por el fluido amniótico marca el origen en un cambio de la sensibilidad olfatoria de la madre, que la hace altamente receptiva al neonato cuando nace. Esta atracción hacia los fluidos depende del olfato y es limitada a unas horas alrededor de la parición. El lamido del neonato depende esencialmente de la presencia de estos fluidos, ya que al quitarlos en corderos recién nacidos se perjudica la aceptación por la madre especialmente en madres primíparas (Lévy y Poindron, 1987). Cuando el neonato de una oveja parturienta es cambiado por otro de la misma edad, justo después de la expulsión, las hembras aceptan al neonato extraño en el 91 % de los casos, mientras que las mismas ovejas presentan disturbios con la presencia de corderos de 12 h de edad. Una similar tendencia existe si el cambio es realizado 30 min después del nacimiento, pero el porcentaje de hembras que aceptan el cordero extraño disminuye, inclusive cuando el extraño es de la misma edad (Poindron *et al.*, 1988).

Otra indicación del papel esencial del olfato materno en este momento viene de los efectos de la privación temprana de las señales olfatorias proporcionadas por el cordero durante el periodo sensible. La olfacción es esencial para el mantenimiento de la aceptación maternal post-parto. Poindron y Le Neindre (1980), privaron del sentido del olfato a ovejas por 12 hr, para posteriormente reunir las con sus crías para probar su habilidad en la aceptación a la ubre, las ovejas mostraron un porcentaje de aceptación muy bajo. Así, hembras que pueden ver y oír pero que no pueden oler a su cordero por 12 horas a partir del parto, se comportan igual que madres que están privadas totalmente de su cría (Poindron *et al.*, 1988). Al contrario, el porcentaje de hembras que se mantienen maternales, es significativamente más alto en madres que pueden oler a su cordero, aunque no lo puedan ver. Estos resultados indican que cuando el sentido olfatorio está disponible, la supresión de la visión no lleva a una disminución en la aceptación maternal y sugieren que el periodo sensitivo está más relacionado con el sentido del olfato que con el de la visión.

La privación de la información olfatoria durante el período sensible lleva a marcados disturbios en el comportamiento maternal. Por ejemplo, los fluidos amnióticos son muy atractivos para las ovejas parturientas, mientras que sienten repulsión en otras etapas del ciclo. La supresión de estos fluidos amnióticos por lavado del neonato lleva a la ausencia del lamido maternal y hasta el rechazo del cordero a la ubre por hembras primíparas (Lévy y Poindron, 1987). De igual manera, cuando se realizan privaciones de un sentido específico, las madres que pueden ver y oír a su neonato durante el período sensible, pero que no pueden olerlo, no mantienen una conducta maternal postparto y se comportan como si se les hubieran retirado totalmente su cría. En cambio, madres que tienen acceso al olor de su cordero siguen maternales, inclusive si no pueden verlo (Poindron y Le Neindre, 1980; Poindron *et al.*, 1988).

2.3. El vínculo selectivo madre-cría.

2.3.1. El reconocimiento del cordero por su madre: Sentidos involucrados, y selectividad.

La relación que establece la madre con su descendencia es única y se caracteriza por su rápido desarrollo. Así, la madre rápidamente adquiere la habilidad de reconocer a su hijo y rechazar a un extraño, frecuentemente de manera agresiva (Gubernick, 1981; Poindron *et al.*, 1988).

Estos últimos autores indican además que el comportamiento selectivo al amamantamiento se establece después del parto cuando la madre y la cría han permanecido en contacto por un lapso de 2 a 4 horas sin ninguna perturbación. Esta conducta depende del sentido del olfato maternal. Como la madre parida lame y olfatea a su cordero, ella llega a familiarizarse con su olor. De esta manera se establece la dinámica de selectividad al amamantamiento, donde la oveja aprende a reconocer las características olorosas de su cordero. Además, es difícil para la madre el vínculo con otro crío. En cabras, varios experimentos también indican que las madres rápidamente establecen un vínculo exclusivo con sus recién nacidos, mostrando un claro rechazo a cabritos extraños de 3-5 h después del parto, aún cuando el extraño sea de la misma edad que su propia cría (Romeyer y Poindron, 1992).

En ovejas y cabras, el rápido desarrollo de un vínculo exclusivo se basa en el reconocimiento olfatorio. Las ovejas a las que se les realizó una anosmia por ablación de los bulbos olfatorios o por destrucción de la mucosa nasal con sulfato de zinc antes del parto, no desarrollaron un comportamiento selectivo del amamantamiento después de la parición (Bouissou, 1968; Baldwin y Shillito, 1974; Morgan *et al.*, 1975; Poindron, 1976; Poindron y Le Neindre, 1980; Romeyer *et al.*, 1994a; Lévy *et al.*, 1995).

Estas señales olfatorias son percibidas solamente a una corta distancia. Alexander y Shillito (1977), encontraron que las ovejas son capaces de reconocer sus corderos con el olfato, si estos estaban a menos de 25-50 cm de distancia. Estos resultados demuestran que el amamantamiento selectivo depende principalmente de la olfacción maternal, y que las madres también pueden identificar a sus crías a través del uso de diferentes sentidos cuando la identificación ocurre desde una cierta distancia.

Por otra parte, después de que hembras intactas se han familiarizado con el olor de su propio hijo, estas crías tienden a ser rechazadas si sus características de olor fueron removidas por lavado en la primera semana de vida (Alexander y Stevens, 1981). Poindron y Le Neindre (1980), indican que la olfacción se encuentra involucrada en la discriminación, cuando el grado de contacto madre-cría fue variado durante las primeras 12 h de vida del cordero. Solamente madres cuyos corderos permanecieron muy próximos a ellas, desarrollaron conducta selectiva. Así, el desarrollo de la selectividad maternal parece depender de la exposición olfatoria que la madre solo es capaz de percibir dentro de una corta distancia de su cordero.

2.3.1.1. Sentidos involucrados en la selectividad.

Como ya se mencionó, el amamantamiento selectivo depende en gran parte de la olfacción maternal, pero las madres pueden también identificar a su descendencia a distancia a través del uso de diferentes modalidades sensoriales. Así, la oveja puede discriminar a otros corderos en base a la visión, y las señales visuales de la cara del cordero parecen tener mayor importancia que el resto del cuerpo, para la identificación por parte de su madre. De acuerdo a lo reportado por Alexander y Shillito (1977), en investigaciones de los sentidos asociados en el reconocimiento a distancia, la madre puede también reconocer a su cría por la voz. Por ejemplo, responden con más balidos a las

vocalizaciones de su cría que a las de un extraño, y son capaces de distinguir entre los sonidos de balidos de 2 corderos (Poindron y Carrick, 1976).

Existen evidencias que sugieren que el reconocimiento visual parece desarrollarse antes que el reconocimiento acústico. En un estudio con corderos de pocos días de edad, las madres fueron privadas del sentido visual, y no fueron capaces de elegir correctamente entre su cordero y un extraño (Lindsay y Fletcher, 1968). También, Alexander y Shillito (1977), encontraron que las modificaciones en la apariencia visual de corderos de varios días de edad, llevan a disturbios en el reconocimiento maternal. Además es posible que la relativa importancia de los sentidos visuales y acústicos en la comunicación madre-cría varíen con la edad del cordero (Hinch *et al.*, 1987).

2.3.1.2. Posibles orígenes del olor del cordero.

Como se ha mencionado, la madre llega rápidamente a familiarizarse con el olor de su cordero y subsecuentemente rechaza a jóvenes extraños que intenten mamar. Así cada animal puede ser dotado con una firma olfatoria característica, que se considera única para cada cordero (Porter *et al.*, 1991). Además, es más probable que la firma olfatoria individual sea producto de interacciones complejas entre agentes genotípicos y ambientales. Estudios en ovejas acerca de la aceptación por la madre de mellizos monocigóticos y dicigóticos indican que cada cordero tiene una "firma olfatoria" que parece depender principalmente de factores genéticos, pero con posible intervención de parámetros del medio ambiente (fetales y/o de después del parto) (Romeyer *et al.*, 1993a). También en cabras, parece que el cabrito tiene un olor individual característico (Romeyer *et al.*, 1993), a pesar de que existe la posibilidad de que la madre marque a su cría por medio de los lamidos y la ingestión del calostro, en situaciones experimentales muy particulares (Gubernick, 1980,1981).

2.3.2. Mecanismo neurobiológico de control de la selectividad maternal.

La formación del vínculo maternal selectivo depende de la memorización del olor del cordero por la madre. Este proceso de aprendizaje olfatorio está modulado por la EVC. Así, en un parto múltiple la aceptación de un cordero extraño se facilita si éste se

presenta a la madre al mismo momento de la expulsión del segundo cordero (Pointron *et al.*, 1980b). Keverne *et al.*, (1983), indican que 5 min de EVC realizada 2 h post-parto, fue suficiente para inducir la aceptación de un cordero extraño en el 80 % de ovejas que habían rechazado a este mismo cordero minutos antes. La EVC facilita el proceso de memorización del olor del cordero por la activación del sistema noradrenergico aferente a los bulbos olfatorios. Así, lesiones o bloqueo en los receptores del sistema noradrenergico en ovejas preñadas evitan la formación del vínculo selectivo, sin ocasionar un daño aparente en la percepción olfatoria o en la motivación maternal (Pissonnier *et al.*, 1985, Lévy *et al.*, 1990).

Recientes estudios indican que otros sistemas neurales pueden también estar involucrados, debido a que muchos peptidos y neurotransmisores son liberados en el bulbo olfatorio, tales como GABA , OT y acetilcolina (Kendrick *et al.*, 1988ab, Lévy *et al.*, 1995).

2.4. Lactación.

La lactación se considera como la última etapa del ciclo reproductivo en la mayoría de los mamíferos, y comprende el tiempo transcurrido entre el parto y el destete. En este periodo la interacción entre la madre y el neonato es de gran importancia. En primer lugar se presentan una serie de eventos fisiológicos en la glándula mamaria, a través de la secreción coordinada de varias hormonas que controlan el crecimiento mamario, la lactogénesis y el mantenimiento de la lactación, conocido en su conjunto como galactopoyesis (Tucker, 1994). La primera secreción láctea que ocurre después del parto es el calostro que proporciona inmunidad pasiva al recién nacido y una serie de nutrientes deficitarios en la cría. Posteriormente, la glándula mamaria sintetiza leche, la cual satisface los requerimientos para el crecimiento del neonato. Los eventos fisiológicos que ocurren en el tejido mamario y la importancia de las crías durante la fase de lactación, se describe a continuación:

presenta a la madre al mismo momento de la expulsión del segundo cordero (Poindron *et al.*, 1980b). Keverne *et al.*, (1983), indican que 5 min de EVC realizada 2 h post-parto, fue suficiente para inducir la aceptación de un cordero extraño en el 80 % de ovejas que habían rechazado a este mismo cordero minutos antes. La EVC facilita el proceso de memorización del olor del cordero por la activación del sistema noradrenergico aferente a los bulbos olfatorios. Así, lesiones o bloqueo en los receptores del sistema noradrenergico en ovejas preñadas evitan la formación del vínculo selectivo, sin ocasionar un daño aparente en la percepción olfatoria o en la motivación maternal (Pissonnier *et al.*, 1985, Lévy *et al.*, 1990).

Recientes estudios indican que otros sistemas neurales pueden también estar involucrados, debido a que muchos peptidos y neurotransmisores son liberados en el bulbo olfatorio, tales como GABA , OT y acetilcolina (Kendrick *et al.*, 1988ab, Lévy *et al.*, 1995).

2.4. Lactación.

La lactación se considera como la última etapa del ciclo reproductivo en la mayoría de los mamíferos, y comprende el tiempo transcurrido entre el parto y el destete. En este periodo la interacción entre la madre y el neonato es de gran importancia. En primer lugar se presentan una serie de eventos fisiológicos en la glándula mamaria, a través de la secreción coordinada de varias hormonas que controlan el crecimiento mamario, la lactogénesis y el mantenimiento de la lactación, conocido en su conjunto como galactopoyesis (Tucker, 1994). La primera secreción láctea que ocurre después del parto es el calostro que proporciona inmunidad pasiva al recién nacido y una serie de nutrientes deficitarios en la cría. Posteriormente, la glándula mamaria sintetiza leche, la cual satisface los requerimientos para el crecimiento del neonato. Los eventos fisiológicos que ocurren en el tejido mamario y la importancia de las crías durante la fase de lactación, se describe a continuación:

2.4.1. Mamogénesis y su control hormonal.

Todos los eventos que corresponden al desarrollo y diferenciación del tejido mamario se les conoce como mamogénesis, las células epiteliales que forman el parénquima de la glándula mamaria son de origen ectodérmico y el estroma es de origen mesodérmico (Delouis y Richard, 1993).

La glándula mamaria inicia con un crecimiento alométrico antes de la pubertad y esta hipertrofia continúa durante los primeros ciclos estrales, para retomar posteriormente a un crecimiento de tipo isométrico hasta la concepción. La mamogénesis incluye una serie de cambios morfológicos y proliferativos entre los que destacan: la estructuración y el desarrollo del sistema de conductos, el desarrollo de los elementos vasculares y del tejido conectivo que soporta a la glándula y la proliferación y diferenciación de las células alveolares (Tucker, 1994).

Los estrógenos (estradiol, E₂), se consideran importantes para el crecimiento ductual, pero también intervienen en forma permisible los glucocorticoides y las hormonas tiroideas (triyodotironina T₃ y tiroxina T₄). Igualmente con respecto al crecimiento del complejo lóbulo-alveolar, la progesterona (P₄) y la familia de las mamosomatotropinas (hormona de crecimiento, prolactina y lactógeno placentario) son fundamentales, pero también participan los glucocorticoides, la T₃ y la T₄ (Tucker, 1981; Wilson y Gorewith, 1980). La prolactina es la hormona que finaliza la mamogénesis e inicia la galactopoyesis en todos los mamíferos (Delouis et al., 1980).

2.4.2. Lactogénesis.

La maduración del complejo lóbulo-alveolar se da con la diferenciación del epitelio secretor y marca el inicio de la lactogénesis propiamente dicha. Durante esta fase de la lactancia las células alveolares exhiben entre otras las siguientes características estructurales: desarrollo e hipertrofia del retículo endoplásmico rugoso (RER) y el aparato de Golgi, formación y

desarrollo de microvellosidades apicales, aumento en el número de mitocondrias, presencia de gránulos de secreción e inclusiones lipídicas intracitoplasmáticas. Simultáneamente, se inicia la síntesis y expresión funcional de algunas de las principales enzimas involucradas en la elaboración de los componentes específicos de la leche (Delouis y Richard, 1993; Tucker, 1994).

En forma particular, la lactogénesis se puede dividir en lactogénesis 1 y 2. La primera ocurre durante la gestación, cuando se diferencian los componentes de la leche en el lumen alveolar, y la segunda se da cuando comienza la síntesis y eyección de la leche por la hipertrofia de las células epiteliales, que ocurre durante el parto (Delouis y Richard, 1993).

Hormonas lactogénicas durante la preñez.

Una serie de eventos ocurren en el sistema endocrino durante el último tercio de gestación para preparar a la glándula mamaria en la secreción de la leche. La prolactina es la hormona requerida en todos los periodos de desarrollo de la glándula mamaria, incluyendo el crecimiento, la inducción y mantenimiento de la lactación. Por eso se le considera como la hormona lactogénica en todas las especies (Delouis y Richard, 1993).

A nivel celular, la prolactina estimula la biosíntesis y secreción de proteínas de la leche (caseína, lactoalbumina, -lactoglobulina y suero de leche), lípidos, azúcares y el transporte de iones. La progesterona inhibe el efecto lactogénico de la prolactina. En ovejas preñadas que han recibido inyecciones diarias de agonistas de dopamina (CB154), ó cuando el animal ha sido hipofisectomizado sobre el día 60 de gestación, se lleva a cabo la lactogénesis; estas observaciones llevan a la conclusión que las hormonas placentarias (lactogeno placentario) también pueden ejercer un papel importante en el proceso de lactogénesis (Forsyth, 1986). Resultados similares se han encontrado en cabras, especie en la cual la inhibición de la secreción de PRL entre las 8 y 20 semanas de preñez no afecta de manera muy marcada la producción de leche (Delouis y Richard, 1993).

Hormonas lactogénicas al parto.

La lactogénesis ocurre simultáneamente con los cambios hormonales debidos a la parición. Un incremento en el número de receptores de prolactina en las células de la glándula mamaria caracteriza a la lactogénesis. Así, por ejemplo, se ha demostrado que durante la fase de parto, la caída de los niveles plasmáticos de progesterona facilita que el E2 estimule en forma directa la síntesis y liberación de la prolactina hipofisiaria y a la vez se induce un aumento en el número de receptores a la PRL en células alveolares (Convey, 1974; Tucker, 1994). Inyecciones de CB154 al parto inhiben la lactogénesis, actuando sobre los sitios de reconocimiento de la prolactina (Delouis y Richard, 1993). Otras hormonas que intervienen en la lactogénesis son los glucocorticoides y las hormonas tiroideas, que estimulan el desarrollo y la actividad del retículo endoplásmico rugoso y del aparato de Golgi. Mientras que la hormona de crecimiento aumenta la lipólisis materna y facilita un mayor aporte energético y proteico a la glándula mamaria (Bauman y Currie, 1980).

Las hormonas lactogénicas tienen un papel importante en el mecanismo responsable de la síntesis de leche. La insulina incrementa el tamaño de los retículos endoplásmicos, los corticoides estabilizan y sensibilizan a la prolactina para participar en la polarización de elementos celulares (Tucker, 1994).

2.4.3. El reflejo de la eyección de la leche.

El reflejo de la eyección de la leche se inicia con el estímulo de succión ocasionado por los movimientos de la lengua y la mandíbula, que determinan una presión negativa intraoral, y cuando la presión se relaja en la base de la teta se habilita el flujo de la leche desde el alvéolo hasta la cisterna (Delouis y Richard, 1993). La actividad de topeteo o golpeado a la ubre por la cría también contribuyen al reflejo de la eyección. Este mecanismo se da por los estímulos sensoriales y fisiológicos al iniciarse la lactación. La glándula mamaria es extremadamente

sensible y presenta contracciones rítmicas cuando ocurre la secreción basal de oxitocina, esta hormona provoca la contracción del mioepitelio mamario e induce el reflejo de la eyección de leche en los mamíferos euterios terrestres, que incluyen a la vaca, cabra, oveja y mujer. (Cowie y Tindal 1971, Cross, 1977).

Las neuronas magnocelulares que secretan oxitocina son las responsables de la eyección de leche, y se encuentran principalmente en dos núcleos del hipotálamo: el núcleo supraóptico y el núcleo paraventricular. El núcleo supraóptico está situado en el hipotálamo lateral a lo largo de los bordes del quiasma óptico con proyección de axones hacia la neurohipófisis. El núcleo paraventricular está situado en el hipotálamo medio, en la pared lateral del tercer ventrículo, con proyección hacia la neurohipófisis (Zimmerman, 1981; Hatton, 1991).

La secreción de oxitocina durante el amamantamiento es de frecuencia pulsátil. Por ejemplo en cabras, las pulsaciones de oxitocina son de 20 - 60 U/ml en la vena yugular, y estos niveles son detectados en el inicio del amamantamiento y el ordeño manual (McNeilly, 1972). La actividad galactopoyética se asocia con la oxitocina, por una activación máxima del reflejo de eyección de leche durante el amamantamiento (Ackers y Lefcourt, 1984). Sin embargo, la secreción de oxitocina también estimula la secreción de prolactina, que se involucra en el mantenimiento de la lactación (Parker et al., 1991). Por lo tanto, la oxitocina probablemente no está asociada con el rendimiento en producción de leche, sino solamente con la eyección, debido a que la concentración basal de esta hormona fue igualmente alta en el pico de lactación que durante la involución mamaria (Tucker, 1994). El desarrollo progresivo y la regresión del mioepitelio en la glándula mamaria, se debe a los cambios en el número de receptores para oxitocina (Wakerley et al., 1994).

2.4.4. Hormonas involucradas en la producción de leche.

El amamantamiento estimula la producción y la acumulación de la leche en la glándula mamaria e incrementa la secreción de diferentes hormonas para que la producción láctea se mantenga. Las hormonas que se asocian con este evento incluyen a la prolactina, hormona de crecimiento, adrenocorticotropina (glucocorticoides), hormonas tiroideas, insulina y hormonas paratiroides (Tucker, 1994).

Específicamente la secreción súbita de prolactina ocurre en la glándula pituitaria anterior. Su importancia se debe a que a nivel celular la prolactina estimula la biosíntesis y la secreción de las proteínas de la leche, lípidos, azúcares y transporte de los iones (Djiane y Kelly, 1993). La liberación de prolactina en la adenohipófisis ocurre 1 o 2 minutos después del amamantamiento (Tucker, 1994).

En general, el estímulo del amamantamiento incrementa la prolactina en sangre y la concentración máxima de ésta hormona se alcanza después de 10 o 20 minutos. Esta discrepancia de tiempo, entre la secreción aguda de prolactina y el subsecuente incremento en sangre, está asociado con la transformación de la forma molecular de la prolactina en la adenohipófisis. Sin embargo, el incremento de la concentración de prolactina en sangre se asocia con el incremento del amamantamiento (Grosvenor y Whitworth, 1974; Goodman *et al.*, 1979). Aproximadamente ocho horas después del amamantamiento, la concentración de prolactina es restaurada en la glándula pituitaria (Convey y Reece, 1969) y entre los intervalos de amamantamientos se reducen la tasa de reacumulación de prolactina y la cantidad secretada en sangre (Grosvenor y Mena, 1971). Por lo tanto, la secreción de prolactina se induce con el amamantamiento y decrece con el avance de la lactación (Tucker, 1994). Las vacas, ratas y mujeres presentan una estrecha relación entre la secreción de prolactina en sangre y la cantidad de leche producida (Amenomori *et al.*, 1970; Aono *et al.*, 1977). El consumo más grande de prolactina por la glándula mamaria ocurre durante la primera fase de lactación, cuando el rendimiento de producción de leche es mayor (Tucker 1994). En cabras hipofisectomizadas, la

lactación se restauró con una combinación de hormonas y la prolactina no fue requerida para el mantenimiento de la secreción de leche en la especie (Tucker, 1994).

Otras hormonas también juegan un papel importante en la lactación. Por ejemplo la hormona de crecimiento presenta sinergismo con prolactina, glucocorticoides adrenales y hormonas tiroideas. Desde las dos semanas antes y al mes después del parto, la relación insulina-glucagon decrece. El glucagon en plasma incrementa entre los 5 y 30 días de iniciada la lactación y actúa como fuente de energía; mientras los niveles de insulina también cambian, y se presenta una correlación negativa entre el rendimiento de la leche y la concentración de insulina en la sangre. La insuficiencia de insulina reduce la secreción de leche en monogástricos por la falta de utilización de glucosa, pero en rumiantes su función se enfoca al incremento de tejido adiposo y la utilización del ácido acético (Tucker, 1994).

Por otro lado, la supresión de otras hormonas afectan la producción de leche. Por ejemplo, la ablación de las glándulas paratiroides reduce la intensidad de la secreción de la leche y la concentración de Ca^{2+} en la sangre (Tucker, 1994). La circulación de hormonas tiroideas está correlacionada con el rendimiento en la producción de leche. Los animales que producen buenas cantidades de leche, tienen menores concentraciones de tiroxina en la circulación sanguínea (Tyson et al., 1976). Las concentraciones de tiroxina y triyodotironina en suero tienen una correlación negativa con la producción de leche en vacas durante el inicio de la lactación (Tucker, 1994).

La administración de estrógenos actúa sobre la producción láctea. La combinación de esteroides puede reducir la lactación, aunque la inhibición varía con la especie (Llewellyn-Jones, 1975) y la dosis utilizada. La acción inhibitoria de los estrógenos sobre la síntesis de leche está asociada con la desaparición de miofibrillas en las células epiteliales y en las células contractiles que se encuentran alrededor del alvéolo. Sin embargo, se ha reportado que la administración de dosis bajas de estrógenos estimula la secreción de leche en vacas y ratas. Sin embargo, el mecanismo de acción aún no es claro (Tucker, 1994)

En conclusión, se asume que el mantenimiento de la lactancia requiere de la secreción combinada de diferentes hormonas, las cuales son secretadas en respuesta al estímulo del amamantamiento, y son necesarias para la síntesis de proteínas, el metabolismo de carbohidratos y el balance de electrolitos que se requieren en la formación de la leche.

2.5 El comportamiento maternal durante la lactancia.

En contraste a lo que se ha investigado durante el parto, la relación madre - cría durante la lactancia así como los mecanismos que la controlan han sido poco estudiados. Sin embargo es muy importante considerar los estudios que se han realizado, ya que pueden tener impacto sobre la producción de leche y la recuperación de la actividad reproductiva de la madre.

2.5.1. Características del vínculo maternal durante la lactancia. Descripción del amamantamiento y selectividad.

La lactación en los ungulados se puede dividir en dos fases: La primera consiste en la ingestión exclusiva de la leche y la segunda involucra el destete gradual, en donde la leche progresivamente empieza a ser reemplazado con el alimento sólido, hasta la sustitución completa e independencia nutricional de la cría (Lent, 1974).

En la hembra lactante la conducta maternal puede ser caracterizada por la duración y la frecuencia de los amamantamientos, la aceptación de su cría a la ubre, el rechazo activo de corderos extraños y una respuesta de perturbación en la madre cuando la cría es separada. Estas conductas reflejan motivación maternal (capacidad de la madre para amamantar) y vínculo exclusivo (restricción para amamantar solamente a sus crías) (Lynch et al., 1987; Lynch et al., 1992).

La conducta de la madre y su cordero al momento de mamar está estructurada en una secuencia de actos bien definidos. Primeramente, el cordero camina al frente de la madre, ésta realiza una inspección olfatoria del cordero, el cual finalmente accede a la ubre en posición antiparalela (Poindron, 1976). La organización de esta secuencia depende de la selectividad maternal, en tanto que los corderos ajenos no actúan así, lo cual resultaría en su rechazo. Para lograr mamar de una madre ajena, el cordero se acerca por detrás al mismo tiempo que el cordero propio está mamando; de esta manera los mellizos pueden obtener leche adicional de madres con un solo cordero, a pesar de la selectividad maternal (Poindron, 1976; Peart, 1980).

En ovinos, la aceptación de la ubre y las primeras succiones al pezón por parte de la cría, ocurren en la fase del período sensitivo (Poindron y Lévy, 1990). Posteriormente el amamantamiento inicia con la presencia de 1 a 5 golpes a la ubre, seguido por un período de succión de 10 a 60 segundos (Horrell *et al.*, 1981). El cordero cambia de pezón y se repite nuevamente el estímulo, alternando las dos tetas cada 10 a 20 segundos (Gordon y Siegmann, 1991).

El ritmo de amamantamiento es bastante rápido en los ovinos y el tiempo de succión varía con la edad. Por ejemplo en las primeras dos semanas, el cordero mama alrededor de 36 veces cada 24 h, con una duración promedio de 9 a 40 seg por amamantamiento. En cambio a la séptima semana de edad, el cordero mama unas 14 veces al día con duraciones de 2 a 11 seg en cada amamantamiento (Vince, 1993). Durante la primera semana el acceso a la ubre no está limitado por la madre como ocurre posteriormente. La frecuencia de succiones se mantiene alta durante el primer mes de vida y conforme avanza el período de lactancia, el cordero va perdiendo poco a poco su dependencia de la leche para comenzar a ingerir alimento sólido (Peart, 1980; Lynch *et al.*, 1992). El desarrollo del aparato digestivo al mes de edad no es suficiente para que el cordero dependa totalmente del alimento sólido ni que sustituya con él, una deficiencia en el suministro de leche; esto se logrará alrededor de los 45 días, cuando las funciones digestivas del cordero sean parecidas a las de un animal adulto (Peart, 1980).

Después de esta edad el cordero sigue manteniendo el contacto con su madre cuando pastorea y descansa, continuando su amamantamiento hasta los 135-190 días de edad (Arnold y Pahl, 1974). Este tiempo depende de la producción de leche, por lo tanto el destete está más relacionado a los cambios fisiológicos de la oveja, particularmente la disminución de la producción de leche (Gordon y Siegmam, 1991). Esto también fue demostrado por los resultados de Arnold et al. (1979), que observaron diferencias en el tiempo de destete en dos grupos de ovejas Merino alimentadas con 8 y 16 % de proteína cruda en la dieta. Estos autores concluyeron que el mayor porcentaje de proteína incrementa la producción láctea, la cual está correlacionada positivamente con la duración del vínculo maternal y retrasa el momento del destete. Por otra parte, se reportó que en camadas de trillizos, los corderos se pueden destetar al mes (Hinch et al., 1981).

2.5.2. Relaciones espaciales entre la madre y su cordero.

Por lo general, existe una relación espacial madre-cordero bastante estrecha durante la lactancia. En corderos de 1 a 10 semanas de edad Hinch et al. (1987), encontraron que los corderos se asociaron con su madre en un 75%, y que la distancia entre ellos fue en promedio de 1 m. o menos. Sin embargo, en otro estudio realizado por Arnold y Grassia, (1985), se reportó que los corderos tienen también tendencia a asociarse entre ellos para pastorear alrededor de las 6 semanas de edad 60% de su tiempo según Morgan y Arnold, (1974). Este cambio podría explicarse como consecuencia de que la asociación madre-cordero se reduce a medida que el cordero depende más del pastoreo para su alimentación. Sin embargo, una relación madre-cordero muy estrecha siempre existe fuera de la actividad de pastoreo (Arnold y Grassia, 1985). De hecho, otros estudios sugieren que la atracción social del cordero hacia su madre puede durar mucho después del destete (Hinch et al., 1990).

Se piensa que el destete aumenta la sincronización y la frecuencia de encuentros sociales entre corderos. Shillito-Walser et al. (1981), hallaron que los corderos se juntan inmediatamente después del destete, pero solo por pocos días. También se reportó que cuando

las ovejas son movidas, la sincronización y los encuentros sociales entre corderos aumentan por varias semanas (Veissier, 1984). Shillito-Walser *et al.* (1983), realizaron el destete de corderos gemelares, y cuando los reunieron nuevamente con sus madres. Ellos permanecieron más tiempo con su cordero hermano.

2.5.3. Respuesta a la separación madre-cría

Desde el punto de vista conductual, la relación madre-crío es una forma de vínculo social muy estrecho. La separación del cordero induce en la madre respuestas de agitación muy marcadas (Poindron *et al.*, 1994). Las madres muestran un aumento de actividad motriz, emiten numerosos balidos altos y también existe un aumento de la actividad de olfateo a compañeras u objetos (Poindron *et al.*, 1994). Esta respuesta disminuye con la edad del cordero, pero un aumento en la frecuencia de balidos altos permanece al menos hasta los dos meses.

Cuando se considera la capacidad de los animales a reunirse después de una separación, parece que la madre pierde rápidamente la tendencia a acercarse al cordero a partir del primer mes de lactancia, y después es el cordero quien mantiene el contacto (Hinch *et al.*, 1987).

2.5.4. Mecanismos de control de la motivación maternal durante la lactancia.

Los factores que controlan el mantenimiento de la motivación maternal durante la lactancia no están bien establecidos. En ovejas, las informaciones sensoriales proporcionadas por el cordero son importantes para mantener la motivación maternal después del período sensible, especialmente las informaciones olfatorias (Alexander y Stevens, 1982). Pero no se sabe realmente que factores determinan el mantenimiento de la conducta maternal, a lo largo de la lactancia y su desaparición al destete. Los pocos estudios realizados sugieren que los factores hormonales no tienen un papel esencial, mientras que los factores sensoriales podrían ser más importantes (Alexander y Stevens, 1982).

2.6. Relaciones entre conducta maternal, Amamantamiento, Lactancia y Actividad Ovárica postparto.

En ovejas existen indicaciones de que el amamantamiento y la lactancia pueden influir sobre el reinicio de la actividad ovárica, y que el vínculo madre-cría tiene un posible efecto sobre la duración del anestro postparto. Los factores que afectan el anestro son de origen genético, fisiológico y ambiental. Entre estos se incluye la época de reproducción, tiempo de amamantamiento, tiempo de involución uterina, concentración de gonadotropinas y niveles de estrógenos y progesterona (Hafez, 1987).

En un estudio realizado en ovejas que parieron en otoño, el intervalo entre parto y el primer estro fue similar en las ovejas destetadas y en las ovejas sin cría sujetas a ordeño. El 75% de las hembras mostraron estro antes del día 50 postparto, pero en el grupo de ovejas que amamantaron a su cría el porcentaje fué inferior al 40% (Mauléon y Dauzier, 1965). Estos resultados indican que es el estímulo del amamantamiento y no la lactación por sí misma, quien retrasa el reinicio de la actividad cíclica postparto.

También la frecuencia de amamantamiento se correlaciona positivamente con la duración del anestro postparto (Fletcher, 1971), así como la duración de cada episodio de amamantamiento (Louault, 1983). A medida que las crías crecen y se desarrollan, la intensidad del estímulo del amamantamiento disminuye, y al parecer la reducción en la frecuencia de amamantamiento permite liberar hormonas gonadotropicas en cantidad suficiente para reanudar la maduración de folículos y la actividad cíclica del ovario, siempre y cuando no coincida con el anestro estacional (Schirar *et al.*, 1989; Silveira *et al.*, 1993).

Por otra parte, Kann y Martinet (1975), encontraron que la remoción del estímulo de amamantamiento por la denervación total de la glándula mamaria adelantó el tiempo de la primera ovulación y el estro, sin afectar el crecimiento del cordero. De igual manera, las

concentraciones séricas de LH en ovejas ovariectomizadas al día 2 postparto, fueron mayores cuando se destetaron los corderos (Ford, 1979).

A pesar de estas diferencias, la concentración de LH en la pituitaria de ovejas destetadas y lactantes se incrementó conforme avanzó el intervalo postparto (Moss *et al.*, 1980). En las ovejas amamantando, el eje hipotálamo-hipofisario no fue capaz de liberar LH antes del día 14 postparto (Wright *et al.*, 1983). Este efecto del amamantamiento parece ser similar para el caso de FSH, ya que las concentraciones basales de esta hormona se restablecieron paulatinamente durante las primeras dos semanas postparto (Clarke *et al.*, 1984; Crowder *et al.*, 1982). Todos estos cambios parecen ocurrir independientemente de los cambios en GnRH, ya que las concentraciones de esta hormona en el hipotálamo de ovejas que amamantan no cambia con el tiempo después del parto (Moss *et al.*, 1980). Además la duración del anestro postparto causada por el amamantamiento no parece estar asociada con alteraciones en la sensibilidad de la hipófisis al GnRH (Moss *et al.*, 1980).

De acuerdo con el efecto del amamantamiento, varios investigadores han mostrado que el destete temprano reduce el tiempo a la primera ovulación y el estro (Barker y Wiggins, 1964; Mauléon y Dauzier, 1965; Mallampatti *et al.*, 1971; Shevah *et al.*, 1974, 1975), además de que esta práctica incrementa el número de ovejas que ovulan (Restall y Starr, 1977) y mejora la tasa de concepción (Sefidbakht y Farid, 1977), comparado con aquellas que amamantaron a sus crías por periodos largos (Foote *et al.*, 1967; Restall, 1971; Gould y Whiteman, 1973).

Por otro lado, se ha observado que tanto en ovejas como en mujeres, el amamantamiento es acompañado de largas descargas de oxitocina (que interviene en el proceso de eyección) y prolactina por la estimulación de la ubre (Tuker, 1981; Tuker, 1994). La secreción refleja de estas hormonas decrece conforme avanza la lactancia, y estas casi no existen hacia el tiempo de retorno de la actividad cíclica del ovario (Kann *et al.*, 1978; Tuker, 1981).

Se ha propuesto también que la liberación de opioides durante la succión está involucrada en este proceso inhibitorio (Gordon *et al.*, 1987), aunque su papel exacto aún necesita ser aclarado (Smart *et al.*, 1994). Además, se ha demostrado que la presencia de conducta maternal y de un vínculo selectivo influyen sobre la respuesta de liberación de oxitocina y prolactina por estimulación de la ubre (Perez *et al.*, 1985; Silveira *et al.*, 1993). Sin embargo, los mecanismos precisos a través de los cuales la presencia de la motivación maternal afecta la actividad reproductiva no se conocen.

3. HIPÓTESIS.

El amamantamiento interviene en el mantenimiento del vínculo entre la madre y la cría. El bloqueo de la succión o el destete modifican las relaciones espaciales y la conducta de las ovejas y los corderos.

4. OBJETIVOS GENERALES.

4.1 Estudiar la evolución del vínculo maternal desde la primera semana posparto hasta la edad del destete.

4.2 Estudiar las relaciones espaciales y patrones de conducta de mantenimiento que realiza la madre y la cría durante el amamantamiento, el bloqueo de la succión y el destete.

4.3 Estudiar la respuesta del vínculo maternal y su relación con el bloqueo del amamantamiento, el destete y la reintroducción de la cría con su madre.

5. MATERIAL Y MÉTODOS. ASPECTOS GENERALES.

Los puntos generales en el que se desarrollaron los experimentos de esta tesis fueron los siguientes:

5.1. Lugar de Estudio.

El presente trabajo se realizó en la explotación comercial ovina "Rancho San Antonio Atenco", propiedad del Señor Lorenzo Yano, localizada en el Municipio de Huamantla, Tlaxcala entre los 19 ° 19' 15 " de latitud norte y 97 ° 56' 39" de longitud oeste a una altitud de 2153 msnm. El clima que prevalece es templado sub-humedo con lluvias en verano y otoño, con una precipitación pluvial anual de 623.7 mm., y una temperatura media anual de 15.1 ° C. (INEGI, 1991).

5.2. Animales.

Los ovinos son de la raza Columbia. El rancho cuenta con 550 hembras productivas y 73 sementales, su función zootécnica es para pie de cría y carne para abasto. Se utilizaron 61 hembras de 1.5 a 4 años de edad con su cría, así como 4 hembras no gestantes y no lactantes, con un peso entre 50 y 70 kg.

5.3 Instalaciones.

Las construcciones de la explotación ovina en las cuales se realizó el trabajo de investigación se encuentran bien adaptadas y son funcionales. Las paredes son de tabicón y las puertas de estructura metálica. El espacio proporcionado a cada oveja es de 3 m².

5.4 Alimentación.

Los animales pastorean de 7:00 a 11:00 am., normalmente es sobre esquilmos agrícolas y pastos inducidos (Rye grass). La suplementación se realiza con ensilaje de maíz, alimento concentrado y desperdicios industriales de mango, papa y zanahoria. Los tres últimos productos se proporcionan de acuerdo a la época de producción de estos.

5.5 Descripción general de los experimentos.

El proyecto se dividió en dos experimentos, cada uno con dos fases:

El primer experimento en su fase 1 correspondió al estudio del vínculo madre-cría a lo largo de la lactancia la fase 2 correspondió al estudio del destete. El segundo experimento en la fase 1 consistió en la influencia del amamantamiento sobre los ritmos de actividad y las relaciones espaciales; la fase 2 correspondió al efecto de la privación del amamantamiento y de la separación total sobre el mantenimiento de la conducta maternal.

5.6. Registro de la conducta maternal.

La evaluación del vínculo madre-cordero, se realizó con la prueba de respuesta a la separación del cordero descrita por Poindron et al. (1994).

Descripción de la Prueba.

La prueba se realizó en un corral de 2 x 4 m., el cual se dividió en 6 cuadros iguales. Posteriormente se introdujeron las 4 ovejas no gestantes y sin cría (el objetivo de meter estas borregas es el de no alterar la conducta de la hembra a probar por efecto a una aislamiento social total), así como la oveja que se estudió con su cordero.

La prueba se evaluó en tres tiempos, observándose:

- Primero, el comportamiento de la oveja con su cordero .
- Segundo, el comportamiento de la oveja a la separación de su cría.
- Tercero, el comportamiento de la oveja al reunirla con su cordero.

La duración de cada una fue de 5 minutos. Las observaciones fueron registradas por 2 personas localizadas estratégicamente en un sitio elevado en el límite del corral (baldas 2m.), desde donde se observaron los movimientos de conducta de los animales sin afectar su comportamiento. El tiempo total de prueba y duración de amamantamientos se tomaron con dos cronómetros . El registro de los datos se realizó en hojas elaboradas específicamente para la prueba.

Comportamientos Registrados.

- Balidos altos emitidos por la madre. Estos son característicos de la respuesta materna a la separación del cordero y a al aislamiento social.
- Balidos bajos de tipo maternal emitidos por la madre. Es una comunicación típica de la oveja maternal, especialmente durante los primeros días post-parto.
- Olfacciones de tipo social realizadas por la madre (hacia el cordero o las compañeras).
- Olfacciones a objetos realizadas por la madre (suelo, puerta, pared).
- Eliminaciones de la madre (micción y defecación).
- Aceptación del crío a la ubre.
- Amamantamiento.

- Rechazo del crío (rechazo a la ubre, amenazas, y golpes de cabeza).
- Cambios de lugar llevados a cabo en el corral de estudio por parte de la madre.
- Índice de agitación. Es un índice general de actividad obtenido por la suma de eliminaciones, cambios de lugar y los balidos altos dados por la madre.

5.7. Análisis Estadístico.

El análisis de los resultados se evaluó con estadísticas no paramétricas (Siegel, 1990). La evolución de las características del vínculo maternal de 8 a 120 días se hizo por medio de las pruebas de Friedman y de Wilcoxon para grupos dependientes (experimento 1). La comparación de la conducta de las ovejas maternas con la de las ovejas separadas (grupos independientes) se evaluaron con pruebas de Mann-Whitney. La evolución de las relaciones espaciales y de las actividades de los animales durante los 8 días de tratamiento (experimento 2), se analizaron por medio de pruebas de Friedman y Wilcoxon para cada uno de los grupos y por medio de la prueba de Kruskal-Wallis para la comparación entre los grupos. El análisis del efecto de la separación total y de la privación del amamantamiento sobre la conducta maternal (experimento 2) se hizo por medio de pruebas de Kruskal-Wallis y de Mann-Whitney. Todos los datos se capturaron y analizaron a través del paquete estadístico Systat 5.03 (Evanston, IL, USA).

6. EXPERIMENTO 1. VÍNCULO MADRE-CRÍA DURANTE LA LACTANCIA Y EL EFECTO DEL DESTETE.

6.1. Fase 1. Caracterización del vínculo madre-cría durante la lactancia.

6.1.1. Objetivo y protocolo experimental.

El objetivo del experimento fue la evaluación del vínculo en la madre y el cordero hasta los 120 días post-parto. Las respuestas maternas se compararon con la prueba de presencia y separación del cordero (S'cada uno) a varios momentos de la lactancia.

En éste experimento se utilizaron 23 hembras con cría todas paridas en la misma semana y 4 hembras secas (no gestantes, no lactantes), del rebaño general. Estas borregas fueron identificadas con un número de pintura en los costados, así como por un arete metálico. Del grupo de hembras lactantes se formó un grupo de 7 ovejas con su única cría, las cuales fueron evaluadas a los 8, 30, 60, 90 y 120 días de paridas. Estas borregas fueron separadas del rebaño general por la mañana y alojadas en un corral para el día que se realizaba el registro de la conducta maternal.

6.1.2. Resultados.

6.1.2.1. Capacidad de la madre a mostrar una conducta maternal en presencia de su cordero (primera parte de la prueba), en relación con la etapa de lactancia.

Los resultados de esta primera parte se agruparon en el Cuadro 1 y Gráfica 1. Su descripción detallada se describe a continuación:

Conductas de tipo maternal.

Los balidos bajos y la frecuencia de amamantamiento fueron las observaciones que se consideraron en la conducta maternal. Estas no presentaron diferencias en las 5 pruebas que se realizaron entre los 8 y 120 días de edad del cordero.

Conductas de Olfacción.

Olfacción social. Presentó diferencia entre los tiempos de cada prueba (Friedman = 12.2, $p = 0.01$). Particularmente la actividad de olfateo fue bastante alta en la primera semana, la cual resultó diferente con todos los demás días de prueba (Wilcoxon $Z \leq -2.3$, $p \leq 0.04$).

Olfacción a Objetos. Igualmente entre los días de prueba hubo diferencias (Friedman = 13, $p = 0.01$). La mayor actividad de olfateos se observaron en las pruebas de los días 8 y 60. Las diferencias significativas fueron entre el día 8 y los días 30, 90 y 120 (Wilcoxon $Z \leq -2.06$, $p \leq 0.05$). Entre el día 30 y 60 (Wilcoxon $Z = 2.2$, $p = 0.02$), y entre los días 60 y 90; 60 y 120 (Wilcoxon $Z = -2.12$, $p = 0.03$ y Wilcoxon $Z = -2.3$, $p = 0.01$ respectivamente).

Conductas de Agitación.

Balidos altos. La frecuencia de esta observación mostró una diferencia que casi alcanzó el nivel de significancia (Friedman = 8.8, $p = 0.06$). Las ovejas emitieron más balidos en la primera semana, posteriormente existió una disminución notoria que fue significativa a los 30 (Wilcoxon $Z = -2.03$, $p = 0.04$) y 120 días postparto (Wilcoxon $Z = -2.03$, $p = 0.04$). Pero en el día 60 la oveja emitió más balidos cuando se comparó con el día 30, mostrando una tendencia a la significancia (Wilcoxon $Z = 1.8$, $p = 0.07$). También existió una diferencia significativa entre los días 60 y 120 (Wilcoxon $Z = -2.03$, $p = 0.04$).

Cambios de lugar. La comparación de las frecuencias de cambios de lugar entre las varias fechas de prueba indicó una diferencia significativa (Friedman = 15.5, $p = 0.004$). La mayor actividad de movimientos se presentó en el día 8 y 60; pero existió una diferencia significativa entre estos días (Wilcoxon = 2.2, $p = 0.03$). Las otras diferencias fueron entre el día 30 contra los días 60 y 120 (Wilcoxon $Z = 2.12$, $p = 0.03$) y entre los días 60 y 90, 60 y 120 (Wilcoxon $Z = -2.4$, $p = 0.02$).

Índice de agitación. Se presentó una diferencia significativa entre las varias fechas de prueba (Friedman = 17, $p = 0.002$). Las ovejas presentaron el mayor índice de agitación en la primera semana, posteriormente disminuyeron drásticamente volviendo a incrementar al día 60 y nuevamente declinaron en los demás días de prueba. Así que en el análisis de la información las diferencias que se presentaron fueron entre el día 8 y 120 (Wilcoxon $Z = -2.02$, $p = 0.04$), entre los días 30 y 60, 30 y 120 (Wilcoxon $Z \leq 2.3$, $p \leq 0.02$) y entre los días 60 y 90, 60 y 120 (Wilcoxon $Z = -2.4$, $p = 0.02$).

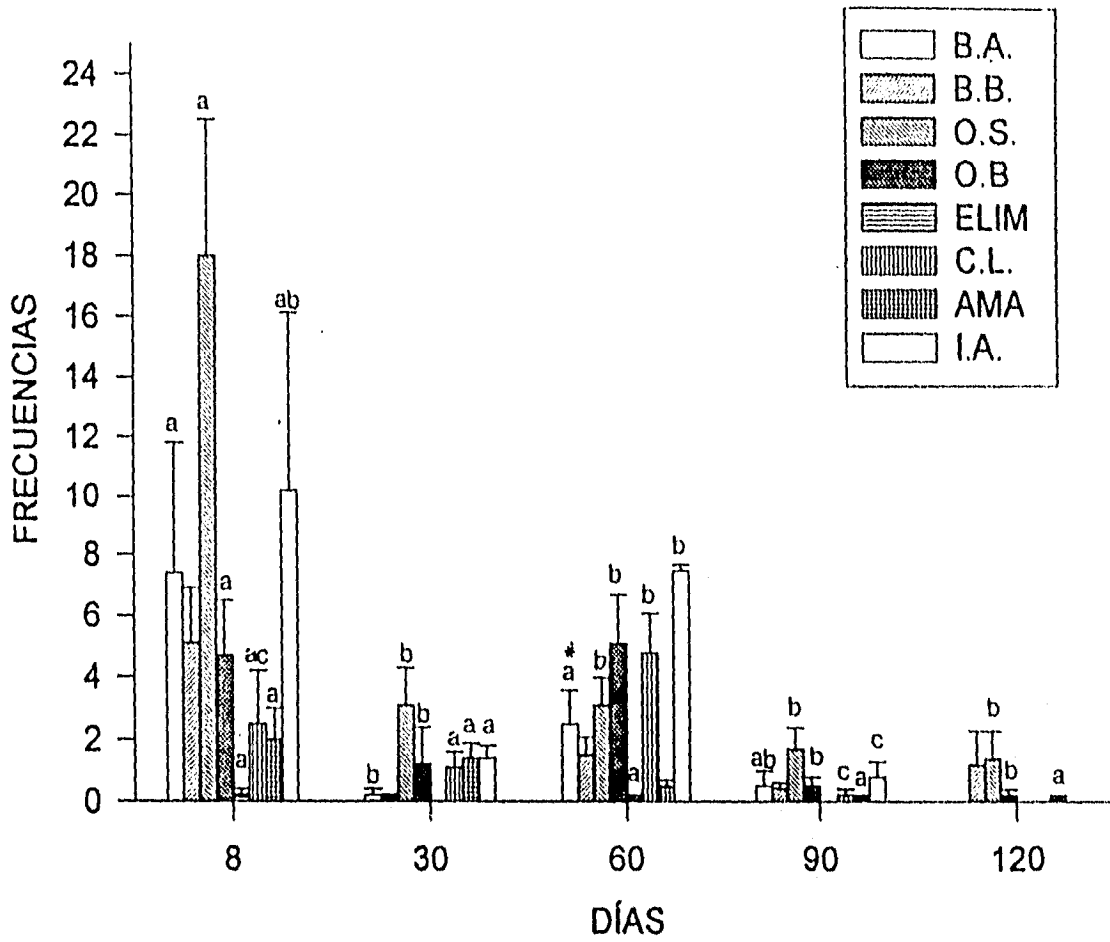
Frecuencias de eliminaciones. No mostró diferencias significativas ni actividad relevante en el análisis de esta prueba.

Cuadro 1. Comportamientos registrados en ovejas Columbia en varios momentos de la lactancia en presencia de su cordero.

Días postparto	8	30	60	90	120
Balidos altos	7.4 ± 4.4 a	0.2 ± 0.2 b,f	2.5 ± 1.1 ag	0.5 ± 0.5 ab	0.0 ± 0.0 b
Balidos bajos	5.1 ± 1.8	0.1 ± 0.1	1.5 ± 0.6	0.42 ± 0.2	1.2 ± 1.1
Olfaciones sociales	18 ± 4.5 a	3.1 ± 1.2 b	3.1 ± 0.9 b	1.7 ± 0.7 b	1.4 ± 0.9 b
Olfaciones a objetos	4.7 ± 1.8 a	1.2 ± 0.6 b	5.1 ± 1.6 a	0.5 ± 0.3 b	0.2 ± 0.2 b
Eliminaciones	0.2 ± 0.2	0.0 ± 0.0	0.1 ± 0.1	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0
Cambios de lugar	2.5 ± 1.7ac	1.1 ± 0.5 a	4.8 ± 1.3b	0.2 ± 0.2ac	0.0 ± 0.0 c
Amamantamiento	2 ± 1	1.4 ± 0.5	0.5 ± 0.2	0.1 ± 0.1	0.1 ± 0.1
Índice de Agitaciones	10.2 ± 5.9ab	1.4 ± 0.4a	7.5 ± 0.2b	0.8 ± 0.5 ac	0.0 ± 0.0c

a,b,c: Letras diferentes para una misma variable indican diferencias significativas entre los días de prueba correspondiente (prueba de Wilcoxon, $p \leq 0.05$)

* : $0.05 < p \leq 0.1$ Wilcoxon.



Gráfica 1. Comportamiento de la oveja Columbia en varios momentos de la lactancia, con la presencia de su cordero. (Frecuencia promedio \pm error estándar).

a,b,c: Letras diferentes para una misma variable indican diferencias significativas entre los días de prueba correspondientes (prueba de Wilcoxon, $p \leq 0.05$)

* : $0.05 < p \leq 0.1$ Wilcoxon.

6.1.2.2. Respuesta de la madre a la separación del cordero.

Los resultados de esta segunda parte se agruparon en el Cuadro 2 y Gráfica 2. Su descripción detallada se describe a continuación:

Conductas maternas.

Balidos bajos. No mostraron una actividad importante de respuesta a la separación.

Conductas de Olfacción.

Olfacción social. Existieron diferencias significativas en la frecuencia de olfacción social al retirar el cordero entre las varias fechas de prueba (Friedman = 15.3, $p = 0.004$). La mayor actividad de olfateo se presentó en la primera semana de prueba, posteriormente existió una disminución aproximada de una cuarta parte de la frecuencia inicial, y su disminución fue paralela con la secuencia de las pruebas. Por lo tanto, las diferencias significativas fueron entre el día 8, y con todas las demás pruebas (Wilcoxon $Z = -2.3$, $p = 0.02$). Entre los días 30 y 120 casi difieren (Wilcoxon $Z = 1.7$, $p = 0.08$).

Olfacción a objetos. La respuesta de esta actividad casi fue similar a la anterior. Por lo tanto, hubo diferencia significativa entre los varios días de prueba (Friedman = 13.6, $p = 0.009$), con relevancia entre el día 8 y todos los otros días de prueba (Wilcoxon $Z \leq 2.4$, $p \leq 0.09$).

Conductas de Agitación.

Balidos altos. Entre los diferentes días de prueba existió una diferencia significativa (Friedman = 17.5, $p = 0.002$). Las madres presentaron una actividad bastante alta (aproximadamente 9 veces más en comparación con la primera prueba) en la primera semana, posteriormente hasta el día 60, la oveja emitió la mitad de balidos de lo inicial y así fue disminuyendo drásticamente

en relación con la secuencia de las pruebas. Por lo tanto la comparación entre el día 8 y los demás días de prueba, indicaron diferencia (Wilcoxon $Z \leq -2.37$, $p < 0.05$), y también entre los días 30 y 120; 60 y 90 y 60 y 120 (Wilcoxon $Z = -2.2$, $p \leq 0.04$). No se encontró diferencia entre los días 30 y 90.

Cambios de lugar. Entre los diferentes días de prueba existieron diferencias (Friedman $\chi^2 = 17$, $p = 0.001$). También se observó una mayor respuesta en la primera semana y en los demás días de prueba el decremento fue muy marcado. Por lo tanto, hubo diferencias significativa entre el día 8 y todos los otros días de prueba, excepto el día 60 (Wilcoxon $Z \leq -2.4$, $p \leq 0.03$). Las otras diferencias fueron entre los días 30 y 60 (Wilcoxon $Z = 2.03$, $p = 0.04$) y entre los días 60 y 90, 60 y 120 (Wilcoxon $Z = -2.4$, $p = 0.02$).

Índice de agitación. La mayor actividad en las ovejas se presentó en la primera prueba y se mantuvo alta hasta el día 60, posteriormente disminuyó a una tercera parte en la prueba de 90 y 120 días. Las varias fechas de pruebas presentaron diferencia significativa (Friedman $\chi^2 = 20$, $p = 0.001$). Particularmente se presentaron diferencias entre el día 8 y todos los otros días (Wilcoxon $Z < -2.3$, $p \leq 0.05$). Entre el día 30 y 60 (Wilcoxon $Z = 2.4$, $p = 0.02$) y entre los días 60 y 90, y 60 y 120 (Wilcoxon $Z = -2.4$, $p = 0.02$).

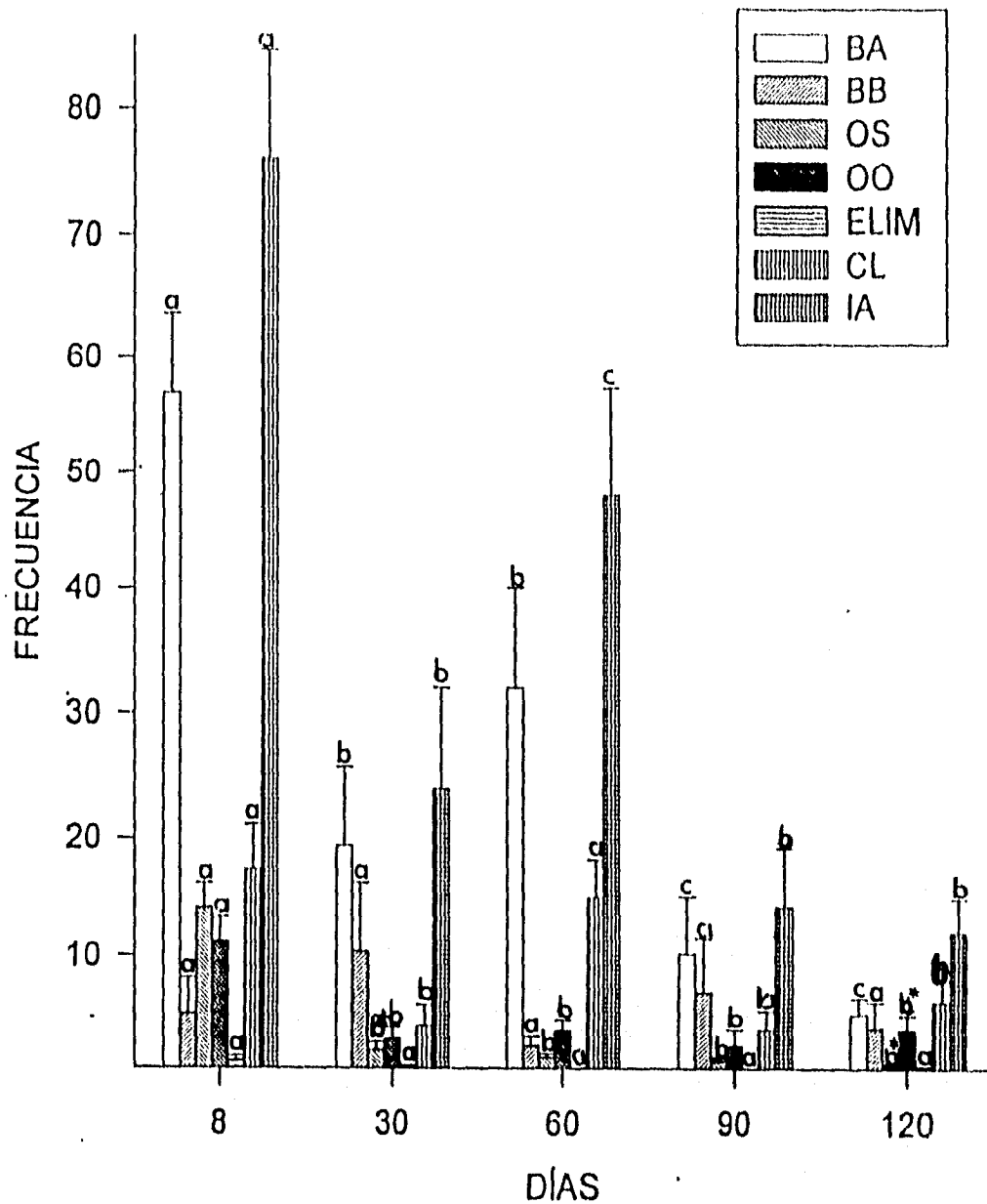
Frecuencia de Eliminaciones. Los resultados de esta variable no volvieron a indicar importancia.

Cuadro 2. Comportamientos de las ovejas Columbia probadas en varios momentos de la lactancia, al retirar el cordero. (Frecuencia promedio \pm error estándar).

Días postparto	8	30	60	90	120
Balidos altos	57 \pm 6.6 a	19.4 \pm 6.3b	32 \pm 8.1b	10.2 \pm 4.9c	5.1 \pm 1.4c
Balidos bajos	5.1 \pm 3.1 a	10.4 \pm 5.9 a	2.4 \pm 0.8 a	7.0 \pm 4.5 a	4.0 \pm 2.2 a
Olfaciones sociales	14.1 \pm 2.2a	2.0 \pm 0.7 b*	1.4 \pm 0.3 b	1.1 \pm 0.3 b	0.7 \pm 0.2 b*
Olfaciones a objetos	11.2 \pm 2.1a*	3.0 \pm 1.0 b	3.7 \pm 0.9 b	2.4 \pm 1.4 b	3.8 \pm 1.2 b*
Eliminaciones	1.1 \pm 0.4	0.5 \pm 0.2	0.2 \pm 0.2	0.1 \pm 0.1	0.5 \pm 0.2
Cambios de lugar	17.4 \pm 3.7a	4.1 \pm 1.8b	15 \pm 3.2a	3.8 \pm 1.6 b	6.2 \pm 1.9b
Agitaciones	76 \pm 8.8a	24 \pm 8 b	48 \pm 9.4c	14.2 \pm 5 b	12 \pm 2.9 b

a,b,c: Letras diferentes para una misma variable indican diferencias significativas entre los días de prueba correspondiente (prueba de Wilcoxon, $p \leq 0.05$)

* : indica tendencia $0.05 < p < 0.1$ (Wilcoxon).



Gráfica 2. Comportamientos de la oveja Columbia en varios momentos de la lactancia, al retirar el cordero.

(Frecuencia promedio \pm error estándar).

a,b,c: Letras diferentes para una misma variable indican diferencias significativas entre los días de prueba correspondientes (prueba de Wilcoxon, $p \leq 0.05$)

* : indica tendencia $0.05 < p < 0.1$ (Wilcoxon).

6.1.2.3. Capacidad de la madre a mostrar una conducta maternal al reunirse con su cordero (tercera parte de la prueba).

La realización de esta prueba fue la repetición de la primera. Por lo tanto los resultados fueron parecidos y no se consideró nuevamente su descripción. Sin embargo, los valores que se obtuvieron se anexan en la Gráfica 3.

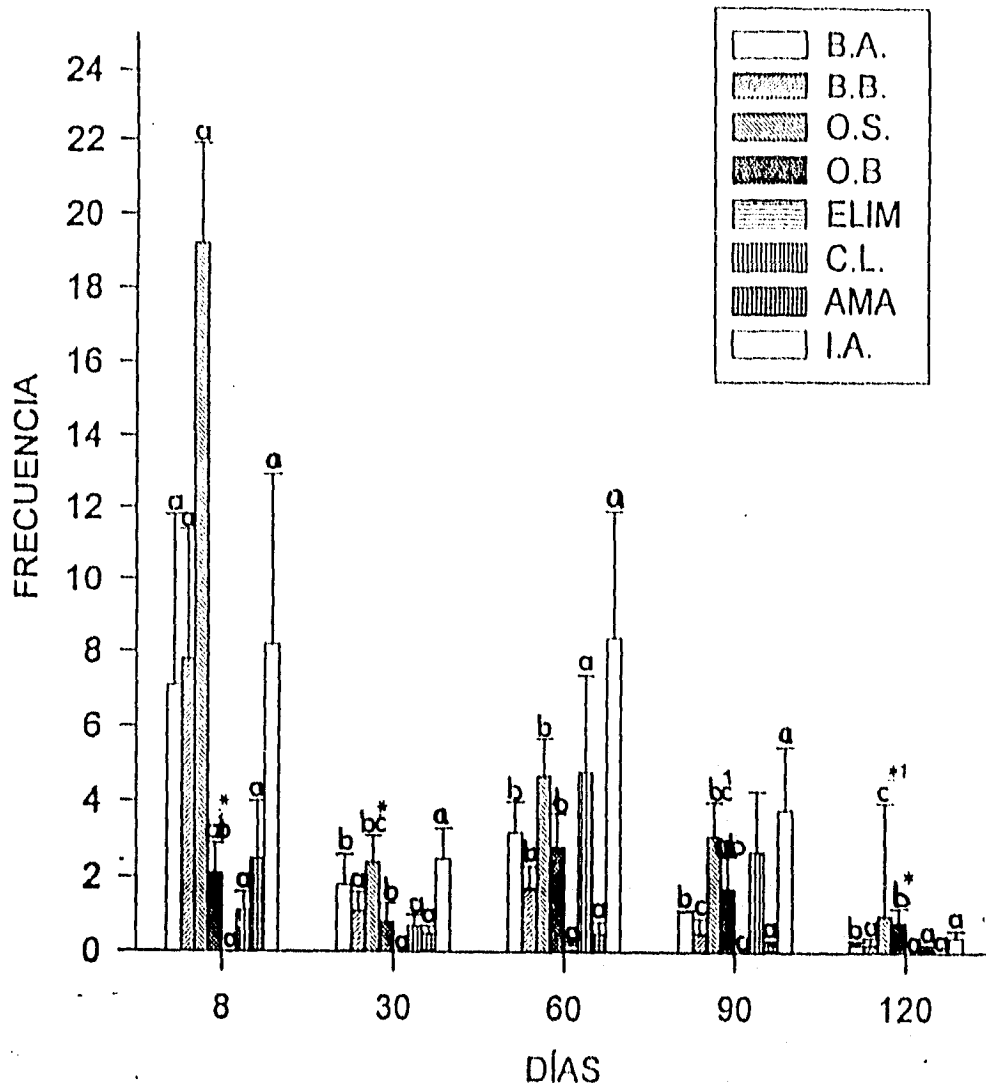
6.1.2.4. Comparación de conductas entre la primera parte de la prueba (con cordero) y la segunda parte (sin cordero), en las varias fechas probadas.

Balidos. La oveja emitió más balidos altos cuando se le separó la cría. Por lo tanto su comparación entre las pruebas con cordero y sin cordero, mostró diferencia significativa (Wilcoxon, $p < 0.02$) en todas las pruebas de 8 a 120 días de lactancia. El análisis de los balidos bajos, no mostró diferencia significativa en todas las pruebas; en presencia y ausencia del cordero.

Olfacciones Totales. Los resultados indican una frecuencia de olfateo a objetos significativamente más alta en la prueba sin cordero que con cordero, para olfacción social disminuye la frecuencia en la prueba sin cordero (social Wilcoxon, $p < 0.04$; objetos, Wilcoxon, $p < 0.04$).

Cambios de lugar. Por otro lado los cambios de lugar muestran un incremento a la separación del cordero (Wilcoxon $p < 0.02$). Los valores más altos ocurrieron a los 8 días de lactancia .

Índice de agitación. El análisis de las agitaciones (suma de las variables reflejando perturbación) presentó diferencia significativa y fue mayor en la prueba sin cordero que con cordero (Wilcoxon $p < 0.02$). La mayoría de los resultados mencionados reflejan la modificación de la conducta maternal al momento de la separación de la cría, resultando ser más alta durante los primeros días postparto.



Gráfica 3. Comportamiento de la oveja Columbia en varios momentos de la lactancia, al reunirse nuevamente con su cordero. (Frecuencia promedio \pm error estándar).

a,b,c,d: Letras diferentes para una misma variable indican diferencias significativas entre los días de prueba correspondiente (prueba de Wilcoxon, $p \leq 0.05$);

* ó ¹: indican tendencia a la significancia ($p \leq 0.08$, prueba de Wilcoxon).

6.1.3. Discusión y Conclusión.

Existen pocos estudios sobre el tema de la conducta maternal durante la lactancia. La información que se obtuvo en esta primera investigación aportó datos interesantes y puntos oscuros que se discuten a continuación:

El vínculo entre la madre y la cría permaneció más estrecho durante los primeros 8 días. Por ejemplo la madre presentó movimientos vigorosos, como consecuencia de la respuesta innata para proteger a su cordero. La actividad del olfateo social (principalmente dirigidas hacia el cordero) fue alta, su importancia lo confirma el trabajo de Poindron y Le Neindre, (1980). A esta edad también fue alta la frecuencia del amamantamiento, la madre permitió el fácil acceso a la ubre (Vince, 1993).

Posteriormente el vínculo maternal decreció a los 30 días, nuevamente incrementó a los 60, y después descendió en forma progresiva a los 90 y 120 días posparto. La razón de describir esta información es porque ambas pruebas que se realizaron con cordero (la tercera, repetición de la primera) tuvieron el mismo comportamiento. Las causas de esta variación se desconocen. Sin embargo, ambas observaciones muestran un mantenimiento constante del vínculo maternal hasta los 60 días.

Esta bien documentado que la ovejas destetan a sus hijos a edades de un rango de 90 a 180 días de edad dependiendo de condiciones ambientales y razas (Arnold *et al.*, 1979; Hinch *et al.*, 1981). Si en los primeros dos meses de vida del cordero hay cambios marcados en el comportamiento materno, la frecuencia del amamantamiento disminuye agudamente (Arnold y Dudzinsky 1978) y las madres ya no mantienen el contacto con sus corderos, por consiguiente ellas tienden a llamarlo y juntarlo al rebaño, en vez de aislar al cordero (Hinch 1987). Esto sugiere un temprano debilitamiento del vínculo pero no su desaparición.

Así se pudo observar, que en la prueba de separación del cordero durante los registros de los 30 hasta los 120 días de edad, las madres presentaron mayor respuesta en los balidos altos, cambios de lugar e índice de agitación. Estas diferencias fueron mucho más altas en los 8 días como ya se discutió. A excepción del índice de agitación que durante las varias fechas de prueba de separación se mantuvieron constantes y altas. Esto indica que hasta los 3 meses de lactancia existe una respuesta significativa a la separación del cordero, similar a la evolución para los factores que intervienen en el establecimiento del vínculo selectivo (Poindron, 1976). Los factores que controlan el mantenimiento de la motivación maternal durante la lactancia no son bien conocidos. Se sabe que durante el período sensible las informaciones de la memoria olfatoria, visión y audición entre la madre y el cordero son importantes. Sin embargo se desconoce si estos mismos factores siguen ejerciendo un papel relevante hasta los 120 días de edad, ó posiblemente el estímulo del amamantamiento sea el más importante. La desaparición de la conducta maternal puede estar ligada a la producción de leche (Arnold et al. 1979). Se ha demostrado la presencia de una conducta maternal y de un vínculo selectivo que influyen sobre las respuestas de liberación de la oxitocina y prolactina por la estimulación de la ubre (Pérez et al., 1985; Silveira et al., 1993).

Por otra parte, no se encontró ninguna diferencia notable entre la primera y tercera parte de la prueba, lo cual muestra que la separación inicial del cordero no influye de manera importante sobre la conducta de la madre y su cría al reunirse. Por consiguiente, no parece necesario para estudios posteriores el de repetir dos pruebas con cordero.

En conclusión, cabe subrayar que la disminución de la motivación maternal que se observó a lo largo de los 3 meses de lactancia, tienen una evolución semejante a la encontrada para los ritmos de amamantamiento (Ewbank, 1967; Fletcher 1971; Hinch et al., 1987,1990). Por lo tanto, se puede proponer la hipótesis que la substitución gradual de la alimentación del cordero con alimentos sólidos conduce al cordero a disminuir su frecuencia de amamantamiento (Peart, 1980), el cual podría tener repercusiones sobre la fisiología y la motivación maternal. Por consiguiente, la etapa que continúa, consistió en investigar las consecuencias de la privación del amamantamiento a los 3 meses de lactancia sobre la motivación maternal.

6.2. Fase 2. Estudio del Destete.

6.2.1. Objetivo y protocolo experimental.

El objetivo de esta fase, fue el estudio que desempeña el papel del amamantamiento sobre el mantenimiento de la conducta maternal.

Para su realización se utilizaron dos grupos de animales. El primer grupo (control) contó con 12 hembras, las cuales se les permitió que el cordero continuara con su madre amamantandose hasta los 120 días de edad. El segundo grupo (destetado) consistió de 11 ovejas y sus crías, las cuales fueron separadas a los 3 meses de lactancia, y se introdujeron en un corral de pastoreo a 300 metros de distancia, perdiendo el contacto y la comunicación con sus madres durante un mes. Posteriormente a los 120 días posparto ambos grupos fueron probados, y el registro de las observaciones se realizó de acuerdo al protocolo de conducta maternal que se utilizó en la primera fase.

6.2.2. Resultados.

Para su mejor comprensión, los resultados se agruparon en el Cuadro 3 y Gráfica 4; en dos grupos: El control y el destetado. A cada uno se le registró las observaciones de la prueba con cordero, prueba sin cordero y nuevamente la prueba con cordero (repetición de la primera).

La comparación de cada una de las pruebas entre el grupo control y el grupo destetado se da a continuación:

6.2.2.1. Capacidad de la madre a mostrar una conducta maternal en presencia de su cordero (primera parte de la prueba).

Conductas de tipo maternal.

No se encontró diferencia significativa alguna entre el grupo control y el grupo destetado para las variables balidos bajos, frecuencia de amamantamiento y olfacción social.

Conductas de Olfacción.

La olfacción social no presentó diferencia. Pero la ovejas del grupo destetado presentaron mayor olfacción a objetos ($p = 0.04$, U de Mann-Whitney = 38.5).

Conductas de Agitación.

Los balidos altos y frecuencia de eliminaciones no mostraron diferencias. Pero los cambios de lugar e índice de agitación fueron mayores en el grupo destetado (U de Mann-Whitney = 36 y 38; $p = 0.01$ y $p = 0.04$ respectivamente).

6.2.2.2. Respuesta a la separación de la madre durante la fase de prueba.

Conductas de tipo Maternal.

Balidos bajos. La ovejas del grupo control emitieron más balidos (U de Mann-Whitney = 34, $p = 0.03$) en comparación con el grupo destetado.

Conductas de Olfacción.

Olfacciones a objetos. No existió diferencia significativa alguna entre los grupos control y destetado.

Conductas de Agitación.

Cuando se retiró el cordero de las ovejas del grupo control presentaron mayor emisión de balidos altos, índice de agitación y frecuencia de eliminaciones (U de Mann-Whitney = 24.5, 22.5, 44 p = .006, .007, .004 respectivamente) en comparación con el grupo destetado.

6.2.2.3. Capacidad de la madre a mostrar una conducta maternal en presencia de su cordero (tercera parte de la prueba).

Los resultados de esta parte de la prueba tuvieron un comportamiento parecido a los que se obtuvieron en la primera. Para más detalle se recomienda ver el cuadro y la gráfica de esta fase.

6.2.2.4. Modificaciones conductuales entre la primera parte de la prueba (con cordero) y la segunda parte (sin cordero) en cada grupo.

Grupo control: Cuando se separó la cría, la ovejas presentaron un aumento significativo en la frecuencia de la conducta en balidos altos, balidos bajos (Wilcoxon p = .006), cambios de lugar e índice de agitación (Wilcoxon p = .008). Las olfaciones totales y la frecuencia de eliminaciones no mostraron diferencias.

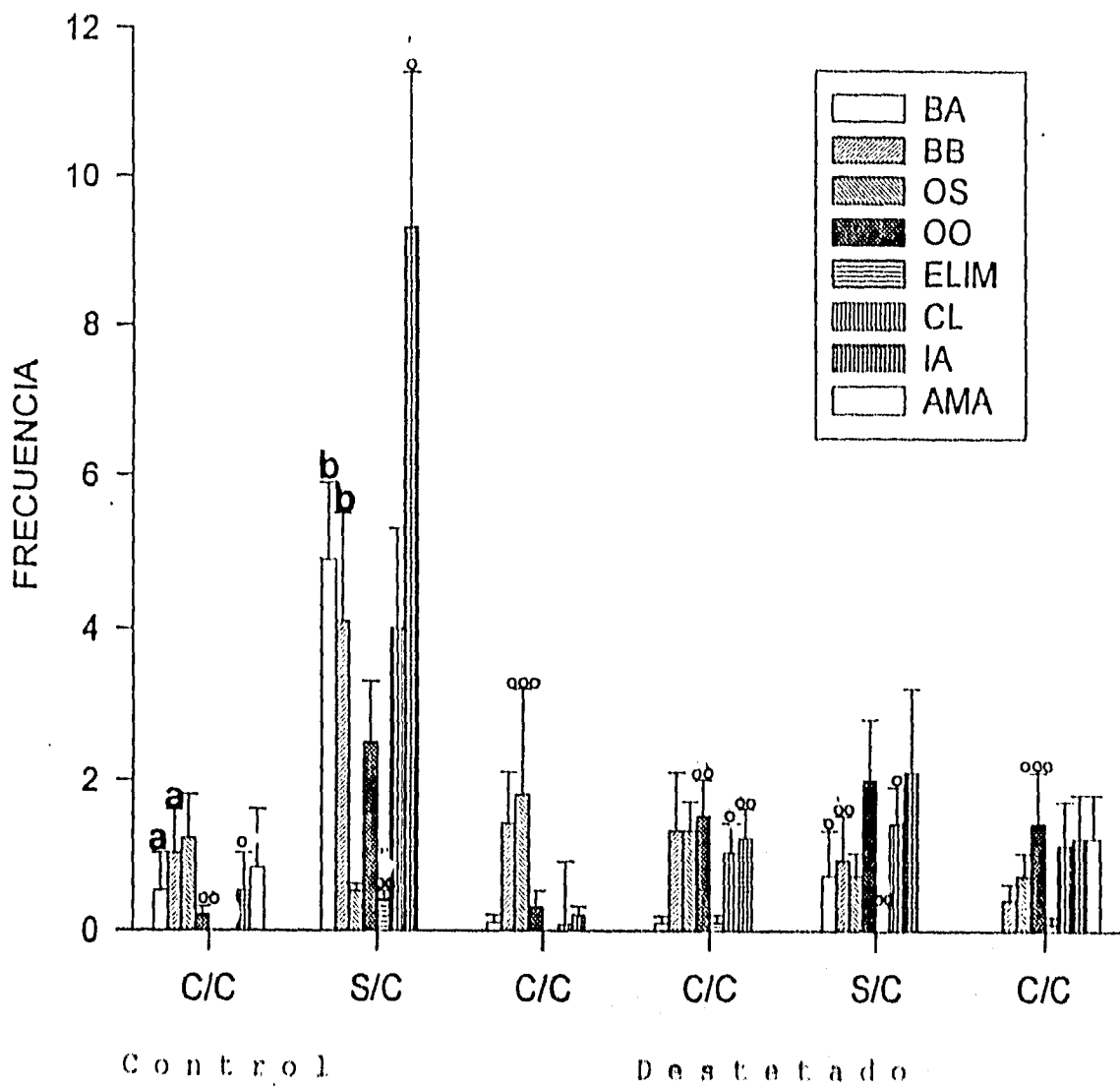
Grupo destetado: No se encontraron diferencias entre las dos partes de la prueba. Las ovejas perdieron la capacidad maternal cuando se les reunió nuevamente con su cría.

En síntesis general, los resultados indican que la motivación maternal no se afecta cuando la cría a permanecido con la madre. Este efecto se puede dar por la aceptación continua de la ubre. Por el contrario, las madres que se les separó su cría a los 90 días, presentaron perturbaciones cuando se reunieron con sus corderos pero no reaccionan a la separación del mismo.

Cuadro 3. Conducta maternal en presencia del cordero y respuesta a su separación en ovejas Columbia privadas o no del cordero entre los días 90 y 120 de lactancia.

Grupos	C o n t r o l (C)			D e s t e t a d o (D)		
	c/ cordero	s/ cordero	c/cordero	c/ cordero	s/ cordero	c/cordero
Balidos altos	0.5 ± 0.5a	4.9 ± 1.0b	0.1 ± 0.1	0.09 ± 0.09	0.7 ± 0.6	0.0 ± 0.0
Balidos bajos	1.0 ± 0.6a	4.1 ± 1.4b	1.4 ± 0.7	1.3 ± 0.8	0.9 ± 0.6	0.4 ± 0.2
Olfaciones sociales.	1.2 ± 0.6	0.5 ± 0.1	1.8 ± 1.4	1.3 ± 0.4	0.7 ± 0.3	0.7 ± 0.3
Olfaciones a objetos	0.2 ± 0.1	2.5 ± 0.8	0.3 ± 0.2	1.5 ± 0.5	2.0 ± 0.8	1.4 ± 0.7
Eliminaciones	0.0 ± 0.0	0.4 ± 0.1	0	0.1 ± 0.1	0.0 ± 0.0	0.09 ± 0.09
Cambios de lugar	0.0 ± 0.0a	4.0 ± 1.3b	0.08 ± 0.8	1.0 ± 0.4	1.4 ± 0.5	1.1 ± 0.6
Agitaciones	0.5 ± 0.5a	9.3 ± 2.1b	0.2 ± 0.1	1.2 ± 0.4	2.1 ± 1.1	1.2 ± 0.6
Amamantamiento	0.8 ± 0.8	-	0.0 ± 0.0	0.0 ± 0.0	-	1.2 ± 0.6

***, **, *: diferencias significativas ($p \leq 0.01$, ≤ 0.04 y ≤ 0.06 Kruskal-Wallis, respectivamente) entre los 2 grupos por la misma condición de prueba (con o sin cordero). a,b: literales diferentes dentro de un mismo grupo, diferencia significativa de una variable entre la parte con cordero y sin cordero (Wilcoxon ≤ 0.01)



Gráfica 4. Conducta maternal en presencia del cordero y la respuesta al destete en la oveja Columbia, privadas o no del cordero entre los días 90 y 120 de lactancia.

ooo,oo,o: diferencias significativas ($p \leq 0.01$, ≤ 0.04 y ≤ 0.06 Kruskal-Wallis, respectivamente) entre los 2 grupos por la misma condición de prueba (con o sin cordero). a,b: literales diferentes dentro de un mismo grupo, diferencia significativa de una variable entre la parte con cordero y sin cordero (Wilcoxon, $p \leq 0.01$)

6.2.3. Discusión y Conclusión.

La respuesta del vínculo maternal se valoró con el incremento en el índice de agitación que presentaron las hembras del grupo control, cuando se les separó la cría para realizar la prueba. Por lo tanto estas observaciones confirman la presencia del vínculo maternal. Se sabe que el cordero puede mantener una conducta de amamantamiento hasta los 190 días de lactancia (Arnold y Pahl, 1974). Así, cuando las ovejas permiten el amamantamiento realmente están distinguiendo a sus críos y estos a sus madres. Esta conducta es por una combinación de los sentidos del olfato, auditivo y visual (Alexander y Shillito, 1977).

Generalmente a la edad de 120 días la frecuencia del amamantamiento es menor (Arnold y Dudzinski, 1978), y la distancia espacial entre la madre y la cría es mayor (Hinch et al., 1987). Como ya se señaló en la discusión anterior, la mejor respuesta hacia la conducta maternal se manifestó en la primera semana posparto. Posteriormente se va presentando la disminución en el eslabón asociativo que existe entre la madre y su descendencia (Hinch et al., 1990). Pero mientras permanezca el cordero con su madre hasta los 4 meses de edad no se rompe este vínculo. En sí se desconocen cuales son los factores que lo pueden interrumpir. Parece ser que el proceso se va dando paulatinamente entre el cordero y la madre. Por ejemplo Arnold y Dudzinski (1978), citan que desde la segunda semana la oveja muestra restricción de la frecuencia y duración del amamantamiento. El comportamiento del cordero en ese momento es seguir a su madre para intentar varios amamantamientos. La hembra muestra un incremento en su indiferencia desde la tercera ó sexta semana de edad (Hinch et al., 1990).

Con respecto a la diferencia que existió entre los grupos control y separado al reintroducir la cría, las madres presentaron la mayor respuesta a la olfacción social, mientras que en el grupo separado el registro de esta variable fue similar en las 3 mediciones. Esto sugiere que en el mantenimiento del vínculo maternal, los sentidos siguen teniendo un papel

importante. Por ejemplo la examinación olfatoria de la región anal es importante para el reconocimiento de los corderos (Alexander, 1978). Los olores también puede ser liberados de otras regiones específicas del cuerpo que permite el reconocimiento de los corderos más viejos. Pero su naturaleza y su estimulación al sentido olfatorio completamente no se sabe (Alexander y Stevens, 1981). De ahí, que cuando los corderos se separaron a los 90 días postparto y nuevamente se reunieron con sus madres, se perdió el vínculo maternal. Cabe señalar que los corderos que se separaron de sus madres, fueron llevados hasta una distancia aproximada de 300 metros. Estos animales permanecieron alojados en praderas inducidas con pasto ballico durante el día y la noche. Por lo tanto se puede asegurar que se perdió la total comunicación con sus madres. Hinch *et al.* (1987), observaron que en condiciones naturales la distancia promedio entre la madre y la cría incremento con la edad del cordero. A las 6 semanas de edad el 80% de los corderos hallaron a su madre en una distancia de separación de 30m.

En conclusión, aparece claramente que la privación del cordero por un mes al final de la lactancia acelera la desaparición de la conducta maternal. Pero no se sabe si una separación mucho más corta sería eficaz. Tampoco se sabe si el efecto de la separación se debe a la supresión del amamantamiento solo, ó si otras señales (visuales, acústicas y olfatorias) también pueden estar involucradas en el mantenimiento de la conducta maternal.

Entonces, para esclarecer el papel de la estimulación de la succión, sobre el mantenimiento de la conducta maternal, se realizó un tercer experimento. Su enfoque se dió con la privación específica del amamantamiento por 8 días, y también se aprovecho esta oportunidad para investigar de manera preliminar la actividad de los animales y las relaciones espaciales entre la madre y su cordero.

7. EXPERIMENTO 2. IMPORTANCIA DEL AMAMANTAMIENTO EN EL MANTENIMIENTO DE LA CONDUCTA MATERNAL.

7.1. Fase 1. Influencia del amamantamiento sobre los ritmos de actividad y las relaciones espaciales

7.1.1. Objetivo y protocolo experimental.

El objetivo de este experimento fue la evaluación de la respuesta de un destete impuesto sobre las relaciones espaciales entre los animales. Para su estudio se seleccionaron 38 ovejas de la raza Columbia de 1.5 a 4 años con 75 días de parición, las cuales junto con sus crías fueron identificadas con un número de pintura en los costados y se distribuyen en tres grupos:

- Grupo con Peto. Se utilizaron 11 ovejas a las cuales se les limpió los pezones con alcohol y algodón, después se les puso cinta adhesiva al pezón, para impedir la estimulación táctil del amamantamiento. Además, se les colocó un peto, el cual cubrió toda la ubre para evitar totalmente el acceso del cordero e impedir que mamara. Las madres y sus crías se dejaron en un corral durante 8 días con la ubre cubierta. Cada día se verificaba que los petos estuvieran bien colocados.

- Grupo Madre-cría separados. 14 ovejas se separaron totalmente de sus crías por 8 días, colocandolas en otros corrales, a una distancia de 30 metros.

- Grupo Control. 13 ovejas fueron encerradas en un corral junto con sus crías, sin ningún tipo de separación, por el tiempo ya mencionado.

Los corrales de los grupos experimentales se cuadrícularon a distancia de 50 cm. Posteriormente las observaciones se iniciaron por la mañana. Empezaban con el grupo control, se continuaban con los grupos de separación total y terminando con el grupo de peto. Estas observaciones se hicieron por periodos de 30 seg para cada madre, siguiendo con 30 seg a su cría, y una pareja después de la otra. Las observaciones se repitieron 10 veces para cada pareja, siguiendo el orden de inicio y sin interrupción. Así se realizaron un promedio de 240 observaciones por grupo en un tiempo de 2 h al día, durante 4 días no consecutivos de la semana antes de la prueba de conducta maternal.

El registro de las observaciones, en los 30 seg se realizó en hojas previamente formateadas (del crío en la parte izquierda y de la madre en la parte derecha). Se anotaron las actividades que realizaron la madre y el cordero (parado, acostado, caminando, comiendo), así como la distancia en metros a la que se encontraban uno de otro (madre-cordero, cordero-adulto mas cercano, cordero-a-otro-cordero mas cercano). Es importante señalar que en el grupo de separados esta actividad solo se registró de cordero a cordero y de madre a madre.

7.1.2. Resultados.

7.1.2.1. Análisis de las actividades de los corderos.

Los resultados son presentados como la frecuencia promedio de cada actividad por animal, por período de observación, y el error estándar. Las observaciones realizadas cuatro veces durante los 8 días de tratamiento, nos permitieron investigar las diferencias de las actividades entre los tres grupos y su evolución con el tiempo.

Ritmos de actividad.

Actividad cordero camina (ACCA). La comparación de los resultados entre los tres grupos indicó una diferencia significativa en los días 1 y 2 (Kruskal-Wallis, $p \leq 0.02$) pero no en los días 3 y 4. Gráfica 5.

En el primer día se encontró una actividad mayor en el grupo con peto (3.0 ± 0.5) contra el grupo control (1.1 ± 0.3 , Mann-Whitney, $U = 21$, $p = 0.003$). La actividad del grupo separado fue intermedia (2.4 ± 0.3) y más alta que en el grupo control (1.1 ± 0.3 , Mann-Whitney $U = 35$, $p = 0.005$).

En el segundo día fue mayor la ACCA en los corderos del grupo con peto (1.9 ± 0.3), que en los grupos control y separado (0.9 ± 0.2 y 0.8 ± 0.3 respectivamente, $p \leq 0.01$, Mann-Whitney), mientras que estos dos grupos no difieren de manera significativa.

Evolución con el tiempo dentro de cada grupo en ACCA. La actividad entre los 4 días en que los animales fueron observados mostraron diferencias en ACCA del grupo con peto (Friedman, $p = 0.06$). En este grupo hubo una tendencia a una baja de actividad entre el primer día (3.0 ± 0.5) y los días 2, 3 y 4 (1.9 ± 0.3 , 1.1 ± 0.3 , 1.3 ± 0.4), aunque este cambio es solamente significativo entre los días 1 y 3 (Wilcoxon, $Z = -2.3$, $p = 0.02$) y entre el segundo y tercer día de 1.9 ± 0.3 a 1.1 ± 0.3 (Wilcoxon, $Z = -2.1$, $p = 0.03$).

También en el grupo separado se encontraron diferencias significativas de la ACCA (Prueba de Friedman, $p = 0.01$). En este grupo hubo una disminución entre el primero, el segundo y el cuarto día de 2.4 ± 0.3 a (0.8 ± 0.3 y 1.5 ± 0.3 respectivamente, Wilcoxon $p \leq 0.02$), y entre los días primero y tercero hay una baja leve, pero entre el segundo y tercero hay un aumento ($p \leq 0.09$). En el grupo control no se encontró diferencia significativa.

Actividad cordero acostado (ACA). La comparación de los resultados entre los tres grupos indicó una diferencia significativa en los días segundo, tercero y cuarto (Kruskal- Wallis $p \leq 0.001$) (ver Gráfica 6).

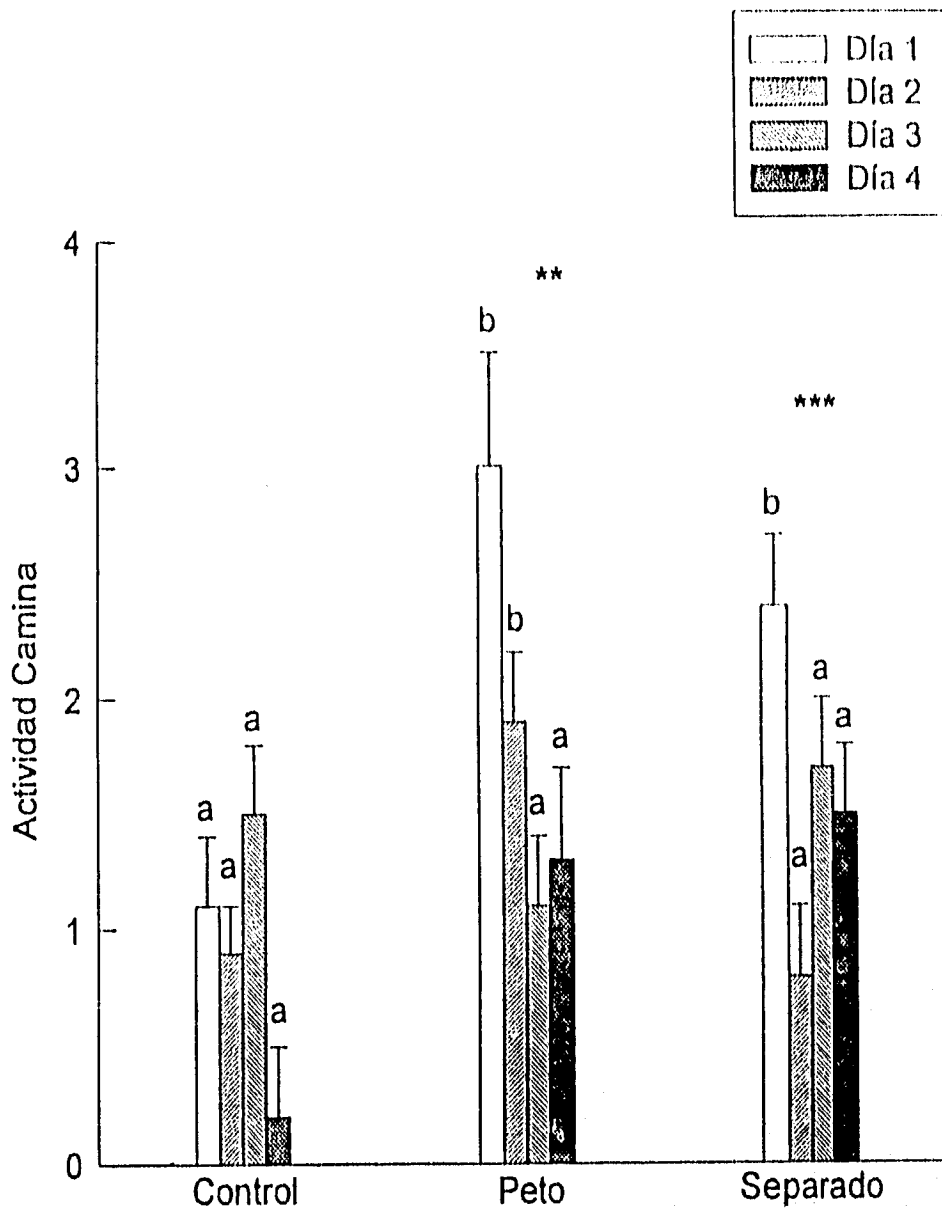
En el segundo día la ACA fue mayor en los corderos del grupo control (3.9 ± 0.5), que en los otros dos grupos (U de Mann- Whitney $p \leq 0.002$); la actividad de los corderos del grupo con peto fue intermedia (1.4 ± 0.4) y más alta que la del grupo separado (0.1 ± 0.1 , U de Mann- Whitney, $p = 0.002$).

Los resultados fueron similares en el tercer día, la ACA fue mayor en los corderos del grupo control (5.6 ± 0.4) que en los otros dos grupos (U de Mann Whitney, $p = 0.001$), la actividad del grupo con peto fue intermedia (1.5 ± 0.4) y más alta que la del grupo separado (0.3 ± 0.1 ; U de Mann- Whitney $p = 0.006$)

En el cuarto día hubo mayor ACA en los corderos del grupo control (4.1 ± 0.4) que en los otros dos grupos (U = 138, $p = 0.001$), la actividad de los corderos del grupo con peto fue intermedia (0.7 ± 0.3) y más alta que en el grupo separado (0.4 ± 0.2), pero la diferencia no fue significativa.

Evolución con el tiempo dentro de cada grupo en ACA. Cuando se estudian las variaciones de actividad entre los 4 días en que los animales fueron observados, se encontraron variaciones significativas en la ACA en el grupo control (Friedman = 19.9, $p \leq 0.01$). En este grupo hubo una elevación significativa entre el primero y cuarto día (0.4 ± 0.2 a 4.1 ± 0.4 Wilcoxon $p \leq 0.002$), con un máximo en el día 3 (5.6 ± 0.4).

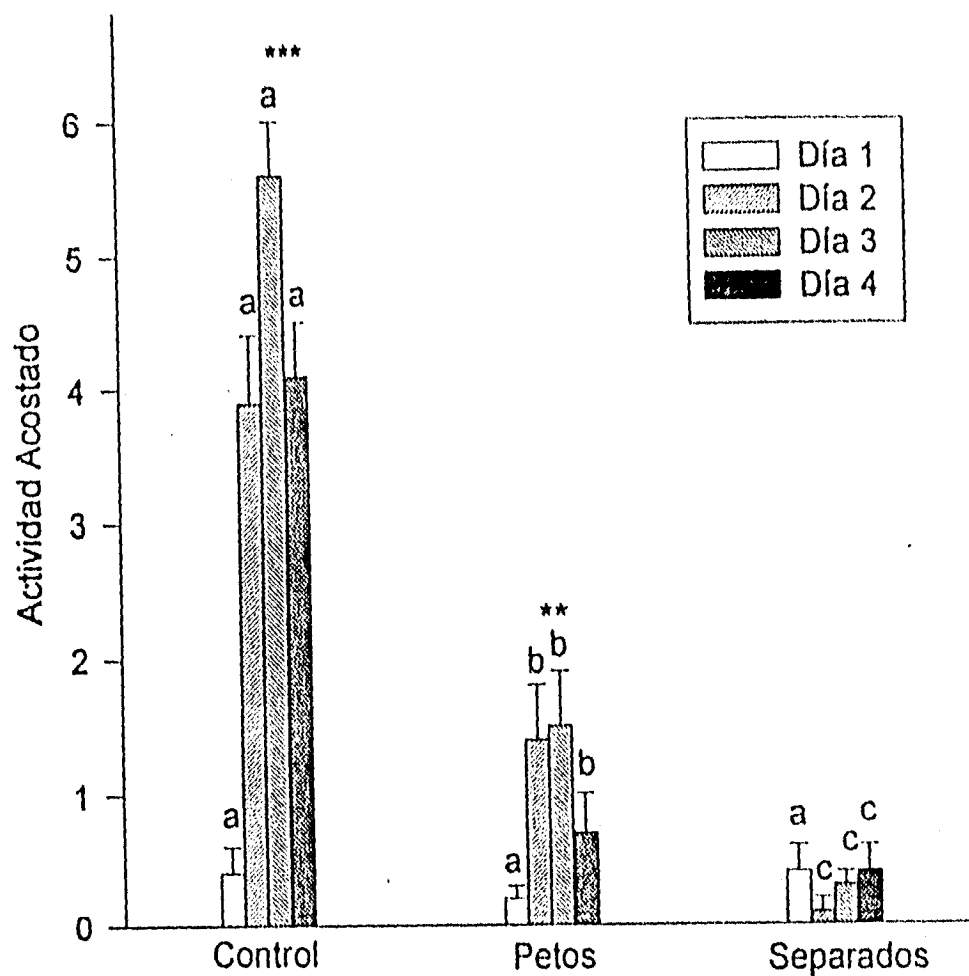
En el grupo con peto también se encontraron variaciones significativas en la ACA (Friedman de 9.2, $p = 0.03$). En este grupo hubo una elevación mayor entre el primero, segundo y tercer día (0.2 ± 0.1 a 1.4 ± 0.4 y 1.5 ± 0.4 Wilcoxon $p \leq 0.02$).



Gráfica 5. Resultados de la actividad Cordero Camina de los tres grupos en los 4 días de observación durante la semana de prueba. (Frecuencia \pm error estándar).

a, b: literales diferentes para un mismo día indican diferencia significativa entre los grupos ($p \leq 0.02$, U de Mann-Whitney)

***, $p \leq 0.01$, ** $p < 0.06$ al comparar un grupo dentro de los días de prueba correspondientes (Prueba de Friedman).



Gráfica 6. Resultados de la actividad Cordero Acostado realizada por los tres grupos en los 4 días de observación durante la semana de prueba (Frecuencia Promedio \pm error estándar).

a, b,c :diferentes literales para un mismo día, indican diferencia significativa entre los grupos (U de Mann-Whitney, $p \leq 0.006$)

***, $p \leq 0.001$, ** $p < 0.03$ al comparar los días de prueba dentro de un grupo (Prueba de Friedman)

Actividad cordero come (ACCO) En la comparación de los tres grupos se encontraron diferencias en el segundo y tercer día (Kruskal- Wallis $p \leq 0.05$), mientras que en el día primero y cuarto no hubo diferencia alguna. Gráfica 7.

Cuando la comparación entre los grupos se hizo dos por dos, en el segundo día la ACCO fue significativamente más alta en los corderos del grupo control (1.2 ± 0.3), que en los otros dos grupos ($p \leq 0.02$), la actividad de los corderos del grupo con peto no se diferenció (0.3 ± 0.1) de la del grupo separado (0.1 ± 0.1)

En el tercer día los resultados fueron similares, la ACCO fue mayor en los corderos del grupo control (2.2 ± 0.5) que en los otros grupos, pero la diferencia fue significativa solamente con el grupo separado ($p \leq 0.02$). También la actividad de los corderos del grupo con peto tendió a ser mayor (1.4 ± 0.3) que la del grupo separado (0.9 ± 0.3), pero la diferencia no fue significativa.

Evolución con el tiempo dentro de cada grupo de ACCO. Por lo general la actividad de alimentación de los corderos (ACCO) sube entre el inicio de las observaciones y el final del tratamiento 8 días después. En los tres grupos la frecuencia de alimentación fue baja en el primero y el segundo día, para incrementar de manera significativa los días 3 y 4. Gráfica 7.

Actividad cordero parado (ACP). En la comparación entre los tres grupos se encontraron diferencias significativas para todos los días excepto el primero (Kruskal- Wallis, $p \leq 0.06$), Gráfica 8.

Cuando se comparan los grupos dos por dos, se encuentra una situación similar en los tres días. La ACP fue menor en el día 2 en el grupo control (5.8 ± 0.5), que en los otros dos grupos (peto: 8.1 ± 0.4 y separado 8.8 ± 0.7 , U de Mann Whitney, $p \leq 0.004$), la actividad del

grupo con peto fue intermedia y significativamente menor que la del grupo separado (peto: 8.1 ± 0.4 ; separado 8.8 ± 0.7 . $p \leq 0.04$).

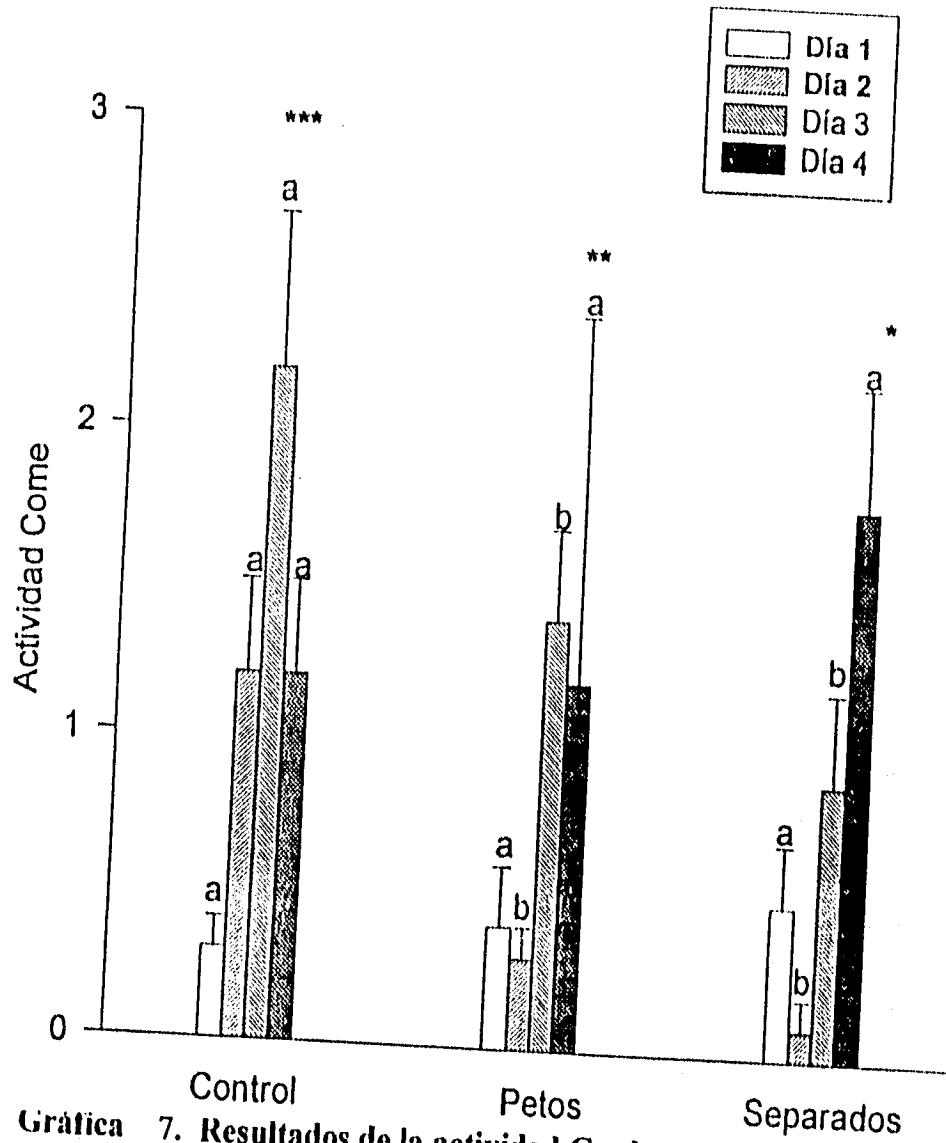
En el tercer día la ACP fue mayor en los grupos separado (8.7 ± 0.7) y petos (7.7 ± 0.5 U de Mann Whitney $p \leq 0.02$), que en el grupo control (3.9 ± 0.2 U de Mann Whitney $p \leq 0.001$).

En el cuarto día la ACP fue mayor en el grupo separado (9.6 ± 0.2) que en los otros dos grupos (control: 5.2 ± 0.4 y peto: 6.3 ± 0.3 , U de Mann Whitney $p \leq 0.001$), con una tendencia entre los grupos con peto y control ($p \leq 0.06$).

Evolución con el tiempo dentro de cada grupo en ACP. Las variaciones de actividad entre los cuatro días en que los animales fueron observados, mostraron diferencias significativas en ACP del grupo control (Friedman = 25, $p = \leq 0.001$). En este grupo hubo una disminución significativa del primero al cuarto día (de 8.9 ± 0.3 a 5.2 ± 0.4 Wilcoxon $p \leq 0.02$), con un mínimo en el día 3 (3.9 ± 0.2).

También se encontraron variaciones significativas en el grupo con peto (Friedman = 25, $p = \leq 0.001$). En este grupo hubo un decremento significativo entre el primero y los otros tres días (9.7 ± 0.1 , 8.1 ± 0.4 , 7.7 ± 0.5 y 6.3 ± 0.3 respectivamente, Wilcoxon $p \leq 0.01$). También se encontró una diferencia entre el segundo y cuarto día (Wilcoxon, $Z = -2.6$, $p = 0.01$).

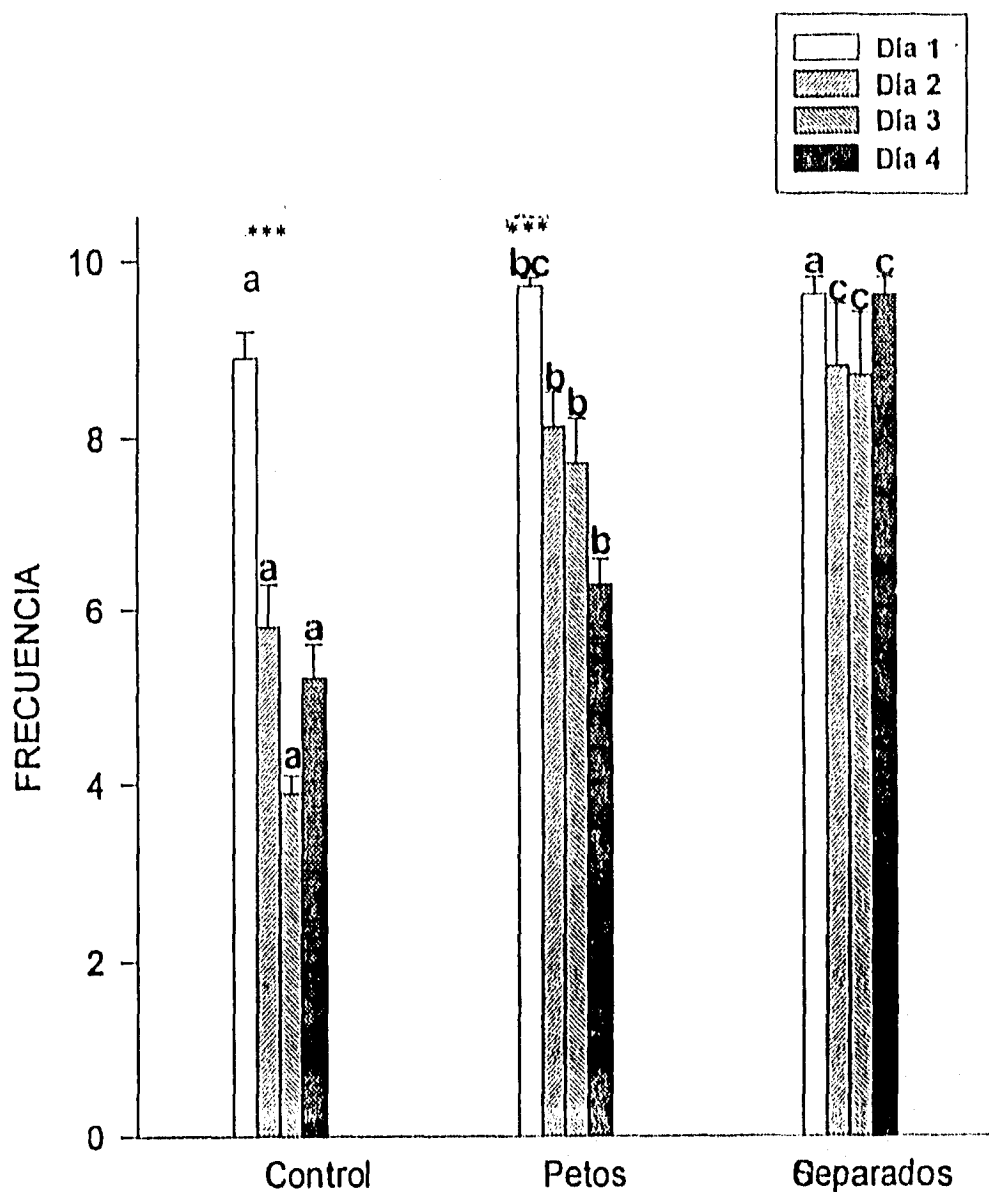
Al contrario, en el grupo separado la ACP se mantuvo elevada durante los cuatro días de observación ($ACP > 8.7$ en los cuatro días). Ver Gráfica 8.



Gráfica 7. Resultados de la actividad Cordero Come realizada por los tres grupos en los 4 días de observación durante la semana de prueba (Frecuencia promedio \pm error estándar).

a, b: diferentes literales para un mismo día, indican diferencia significativa entre los grupos (U de Mann-Whitney, $p \leq 0.02$)

***, $p < 0.001$, ** $p \leq 0.02$ al comparar los días de prueba dentro de un grupo (Prueba de Friedman).



Gráfica 8. Resultados de la actividad Cordero Parado realizada por los tres grupos en los 4 días de observación durante la semana de prueba (Frecuencia promedio \pm error estándar).

a, b, c: literales diferentes para un mismo día indican diferencia significativa dentro de los días de prueba correspondiente (U de Mann-Whitney, $p < 0.001$, $p < 0.05$)

*** $p \leq 0.001$, al comparar entre los tres grupos (Prueba de Friedman).

7.1.2.2. Actividades de las madres.

Actividad madre camina (AMCA). La comparación de los tres grupos indicó diferencias significativas en el primero y segundo día (Kruskall- Wallis $p \leq 0.02$) y una tendencia en el tercer día ($p \leq 0.08$).

Cuando se hizo una comparación de los grupos dos por dos, en el primer día la AMCA fue diferente entre los tres grupos, con una actividad mayor en el grupo con peto (2.8 ± 0.3) que en los otros dos grupos (control: 0.9 ± 0.3 y separado: 0.6 ± 0.2 ; Mann- Whitney U, $p \leq 0.001$). Gráfica 9.

En el segundo día la mayor AMCA se encontró en el grupo separado, lo cual difirió significativamente del grupo control que tiene la actividad menor (2.7 ± 0.3 contra 1.2 ± 0.3 , Mann-Whitney U = 31, $p = 0.003$). Por otra parte, la actividad intermedia registrada en el grupo con peto (1.9 ± 0.5) no difiere significativamente de los otros grupos.

En el tercer día la tendencia a tener una diferencia significativa entre los tres grupos se debió básicamente a una diferencia entre el grupo control (1.6 ± 0.4) que tuvo la AMCA más alta, y el grupo separado con la actividad más baja (0.6 ± 0.2 contra 1.6 ± 0.4 ; Mann-Whitney, U = 131, $p = 0.04$).

Evolución con el tiempo dentro de cada grupo de AMCA. Las variaciones de actividad entre los cuatro días en que los animales fueron observados, se encontraron diferencias significativas en la AMCA solamente en el grupo separado (Friedman = 24.9, $p \leq 0.001$). En este grupo hubo una elevación significativa del primero al segundo día (0.6 ± 0.2 a 2.7 ± 0.3 ; Wilcoxon Z = 3.3, $p = 0.001$), entre el primero y el cuarto día (0.6 ± 0.2 a 2.2 ± 0.4 ; Wilcoxon Z = 2.9, $p = 0.004$), y entre el tercero y cuarto día (0.6 ± 0.2 a 2.2 ± 0.4 ; Wilcoxon Z = 2.8, $p = 0.005$). También se encontró una disminución entre el segundo y tercer día (2.7 ± 0.3 a 0.6 ± 0.2 ; Wilcoxon Z = -3.2, $p = 0.004$). Gráfica 9.

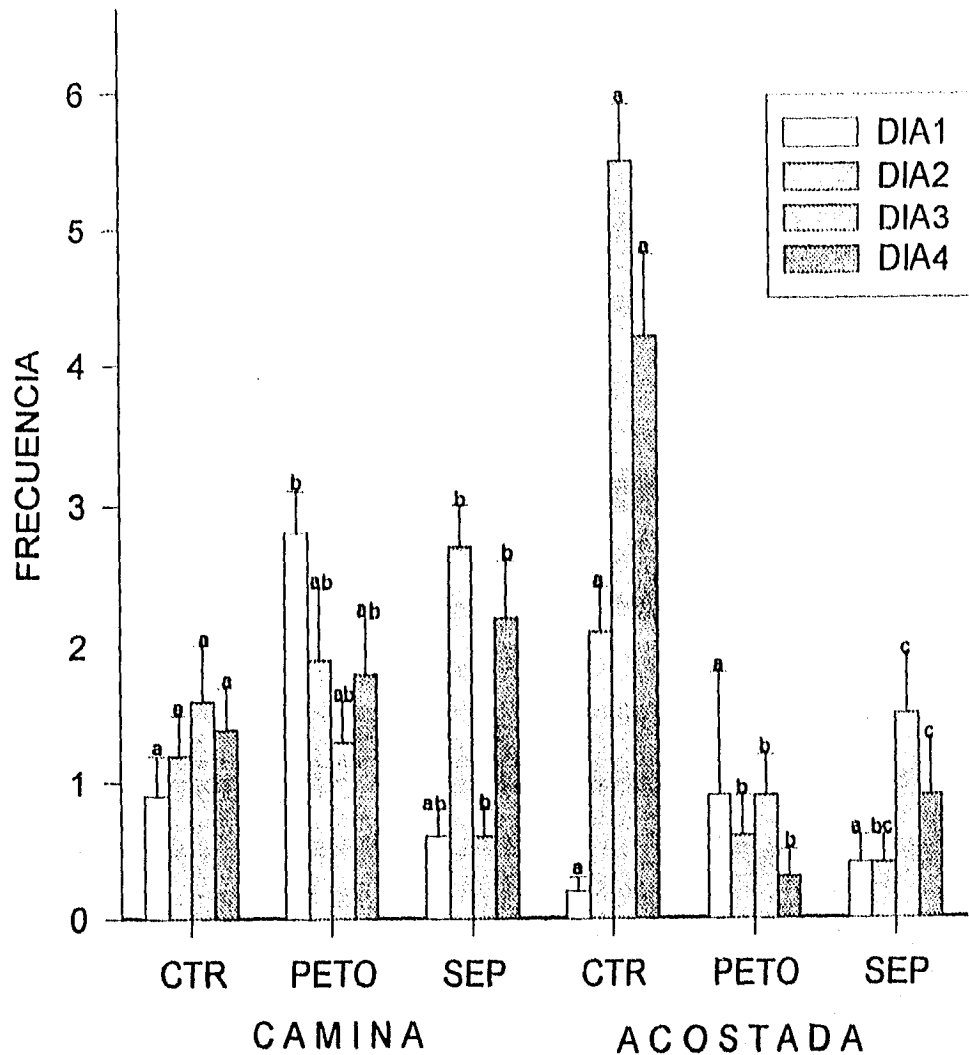
Actividad madre acostada. (AMA). Se encontraron diferencias significativas entre los tres grupos, el segundo, el tercero y cuarto día (Kruskal-Wallis, $p \leq 0.001$), Gráfica 9.

En la comparación de los grupos dos por dos, aparece que en los tres días, la AMA fue mayor en el grupo control que en los otros dos grupos, los cuales no difirieron entre ellos ($p \leq 0.003$).

Evolución con el tiempo dentro de cada grupo. La comparación de los valores de AMA entre los 4 días de observación dentro de cada grupo indicó diferencias significativas en el grupo control (Friedman, $p = 0.001$), y una tendencia de los otros dos grupos (Grupo separado, $p = 0.07$; grupo con peto; $p = 0.13$).

En el grupo control se encontró una elevación significativa del primero (0.2 ± 0.1) al tercer día (5.5 ± 0.4 ; comparación dos por dos entre los días consecutivos 1, 2 y 3, Wilcoxon, $p \leq 0.001$) con una estabilización el día 4 (4.2 ± 0.6 ; ns)

Una secuencia similar se encontró en el grupo separado, aunque de manera menos marcada (día 1: 0.4 ± 0.2 ; día 3: 1.5 ± 0.4 ; $p = 0.02$). Al contrario, la actividad fue más alta el día 1 en el grupo con peto (0.9 ± 0.9) que en el día 4 (0.3 ± 0.2).



Gráfica 9. Resultados de la actividad Madre Camina y Madre

Acostada realizada por ovejas Columbia de los tres grupos, en los días de observación durante la semana de prueba (Frecuencia promedio \pm error estándar).

a,b,: Literales diferentes entre los grupos para un mismo día indican diferencia significativa (U de Mann-Whitney $p \leq 0.001$, $p \leq 0.05$, $p \leq 0.09$).

* $p \leq 0.07$, ** $p \leq 0.001$: Indican diferencia significativa al comparar un grupo entre los días de prueba correspondientes, (Prueba de Friedman).

Actividad madre parada (AMP). Comparando los tres grupos se encontró diferencia significativa en el segundo, tercero, y cuarto día (Kruskal- Wallis $p \leq 0.003$). Gráfica 10.

En la comparación dos por dos de los grupos en el segundo y tercer día la AMP fue mayor en las hembras de los grupos separado y peto, que en el grupo control ($p \leq 0.04$). Sin embargo, el valor alto del grupo con peto del día 3 (8.9 ± 0.3), no difirió significativamente del grupo separado.

En el cuarto día la AMP fue mayor en las hembras del grupo separado (7.4 ± 0.3) que en los otros dos grupos ($p \leq 0.03$). La actividad en las hembras del grupo con peto fue intermedia (6.8 ± 0.2) y significativamente mayor que en las hembras del grupo control (5 ± 0.6 , $U = 25$, $p = 0.004$).

Evolución con el tiempo dentro de cada grupo. Cuando se estudian las variaciones de actividad entre los 4 días en que los animales fueron observados, se encontraron variaciones significativas en la AMP en el grupo control (Friedman = 34.5, $p = 0.001$). En este grupo hubo una baja significativa entre cada día del primero al tercero día (de 9.2 ± 0.3 a 4.2 ± 0.6 ; Wilcoxon $p = 0.001$), mientras que existió una evolución significativa entre el segundo (6.9 ± 0.4) y cuarto día (5.0 ± 0.6 , $p = 0.01$).

En el grupo separado también la AMP varió de manera significativa (Friedman = 16.0, $p = 0.001$). En este grupo hubo una disminución progresiva del primer día (9.3 ± 0.2) al cuarto día (7.4 ± 0.3 ; Wilcoxon $p \leq 0.001$), con diferencias significativas también entre los días 1 y 3, 2 y 4, 3 y 4 (Wilcoxon, $p \leq 0.04$)

Una situación parecida se encontró en el grupo con peto (Friedman = 16.9, $p = 0.001$), con una disminución significativa entre el primero y cuarto día (9.5 ± 0.3 a 6.8 ± 0.2 ; Wilcoxon, $p \leq 0.003$).

Actividad madre come (AMCO). En la comparación de los tres grupos se encontraron diferencias significativas en el primero, tercero y cuarto día (Kruskal- Wallis, $p \leq 0.06$). Gráfica 10.

En la comparación de los grupos dos por dos, en el día uno solamente se encontró una AMCO mayor en las hembras del grupo control (0.5 ± 0.1) que en el grupo separado ($p = 0.02$). La actividad fue intermedia en el grupo con peto (0.2 ± 0.1), y mayor que en el grupo separado (0.07 ± 0.07), pero no se encontraron diferencias significativas entre ambas.

En el segundo día, también la AMCO fue mayor en las hembras del grupo control (1.1 ± 0.3), que en el grupo con peto (0.4 ± 0.2) ($U = 103$, $p = 0.05$), mientras fue intermedia la del grupo separado (0.6 ± 0.2) sin tener diferencias significativas con los otros grupos, Gráfica 10.

En el tercer día la AMCO fue mayor en las hembras del grupo control (3.3 ± 0.5), que en los otros dos grupos ($p \leq 0.004$), mientras que la AMCO en las hembras de los grupos con peto y separado no difirió significativamente (1.2 ± 0.3 y 0.9 ± 0.3).

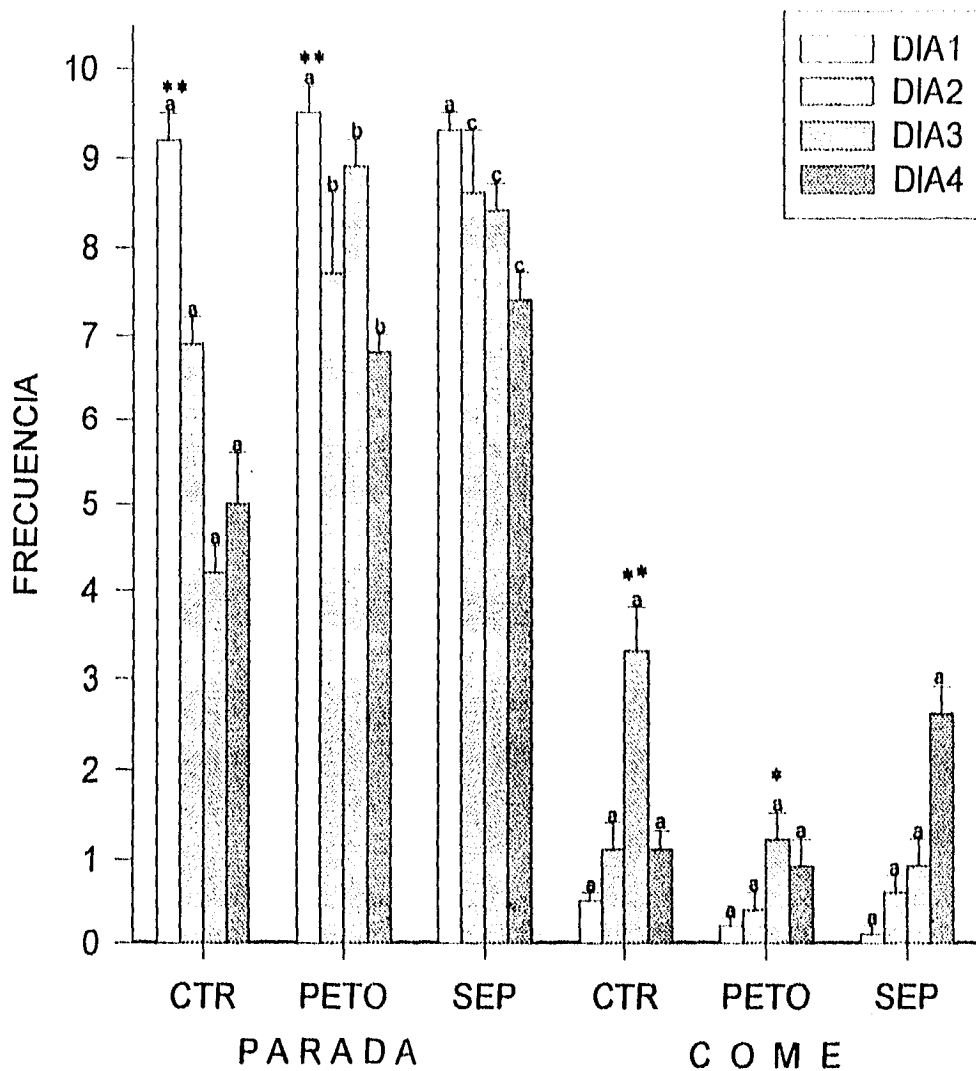
En el cuarto día la AMCO fue mayor en las hembras del grupo separado (2.6 ± 0.3), que en los otros dos grupos ($p \leq 0.001$), mientras que no difirió significativamente en los grupos control y petos (1.1 ± 0.2 y 0.9 ± 0.3).

Evolución con el tiempo dentro de cada grupo. Cuando se estudian las variaciones de actividad en los animales durante los 4 días de observación, se encontraron diferencias significativas en la AMCO en los tres grupos (Friedman, $p \leq 0.03$). En el grupo control existió una elevación significativa del primero al tercer día (0.5 ± 0.1 a 1.1 ± 0.3 y 3.3 ± 0.5 , para los días 1, 2, 3; entre cada día Wilcoxon $p \leq 0.05$). Entre el tercer y cuarto día

(3.3 ± 0.5 a 1.1 ± 0.2) se encontró una disminución hacia un nivel intermedio similar al del día 2 (1.1 ± 0.2 , Wilcoxon $p \leq 0.01$).

En el grupo separado se encontró una elevación significativa del primero al cuarto día (0.1 ± 0.1 a 2.6 ± 0.3 , Wilcoxon $Z = 3.2$, $p = 0.001$), con un aumento significativo entre cada día y el día siguiente ($p \leq 0.05$, Gráfica 10).

En el grupo con peto se encontró una tendencia similar (0.2 ± 0.1 a 0.9 ± 0.3 , $p \leq 0.01$), además con una elevación significativa entre el día 1 y 4, los días 1 y 3, 2 y 3, ($p \leq 0.02$).



Gráfica 10. Resultados de la actividad Madre Parada y Madre Come realizada por ovejas Columbia de los tres grupos, en los días de observación durante la semana de prueba

(Frecuencia promedio \pm error estándar).

a,b,c: Literales diferentes entre los grupos para un mismo día indican diferencia significativa (U de Mann-Whitney $p \leq 0.005, p \leq 0.05$).

* $p \leq 0.05$, ** $p \leq 0.001$: Indican diferencia significativa al comparar un grupo entre los días de prueba correspondientes, (Prueba de Friedman).

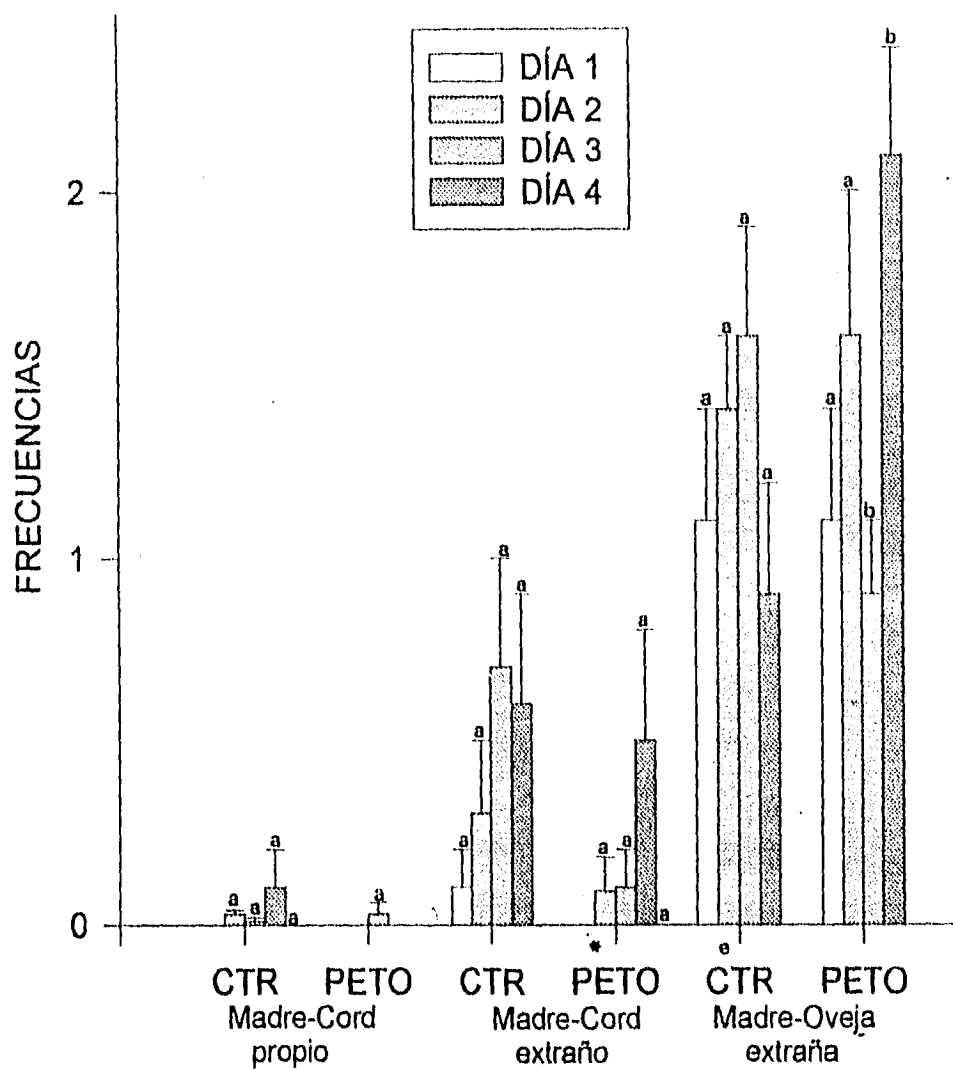
7.1.2.3. Relaciones espaciales.

Las relaciones espaciales entre las madres y los corderos, en los grupos control y con peto mostraron pocas diferencias entre los grupos.

Comparación entre los grupos. La distancia madre-cordero propio siempre es muy baja y no hay diferencia entre los dos grupos. Resultados similares existieron en el caso de las distancias entre las madres y los corderos extraños (DISTMCE). Solamente en el tercer día de observación se encontró una tendencia a tener una distancia madre-cordero extraño mayor en el grupo control (grupo control: 0.7 ± 0.3 ; grupo con peto: 0.1 ± 0.1 , $U = 92$, $p = 0.1$). En la distancia madre-oveja extraña (DISTMEX) encontramos diferencias significativas en el cuarto día (grupo control: 0.9 ± 0.3 ; grupo con peto: 2.1 ± 0.3 ; $U = 39$, $p \leq 0.05$). Gráfica 11.

Índice de proximidad entre las madres y sus corderos. Tampoco hubo una diferencia significativa entre los grupos en la mayoría de los casos. En cuanto a el índice de proximidad entre las madres y sus corderos (definido como el número de observaciones en las cuales dos animales estaban más cerca uno del otro, con un máximo técnico de 10). Solamente en el cuarto día se encontró una diferencia en el índice de proximidad madre-cordero propio (IPMC), la cual era mayor en el cuarto día del grupo control, que en el grupo con peto (7.6 ± 0.6 y 5.4 ± 0.2 ; $p = 0.04$). Gráfica 12

En el índice madre-cordero extraño (IPMCE), encontramos diferencias significativas en el tercer día (control: 0.1 ± 0.1 y peto: 0.8 ± 0.3 , $U = 99$, $p \leq 0.05$).



Gráfica 11. Distancia entre los corderos y su madre o algún vecino mas cercano en los días de observación, durante la semana de prueba (Frecuencia promedio \pm error estándar).

a,b: $p \leq 0.05$ literales diferentes para comparar los grupos por día (U de Mann-Whitney).

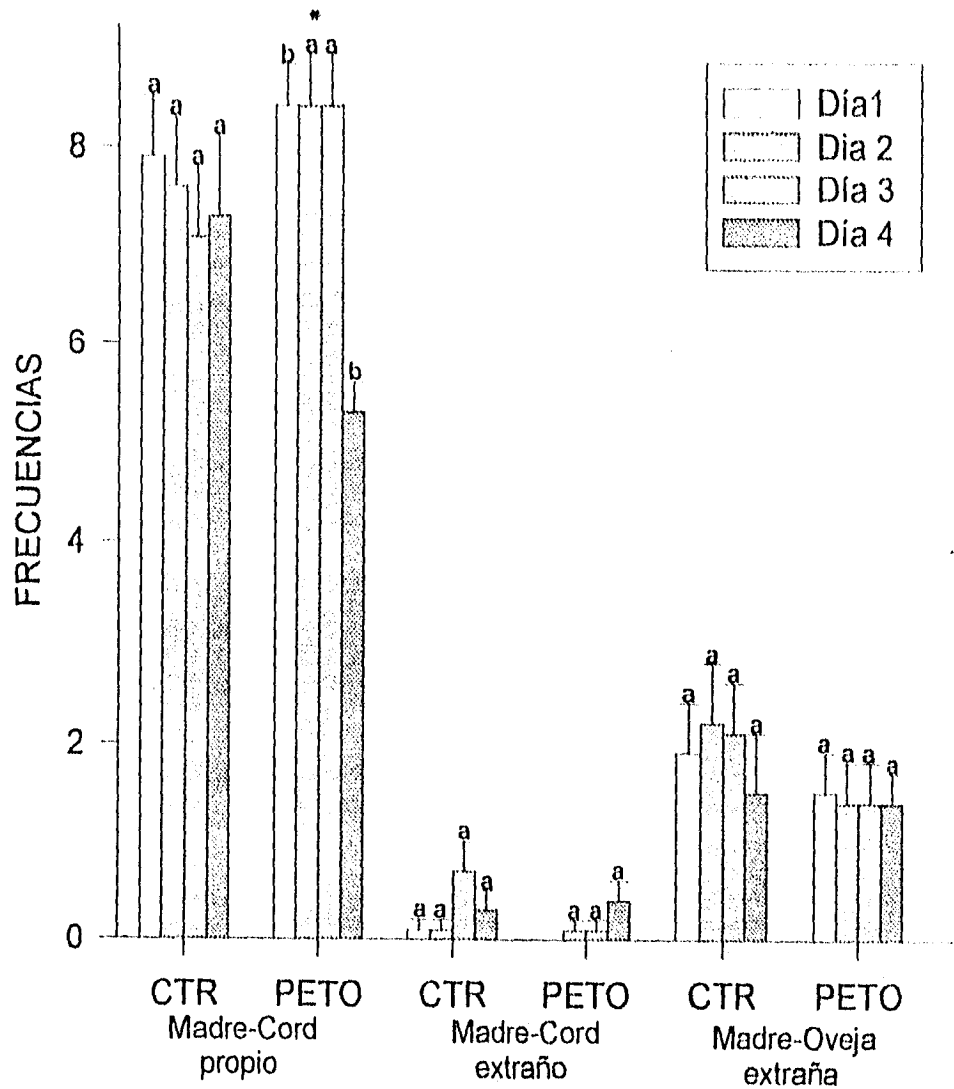
* al comparar un grupo dentro de los días de prueba correspondientes (Friedman).

La distancia se medio en metros.

Índice de proximidad entre las madres y sus corderos. Tampoco hubo una diferencia significativa entre los grupos en la mayoría de los casos. En cuanto a el índice de proximidad entre las madres y sus corderos (definido como el número de observaciones en las cuales dos animales estaban más cerca uno del otro, con un máximo técnico de 10). Solamente en el cuarto día se encontró una diferencia en el índice de proximidad madre-cordero propio (IPMC), la cual era mayor en el cuarto día del grupo control, que en el grupo con peto (7.6 ± 0.6 y 5.4 ± 0.2 ; $p = 0.04$). Gráfica 12

En el índice madre-cordero extraño (IPMCE), encontramos diferencias significativas en el tercer día (control: 0.1 ± 0.1 y peto: 0.8 ± 0.3 , $U = 99$, $p \leq 0.05$).

Evolución dentro de cada grupo durante los 8 días. Sólo en el grupo con peto se encontraron variaciones significativas entre los 4 días de observación. La distancia cordero-oveja extraña se diferenció significativamente entre los cuatro días (Friedman = 8.04, $p = 0.05$), lo cual correspondió a una elevación en el cuarto día en comparación con los otros tres días (Wilcoxon, $p = 0.02$). La distancia madre-oveja extraña tuvo una tendencia a aumentar en el grupo con peto (Friedman = 5.3, $p = 0.15$), lo cual correspondió con una elevación del primero al cuarto día (Wilcoxon, $p \leq 0.04$) y del tercero al cuarto día (Wilcoxon, $p = 0.08$). También el índice de proximidad madre-cordero propio mostró variaciones significativas (Friedman = 17.6, $p = 0.001$), con una disminución significativa en el cuarto día. (Wilcoxon, $p \leq 0.003$). Este resultado fue debido a una disminución significativa en el grupo con peto entre los 3 primeros días y el cuarto día de 8.4 ± 0.5 , 8.5 ± 0.6 , 8.5 ± 0.6 , 5.4 ± 0.3 respectivamente (Wilcoxon, $p \leq 0.004$) Ver Gráfica 12.



Gráfica 12. Resultados de las frecuencias con que la madre es el vecino más cercano del cordero o alguna otra oveja o cordero en los 4 días de observación durante la semana de prueba (Frecuencia promedio \pm error estándar).

a,b: $p < 0.01$ literales diferentes para comparar los grupos por día (U de Mann-Whitney).

* al comparar un grupo dentro de los días de prueba correspondientes (Friedman).

7.1.3. Discusión y Conclusión

Las actividades del grupo control fueron diferentes a los otros. Los corderos de los grupos con peto y separados mostraron más ritmo de actividad y menor ingestión de alimentos sólidos durante la prueba de observación. Esta respuesta fue causada por el estrés que sufrió el cordero a la separación o el bloqueo a la ubre. Como es conocido durante los primeros días de edad, la alimentación de los corderos depende estrictamente de sus madres. Existe una alta correlación entre el consumo de la leche y el crecimiento del cordero hasta las primeras seis semanas de lactación, pero después declina y puede llegar a ser negativa ocupando la ingestión de alimentos sólidos mejor importancia (Peart, 1980). En este caso los corderos del experimento contaban con una edad de diez semanas, basándose en la referencia citada, la alimentación ya no era estrictamente de leche. El cordero sabía consumir alimento sólido. Este hábito inicia a las tres semanas de edad y va incrementando significativamente (Peart, 1980). Pero al prohibirse el amamantamiento, el instinto de succión que todavía mantenía el cordero afectó su conducta.

Los corderos del grupo con peto permanecieron más tiempo acostados en comparación con el grupo separado. Ambos presentaron más actividad que el control. Pero la presencia física de la hembra causó menor actividad de movimiento en los corderos del grupo con petos. Alexander y Shillito (1977), citan a la visión, el olor y algunas conductas de movimiento del cordero, como los factores importantes para mantener la atracción entre la madre y la cría.

Con referencia a las relaciones espaciales. Los corderos del grupo control permanecieron más tiempo junto a sus madres. Esta conducta se inicia desde el nacimiento, cuando la madre dedica más tiempo en lamer a su cría, oler ciertas regiones corporales y orientarlo a la ubre. En este momento la relación de comunicación es muy estrecha y no se dan distancias de separación (Lynch et al., 1992). Por ejemplo en cabras el

contacto más estrecho se da en las primeras 24 horas, la madre es la responsable de mantener la proximidad con su cría durante la primera semana posparto. Luego el cambio a la responsabilidad de la cría ocurre después de dos semanas, y los cabritos son los responsables de mantener la relación espacial con sus madres. Esta se mantiene constante durante las primeras 6 semanas de vida (Lickliter, 1984-85). En los ovinos salvajes y domésticos la distancia entre la madre y la cría incrementan con la edad del cordero (Morgan y Arnold, 1974, Berger, 1979, Gluesing *et al.*, 1980). Con base a estas referencias se postula que los corderos del presente experimento fueron los responsables de mantener la relación espacial con su madre.

Por otro lado, los corderos del grupo con peto se acercaron más a las ovejas extrañas, posiblemente porque intentaban mamar, pero no se alejaban mucho de su madre. Las observaciones coinciden con lo mencionado por Veissier y Le Neindre, (1989) en vacas. Durante los 8 días de prueba, en el registro de datos fue necesario acomodar los petos de las madres por las mañanas, probablemente los corderos intentando amamantarse lo movían, ó las hembras con su propio movimiento trataban de quitárselo.

Los resultados del presente experimento concluye: El bloqueo del amamantamiento durante el tiempo de la prueba, no causó rechazo a la cría, pero sí modificó su conducta y las relaciones espaciales.

7.2. Fase 2. Efecto de la privación del amamantamiento y de la separación total sobre el mantenimiento de la conducta maternal.

7.2.1. Objetivo y protocolo experimental.

El objetivo en este experimento fue conocer si la supresión de la estimulación del amamantamiento afecta el mantenimiento de la conducta maternal.

El registro de la información en esta investigación se tomó al final de la prueba anterior (a los 8 días), utilizando nuevamente la técnica de Poindron *et al.* (1994). A los corderos del grupo control se les colocó un bosal durante 1 hora aproximadamente antes de la prueba, con el objetivo de estimular la conducta de amamantamiento. Al grupo control se le quitó el peto al momento de la prueba y en el grupo de separados se reunió la pareja madre-cordero en el momento de la misma. Posteriormente, las observaciones se realizaron en dos partes cada una de 5 min. En la primera se registró el comportamiento de la oveja con su crío (estudio de la motivación maternal por capacidad de la madre de aceptar al cordero). En la segunda se estudio a la hembra sin su cordero (estimación de la motivación maternal por su respuesta a la separación del cordero). La prueba fue conducida como en el estudio de destete a los 90 días. Además se anotaron las conductas de rechazo del cordero (rechazo a la ubre, golpes y amenazas).

7.2.2. Resultados.

7.2.2.1. Capacidad de la madre a mostrar una conducta maternal en presencia de su cordero (primera parte de la prueba).

Conductas de tipo maternal.

Balidos bajos. La frecuencia de balidos bajos es parecida en los tres grupos (separado: 3.6 ± 1.1 ; grupo control: 2.1 ± 0.9 ; grupo con peto: 3.3 ± 1.1). Se puede observar en los datos obtenidos que no hay una diferencia significativa. Gráfica 13.

Amamantamiento. Las frecuencias de amamantamiento fueron significativamente diferentes entre los tres grupos (Kruskal-Wallis = 11.3, $p = 0.004$). Particularmente fue mayor en el grupo con peto (1.7 ± 0.5), que en los grupos control y separado (0.5 ± 0.1 y 0.1 ± 0.1 respectivamente, $p \leq 0.03$ en ambos casos, U de Mann-Whitney). También se encontró una tendencia a tener una frecuencia de amamantamiento mayor en el grupo control que en el grupo separado (U de Mann-Whitney $p = 0.08$). Detalle en Gráfica 13.

Tiempos de amamantamiento. Los tiempos de amamantamiento fueron significativamente diferentes entre los tres grupos (Kruskal-Wallis = 11.06, $p = 0.004$). La duración de amamantamiento fue más alta en el grupo con peto ($44.5 \text{ seg} \pm 11.6 \text{ seg}$), que en los grupos control y separado ($8.8 \text{ seg} \pm 3.2 \text{ seg}$ y $6.1 \text{ seg} \pm 5.5 \text{ seg}$ respectivamente $p \leq 0.02$ en ambos casos U de Mann-Whitney). También se encontró una tendencia a tener un tiempo de amamantamiento mayor en el grupo control que en el grupo separado (U de Mann-Whitney, $p = 0.09$).

Rechazo del cordero. Existen diferencias importantes en la frecuencia de rechazo del cordero (rechazo a la ubre y agresión) entre los tres grupos (Kruskal-Wallis = 18.3, $p \leq 0.001$). La comparación entre los grupos 2 por 2, indica una frecuencia mayor en las hembras del grupo separado (15.1 ± 1), que en los otros dos grupos (control: 1.7 ± 0.6 ; peto: 3.5 ± 1.3 , Mann-Whitney, $p \leq 0.001$ en ambos casos), los cuales no se diferencian significativamente entre sí.

Olfacción al cordero. Existieron diferencias significativas entre los tres grupos (Kruskal-Wallis = 11.5, $p = 0.003$). La comparación de los grupos dos por dos mostró una actividad mayor en las hembras del grupo separado que en el grupo control (17.5 ± 3.4 en contra de 3.3 ± 0.6 , $p = 0.001$), y que del grupo con peto (7.1 ± 1 , U = 39.5, $p = 0.04$).

Conductas de Olfacción.

Olfacción a las compañeras. Cuando se consideró las olfacciones a compañeras, existe una diferencia entre los tres grupos que están muy cerca del nivel de significancia. Fue mayor en el grupo separado (2.5 ± 0.9) que en el grupo control (1.3 ± 0.4) y el grupo con peto (2 ± 0.3), pero no hubo diferencia significativa entre los tres grupos.

Olfacción social. En la comparación de los tres grupos hubo una diferencia significativa entre los tres grupos en la primera parte (Kruskal-Wallis = 129, $p = 0.002$). La comparación de los grupos dos por dos, permite demostrar que la actividad de olfacción es mayor en las hembras del grupo separado (20 ± 3.4), que en las hembras de los otros dos grupos (U de Mann-Whitney, $p \leq 0.03$). La actividad del grupo con peto es intermedia (9.1 ± 1), y mayor que la del grupo control con una tendencia a ser significativa (4.7 ± 0.9 , $p = 0.07$).

Olfacción a objetos. Existieron diferencias significativas entre los tres grupos (Kruskal-Wallis = 5.7, $p = 0.06$), lo cual se debió a una actividad mayor en las hembras del grupo con peto, que en grupo separado (8.4 ± 2.1 contra 3.2 ± 0.6 , $U = 117$, $p = 0.02$), mientras en el grupo control fue intermedia (4.5 ± 0.0) y no se diferenció significativamente de los otros grupos.

Olfacción Total. Considerando todas las actividades de olfacción, existieron diferencias significativas entre los tres grupos (Kruskal-Wallis = 11.6, $p = 0.003$). La comparación de los grupos dos por dos indicó una actividad mayor en las hembras del grupo separado (23.2 ± 3.6) y con peto (17.5 ± 2.02) que en las del grupo control (9.2 ± 1.2 , U de Mann-Whitney, $p = 0.004$ en ambos casos).

Conductas de agitación.

Balidos altos. Existió una diferencia significativa entre los tres grupos en la primera parte de la prueba, cuando las madres estaban con su cordero (Kruskal-Wallis, $p = 0.001$).

Cuando se hizo una comparación de los grupos dos por dos, las hembras balaron más en el grupo separado (21.6 ± 3.3) que en los otros dos grupos (control: 3.7 ± 1.5 ; peto: 6.1 ± 2.7 , U de Mann-Whitney, $p \leq 0.006$) y entre estos dos grupos no hubo diferencia significativa. Gráfica 14.

Cambios de lugar. También existió una diferencia significativa entre los tres grupos para esta actividad (Kruskal-Wallis = 14.1, $p = 0.001$). La comparación de los grupos dos por dos, mostró que hubo más cambios de lugar en las hembras del grupo separado (29.2 ± 2.7) que en los grupos control (14.7 ± 2.2) y con peto (12.5 ± 2.4 , U de Mann-Whitney, $p \leq 0.002$, Gráfica 14).

Frecuencia de eliminación. El análisis de ésta variable sugiere una tendencia a tener una frecuencia diferente entre los tres grupos (Kruskal-Wallis = 4.5, $p = 0.1$). De hecho existió una tendencia en las hembras del grupo separado (0.9 ± 0.2) a mostrar una frecuencia de eliminación mayor que los del grupo con peto (0.3 ± 0.1 , U de Mann-Whitney, $p \leq 0.04$).

Índice de agitación. Cuando se considera el índice de agitación constituido por la suma de balidos altos, eliminaciones y cambios de lugar, las diferencias entre los tres grupos fueron también marcadas (Kruskal-Wallis = 18.4, $p \leq 0.001$). La comparación de los grupos dos por dos, mostró claramente que la agitación es mayor en las hembras del grupo separado (51.7 ± 5.2), que en los grupos con peto (19 ± 4) y control (18.9 ± 3.8 , U de Mann-Whitney, $p \leq 0.001$). Ver Gráfica 14.

7.2.2.2. Respuesta de la madre a la separación del cordero (segunda prueba de 5').

Conductas de tipo maternal.

Balidos Bajos. Existió una diferencia significativa en los tres grupos cuando se retiró el cordero de su madre (Kruskal-Wallis = 5.3, $p = 0.06$). La comparación entre los grupos dos por dos mostró mayor frecuencia de balidos en el grupo control que en el separado (4.8 ± 2.4 , 0.7 ± 0.5 , U de Mann-Whitney = 46, $p = 0.01$).

Conductas de olfacción.

Olfacción Total. Existieron diferencias significativas entre los tres grupos (Kruskal-Wallis = 10.6, $p = 0.005$). La comparación entre los grupos dos por dos indicó diferencia entre el grupo control y separado (8.7 ± 1.4 y 5.4 ± 1.0 U de Mann-Whitney = 48.5, $p = 0.04$), así como entre el grupo con petos y separado (11.6 ± 1.3 , U de Mann-Whitney = 22, $p = 0.002$).

Olfacción a Objetos. Las frecuencias de olfacción a objetos al retirar el cordero mostraron una tendencia significativa (Kruskal-Wallis = 5.4, $p = 0.06$). La comparación entre los grupos dos por dos solo indicó diferencia entre los grupos con peto y separado (7.6 ± 1.4 , 3.9 ± 1.0 , U de Mann-Whitney = 37.5, $p = 0.03$).

Olfacción a compañeras. La frecuencia de esta olfacción, en la segunda parte de la prueba mostró una diferencia significativa entre los tres grupos (Kruskal-Wallis = 6.8, $p = 0.03$). Cuando se comparan los grupos dos por dos, solo hubo diferencias entre los grupos con peto y separado (4.0 ± 1.0 , 1.5 ± 0.2 , U de Mann-Whitney = 26, $p = 0.004$).

Conductas de Agitación.

Balidos altos. Entre los grupos de prueba hubo una diferencia significativa (Kruskall-Wallis = 6.3, $p = 0.04$). Particularmente el grupo con petos mostró una mayor frecuencia (51.8 ± 5.7), posteriormente el grupo control (33.5 ± 6.4) y por último el grupo separado (25.5 ± 7.5).

Cambios de Lugar. Existieron diferencias significativas entre los tres grupos (Kruskall-Wallis = 8.8, $p = 0.01$). Cuando se comparan los grupos dos por dos, sólo hubo diferencia entre el grupo control y separado (19.3 ± 2.2 , 13.1 ± 3.5 U de Mann-Whitney = 50, $p = 0.04$). Se encontró una tendencia a la significancia en los grupos separado y con peto (grupo con peto 25.6 ± 2.5 U de Mann-Whitney 28.5, $p = 0.08$).

Frecuencia de eliminaciones. La comparación de frecuencias entre los tres grupos mostró una diferencia (Kruskall-Wallis = 7.3, $p = 0.02$). Cuando se compararon los grupos dos por dos, solo se encontró diferencia entre los grupos con peto y separado (0.6 ± 0.2 , 0.1 ± 0.1 ; U de Mann-Whitney = 40, $p = 0.01$).

Indice de Agitación. Cuando se compararon las frecuencias de agitaciones entre los tres grupos se encontró una diferencia significativa (Kruskall-Wallis = 7.4, $p = 0.02$). La comparación de los grupos dos por dos mostró tendencia a la significancia entre las hembras controles y las del grupo con peto (53 ± 7.6 , 78 ± 7 ; U de Mann-Whitney 42.5, $p \leq 0.09$). También cuando se comparó entre los grupos con peto y separados hubo una diferencia ($p = 0.01$, U de Mann-Whitney 30).

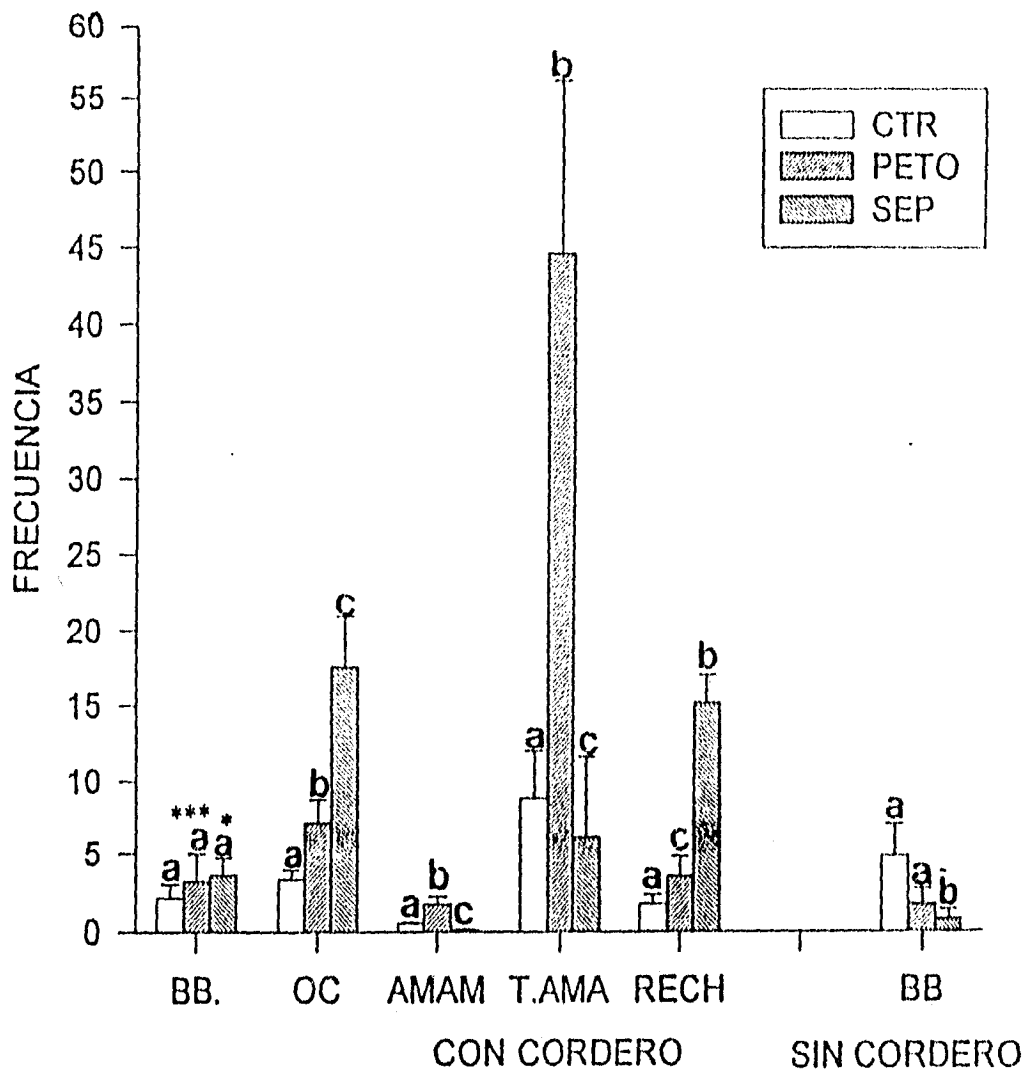
7.2.2.3. Modificaciones conductuales entre la primera parte de la prueba (con cordero) y la segunda parte (sin cordero) en cada grupo.

Grupo control. La separación de la cría marcó un incremento en los balidos altos (3.7 ± 1.5 a 33.5 ± 6.5 , Wilcoxon, $p = 0.003$), olfacción de las compañeras (1.3 ± 0.4 a 4.7 ± 0.9 ,

$p = 0.05$) y el índice de agitación (de 18.9 a 53.1, $p = 0.004$). También hubo una elevación de la frecuencia de cambios de lugar y de balidos bajos, pero estos cambios no alcanzaron un nivel de significancia.

Grupo con peto. En este grupo hay elevaciones significativas al quitar al cordero. Se encuentran para las variables balidos altos, cambios de lugar, agitación (Wilcoxon, $p = 0.003$ en los tres casos). Además existe una baja de balidos bajos y de olfacción total ($p \leq 0.05$).

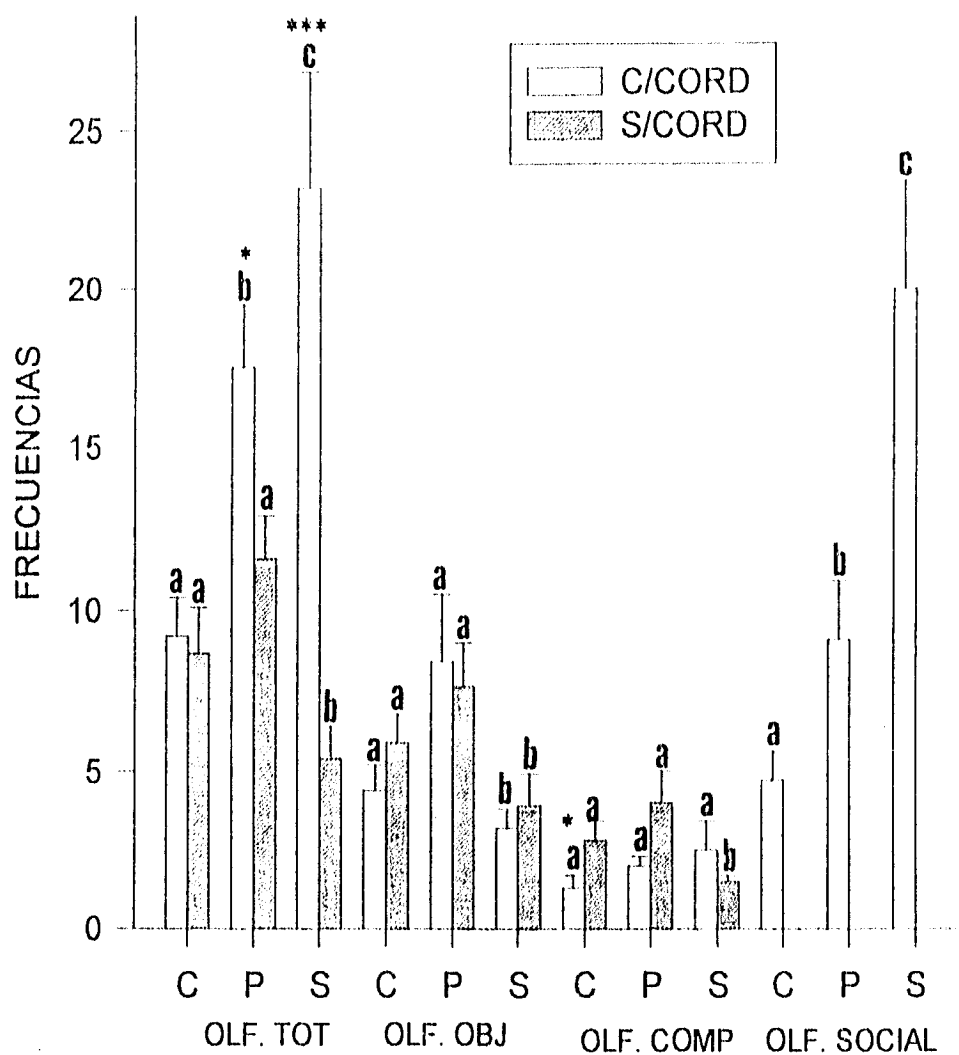
Grupo separado. En este grupo no se encuentran diferencias entre las dos partes de la prueba en balidos altos o índice de agitación, al contrario de los otros grupos. De hecho, existe una tendencia a la baja del índice de agitación (51.7 a 38.7), aunque no es significativo. Además se nota una baja de la frecuencia de cambios de lugar (29.2 a 10.1, $p = 0.06$), de las eliminaciones, de los balidos bajos y de la frecuencia de olfacción total (Wilcoxon $p \leq 0.05$ en todos los casos).



Gráfica 13. Conductas de tipo maternal en la oveja Columbia a los 3 meses de la lactancia, con la presencia y ausencia de su cordero después de la privación de su cría o del amamantamiento por 8 días. (Frecuencia promedio \pm error estándar).

a,b,c,: literales diferentes para la comparación entre los grupos en las pruebas con cordero y sin cordero (U de Mann-Whitney, $p < 0.001$, $p < 0.01$, $p < 0.05$).

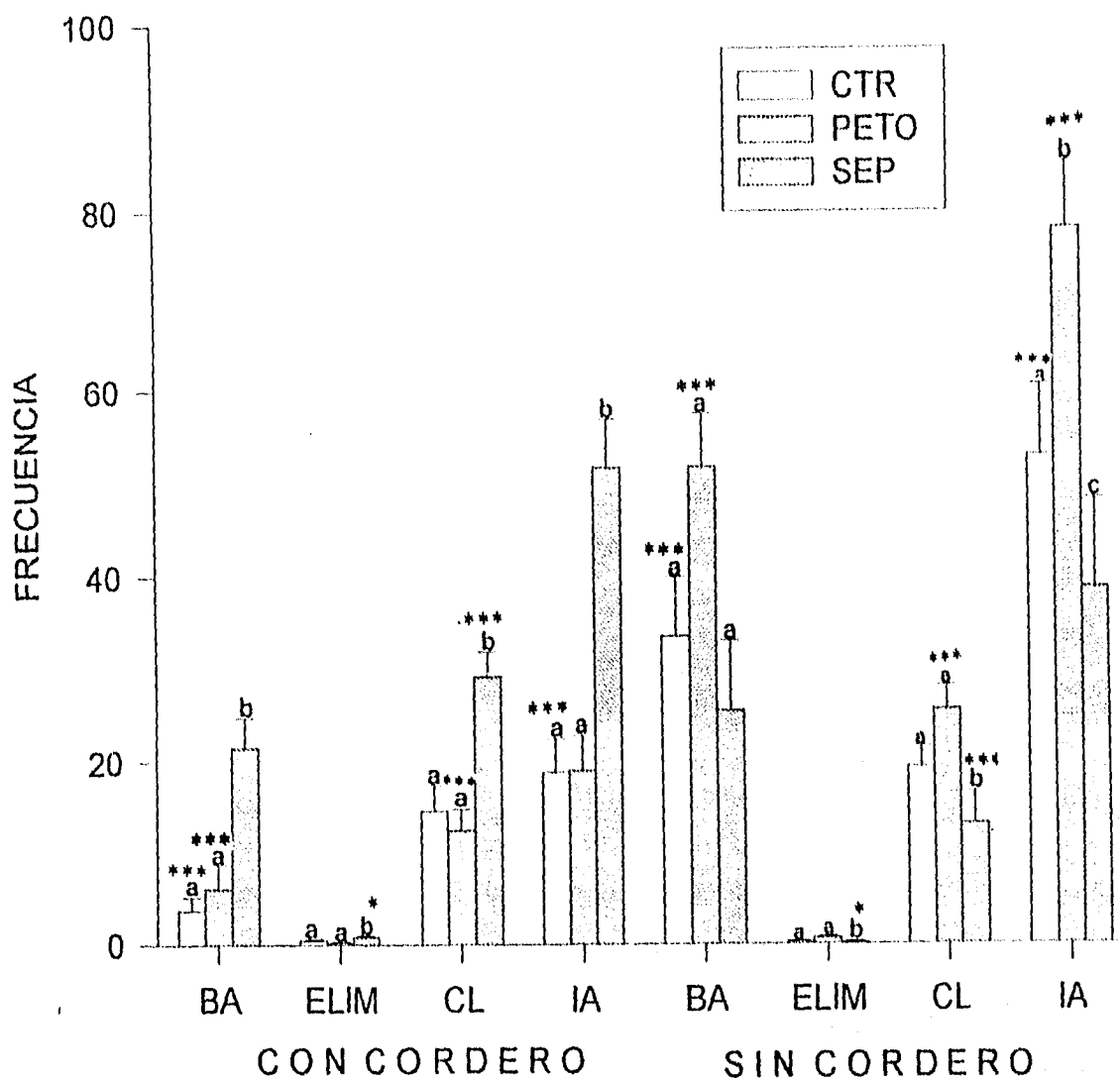
*** $p \leq 0.005$, * $p \leq 0.05$, t $p \leq 0.09$: Indican diferencia significativa para las variables entre los grupos con cordero y sin cordero, (Wilcoxon).



Gráfica 14. Conductas de olfacción de ovejas a los 3 meses de lactancia en presencia y ausencia de su cordero después de la privación del cordero o del amamantamiento por 8 días (Frecuencia promedio \pm error estándar).

a,b,c: literales diferentes para la comparación entre los grupos en las pruebas con cordero y sin cordero (U de Mann-Whitney, $p < 0.001$, $p < 0.01$, $p < 0.05$).

*** $p \leq 0.005$, * $p \leq 0.05$, t $p \leq 0.09$: Indican diferencia significativa para las variables entre los grupos con cordero y sin cordero, (Wilcoxon).



Gráfica 15. Conductas de Agitación en la oveja Columbia a los 3 meses de la lactancia, con la presencia y ausencia de su cordero después de la privación de su cría o del amamantamiento por 8 días (Frecuencia promedio \pm error estándar).

a,b: literales diferentes para la comparación entre los grupos en las pruebas con cordero y sin cordero (U de Mann-Whitney, $p < 0.001$, $p < 0.05$, $t: p < 0.06$).

*** $p \leq 0.005$, * $p \leq 0.01$, indican diferencia significativa para las variables entre los grupos con cordero y sin cordero (Wilcoxon).

7.2.3. Discusión y Conclusión.

La conducta maternal con una semana de separación condujo al rechazo de la cría. Mientras las madres del grupo control y con privación del amamantamiento no mostraron ésta respuesta hacia sus corderos.

Las posibles causas de este comportamiento involucra la participación de algunos factores sensoriales. Por ejemplo, se sabe que las madres recién paridas reconocen a su cría con el olor de la región anal y otras partes del cuerpo (Lynch *et al.*, 1992). Posteriormente la frecuencia del amamantamiento facilita la impregnación del olor de la orina, materia fecal, leche, vellón y la grasa adherida en la parte inguinal y posterior de las piernas de la madre, los cuales contribuyen al reconocimiento (Alexander y Stevens, 1982). En este caso los corderos del grupo control y con peto, permanecieron junto a sus madres. La edad de los corderos era de tres meses, la frecuencia del amamantamiento en este tiempo es baja (Muro, 1956). Pero este hábito no resultó una limitante para que los corderos del grupo con peto fueran rechazados. Las crías de ambos grupos presentaron intentos de mamar y mantuvieron el contacto físico y la impregnación de los olores. Sin embargo Alexander y Stevens (1981), mencionan que con el incremento de la edad del cordero, el olor adquiere un término secundario en el reconocimiento. Alexander *et al.* (1983) observaron en ovejas recién paridas que el 55% no aceptaron a su cría después de una separación de 48 horas, previamente los corderos fueron bañados con el objeto de eliminar su olor. Estos autores indicaron que la memoria olfatoria de la oveja puede ser pasajera y/o que el olor cambia con el tiempo. Pero cuando la cría fue mayor de 2 meses, también previamente bañada, no se observaron rechazos.

Los otros sentidos involucrados son la visión y audición (Poindron, *et al.*, 1980). Arnold *et al.* (1975) observaron que el sentido visual declina y el sentido auditivo incrementa con la mayor edad del cordero. Estos resultados fueron diferentes con lo que observó Alexander (1977) en la raza Merino. Cuando los corderos fueron mayores de dos meses de

edad fue más importante el sentido visual que el sentido auditivo. En el experimento de la presente tesis, la separación del cordero por una semana fue suficiente para que se presentaran rechazos. La distancia de la separación entre la madre y la cría fue de 30 m., sin que se pudieran ver. Se sabe que la oveja puede identificar el balido de su hijo entre otras crías más (Poindron y Carrick, 1976, Alexander y Shillito, 1977) y cuando ocurre el llamado, inmediatamente llega la cría y la madre permite el amamantamiento (Arnold y Dudzinski, 1975). En ésta investigación solo se observó el incremento de las vocalizaciones al inicio de la separación, como lo reporta Hinch *et al.* (1987).

Sin embargo, no existen dudas de que las ovejas dos meses después del parto presentan mejor habilidad para identificar a su cordero por la visión y audición (Alexander y Shillito, 1977). El cordero también es hábil para responder al sentido visual y auditivo (Alexander, 1977). Pero como se señaló, las ovejas y los corderos de este experimento no se mantuvieron a una distancia muy separada. Ellos tuvieron la habilidad de comunicarse, pero la capacidad para mantener el vínculo del reconocimiento disminuyó en la prueba de estudio. En el inicio de la separación la comunicación entre la madre y la cría se mantuvo, pero conforme van pasando los días, posiblemente ésta comunicación se va perdiendo, y el tiempo de una semana fue suficiente para que disminuyera la aceptación de la cría. Alexander *et al.* (1983), menciona la importancia del sentido del tacto. Por lo tanto, se concluye que el contacto físico entre la madre y la cría asegura la participación de otros sentidos, para seguir manteniendo el vínculo maternal.

8. DISCUSIÓN GENERAL.

Los factores que regulan el mantenimiento de la conducta maternal son varios y resultan complejos. Por ejemplo se ha estudiado la importancia del período sensible en las primeras horas después del parto, con la participación de los diferentes sentidos y las hormonas que intervienen en este momento (Poindron y Le Neindre, 1980). Estas investigaciones muestran que el contacto de la madre con el recién nacido es indispensable durante el período sensible para la formación del vínculo maternal. Estos experimentos indican además que las señales olfatorias proporcionadas por el cordero son importantes, tanto para el mantenimiento de la conducta maternal más allá del período sensible como para la formación del vínculo selectivo (Poindron et al., 1988). Posteriormente parece que la actividad de mamar llega a fortalecer y mantener este vínculo. Así se pudo comprobar que cuando se realizó la primera prueba de la madre con y sin cría en la primera semana post-parto, el vínculo fue más estrecho que con los de 90 días post-parto y la madre manifestaba signos de agitación muy marcados si la cría era separada. Estas mismas observaciones coinciden con lo reportado por Poindron et al. (1994) en la misma raza.

Varios autores han reportado una evolución en la manifestación de las relaciones madre- cría en ovejas a lo largo de la lactancia. Por ejemplo, los ritmos de amamantamiento se reducen de manera notable (Fletcher, 1971; Poindron et al., 1995). Asimismo las relaciones espaciales muestran cambios notables entre la etapa inicial de la lactancia y períodos posteriores cuando el cordero empieza a ser más independiente (Hinch et al., 1987). Nuestros resultados sobre la respuesta maternal a la separación del cordero muestran también una reducción de dicha respuesta con el tiempo. Sin embargo, no desaparece completamente, inclusive a los 3 meses de lactancia o más, salvo si la madre es totalmente separada de su cordero. Dado la importancia de la succión para el mantenimiento de la lactancia, así como sus consecuencias sobre la fisiología maternal y la correlación que parece existir entre la lactancia, los ritmos de amamantamiento y la desaparición de la conducta maternal (Arnold et al., 1979; Fletcher,

1971) se pensó que la estimulación de la succión era un factor importante para el mantenimiento de la motivación maternal. Sin embargo nuestros resultados no permiten apoyar tal hipótesis. Claramente, la privación de la succión por medio de petos afectó los ritmos de actividad de las madres y sus crías, lo cual indica que es un factor importante para la regulación de las relaciones entre los animales. Pero mientras que una separación total por 8 días resultó la desaparición de dicha motivación. Por consiguiente, se concluye que el amamantamiento no es un factor indispensable para el control de la conducta maternal al final de la lactancia. Otras informaciones sensoriales están involucradas. Ejemplo las señales olfatorias, visuales y auditivas.

9. CONCLUSIONES GENERALES.

Los experimentos que se realizaron en las ovejas de la raza Columbia, concluyen en lo siguiente:

1. El vínculo maternal es la primera semana de vida es muy firme y estrecho, se mantiene constante hasta los 60 días post-parto, pero posteriormente decrece.
2. La separación del cordero por 30 días rompió el vínculo entre la madre y su cordero cuando se reunieron nuevamente.
3. La presencia física de la madre y el cordero con el bloqueo del estímulo del amamantamiento (grupo con peto), modificó las relaciones espaciales. Pero se mantuvo el vínculo maternal.
4. La separación del cordero durante 8 días modificó la conducta maternal. Se presentaron signos de rechazo hacia el cordero, el rechazo puede atribuirse a factores sensoriales más que a la privación del amamantamiento.

10. LITERATURA CITADA.

Ackers R.M. and Lefcourt A.M. 1984. Effect of presence of calf on milking induced release of prolactin and oxytocin during early lactation of dairy cows. Journal of Dairy Science, 67: 115-122.

Albro K.H. 1991. Maternal Behaviour. In Domestic Animal Behavior. For Veterinarians and Animal Scientist. 2a, ed. Iowa State University Press. Ames Iowa 160-197.

Alexander G. 1988. What makes a good mother?. Components and comparative aspects of maternal behaviour in ungulates. Proceedings of the Australian Society for Animal Production, 17:25-41

Alexander G. and Shillito E.E.1977. The importance of odour, appearance and voice in maternal recognition of the young in Merino sheep (*Ovis aries*). Applied Animal Ethology, 3:127-135.

Alexander G. and Stevens D. 1981. Recognition of washed lambs by Merino ewes. Applied Animal Ethology 7:77-86

Alexander G., Stevens D., Kilgour R., de Lagen H., Mottershead B.H. and Lynch J.J. 1985. Separation of ewes from twin lambs: incidence in several sheep breeds. Applied Animal Ethology, 10:301-317

Allan C.J., Hirst G.H. and Holst P. J. 1991a. Behaviour of parturient Australian bush goats I. Spatial relationships and activity patterns. Applied Animal Behavioural Science, 32:65-74.

Allan C.J., Hirst P.J. and Hirst G.H. 1991b. Behaviour of parturient Australian bush goats II. Dose behaviour and kid vigour. Applied Animal Behavioural Science, 32: 55-66

Amorimani N., Chen T. and Menon J. 1979. Serum prolactin levels in rats during different reproductive states. Endocrinology, 104: 506-510

Arai T., Shirai T., Shiohira T. and Kurachi H. 1977. Anticipation of human suckling and prolactin response to suckling. Journal of Clinical Endocrinology and Metabolism 46: 2010-2016

Arnold J. V. and Eisenbach L. 1979. Maternal behaviour. In Behavior of Farm-raising Domestic Animals. Chapter 5. Ed. Arnold J.V. and Eisenbach L. Elsevier, Amsterdam. 117-145.

Arnold J. V. and Eisenbach L. 1981. Spatial relationships between ewes and their lambs. Applied Animal Behavioural Science, 14: 235-241.

10. LITERATURA CITADA.

- Ackers R.M. and Lefcourt A.M. 1984. Effect of presence of calf on milking-induced release of prolactin and oxytocin during early lactation of dairy cows. Journal of Dairy Science, 67: 115-122.
- Albro K.H. 1991. Maternal Behaviour. In Domestic Animal Behavior. For Veterinarians and Animal Scientist. 2a. ed. Iowa State University Press. Ames Iowa 160-197.
- Alexander G. 1988. What makes a good mother?. Components and comparative aspects of maternal behaviour in ungulates. Proceedings of the Australian Society for Animal Production, 17:25-41
- Alexander G. and Shillito E.E. 1977. The importance of odour, appearance and voice in maternal recognition of the young in Merino sheep (ovis aries). Applied Animal Ethology, 3:127-135.
- Alexander G. and Stevens D. 1981. Recognition of washed lambs by Merino ewes. Applied Animal Ethology 7:77-86.
- Alexander G., Stevens D., Kilgour R., de Langen H., Mottershead B.E. and Lynch J.J. 1983. Separation of ewes from twin lambs: incidence in several sheep breeds. Applied Animal Ethology, 10:301-317
- Allan C.J., Hinch G.H. and Holst P. J. 1991a. Behaviour of parturient australian bush goats I. Spatial relationships and activity pattern. Applied Animal Behaviour Science, 32:65-74.
- Allan C.J., Holst P.J. and Hinch G.H. 1991b. Behaviour of parturient australian bush goat II. Doe behaviour and kid vigour. Applied Animal Behaviour Science, 32: 55-64
- Amenomori Y., Chen Y. and Meites J. 1970. Serum prolactin levels in rats during different reproductive states. Endocrinology, 86: 506-510.
- Aono T., Shioji T., Shoda T. and Kuracki K. 1977. Initiation of human lactation and prolactin response to suckling. Journal of Clinical Endocrinology and Metabolism 44: 1101-1106
- Arnold G.W. and Dudzinski M. L. 1978. Maternal behaviour. In Ethology of free-ranging domestic animals. Chapter 5. Ed. Arnold G.W. and Dudzinski M.L. Elsevier, Amsterdam. 137-165.
- Arnold G.W. and Grassia A. 1985. Spatial relationships between ewes and lambs. Applied Animal Behaviour Science, 14: 253-261.

- Arnold G.W. and Morgan P.D. 1975. Behaviour of the ewe and lamb at lambing and its relationship to lamb mortality. Applied Animal Ethology, 2:25-46
- Arnold G.W. and Pahl P. J. 1974. Some aspects of social behaviour in sheep. Animal Behaviour, 22: 594-600
- Arnold G.W., Wallace S.R., and Maller R.A. 1979. Some factors involved in natural weaning processes in sheep. Applied Animal Ethology, 5: 43-50.
- Baldwin B.A. and Shillito E.E: 1974. The effect of ablation of the olfactory bulbs on parturition and maternal behaviour in Soay sheep. Animal Behaviour, 22: 220-223.
- Barker H.B. and Wiggins E.L. 1964. Estral activity in lactating ewes. Journal of Animal Science, 23: 973
- Basiouni G.F. and Gonyou H. W. 1988. Use of birth fluids and cervical stimulation in lamb fostering. Journal of Animal Science, 66:872-879.
- Bauman D. and Currie W. 1980. Partitioning of nutrients during pregnancy and lactation: a review of mechanism involving homeostasis and homeorhesis. Journal of Dairy Science, 63: 1514-1529.
- Blackshaw J.K. and Smith I.D. 1982. Behavioral effects of PGF₂ α in the non-pregnant sow. Applied Animal Ethology, 8: 581-583
- Bouissou M.F. 1968. Effet de l'ablation des bulbes olfactifs sur la reconnaissance du jeune par sa mère chez les Ovins. Revue de Comportement Animal, 2:77-83.
- Bridges R.S. 1990. Endocrine regulation of parenting behavior in rodents. In Mammalian parenting, biochemical, neurobiological and behavioral determinants. Ed. Krasnegor N.A. and Bridges R.S. Oxford University Press. 93-117.
- Challis J.R.G. and Lye S.J. 1994. Parturition. The Physiology of Reproduction. E.B. Knobil and J.D. Neill., ed. 2 vol. Chapter 55. 985-1031.
- Chamley W.A., Buckmaster J., Cereni M.E., Cumming I.A., Goding J.R., Obst J.M., Williams A. and Winfield C. 1973. Changes in the levels of progesterone, corticosteroids, estrone, oestradiol 17-beta, luteinizing hormone and prolactin in the peripheral plasma of the ewe during late pregnancy and at parturition. Biology of Reproduction. 9:30-35.
- Clarke I. J., Wright P.J., Chamley W.A., and Burman. 1984. Difference in the reproductive endocrine status of ewe in the early post-partum period and during seasonal anoestrus. Journal of Reproduction and Fertility, 70: 591.
- Convey E. 1974. Serum hormone concentrations in ruminants during mammary growth, lactogenesis and lactation. A review. Journal of Dairy Science, 57: 905-925,

- Convey E. and Reece R.P. 1969. Restoration of pituitary lactogen released in response to suckling. Proceedings of the Society of Experimental Biology and Medicine, 131: 543-546.
- Cowie A.T. and Tindal J. S. 1971. The physiology of lactation. Edward Arnold Ed. London.
- Cross A.A. 1977. Comparative physiology of milk removal. Symposium of the Zoological Society of London, 41: 193-210.
- Crowder M.E., Gilles P.A., Tamanini C., Moss C.E. and Nett T.M. 1982. Pituitary content of gonadotropins and GnRH receptors in pregnant postpartum and steroid treated ovariectomized ewes. Journal of Animal Science, 54: 1235-
- Delouis C. and Richard P. 1993. Lactation. In Reproduction in Mammals and Man. Ed. Thibault, C., Levasseur, M.C. Hunter, R.H.F. Ellipses, Paris. Chapter 25. 503-530
- Delouis C., Djiane L., Houdebine M and Terqui M. 1980. Relation between hormones and mammary gland function. Journal of Dairy Science, 63: 1492-1513..
- Djiane J. and Kelly P. A. 1993. Prolactin. In Reproduction in Mammals and Man. Thibault, Levasseur M.C. and Hunter R.H.E. edited. Ellipses, Paris, Chapter 6 121-133.
- Ewbank R. 1964. Observations on the suckling habits of twin lambs. Animal Behaviour , 12:34-37.
- Ewbank R. 1967. Nursing and suckling behaviour amongst Clun Forest ewes and lambs. Animal Behaviour, 15:251-258
- Fletcher I. C. 1971. Relationship between frequency of suckling, lamb growth and postpartum oestrus behaviour in ewes. Animal Behaviour, 19:108-111.
- Foote W.C., Call J.W.C. and Julet, C.V. 1967. Effects of lactation and hormone treatment on ovulation, estrus and uterine involution in the ewe. Journal of Animal Science, 26: 943 (Abst).
- Ford J. J. 1979. Postpartum reproductive performance of Finn sheep-crossbred ewes. Journal of Animal Science, 49 :1043.
- Forsyth I.A. 1986. Variation among species in the endocrine control of mammary growth hormone and placental lactogen. Journal of Dairy Science, 69: 886-903.
- Gonyou H.W. and Stookey J. M. 1985. Behaviour of parturient ewes in group-lambing pens with and without cubicles. Applied Animal Behaviour Science 14:163-172.
- Goodman G.T., Tucker H.A., Convey E.M. 1979. Presence of the calf affects secretion of prolactin in cows. Proceedings of the Society Experimental Biology and Medicine, 169: 421-424.

- Gordon K. and Siegmann 1991. Suckling behaviour of ewes in early lactation. Physiology and Behavior, 50: 1079-1081.
- Gordon K., Renfret M.B., Short R.V. and Clarke I.J. 1987. Hypothalamo-pituitary portal blood concentration of β -endorphin during suckling in the ewe. Journal of Reproduction and Fertility, 79: 397-408.
- Gould M.B. and Whiteman J.V. 1973. Postpartum reproductive performance of early weaned spring lambing ewes. Journal of Animal Science, 36: 1041..
- Grosvenor C.E. and Mena F. 1971. Effect of suckling upon the secretion and release of prolactin from the pituitary of the lactating rat. Journal of Animal Science 2 (Suppl 1), 115-136.
- Grosvenor C.E. and Whitworth N. 1974. Evidence for a steady rate of secretion of prolactin following suckling in the rat. Journal of Dairy Science, 57: 900-904.
- Gubernick D.J. 1980. Maternal "imprinting" or maternal "labelling in goats. Animal Behaviour, 28: 124-129.
- Gubernick D.J. 1981. Parent and Infant attachment in mammals. In Parental Care in Mammals. Gubernick D.J. and Klopfer P.H: (Eds). New York. Plenum Press. 243-305.
- Hafez E.S.E. 1987. Maternal Behavior. In Reproductive behaviour. Ed. Hafez E.S.E. Lea and Febiger. Philadelphia, U.S.A. 260-293.
- Hatton G.I. 1991 Emerging concepts of structure-function dynamics in adult brain: The hypothalamo-neurohypophysial system. Progress. Neurobiology, 34: 437-504.
- Herscher L., Richmond J. B. and Moore A.V. 1963. Maternal behaviour in sheep and goats. In "Maternal Behaviour in Mammals" Rheingold H. L. ed. John Wiley and Sons Inc. New-York. 203-232.
- Hinch G.N. Kelly R.W., Davis G.H. and Veenvliet B.A. 1981. Suckling behaviour of lambs from high fecundity booroola longwool cross ewes. Proceeding of the Australian Society of Reproductive Biology, 13: 88
- Hinch G.N., Lécrivain, E., Lynch, J.J. and Elwin, R.L. 1987. Changes in maternal-young associations with increasing age of lambs. Applied Animal Behaviour Science, 17, 305-318.
- Hinch G.N., Lynch J.J., Elwin R.L. and Green G.C. 1990. Long term association between Merino ewes and their offspring. Applied Animal Behaviour Science, 27: 93-103
- Hulet C.V., Alexander G. and Hafez E.S.E. 1975. The behaviour of sheep. In The Behaviour of Domestic Animals. Chapter 11. Ed. Baliere-Tindall. London Uk. 246-294.

- Horrell I., Wilson N. and Hodgson J. 1981. To butt or not to butt: Suckling tactics in lambs. Applied Animal Behaviour Science, 12: 371.
- INEGI 1991. Síntesis Geografica de Tlaxcala . Gobierno del Estado de Tlaxcala. pp. 81-85.
- Kann G. and Martinet J. 1975. Prolactin levels and duration of post-partum anoestrus in lactating ewes. Nature, 257:63-64.
- Kann G., Martinet J. and Schirar A. 1978. Hypothalamic-pituitary control during lactation in sheep. In "Control of Ovulation", Crighton D.B., Foxcroft G.R., Haynes M.B. and Lamming G.E. Eds. Butterworth, London, 319-333.
- Kendrick K.M. and Keverne E.B. 1989. Effect of intracerebroventricular infusions of naltrexone and phentolamine on central and peripheral oxytocin release and on maternal behaviour induced by vaginocervical stimulation in the ewe. Brain Research, 505: 329-332.
- Kendrick K.M. and Keverne E.B. 1991. Importance of Progesterone and Estrogen priming for the Induction of Maternal behaviour by Vaginocervical Stimulation in Sheep: Effects of Maternal Experience. Physiology and Behavior, 49: 745-750..
- Kendrick K.M., Keverne E.B. and Baldwin B.A. 1987. Intracerebroventricular oxytocin stimulates maternal behaviour in the sheep. Neuroendocrinology, 46: 56-61
- Kendrick K.M., Keverne E.B., Chapman C. and Baldwin B.A. 1988a. Intracranial dialysis measurement of oxytocin, monoamine and uric acid release from the olfactory bulb and substantia nigra of sheep during parturition, suckling, separation from lambs and eating. Brain Research, 439:
- Kendrick K.M., Keverne E.B., Chapman C. and Baldwin B.A. 1988b. Microdialysis measurement of oxytocin, aspartate, γ -aminobutyric acid and glutamate release from the olfactory bulb of the sheep during vaginocervical stimulation. Brain Research, 442: 171-174.
- Kendrick K.M., Keverne E.B., Hinton M.R. and Gode J. A. 1992. Oxytocin amino acid and monoamine release in the region of the medial preoptic area and bed nucleus of stria terminalis of the sheep during parturition and suckling. Brain Research, 569 (2): 199-209.
- Keverne E.B. and Kendrick K.M. 1991. Morphine and corticotrophin-releasing factor potentiate maternal acceptance in multiparous ewes after vaginocervical stimulation. Brain Research, 540: 55-62.
- Keverne E.B., Lévy F., Poindron, P. and Lindsay D.R. 1983. Vaginal stimulation: an important determinant of maternal bonding in sheep. Science, 219: 81-83.

- Kilgour R. 1972. Animal behaviour in intensive systems and its relationship to disease and production. Australian Veterinary Journal, 48: 94-98.
- Klopfer P.H., Adams D.K. and Klopfer M.S. 1964. Maternal imprinting in goats. Proceedings of the National Academy of Sciences, 52: 911-914.
- Krehbiel D., Poindron P. Lévy F. and Prud'homme M.J. 1987. Effects of peridural anesthesia on maternal behavior in primiparous and multiparous parturient ewes. Physiology and Behaviour, 40: 463-472.
- Lécrivain E. and Janeau G. 1987. Comportement d'isolement e de recherche d'abri de brebis agnelant en plein air dans un système d'élevage à caractère extensif. Biology of Behaviour, 12: 127-148..
- Le Neindre P., Poindron P. and Delouis C. 1979. Hormonal induction of maternal behavior in non-pregnant ewes. Physiology and Behavior, 22: 731-734.
- Le Neindre P., Poindron P., Trillat G., Orgeur P. 1993. Influence of breed on reactivity of sheep to humans. Genétique, Sélection, Evolution, 25: 447-458
- Lent P.C. 1974. Mother-infant relations in ungulates. In Behaviour of ungulates and its relation to management. Ed. Geist V. and Walther F.I.V.C.N. New series No. 24. Switzerland 14-55
- Lévy F. and Poindron P. 1984. Influence du liquide amniotique sur la manifestation du comportement maternel chez la brebis parturiente. Biology of Behavior, 9: 65-88
- Lévy F. and Poindron P. 1987. Importance of amniotic fluids for the establishment of maternal behaviour in relation with maternal experience in sheep. Animal Behavior, 35: 1188-.1192.
- Lévy F., Poindron P., and Le Neindre P. 1983. Attraction and repulsion by amniotic fluids and their olfactory control in the ewe ground parturition. Physiology and Behavior, 31: 687-692.
- Lévy F. Gervais R., Kindermann U., Orgeur P. and Piketty V. 1990. Importance of β -noradrenergic receptors in the olfactory bulb of sheep for recognition of lambs. Behavioral Neuroscience, 104: 464-469.
- Lévy F., Kendrick K.M., Keverne E.B., Piketty V. and Poindron P. 1992. Intracerebral oxytocin is important for the onset of maternal behavior in inexperienced ewes delivered under peridural anesthesia. Behavioral Neuroscience, 106: 1-6
- Lévy F., Kendrick K.M., Keverne E.B., Porter R.H., and Romeyer A. 1996. Physiological, sensory and experiential factors of parental care in sheep. Advances in the Study of Behavior. En prensa.
- Lickliter R.E. 1984. Mother-infant spatial relationships in domestic goats. Applied Animal Ethology, 13: 93-100.

- Lickliter R.E. 1985. Behaviour associated with parturition in the domestic goat. Applied Animal Ethology, 13:335-345.
- Lindsay D.R. and Fletcher I.A. 1968. Sensory involvement in the recognition of lambs by their dams. Animal Behaviour, 16: 415-417.
- Llewellyn-Jones D. 1975. Inhibition of lactation. Drugs 10: 121-129.
- Louault F. 1983. Comment les relations mère-jeune influencent-elles la reprise post-partum de l'activité cyclique de reproduction chez la brebis Préalpes du Sud?. Rapport de Diplôme d'Agronomie Approfondie, Université de Montpellier, Francia.
- Lynch J.J., Hinch G.N. and Adams D.B. 1992 The pregnant, parturient and lactating ewe. In The Behaviour of sheep. Biological Principles and Implications for Production CAB International and CSIRO, Australia, Chapter 4, 126-152.
- Mallampati R.S., Pope A.L. and Casida L.E. 1971. Effect of suckling on post-partum anestrus of the in ewe lambing in different seasons of the year. Journal of Animal Science, 32: 673
- Mauléon P. and Dautier, L. 1965. Variations de durée de l'anoestrus de lactation chez les brebis de race Ile-de France. Annales de Biologie Animale., Biochimie, Biophysique, 5:131-143.
- McNeilly A.S. 1972. The blood levels of oxytocin during suckling and hand-milking in the goat with some observations on the pattern of release. Journal of Endocrinology, 52: 177-188.
- Moltz H. 1975. Maternal Behaviour: Some Hormonal, Neural and chemical determinants. In The Behaviour of Domestic Animals. Chapter 7. E.S.E. Hafez (ed) Bailliere-Tindall, London, U:K. 146-170.
- Morgan P. D. and Arnold G.W. 1974. Behavioural relationships between Merino ewes and lambs during the four weeks after birth. Animal Production, 19: 169-176.
- Morgan P.D., Boundy C.A.P., Arnold G.W., and Lindsay D.R. 1975. The roles played by the senses of the ewes in the location and recognition of lambs. Applied Animal Ethology, 1:139-150.
- Moss G.E., Adams T.E., Niswender G.D., and Nett T.M. 1980. Effects of parturition and suckling on concentrations of pituitary gonadotropins hypothalamic GnRH and pituitary responsiveness to GnRH in ewes. Journal of Animal Science, 50: 496
- Munro J. 1956. Observations on the suckling behaviour of young lambs. British Journal of Animal Behaviour, 4: 34-36.
- Nowak R. 1990. Lamb's bleats: important for the establishment of the mother-young bond?. Behaviour, 115: 14-29.

- Nowak R. 1991. Senses involved in the discrimination of Merino ewes at close contact and from a distance by their newborn lambs. Animal Behaviour, 42: 357-366.
- O'Brien P.H. 1984. Leavers and stayers: maternal post-partum strategies in feral goats. Applied Animal Behaviour Science, 12:233-243.
- O'Connor C.E. and Lawrence A.B. 1992. Relationship between lamb vigour and ewe behaviour at parturition. Animal Production 54: 361-366
- Parker R.J. and Nicol A.M. 1993. Ewe maternal behaviour score and ewe and lamb activity from birth to suckling. Proceedings of the New Zealand Society of Animal Production, 53: 201-202.
- Pearl J.N. 1980. Lactation of Sucking Ewes and Does. In Ethology of Domestic Animal Chapter 6. Ed. Elsevier Amsterdam 119-134.
- Parker S.L. Armstrong W.E., Sladek C.D., Grosvenor C.E. and Crowley. 1991. Prolactin stimulates the release of oxytocin in lactating rats: Evidence for a physiological role via an action at the neural lobe. Neuroendocrinology, 53: 503-510.
- Perez O., Jimenez de Perez N., Poindron P., Le Neindre P., and Ravault J.P. 1985. Relation mère-jeune et réponse prolactinique à la stimulation mammaire chez la vache: influences de la traite et de l'allaitement libre ou entravé. Reproduction, Nutrition et Développement, 25: 605-618.
- Peters A.R. and Lamming G.E. 1990. Lactational anoestrus in farm animals. In Oxford Reviews of Reproduction Biology, 12: 245-288
- Pissonnier D., Thiéry J.C., Fabre-Nys C., Poindron P and Keverne E.B. 1985. The importance of olfactory bulb noradrenalin for maternal recognition in sheep. Physiology and Behavior, 35: 361-364..
- Poindron P. 1976. Mother-young relationships in intact or anosmic ewes at the time of suckling. Biology of Behaviour, 2: 161-177.
- Poindron P. and Carrick M.J. 1976. Hearing recognition of the lamb by its mother. Animal Behaviour, 24: 600-602.
- Poindron P. and Le Neindre P. 1980. Endocrine and sensory regulation of maternal behavior in the ewe. Advances in the Study of Behavior, 11: 75-119
- Poindron P., and Lévy F. 1990. Physiological, sensory and experiential determinants of maternal behaviour in sheep. In "Mammalian Parenting": biological and behavioral determinants. Krasnegor N.A. and Bridges R.B. Ed. Oxford University Press. New York. Chapter 6. 133-156.

- Poindron P., Martin G.B. and Hooley R.D. 1979. Effects of lambing induction on the sensitive period for the establishment of maternal behaviour in sheep. Physiology and Behavior, 23:1081-1087.
- Poindron P., Orgeur P., Le Neindre P., Kann G., and Raksanyi I. 1980a. Influence of the blood concentration of prolactin on the length of the sensitive period for establishing maternal behavior in sheep at parturition. Hormones and Behavior, 14: 173-177.
- Poindron P., Le Neindre P., Raksanyi I., Trillat G. and Orgeur P. 1980b. Importance of the characteristics of the young in the manifestation and establishment of maternal behaviour in sheep. Reproduction, Nutrition, Developpement, 20 : 817-826.
- Poindron P., Lévy, F. and Krehbiel D. 1988. Genital, olfactory and endocrine interactions in the development of maternal behaviour in the parturient ewe. Psychoneuroendocrinology, 13: 99-125.
- Poindron P., Nowak R., Lévy F., Porter R.H. and Schaal B. 1993. Development of exclusive mother-young bonding in sheep and goats. Oxford Reviews of Reproductive Biology, 15: 311-364.
- Poindron P., Caba M., Gomora P., Krehbiel D., Beyer C. 1994. Responses of maternal and non-maternal ewes to social and mother-young separation. Behavioural Processes, 31: 97-110.
- Poindron P., Nowak, R. Oldham C.M. and Lindsay D.R. 1995. The reproductive behaviour of prolific sheep. In "Prolific Sheep" M.H. Falmy ed. CAB International, Oxon. In press.
- Porter R.H., Lévy F., Poindron P., Litterio M., Schaal B. and Beyer C. 1991. Individual olfactory signatures as major determinants of early maternal discrimination in sheep. Developmental Psychobiology, 24: 151-158.
- Price E.G. and Thos J. 1980. Behavioral responses to short-term isolation in sheep and goats. Applied Animal Ethology, 6: 331-339.
- Restall B.J. 1971. The effect of lamb removal on reproductive activity in Dorset horn x Merino ewes after lambing. Journal of Reproduction Fertility, 24: 145-146.
- Restall B.J. and Starr B.G. 1977. The influence of season of lambing and lactation on reproductive activity and plasma LH concentrations in Merino ewes. Journal of Reproduction and Fertility, 49: 297
- Rodriguez-Sierra, J.F. and Rosenblatt, J.S. 1982. Pregnancy termination by prostaglandin $F_{2\alpha}$ stimulates maternal behavior in the rat. Hormones and Behavior 16, 343-351.

- Romeyer A. and Bouissou M.F. 1992. Assessment of fear reactions in domestic sheep and influence of breed and rearing conditions. Applied Animal Behaviour Science, 34: 93-119.
- Romeyer A., and Poindron P. 1992. Early maternal discrimination of alien kids by post-parturient goats. Behavioural Processes, 26: 103-112.
- Romeyer A., Porter R.H. Poindron P., Orgeur P., Chesné P and Poulin N. 1993. Recognition of dizygotic and monozygotic twin lambs by ewes. Behaviour, 127: 119-139.
- Romeyer A., Poindron P. and Orgeur P. 1994. Olfaction mediates the establishment of selective bonding in goats. Physiology and Behavior, 56: 693-700.
- Rosenblatt J.S., Siegel H. I. and Mayer A.D. 1979. Progress in the study of maternal behavior in the rat: hormonal, nonhormonal, sensory and developmental aspects. Advances in the Study of Behavior, 10:225-311.
- Rowell T.E. 1991. Till death us do part: long-lasting bonds between ewes and their daughters. Animal Behaviour, 42: 681-682.
- Schirar A., Cognié Y., Louault, F., Poulin N., Levasseur M.C. and Martinet J. 1989. Resumption of oestrous behaviour and cyclic ovarian activity in suckling and non-suckling ewes. Journal of Reproduction and Fertility, 87:789-794.
- Sefidbaht N. and Farid A. 1977. Effect of early weaning and hormone treatment on inductions of estrus conception and lambing of fall lambing Karakules ewes. Journal of Animal Science, 45: 311
- Shevah Y., Black W.J.M., Carr W.R. and Land R.B. 1974. The effect of lactation on the resumption of reproductive activity and the preovulatory release of LH in Finn x Dorset ewes. Journal of Reproduction and Fertility, 38: 369.
- Shevah Y., Black W.J.M., Carr W.R. and Land R.B. 1975. The effect of nutrition on the reproductive performance of Finn x Dorset ewes. II. Post-partum ovarian activity conception and the plasma concentration of progesterone and LH. Journal of Reproduction and Fertility, 45: 289
- Shillito-Walser E.E., Willadsen S. and Hague P. 1981. Pair associations between lambs of different breeds born to Jacob and Dalesbred ewes after embryo transplantation. Applied Animal Ethology, 1: 351-358.
- Shillito-Walser E.E., Hague P. and Yeomans M. 1983. Variations in the strength of maternal behaviour and its conflict with flocking behaviour in Dalesbred, Jacob and Soay ewes. Applied Animal Ethology, 10: 245-250.
- Siegel S. 1990. Estadística no paramétrica. Aplicada a las ciencias de la conducta. Ed. Trillas 3a. Edición.

- Silviera P. A., Sporn R.A., Ryan D.P. and Williams G.L. 1993. Evidence for maternal behaviour as a requisite link in suckling-mediated anovulation in cows. Biology of Reproduction, 49:1338-1346.
- Smart D., Singh I., Smith R.F. and Dobson H. 1994. Opioids and suckling in relation to inhibition of oestradiol-induced LH secretion in postpartum ewes. Journal of Reproduction and Fertility, 101: 115-119
- Smith F.V. 1965. Instinct and learning in the attachment of lamb and ewe. Animal Behavior, 13:84-86.
- Squires V.R. 1975. Ecology and behaviour of domestic sheep (*Ovis aries*): a review. Mammalian Review, 5: 35-57.
- Stevens D., Alexander G., and Lynch J.J. 1981. Do Merino ewes seek isolation or shelter at lambing?. Applied Animal Ethology, 7:149-155.
- Stevens D. Alexander G. and Lynch J.J. 1982. Lamb mortality due to inadequate care of twins by merino ewes. Applied Animal Ethology, 8:243-252.
- Tucker H. A. 1981. Physiological control on mammary growth, lactogenesis and lactation. Journal of Dairy Science, 64:1403-1421.
- Tucker H. A. 1994. Lactation and its hormonal control: In The Physiology of Reproduction. Chapter 37. Second edition, Ed. by Knobil E. and Neill J. D., Raven Press, Ltd, New York. 1065-1098.
- Tyson J. E., Perez A. and Zanartu J. 1976. Human lactational response to oral yrotropin-releasing hormone. Journal of Clinical Endocrinology and Metabolism 43: 760-68.
- Veissier I. 1984. Approche comportementale du sevrage chez l'agneau. Thèse pour l'obtention du Doctorat Vétérinaire, Université P. Sabatier, Toulouse, Francia.
- Vince M.A. 1986. Response of the newly born Clun Forest lamb to maternal vocalisation. Behaviour, 96:164-176.
- Vince M.A. 1993. Newborn lambs and their dams: the interaction that leads to sucking. Advances in the Study of Behaviour, 22:239-268.
- Vince M.A., Lynch, J.J. Mottershead, B.; Gree G. and Elwin, R. 1985. Sensory factors involved in immediately postnatal ewe/lamb bonding. Behaviour, 94:60-84.
- Wakerley J.B., Clarke G. and Summerlee A.J.J. 1994. Milk ejection and its control. In The Physiology of Reproduction. 2a. Edition. Knobil E. and Neil J. D. Raven Press, Ltd. New York, Chapter 59, 1131-1177.
- Wallace L.R. 1949. Observation of lambing behaviour in ewes. Proceeding of the New Zeland Society of Animal Production, 9: 85-96

- Silviera P. A., Sponn R.A., Ryan D.P. and Williams G.L. 1993. Evidence for maternal behaviour as a requisite link in suckling-mediated anovulation in cows. Biology of Reproduction, 49:1338-1346.
- Smart D., Singh I., Smith R.F. and Dobson H. 1994. Opioids and suckling in relation to inhibition of oestradiol-induced LH secretion in postpartum ewes. Journal of Reproduction and Fertility, 101: 115-119
- Smith F.V. 1965. Instinct and learning in the attachment of lamb and ewe. Animal Behavior, 13:84-86.
- Squires V.R. 1975. Ecology and behaviour of domestic sheep (*Ovis aries*): a review. Mammalian Review, 5: 35-57.
- Stevens D., Alexander G., and Lynch J.J. 1981. Do Merino ewes seek isolation or shelter at lambing?. Applied Animal Ethology, 7:149-155.
- Stevens D. Alexander G. and Lynch J.J. 1982. Lamb mortality due to inadequate care of twins by merino ewes. Applied Animal Ethology, 8:243-252.
- Tucker H. A. 1981. Physiological control on mammary growth, lactogenesis and lactation. Journal of Dairy Science, 64:1403-1421.
- Tucker H. A. 1994. Lactation and its hormonal control: In The Physiology of Reproduction. Chapter 37. Second edition, Ed. by Knobil E. and Neill J. D., Raven Press, Ltd, New York. 1065-1098.
- Tyson J. E., Perez A. and Zanartu J. 1976. Human lactational response to oral yrotropin-releasing hormone. Journal of Clinical Endocrinology and Metabolism 43: 760-68.
- Veissier I. 1984. Approche comportementale du sevrage chez l'agneau. Thèse pour l'obtention du Doctorat Vétérinaire, Université P. Sabatier, Toulouse, Francia.
- Vince M.A. 1986. Response of the newly born Clun Forest lamb to maternal vocalisation. Behaviour, 96:164-176.
- Vince M.A. 1993. Newborn lambs and their dams: the interaction that leads to sucking. Advances in the Study of Behaviour, 22:239-268.
- Vince M.A., Lynch, J.J. Mottershead, B.; Gree G. and Elwin, R. 1985. Sensory factors involved in immediately postnatal ewe/lamb bonding. Behaviour, 94:60-84.
- Wakerley J.B., Clarke G. and Summerlee A.J.J. 1994. Milk ejection and its control. In The Physiology of Reproduction. 2a. Edition. Knobil E. and Neil J. D. Raven Press, Ltd. New York, Chapter 59, 1131-1177.
- Wallace L.R. 1949. Observation of lambing behaviour in ewes. Proceeding of the New Zealand Society of Animal Production, 9: 85-96

- Wilson G and Gorewith F. 1980 . Roles of prolactin, growth hormone insulin and thyroxine in steroid-induced lactation in goats. Journal of Endocrinology, 84:343-351.
- Wright P.J., Stelmasiak T., and Anderson G.A. 1983. Suppressed release of LH in ovariectomized post-partum ewes. Journal of Reproduction and Fertility, 67: 197.
- Zimmerman E. A. 1981. The organization of oxytocin and vasopressin pathways. In Neurosecretion and Brain Peptides. Martin J. B. Reichlin S., Bick K. L. eds. New York: Raven Press, 63-75.