

01674



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE MEDICINA VETERINARIA Y ZOOTECNIA

DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

**EFFECTO DE LA ANOSMIA Y LA CONDUCTA SOCIAL SOBRE LA
SECRECION DE LH Y OVULACION DE CABRAS ANESTRICAS
INDUCIDAS A CICLAR MEDIANTE EL EFECTO HEMBRA**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS DE LA PRODUCCION Y DE LA

SALUD ANIMAL

P R E S E N T A :

LORENZO ALVAREZ RAMIREZ



TUTOR: DR. LUIS ALBERTO ZARCO QUINTERO

COMITE TUTORAL: DR. HECTOR R. VERA AVILA

DR. JAIME GALLEGOS SANCHEZ DR. FRANCISCO A. GALINDO MALDONADO

MEXICO, D. F.

MARZO DEL 2000.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis 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.

DECLARACION DEL AUTOR

El autor da su consentimiento a la División de Estudios de Posgrado e Investigación de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia de la Universidad Nacional Autónoma de México para que esta Tesis esté disponible para cualquier tipo de reproducción e intercambio bibliográfico.

Lorenzo Alvarez Ramírez

*“... ausencia de evidencia
no es evidencia de ausencia.”*

Carl Sagan
Los Dragones del Edén.
*Especulaciones sobre la evolución
de la inteligencia humana, 1977.*

DEDICATORIAS

*A la memoria de mi padre... donde quiera que estés.
...te sigo pensando.*

A toda mi familia, como la primera vez.

Especialmente a Mary, Adela, Sara y Ana.

*A todos aquellos que con el único propósito de conocer
se involucraron en el proyecto.*

A mis tutores, gracias por hacerlo más valioso.

AGRADECIMIENTOS

Deseo agradecer de manera muy especial al Dr. Pascal Poindron por sus comentarios sobre el trabajo y la asesoría en la técnica para realizar la anosmia.

Al Dr. Luis A. Zarco por sus valiosos comentarios y apoyo a la investigación.

Al Dr. Francisco Galindo, gracias por toda la paciencia y por haber hecho suya la idea.

Quiero agradecer enormemente a las MVZ Clara Murcia, Susana Rojas y al Dr. Gerardo Perera por las determinaciones hormonales.

Agradezco de manera muy especial a la Dra. María de la Salud Rubio por la ayuda inmensa en la realización del análisis estadístico.

Al Dr. Javier Valencia por sus valiosos consejos y recomendaciones.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo becario durante la duración del trabajo (registro 125209).

A todos aquellos que decidieron participar de una u otra forma, su ayuda fue muy valiosa:

Abel Trujillo

Adolfo Kunio

Andrea Edmée

Andrés Ducoing

Arturo Ramírez

Javier Gutiérrez

Al grupo 2906 de Producción Caprina

Y también a todas ellas...

...a las Anósmicas, las Intactas, las Testigo y las Bioestimuladoras...

CONTENIDO

Declaración	ii
Dedicatorias	iv
Agradecimientos	v
Indice de figuras y cuadros	vii
Resumen	ix
Summary	x
Introducción	1
Revisión de Literatura	2
Papel del sentido del olfato en la respuesta a los fenómenos de bioestimulación	5
Papel de las interacciones sociales en la respuesta a los fenómenos de bioestimulación	8
Objetivos	14
Hipótesis	14
Material y Métodos	15
Resultados	22
Discusión	26
Conclusiones	36
Literatura Citada	37
Anexos	46

INDICE DE FIGURAS Y CUADROS

	Página
Figura 1. Amenaza, conducta en la que una cabra adopta posiciones que indican su intención de golpear a otro individuo. En la conducta no se involucran contactos físicos	47
Figura 2. Evasión, conducta en la que con interacción previa o no, un animal se aleja de otro dando lugar al registro de desplazamiento	48
Figura 3. Topeteos, interacciones agonistas en las que siempre existe contacto físico de la cabeza de una cabra con cualquier parte del cuerpo de otra	49
Figura 4. Monta, una cabra salta colocando sus miembros anteriores sobre la parte trasera de otro animal, con la aceptación del segundo	50
Figura 5. Intento de monta, una cabra intenta colocar sus miembros anteriores sobre la parte trasera de otro animal sin que se le permita	51
Figura 6. Olfateo, conducta exploratoria de una cabra que acerca su nariz a alguna parte de otro animal	52
Figura 7. Flehmen, conducta en la que un animal levanta el cuello y el belfo superior, descubriendo la entrada a la cavidad oral	53
Figura 8. Acicalamiento, una cabra frota su lengua, hocico, cuernos, costado o parte de su cabeza sobre cualquier sitio del cuerpo de otro animal con la aceptación de este último	54
Figura 9. Porcentaje de cabras que presentaron pico de LH en cada uno de los grupos del experimento 2	55
Figura 10. Niveles plasmáticos de la hormona luteinizante en las cabras bioestimuladoras del grupo Intacto que mostraron pico	56
Figura 11. Niveles plasmáticos de la hormona luteinizante en las cabras del grupo Intacto que mostraron pico	57
Figura 12. Niveles plasmáticos de la hormona luteinizante en las cabras bioestimuladoras del grupo Anósmico que mostraron pico	58

Figura 13. Relación entre las frecuencias (eventos/hora) de agresión recibida y emitida, afiliación recibida y emitida, y el índice de éxito obtenido en los periodos de antes y después en que se realizaron las observaciones del experimento 2	59
Figura 14. Distribución del índice de éxito de las cabras del grupo Intacto, incluyendo las bioestimuladoras	60
Figura 15. Promedio de las frecuencias de agresión emitida y recibida de acuerdo al grupo de dominancia	61
Figura 16. Promedio de las frecuencias de afiliación emitida y recibida de acuerdo al grupo de dominancia	62
Figura 17. Promedio de las frecuencias de emisión y recepción de montas por grupo de dominancia	63
Figura 18. Promedio de las frecuencias de micción por grupo de dominancia	64
Figura 19. Distribución temporal de la presentación del pico de LH en las cabras del grupo Intacto y sus bioestimuladoras	65
Cuadro 1. Presentación de los picos preovulatorios de la hormona luteinizante y sus tiempos desde la finalización del tratamiento a las hembras bioestimuladoras	66
Cuadro 2. Frecuencia (eventos/hora) del total de las conductas registradas en el experimento 2	67
Cuadro 3. Frecuencia (eventos/hora) de las interacciones sociales registradas en las cabras del grupo Intacto que presentaron o no pico de LH	68

RESUMEN

ALVAREZ RAMIREZ LORENZO. Efecto de la anosmia y la conducta social sobre la secreción de LH y ovulación de cabras anéstricas inducidas a ciclar mediante el efecto hembra. (Tutor: Dr. Luis Alberto Zarco Quintero. Comité tutorial: Dr. Héctor R. Vera Avila, Dr. Jaime Gallegos Sánchez y Dr. Francisco A. Galindo Maldonado).

La presencia de cabras en estro puede inducir la actividad reproductiva en sus compañeras anéstricas (efecto hembra). Con el objetivo de determinar el papel del sentido del olfato sobre la secreción de LH y ovulación de cabras anéstricas estimuladas mediante la presencia de hembras en celo, se realizaron dos experimentos. En el experimento 1, se utilizaron 20 cabras en anestro estacional para formar los siguientes grupos: **Intacto** (n=10), cabras intactas que fueron expuestas a la presencia de diez hembras con estro inducido mediante el uso de acetato de fluoregestona (FGA); y **Anósmico** (n=10), cabras con el sentido del olfato destruido mediante la irrigación de una solución de ZnSO₄ antes de ser expuestas a la presencia de diez cabras con estro inducido mediante el uso de FGA. Se consideró como el día cero del experimento al momento en que se retiró el progestágeno. Ningún animal de los grupos experimentales ovuló en respuesta a la presencia de hembras en estro. Se sugiere que la razón de la nula respuesta puede ser la baja proporción de hembras ovulando como resultado del tratamiento con el progestágeno, posiblemente por haber realizado el experimento con demasiada anticipación al inicio de la estación natural de reproducción.

El experimento 2 tuvo como objetivos determinar el papel del olfato y las interacciones sociales sobre la secreción de LH. Se utilizaron 25 cabras en anestro estacional para formar los siguientes grupos: **Intacto** (I, n=9), cabras intactas que fueron expuestas a la presencia de nueve hembras con estro inducido; **Anósmico** (A, n=9), cabras a las que se les destruyó el sentido del olfato como en el experimento 1 y posteriormente fueron expuestas a la presencia de nueve hembras con estro inducido; y **Testigo** (T, n=8), cabras intactas que no fueron expuestas a ningún tratamiento y se mantuvieron alejadas de las hembras con estro inducido. Las cabras del grupo I fueron divididas en tres grupos de dominancia de acuerdo al éxito obtenido en interacciones agonistas: dominancia baja, cabras con un índice de éxito entre 0.0-0.39; dominancia media, cabras con un índice de éxito entre 0.40-0.60; y dominancia alta, cabras con índice de éxito entre 0.61-1. La anosmia redujo en un 72% la proporción de hembras que mostraron pico de LH (I: 44.4% vs A: 12.5%). Ninguna cabra del grupo T presentó pico de LH. El pico de LH en el grupo I se presentó a las 56.5±11 horas; la única cabra del grupo A que tuvo pico de LH lo hizo a las 42 horas. Las concentraciones basales de LH fueron similares entre los grupos I, A y T. La presentación del pico de LH no se afectó por la dominancia del animal ni por la cantidad de agresión emitida o recibida. Los resultados obtenidos permiten sugerir que la ausencia del sentido del olfato reduce, pero no suprime la presentación del pico de LH y que la posición de dominancia no altera la secreción de la hormona en cabras en anestro estacional expuestas a la presencia de hembras en estro.

Palabras clave: EFECTO HEMBRA, BIOESTIMULACION SEXUAL, INDUCCION DEL ESTRO, LH, CONDUCTA SOCIAL, DOMINANCIA.

SUMMARY

Two experiments were conducted in order to determine the role of the sense of smell on LH secretion and ovarian responses of seasonally anestric goats to the presence of estrous females. In Experiment 1, 20 seasonally anestrous goats were allocated to one of two groups: **Intact** (n=10), intact goats that were exposed to the presence of ten females with induced estrus; **Anosmic** (n=10), goats with their sense of smell destroyed by irrigation of the nasal mucosa with ZnSO₄ and subsequently exposed to the presence of ten females with induced estrus. None of the animals in the experimental groups ovulated. It is suggested that the lack of response was due to the low number of females ovulating after the progestagen treatment, possibly due to the experiment being conducted too early in relation to the natural onset of the breeding season.

The aim of Experiment 2 was to determine the role of the sense of smell and social behaviour on LH secretion; 25 seasonally anestric goats were allocated to one of three groups: **Intact** (I, n=9), intact goats that were exposed to the presence of nine females with induced estrus; **Anosmic** (A, n=9), goats with their sense of smell destroyed as in Experiment 1 and subsequently exposed to the presence of eight females with induced estrus; and **Control** (C, n=8), intact goats isolated from the females with induced estrus. The goats in Group I were divided in three groups according to their success in aggressive interactions: Low dominance, goats with an index of success between 0.0-0.39; middle dominance, goats with an index of success between 0.40-0.60; and high dominance, goats with an index of success between 0.61-1. The percentage of females showing an LH peak was reduced by the supression of the sense of smell (I:44.4% vs A:12.5%). No one goat of the C group showed an LH peak. In group I, the LH peak was observed at 56.5±11 hours: the only goat in group A that showed an LH peak did it at 42 hours. The mean basal level of LH did not differ between groups I, A and T. The LH peak was not affected by the social dominance nor by the emitted or received aggression. These results suggest that the lack of the sense of smell can reduce but not supress the LH peak and that the social dominance does not alter the hormonal secretion in seasonal anestric goats exposed to the presence of estrus females.

Key words: FEMALE EFFECT, SEXUAL BIOSTIMULATION, ESTRUS INDUCTION, LH, SOCIAL BEHAVIOUR, DOMINANCE.

EFFECTO DE LA ANOSMIA Y LA CONDUCTA SOCIAL SOBRE LA SECRECION DE LH Y OVULACION DE CABRAS ANESTRICAS INDUCIDAS A CICLAR MEDIANTE EL EFECTO HEMBRA

INTRODUCCION

El término bioestimulación ha sido utilizado para referirse a la estimulación reproductiva que un animal ejerce sobre otro individuo. En cabras y ovejas, es bien conocido el efecto macho, mediante el cual la introducción repentina de machos induce la actividad reproductiva en una proporción considerable de las hembras que se encuentran en anestro. Recientemente se ha identificado un fenómeno similar al efecto macho, mediante el cual la presencia de hembras en estro puede inducir la actividad ovárica de hembras que se encuentran en anestro. A este fenómeno se le ha denominado efecto hembra directo, y tiene características que lo hacen comparable al efecto macho, obteniéndose en ambos, respuestas semejantes en magnitud.

En el efecto macho, la liberación de feromonas sexuales por parte del semental, ha sido considerada como uno de los factores estimulantes más importantes que se encuentran mediando el fenómeno. Lo anterior se deduce de trabajos en los que se ha logrado reproducir el efecto utilizando, exclusivamente, el olor característico del macho, además de otras investigaciones en que se ha probado que las hembras que carecen del sentido del olfato (anósmicas) tienen una respuesta reducida ante la introducción del semental. También se sabe que las relaciones de dominancia entre las hembras pueden afectar el momento en que se inicia la actividad sexual, siendo posible que los individuos de mayor jerarquía tengan prioridad en la manifestación de actividad reproductiva.

El efecto hembra podría estar mediado por mecanismos similares a los participantes en el efecto macho. La estimulación feromonal ha sido sugerida como uno de los factores más importantes en la mediación de la respuesta. Del mismo modo, se ha considerado que las interacciones sociales determinantes de la jerarquía podrían estar afectando la respuesta al contacto con hembras en estro. No se conoce, sin embargo, el papel de cada uno de estos factores en el efecto hembra. El objetivo del presente trabajo es determinar la importancia del sentido del olfato y del rango social sobre la respuesta de cabras anéstricas a la presencia de cabras en estro.

REVISION DE LITERATURA

En cabras y ovejas que se encuentran en anestro, cuando el inicio de la estación reproductiva está cercano, la exposición repentina al macho da como resultado el restablecimiento sincronizado de la actividad reproductiva (Ott *et al.*, 1980; Amoah y Bryant, 1984; Martin *et al.*, 1986; Chemineau, 1987; Walkden-Brown *et al.*, 1993a). En ambas especies, la introducción de los machos induce un rápido incremento en la frecuencia de secreción de los pulsos de la hormona luteinizante (LH), el cual es seguido por desarrollo folicular y un pico preovulatorio de LH que resulta en ovulación dentro de los primeros dos o tres días después de iniciarse la exposición (Martin *et al.*, 1986; Chemineau, 1987). Este fenómeno, comúnmente llamado “efecto macho”, tiene un gran potencial para incrementar la eficiencia reproductiva en cabras y ovejas al adelantar el inicio de la estación de apareamiento mediante la inducción anticipada de la actividad sexual (Shelton, 1960; Martin *et al.*, 1986; Chemineau, 1987).

Una de sus limitantes, sin embargo, es la pobre respuesta ovulatoria obtenida cuando el “efecto macho” se aplica en la época de anestro más profundo (primavera e inicios de verano). La falta de respuesta se debe en parte a una reducida sensibilidad de las hembras en dicha época (Chemineau, 1987). Otra parte del problema consiste en que durante la época de anestro los machos tienen una menor capacidad estimulante (Chemineau, 1983). La intensidad del “efecto macho” depende tanto del grado de contacto e interacción entre hembras y machos, como de la intensidad de los olores sexuales de los animales (Chemineau, 1987; Walkden-Brown *et al.*, 1993b) y ambos componentes del fenómeno están reducidos en las fases tempranas de la estación de anestro.

En la cabra, la primera ovulación inducida por la introducción del macho se asocia con conducta estral aproximadamente en un 60% de los casos (Chemineau, 1987). Esta primera ovulación es seguida por un ciclo corto, con duración promedio de seis días, en cerca del 75% de las hembras. Después del ciclo corto se presenta una segunda ovulación que en el 90% de las hembras está acompañada por conducta sexual. La duración del cuerpo lúteo que se forma después de la segunda ovulación es de vida media normal (Chemineau, 1987).

El intervalo entre la introducción de los machos y la primera ovulación, la manifestación de signos externos de estro durante dicha ovulación, y la frecuencia de ciclos cortos después de la inducción de ovulación son valores sujetos a variación. La variación depende de factores diferentes, tales como la profundidad del anestro en que se encontraban las hembras antes de la introducción de los machos, la duración del contacto entre los dos sexos, y el grado de contacto mismo (Chemineau, 1983; Martin *et al.*, 1986). Cuando la introducción de los machos se realiza durante la época de anestro profundo (más de 50% de hembras en anestro), la primera ovulación se retrasa de manera significativa comparada con la que se obtiene mediante la introducción de machos a hembras que se encuentran en anestro superficial (Lindsay y Signoret, 1980; Chemineau, 1987). De igual forma, la profundidad del anestro modifica la frecuencia de aparición de estros conductuales asociados a la primera ovulación, así como la presentación de ciclos cortos, de manera que mientras más profundo es el anestro menor será la presentación de conductas de estro y mayor la existencia de ciclos cortos (Chemineau, 1983; Chemineau, 1987).

La intensidad del estímulo proporcionado por los machos también puede modificar el porcentaje de hembras que responden, siendo menor cuando machos y hembras son separados por un cerco de malla que cuando se encuentran en contacto total (Shelton, 1960; Pearce y Oldham, 1988). De la misma forma, cuando se encuentra un pasillo de por medio la estimulación se vuelve más débil que cuando existe un contacto directo (Chemineau, 1987). La proporción de machos en el lote de hembras es otro factor importante que puede modificar las características de la respuesta, el incremento en el número de machos aumenta la tasa de ovulación de las hembras que responden (Chemineau, 1987). Otros factores como la época del año, la nutrición de ambos sexos y la raza del macho pueden modificar la respuesta (Tervit y Peterson, 1978; Chemineau, 1983; Walkden-Brown *et al.*, 1993c).

El “efecto macho” es más eficiente en la inducción de actividad sexual en razas de baja estacionalidad, como son las originarias de regiones cercanas al ecuador, que en razas de latitudes altas (Chemineau, 1987). Sin embargo, aún en razas que muestran una buena respuesta se requiere un tratamiento con progestágenos antes de la introducción de los machos si se quiere obtener una buena fertilidad en la primera ovulación, ya que el

pretratamiento con progestágenos evita que el cuerpo lúteo que se forme después de la primera ovulación regrese en forma prematura (Chemineau, 1985; Chemineau, 1987).

La capacidad de los machos de inducir una respuesta ovulatoria aumenta si previamente son expuestos a hembras en estro (Knight, 1985; Knight *et al.*, 1985; Knight y Gibb, 1990; Walkden-Brown *et al.*, 1993c). En cabras, Walkden-Brown *et al.* (1993c) reportaron el fenómeno al que denominaron “efecto hembra indirecto” o mediado por el macho. Estos autores encontraron que la estimulación de los machos mediante el contacto con hembras en celo por un periodo de dos días resultó posteriormente en una mayor capacidad de inducir el estro y ovulación a las hembras anéstricas. Este efecto indirecto de la hembra en celo se puede considerar como un fenómeno de facilitación social, que se manifiesta al ponerlas en contacto con el macho. Es probable que el incremento en la secreción de LH y testosterona que se produce en el macho al estar en presencia de hembras en estro (Howland *et al.*, 1985) provoque cambios en la conducta de éste y en su producción de feromonas, lo que podría aumentar su capacidad de estimular la respuesta ovulatoria en las hembras anéstricas con las que tiene contacto (Walkden-Brown, 1991). Así, al inducirse nuevas hembras al celo la respuesta podría retroalimentarse positivamente.

Por otra parte, la introducción de hembras en celo durante la fase de transición entre el anestro y la época reproductiva puede, también, estimular la actividad estral y ovárica en hembras estacionalmente anéstricas (Oldham, 1980; Bouillon *et al.*, 1982; Knight, 1985). Aunque se ha argumentado que los resultados de estos investigadores fueron debidos a la cercanía de los machos con las hembras, trabajos más recientes que se realizaron en ausencia de machos han probado la existencia del fenómeno como un efecto directo de la hembra en estro sobre la hembra en anestro estacional, tanto en cabras (Walkden-Brown *et al.*, 1993c; Restall *et al.*, 1995; Alvarez *et al.*, 1999), como en ovejas (Zarco *et al.*, 1995). La respuesta en hembras anéstricas obtenida mediante la introducción de hembras en estro tiene características similares a la alcanzada con la introducción de sólo machos, machos y hembras en estro, y machos estimulados (Walkden-Brown *et al.*, 1993c; Restall *et al.*, 1995; Zarco *et al.*, 1995; Alvarez *et al.*, 1999).

La primera respuesta ante la introducción de las hembras en estro es la elevación, al igual que en el “efecto macho”, de la concentración plasmática de LH (Alvarez *et al.*, 1999).

El tiempo en que se alcanza el pico preovulatorio de dicha hormona sólo se retrasa por escasas diez horas al compararlo con el de las hembras inducidas a ovular hormonalmente, y presenta características similares a las reportadas en la especie caprina para picos preovulatorios no inducidos (Ritar *et al.*, 1983; Greyling y Van Niekerk, 1990).

Las cabras expuestas a las hembras en estro presentan una respuesta ovulatoria sincronizada, seguida por una recaída al estado de anestro en la mayoría de ellas, al igual que una proporción variable de ovulaciones silenciosas (Walkden-Brown *et al.*, 1993c; Alvarez *et al.*, 1999). Ello marca una ligera diferencia del fenómeno con respecto al “efecto macho”, en el cual las hembras exhiben una respuesta de actividad sexual sincronizada que se mantiene y regulariza después de la segunda ovulación (si la introducción del macho se realizó en el tiempo correcto - época de transición - las hembras tenderán a continuar su actividad de una manera cíclica normal; Chemineau, 1987).

La naturaleza transitoria de la respuesta ovulatoria a la introducción de las hembras en estro puede ser debida a la brevedad del tiempo de exposición al estímulo de la hembra en celo. Mientras que en los experimentos en que se ha evaluado el “efecto macho” la exposición a éste es continua, la duración de la exposición a las hembras en celo difícilmente ha sido mayor de 48 horas, lo cual implica una menor duración del estímulo. Por otro lado, la intensidad del estímulo podría ser dada, en parte y al igual que en el “efecto macho”, por la proporción de hembras en estro introducidas. No existen, sin embargo, trabajos en que se hayan evaluado estas hipótesis.

Papel del sentido del olfato en la respuesta a los fenómenos de bioestimulación

La mayoría de los mamíferos poseen dos sistemas olfatorios:

- 1) El *sistema olfatorio principal* (SOP), el cual recibe los estímulos sensoriales desde la mucosa olfatoria y se conecta al resto del sistema nervioso central vía el bulbo olfatorio principal. Al SOP se le han atribuido funciones generalizadas como “analizador” de químicos ambientales que no portan un significado tan preciso (Meredith, 1991), sin embargo, algunos hallazgos pueden contradecir lo anterior.
- 2) El *sistema olfatorio accesorio* (SOA), que recibe los estímulos del órgano vomeronasal (OVN) y conecta a otros centros en el cerebro vía el bulbo olfatorio accesorio. En mamíferos, el SOA parece especializarse en la detección de señales químicas

(feromonales) portadoras de información específica sobre el sexo, estado reproductivo y orden social (dominancia) del emisor (Meredith, 1991).

Algunas respuestas conductuales y hormonales que se cree son determinadas por la estimulación del SOA en animales inexpertos, pueden ser controladas por el SOP en individuos más experimentados, posiblemente debido a un proceso de aprendizaje para usar vías olfativas en la identificación de una situación conductual previamente indicada por vías del órgano vomeronasal. La remoción del OVN o su aislamiento nervioso dañan al nervio terminal (*nervus terminalis- NT*), nervio craneal de función desconocida que conecta las áreas olfativas de la nariz con el prosencéfalo; dicho nervio ha sido implicado en la comunicación feromonal de peces y roedores, de modo que los efectos de algunas carencias del OVN podrían ser de hecho debidas al daño del *NT*, y por lo tanto a una incapacidad funcional del SOP (Meredith, 1991).

En ambos sistemas existen vías nerviosas desde los bulbos olfatorios hasta el hipotálamo. Dichas vías podrían ser muy importantes, puesto que conectan con centros que controlan eventos relacionados con la conducta sexual y la reproducción, particularmente los que controlan la secreción de LH. Esto hace suponer que los efectos de las feromonas podrían ser mediados a través de éstas conexiones en una gran variedad de especies (Martin *et al.*, 1986; Meredith, 1991).

El sentido del olfato se encuentra relacionado con la reanudación de la actividad reproductiva provocada por el macho en hembras anéstricas. En 1972, Morgan *et al.* concluyeron que el “efecto macho” es mediado por el estímulo a receptores olfativos en la hembra, al encontrar que el porcentaje de ovejas con el sentido del olfato dañado que respondían presentando estro, y que posteriormente quedaban gestantes, era significativamente menor al presentado en el grupo de las hembras intactas. Además, la exposición de hembras anéstricas exclusivamente al olor del macho cabrío es suficiente para inducir ovulaciones, aunque el porcentaje de animales ovulando (22%) es menor al obtenido mediante el contacto directo con el macho (69%) (Shelton, 1980).

En ovejas, la respuesta al “efecto macho” también es debida, al menos en parte, a las feromonas presentes en la lana del carnero; al colocar lana de carnero en máscaras usadas por las hembras se ha logrado una respuesta sexual considerable y significativamente

diferente a la observada en el grupo de hembras no expuestas (Knight *et al.*, 1983). De la misma forma, en cabras, la utilización del olor del macho cabrío (colocando el vellón en máscaras o directamente en el corral de las hembras) puede inducir actividad ovulatoria en hembras anéstricas (Claus *et al.*, 1990) aunque con una eficiencia siempre menor a la lograda con el contacto total (Shelton, 1980; Chemineau *et al.*, 1986; Cohen-Tanoudji *et al.*, 1986).

La supresión del sentido del olfato (anosmia) disminuye significativamente el porcentaje de hembras que ovulan en respuesta a la introducción del macho. Dicha disminución es de aproximadamente un 50% comparada con la respuesta del grupo intacto (Chemineau *et al.*, 1986). Sin embargo, la existencia de respuesta aún en las hembras anósmicas indica que existen otras vías de percepción que la hembra puede usar o potencializar cuando el olfato no funciona. La existencia e importancia de esas vías distintas a la olfacción han sido ya observadas (Morgan *et al.*, 1972; Cohen-Tannoudji *et al.*, 1986; Pearce y Oldham, 1988; Walkden-Brown *et al.*, 1993b), y en la actualidad se considera que el “efecto macho” es mediado por un complejo conjunto de estímulos provenientes del macho, y que la respuesta a dichos estímulos será afectada por la intensidad y duración de exposición a estos (Walkden-Brown *et al.*, 1993c). Así, en el “efecto macho”, la eliminación del sentido del olfato en la hembra reduce pero no suprime por completo su respuesta, debido a que las hembras detectan al macho usando otros sentidos que podrían no jugar un papel importante en las hembras intactas (Chemineau *et al.*, 1986).

Al igual que en el “efecto macho”, los estímulos olfativos (feromonales) podrían estar involucrados en la estimulación sexual dada por las hembras en estro a otras hembras (Quispe, 1989; Zarco *et al.*, 1995; Alvarez *et al.*, 1999). La observación anterior se deriva de trabajos de inducción o sincronización estral en los cuales las hembras de los grupos testigo sin tratamiento que se mantenían en corrales adyacentes a las hembras inducidas o sincronizadas hormonalmente presentaban una actividad ovárica simultánea anormalmente alta (Quispe, 1989). Esta actividad inducida es más alta mientras más cerca se encuentren las hembras anéstricas al corral de las hembras en estro inducido o sincronizado, pero aún en corrales lejanos se presenta una respuesta considerable, lo que sugiere la posibilidad de que

el fenómeno sea mediado, entre otros factores, por estímulos feromonales (Zarco *et al.*, 1995).

Papel de las interacciones sociales en la respuesta a los fenómenos de bioestimulación

Las interacciones sociales juegan, también, un papel importante en la determinación de la respuesta ovulatoria de las ovejas expuestas al “efecto macho”. La alta frecuencia de conductas sexuales características del macho se asocia con una mayor incidencia de ovulación en las hembras expuestas. El incremento en la respuesta ovulatoria en estos casos podría ser debido a un efecto sinérgico de los estímulos conductuales y olfativos (Rodríguez-Iglesias *et al.*, 1991).

La respuesta de las hembras anéstricas ante la presencia de otras hembras en estro también podría verse afectada por las relaciones de dominancia entre éstas y las hembras utilizadas como bioestimuladoras. La dominancia en cabras es un fenómeno relativamente estable que está determinado principalmente por el peso corporal, tamaño de los cuernos y la edad (Conway *et al.*, 1996; Matshuzawua y Shiraishi, 1992). El animal dominante se encuentra en una posición estable que no está sujeta a las mismas presiones agonistas experimentadas por el resto de los miembros del rebaño (Matshuzawua y Shiraishi, 1992) asegurándole la prioridad en el acceso a los recursos principales. La condición de dominancia suele decidirse basándose en el resultado de los encuentros agonísticos entre los individuos del grupo. Los encuentros agonísticos se definen como cualquier acción en la cual un animal va hacia otro, propiciando que el segundo deje su lugar y se desplace a otro sitio (Conway *et al.*, 1996). Por otro lado, las diferencias individuales en la manera en que interactúan, agresiva y afiliativamente, son de gran importancia para la motivación del comportamiento sexual de dicho sujeto con respecto al resto del grupo, y su respuesta a diferentes estímulos ambientales (Algers, 1991; Galindo, 1994).

En cerdas, la estrategia utilizada por algunos individuos para enfrentar al grupo en que se desenvuelven, puede ser tan importante como el éxito alcanzado en interacciones agonísticas (Mendl *et al.*, 1992), ello marca una fuerte influencia sobre la reproducción. Así, las hembras que logran desplazar a un gran número de sus compañeras mediante interacciones agonísticas, presentan un mejor comportamiento reproductivo y fisiológico que aquellas con poco éxito en el desplazamiento agresivo. Estas últimas muestran un mayor

grado de estrés que aquellas que permanecen totalmente inactivas y que no participan de manera importante en interacciones sociales. Como consecuencia, algunos aspectos reproductivos se ven afectados (Mendl *et al.*, 1992).

La actividad sexual de los animales de baja jerarquía es generalmente suprimida en presencia de los animales dominantes (Sapolsky, 1987; Von Borell, 1995). El bajo rango social puede también afectar la conducta sexual de las hembras, y el estrés social resultante puede interferir con la secreción preovulatoria de LH, causando la falta de conducta estral y de ovulación (Paterson y Pearce, 1989; Brann y Mahesh, 1991; Von Borell, 1995). En otras especies, como ratones (Pennycuik, 1972), vacas (Wagon *et al.*, 1972) y monos (Abbott *et al.*, 1981) la posición social de los animales influye sobre la ocurrencia del estro; animales de baja jerarquía social muestran, con frecuencia, depresión de los signos de celo o caen en anestro. En cerdas, la frecuencia y características de la conducta estral se relacionan con la cantidad de agresión recibida, de forma que las hembras que reciben el mayor número de conductas agresivas muestran un menor comportamiento estral al compararlas con sus compañeras de otro rango social (Pedersen *et al.*, 1993).

Existen algunas evidencias de que las interacciones sociales pueden estar involucradas en el “efecto macho” (Rodríguez-Iglesias *et al.*, 1991). Utilizando, en experimentos repetidos, la misma proporción de hembras en celo como elementos bioestimuladores, Restall *et al.* (1995) encontraron una diferencia significativa en el número de hembras anéstricas que respondían con ovulación, lo que sugiere que otros factores podrían estar involucrados en la respuesta al efecto hembra. Al igual que en el “efecto macho”, la sensibilidad de las hembras anéstricas al estímulo dado por la hembra en estro podría ser alterada por factores sociales que facilitan o dificultan la respuesta sexual.

Se sabe que la exposición continua de un animal a factores estresantes puede aumentar sus concentraciones plasmáticas de hormona adrenocorticotrópica (ACTH) y esteroides corticales (Ladewig, 1987), al igual que la prolactina (Laming *et al.*, 1975). Los corticoesteroides pueden bloquear la ovulación inhibiendo la secreción de LH y estradiol (Barb *et al.*, 1982; Liptrap y Cummings, 1991), mientras que la prolactina podría estar involucrada en la regulación de la secreción de las gonadotropinas (Varley y Foxcroft, 1990). Al término estrés se le ha definido de diversas formas, su aplicación en etología

comprende la exposición a condiciones desfavorables que provocan efectos adversos o desbalances entre demandas ambientales y capacidad de respuesta (Wingfield *et al.*, 1997). Otros autores lo han considerado como cualquier condición adversa que tienda a romper el funcionamiento normal del organismo provocando efectos adversos sobre el bienestar animal (Carpenter, 1996). Dentro de tales situaciones se ha mencionado a la transportación, la sobrepoblación, peleas constantes y las condiciones relacionadas con la pertenencia a cierto rango social. En situaciones de estrés, el hipotálamo responde con la secreción de la hormona liberadora de corticotropina (CRH) la que, en la hipófisis, estimula la liberación de la hormona adrenocorticotrópica (ACTH). Esta última actúa sobre la corteza adrenal para estimular la síntesis y secreción de esteroides corticales, principalmente glucocorticoides. Hay evidencia de que el estrés puede actuar en todos los componentes del eje hipotálamo-hipófisis-gonadal, bloqueando el proceso reproductivo mediante la actividad adrenal (Moberg, 1991). Simulando situaciones de estrés crónico, la administración de glucocorticoides exógenos (Dubey y Plant, 1985) o de CRH (Rivier y Vale, 1984; Xiao y Ferin, 1988) inhiben la secreción de GnRH, afectando de forma indirecta la secreción de LH. En otros trabajos se ha encontrado un efecto directo de dichas hormonas sobre la capacidad de la hipófisis para secretar la gonadotropina (Suter y Schwartz, 1985). En ovejas (Matteri *et al.*, 1984) y vacas (Matteri y Moberg, 1982; Moberg, 1991) las situaciones de estrés reducen considerablemente la cantidad de LH secretada en respuesta a la GnRH, resultando en el retraso de la ovulación, ausencia misma del evento, aumento en la duración del ciclo y una menor manifestación de la conducta estral. En ovejas expuestas al efecto macho (Martin *et al.*, 1981) las situaciones estresantes y los niveles elevados de glucocorticoides disminuyen significativamente la cantidad de animales con pico de LH y ovulación. Una gran cantidad de estudios ha confirmado los efectos adversos del estrés sobre la reproducción (Matteri y Moberg, 1982; Liptrap y Cummings, 1991; Liptrap y Viveiros, 1993; Viveiros y Liptrap, 1995), sin embargo, tal condición fue simulada administrando exógenamente las hormonas del estrés por periodos prolongados y mediante la exposición de los animales a experiencias estresantes totalmente artificiales. Ello podría estar provocando niveles de actividad adrenal que difícilmente se lograrían exponiendo al individuo a situaciones naturales en las que, si bien se obtiene una elevación importante en los niveles de las

hormonas mencionadas, no está claro si las condiciones pudiesen equipararse. Además, en condiciones naturales el individuo tendría la oportunidad de recurrir a mecanismos propios para enfrentar la situación estresante (Friend, 1991), alternativa con la que no cuenta cuando se le administran los glucocorticoides de manera exógena o se le expone a situaciones de las que no puede escapar.

Además del efecto inhibitorio de los glucocorticoides sobre la actividad del eje hipotálamo-hipófisis-gonadal, deberá considerarse el posible efecto del escaso acceso al alimento, característica también constante en los animales subordinados. Lo anterior ya fue sugerido por Conway *et al.* (1996) en cabras al encontrar que en animales subordinados se reducen los niveles de glucosa y aumentan los de cortisol, lo que conjuntamente podría estar alterando el funcionamiento reproductivo. Así, pertenecer a grupos de baja dominancia significaría, además, una mayor dificultad para acceder al alimento, con lo que los efectos inhibitorios sobre la actividad sexual aumentarían. Resulta interesante, sin embargo, que algunos autores no hayan encontrado efectos adversos de la posición de dominancia dentro del grupo sobre la conducta sexual (Pritchard *et al.*, 1997) o del estrés sobre la secreción de LH (Thun *et al.*, 1996). Esto último puede ser explicado por el tiempo en que las hormonas del estrés se encuentran presentes en la circulación, ya que las elevaciones agudas no afectan de manera negativa, sino que mejoran la respuesta a la GnRH (Liptrap y Raeside, 1983) y los niveles de esteroides sexuales (Liptrap y Raeside, 1975; Tancin *et al.*, 1996). A pesar de la importancia del tema en la especie caprina, no existen trabajos disponibles que aborden el punto como principal objetivo.

Algunos estudios de las interacciones sociales se han enfocado directamente en las estrategias conductuales utilizadas por los animales para enfrentar el ambiente social. En comportamiento animal, a la estrategia social se le define como una conducta o colección de patrones conductuales utilizados por un individuo con el fin de obtener un propósito particular (Mendl y Deag, 1995). La idea de que los individuos utilicen diferentes tácticas para enfrentar un problema particular subraya la posibilidad de que diferentes acercamientos conductuales a un reto pueden ser igualmente exitosos (Dominey, 1984). Por lo menos se han identificado dos respuestas alternativas (estrategias alternativas) ante las interacciones agonísticas, 1) conducta adoptada por los individuos de una población que permanecen

alerta, evaden o se defienden siempre ante ataques de sus compañeros y suelen participar en la mayor parte de las interacciones del grupo (grupo activo), y 2) conductas en las que el individuo se muestra inactivo, sin presentar defensa ante ataques y manifiesta poca respuesta a estímulos externos (grupo inactivo) (Von Holst *et al.*, 1983; Sapolsky y Ray, 1989). A la clasificación mencionada se le ha agregado un grupo intermedio, en el que los individuos participan medianamente en las interacciones de la población (Mendl *et al.*, 1992; Pedersen *et al.*, 1993). A diferencia de los otros dos, el grupo de los individuos inactivos estaría optando por “defenderse” adoptando conductas que disminuyen el estímulo para ser agredidos por parte de los vencedores, en consecuencia, recibiría menor cantidad de ataques directos y los efectos del estrés social resultante podrían ser diferentes.

Los animales reciben consecuencias más adversas cuando inician una interacción agresiva y la pierden que cuando son agresivos y ganan, o cuando no son agresivos y se involucran en pocas interacciones (Mendl *et al.*, 1992). Cuando, a pesar de su nulo éxito, los individuos insisten en el uso de la agresión, se exponen a consecuencias más estresantes que las obtenidas por los que recurren a otra estrategia conductual. En términos de las consecuencias en el estado fisiológico y la salud, la estrategia general que usa el animal para responder al ambiente social es, probablemente, más importante que el rango social alcanzado. Así, los individuos que son dominantes y exitosos en sus interacciones dentro del grupo pueden recurrir a diferentes métodos para obtener tal posición. En primates, Sapolsky y Ray (1989) demostraron que los individuos dominantes difieren en sus patrones conductuales y fisiológicos, encontrando menores niveles de cortisol en los animales capaces de distinguir entre amenazas francas y conductas neutrales de un rival, o que son capaces de controlar una situación que involucra amenazas y peleas. Los machos que, siendo dominantes no muestran tal capacidad, presentan niveles de cortisol similares a los presentes en los individuos subordinados expuestos a mayores niveles de agresión.

Así, si bien es cierto que una amplia gama de factores puede influir sobre las características de la respuesta a este tipo de fenómenos de bioestimulación, el olfato puede jugar un papel importante en su manifestación. No se conocen, sin embargo, trabajos encaminados a determinar la participación del SOP en la respuesta al efecto hembra en

mamíferos domésticos. Asimismo, es necesario generar mayor información acerca del efecto de la conducta social sobre patrones de actividad reproductiva en especies como la cabra.

OBJETIVOS

El objetivo del primer experimento de este trabajo fue determinar si el sentido del olfato es necesario para la expresión del efecto hembra en las cabras anéstricas. Adicionalmente, se planteó el segundo experimento para determinar el efecto de la anosmia y las interacciones sociales sobre la respuesta a la estimulación provocada por las cabras en estro.

HIPOTESIS

La condición de anosmia y el bajo rango social influyen negativamente sobre la respuesta a la bioestimulación de la actividad reproductiva en cabras anéstricas provocada por la introducción de hembras en estro.

OBJETIVOS

El objetivo del primer experimento de este trabajo fue determinar si el sentido del olfato es necesario para la expresión del efecto hembra en las cabras anéstricas. Adicionalmente, se planteó el segundo experimento para determinar el efecto de la anosmia y las interacciones sociales sobre la respuesta a la estimulación provocada por las cabras en estro.

HIPOTESIS

La condición de anosmia y el bajo rango social influyen negativamente sobre la respuesta a la bioestimulación de la actividad reproductiva en cabras anéstricas provocada por la introducción de hembras en estro.

MATERIAL Y METODOS

Localización geográfica

Se llevaron a cabo dos experimentos en el Centro de Enseñanza Práctica e Investigación en Producción y Salud Animal (CEPIPSA) perteneciente a la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia de la Universidad Nacional Autónoma de México, ubicado en el kilómetro 29 de la carretera federal México-Cuernavaca, en la Delegación de Tlalpan, D.F., a una altura de 2760 msnm, a 19° 13' latitud Norte y 99° longitud Oeste. El clima de la zona es de tipo C (W) (W) b (ij), que corresponde al semifrío-semihúmedo con lluvias en verano, según la modificación al sistema de clasificación climatológica de Köepen (García, 1981). La precipitación pluvial anual es de 800 a 1,200 mm y la temperatura promedio de 10°C.

Experimento 1

Este experimento se diseñó para determinar si el sentido del olfato es necesario para la expresión del efecto hembra en cabras en anestro estacional.

Animales

El experimento se realizó en los meses de mayo y junio, correspondientes a la época de transición hacia la estación reproductiva en las cabras utilizadas (Valencia *et al.*, 1988; Arvizu, 1995). Se utilizaron como animales experimentales 20 cabras adultas de las razas Alpina Francesa, Toggenburg, Saanen y Anglo Nubia, asegurándose que la distribución por grupo fuera homogénea. Las hembras fueron previamente confirmadas en anestro mediante la determinación de concentraciones plasmáticas de progesterona menores a 1 ng/ml en tres muestreos de sangre consecutivos con intervalos de 4 días entre cada uno de ellos. Las hembras estuvieron totalmente separadas de los machos desde el mes de enero y hasta que terminó el experimento. Como tratamiento bioestimulador se utilizaron 20 cabras a las que se les indujo la actividad ovárica mediante la aplicación de esponjas vaginales conteniendo acetato de fluorogestona (FGA, Chrono-Gest®, Intervet México) por un periodo de 12 días, acompañado de la aplicación de 300 UI de gonadotropina de suero de yegua gestante (PMSG, Folligon®, Intervet México) al momento de retirar la esponja.

Procedimiento experimental

Las 20 hembras identificadas en anestro en la forma ya mencionada se asignaron aleatoriamente a los siguientes grupos experimentales: **Intacto** (I, n=10) y **Anósmico** (A, n=10). En cada grupo se introdujeron, además, 10 hembras bioestimuladoras previamente inducidas al estro conforme a lo ya descrito. Se consideró como el día cero del experimento a aquel en el que se retiró el dispositivo intravaginal y se aplicó la PMSG a las cabras bioestimuladoras (Alvarez *et al.*, 1999).

Inducción de la anosmia

En las hembras del grupo Anósmico, la mucosa nasal fue destruida un mes antes de que iniciara el tratamiento con las hembras bioestimuladoras; ello se logró mediante la irrigación de una solución de sulfato de zinc ($ZnSO_4$) 1% y clorhidrato de procaína 3% en la forma descrita por Poindron (1974). Para asegurar el mantenimiento de la condición de anosmia por lo menos durante dos meses, se realizó una segunda irrigación ocho días después de haber aplicado la primera (Poindron, 1998, comunicación personal). La mucosa nasal del grupo Intacto fue irrigada con solución salina fisiológica.

La anosmia se verificó dos veces al día con la ayuda de pruebas conductuales de repulsión en presencia de excremento de perro (Poindron, 1974) y puma, empezando en el momento de la segunda irrigación y continuando durante todo el experimento, poniendo especial atención en los días en que se esperaba el celo en las hembras bioestimuladoras.

Toma de muestras sanguíneas

En los animales experimentales se tomaron dos muestras de sangre por semana durante 4 semanas a partir del día 0. Las muestras de sangre se obtuvieron por punción yugular en tubos heparinizados y se centrifugaron a 3500 rpm durante 10 minutos; el plasma colectado se mantuvo congelado a $-20^{\circ}C$ hasta su análisis. En dichas muestras se determinaron las concentraciones de progesterona mediante radioinmunoanálisis, utilizando un KIT comercial de ICN (ICN Pharmaceuticals, Inc. Costa Mesa, CA, USA), con la finalidad de determinar la ocurrencia de fases lúteas indicativas de ovulación. Se consideró que había ocurrido ovulación cuando las concentraciones de progesterona se elevaban a más de 1 ng/ml durante al menos dos muestreos consecutivos. Con el objetivo de determinar las concentraciones plasmáticas de LH, 20 horas después del retiro de las esponjas se

comenzaron a obtener muestras sanguíneas cada dos horas de todas las cabras, tanto en los grupos experimentales como en las bioestimuladoras. Las muestras se continuaron obteniendo durante 60 horas. La sangre fue centrifugada y el plasma se almacenó como se mencionó anteriormente hasta su análisis mediante el método de radioinmunoanálisis desarrollado por Perera *et al.* (1992). Se consideró que ocurría un pico preovulatorio de LH cuando las concentraciones de la hormona rebasaban los 5 ng/ml (Evans y Robinson, 1980; Ritar *et al.*, 1983; Greyling y Van Niekerk, 1990) y disminuían posteriormente.

Variables medidas

Las variables que se analizaron en este experimento fueron: el porcentaje de hembras con ovulación después del tratamiento, porcentaje de hembras con pico preovulatorio de LH, y el intervalo desde el día 0 al pico de LH.

Experimento 2

Este experimento permitió, además de repetir la evaluación planteada en el experimento 1, analizar el efecto de las interacciones sociales en la respuesta al efecto hembra.

Animales

El experimento se realizó durante el mismo período del año que el experimento 1, utilizando además animales de las mismas características raciales, edad y condición reproductiva. Se usaron como animales experimentales 25 cabras adultas identificadas en anestro en la forma ya descrita, y como tratamiento bioestimulador 18 cabras con estro inducido en la misma forma que para el experimento 1.

Alimentación

A todos los animales se les proporcionó la misma dieta y a la misma hora durante todo el experimento, consistente en heno de avena y ensilado, alfalfa y concentrado, en un horario de 8:00, 12:00 y 15:00 horas respectivamente.

Procedimiento experimental

Considerando los resultados negativos en cuanto a respuesta al efecto hembra obtenidos en el experimento 1 y que ello pudiera estar asociado al grado de anestro en que se encontraban los animales utilizados, se decidió iniciar el segundo experimento dos semanas después con el fin de estar mas cerca del inicio normal de actividad reproductiva y

de esa manera procurar una disminución en el grado de anestro en los animales experimentales. Además, se optó por utilizar una dosis de 400 UI de PMSG para cada animal bioestimulador, con el fin de mejorar su respuesta al tratamiento de inducción de estro y reforzar así el efecto estimulador sobre las hembras anéstricas. Las 25 hembras en anestro se dividieron en los siguientes grupos experimentales: **Intacto (I, n=9)** que fueron tratadas con la presencia de 9 hembras en estro inducido (EI, bioestimuladoras de intactas) como en el experimento 1, **Anósmico (A, n=8)** que recibieron como tratamiento la presencia de 9 hembras en estro inducido (EA, bioestimuladoras de anósmicas), y **Testigo (T, n=8)** que no fueron expuestas a ningún tratamiento y se mantuvieron totalmente aisladas de las hembras en estro. La distribución de las razas fue homogénea en todos los grupos formados.

La inducción de la anosmia se realizó en la forma ya descrita. A diferencia del experimento 1, solo se obtuvieron muestras sanguíneas para la determinación de LH. El análisis hormonal se realizó mediante la misma metodología.

Estudio conductual

Inicialmente se utilizó la técnica de muestreo *ad libitum* para realizar un estudio preliminar de la conducta social en el mismo grupo de hembras a utilizar, y de esta manera crear el etograma que se usó posteriormente. En el etograma se incluyeron interacciones agresivas como topeteos, amenazas, persecución y peleas directas; interacciones afiliativas como acicalamiento; interacciones sexuales como montas, intentos de monta y olfateo (Addison y Baker, 1982; Galindo, 1994).

La conducta consiste en un flujo continuo de movimientos y eventos; antes de ser cuantificado, dicho flujo debe ser dividido en unidades más sencillas de observar o categorías. Las *categorías conductuales* a observar se definieron como sigue:

Conductas agonistas

Amenazas: conducta en la que una cabra adopta posiciones que indican su intención de golpear a otra; en ella, un individuo se acerca a otro con la cabeza abajo y embiste sin que se involucren contactos físicos (Figura 1).

Evasión: conducta de una cabra que se aleja de otro individuo con o sin interacción previa entre ambos. La consecuencia directa de la evasión se registró como desplazamiento (Figura 2).

Topeteos: serie de conductas en que se incluyen casi todas las confrontaciones físicas que van desde un choque moderadamente violento de cabezas hasta interacciones acompañadas por levantamiento y embestidas, siempre con contacto físico. Estas conductas generalmente ocurren cuando dos cabras se encuentran cerca del comedero o bebedero y cuando se introducen animales extraños al grupo (Figura 3).

Persecución: conducta en la que una cabra se mueve intencionalmente hacia otro animal provocando su huida en seguimiento de por lo menos 3 metros.

Conductas afiliativas y sexuales

Se incluyeron, además, conductas sexuales y otras que no implican agresión ni evasión.

Monta: conducta en la que una cabra salta colocando sus miembros anteriores sobre la parte trasera de otro animal, obteniendo como respuesta la aceptación al evento (Figura 4).

Intento de monta: una cabra salta colocando sus miembros anteriores sobre la parte trasera de otro animal sin la aceptación del individuo receptor de la conducta (Figura 5).

Olfateo: conducta exploratoria en la que una cabra olfatea cualquier parte de otro individuo (Figura 6).

Banderilleo: una cabra mueve vigorosamente la cola en dirección horizontal como respuesta a una interacción no agonista con otro animal. Se tuvo cuidado de no registrar el evento en respuesta a insectos.

Flehmen: una cabra estira el cuello hacia arriba, levanta el labio superior y descubre la entrada a la cavidad oral en respuesta a la exploración olfativa del ambiente, de otro animal o su orina. (Figura 7).

Acicalamiento: conductas en las que una cabra frota su lengua, hocico, dientes, costado o parte de su cabeza sobre alguna parte de otro animal con la aceptación del último (Figura 8).

Una vez definido el etograma se realizaron observaciones en todos los animales del grupo Intacto, divididas en dos periodos: 1) *antes* de la presentación esperada del celo en las hembras bioestimuladoras, que inició 8 días antes de que se retiraran las esponjas vaginales a dichas hembras, y 2) *después*, que inició 48 horas después de que se retiraron las esponjas y

tuvo una duración de 6 días. Esto se realizó con la finalidad de conocer los cambios en la estructura social en respuesta a la presentación de actividad sexual. En ambos periodos se usaron 3 horas diarias de observación, logrando obtener un total de 48 horas para los dos periodos juntos. Para cada día de observación se utilizó un registro continuo y la hora de inicio varió día con día entre las 8:00, 12:00 y 15:00 horas con el fin de obtener información alternadamente de diferentes periodos activos del día. Se utilizó la técnica de *muestreo conductual* (Martin y Bateson, 1990) para obtener información acerca de la experiencia individual en interacciones agonistas y afiliativas que se presentaron en los animales antes y después de que a las hembras inducidas hormonalmente se les retiraran las esponjas. Se usó una hoja de registro para conducta social que incluía conducta del emisor, conducta del receptor y consecuencia de la interacción (Anexo 1). De acuerdo a esto se calcularon las frecuencias por hora de las interacciones agresivas, afiliativas y sexuales de cada cabra. Además se calcularon índices de dominancia (éxito) de la siguiente manera:

$$\text{Índice de éxito } (I_e) = \frac{\text{Número de individuos que es capaz de desplazar}}{\text{Núm. de individuos que es capaz de desplazar} + \text{Núm. de individuos que la desplazan}}$$

Para el propósito del análisis de la información conductual, los animales del grupo Intacto (incluidos los bioestimuladores) fueron divididos en tres grupos de acuerdo a su índice de éxito (I_e) en encuentros agonísticos. La clasificación fue como sigue: individuos de baja (I_e entre 0.0-0.39), media (I_e entre 0.40-0.60) y alta dominancia (I_e entre 0.61-1).

Variables medidas

En este experimento se determinó, además de lo descrito en el experimento 1 para el caso de la LH, la correlación entre los periodos de antes y después de la presentación del celo para la frecuencia de las interacciones agresivas, las interacciones afiliativas y el índice de éxito. Se compararon, además, las frecuencias de conductas agresivas, afiliativas y sexuales en cada grupo de dominancia, al igual que el índice de éxito de los animales que respondieron presentando pico preovulatorio de LH con los que no lo hicieron.

Análisis de resultados

Los resultados obtenidos fueron evaluados mediante análisis estadístico descriptivo; las variables expresadas en porcentaje se evaluaron mediante la prueba de J_i cuadrada,

comparando a todos los grupos entre sí. Las variables expresadas en promedios se analizaron utilizando un análisis de varianza (procedimiento GLM de SAS) donde la variable independiente fue el grupo de tratamiento, considerando a cada grupo de hembras bioestimuladoras como parte de ellos (Intactas, Anósmicas, Bioestimuladoras para intactas, Bioestimuladoras para anósmicas y Testigo); en los casos en que el efecto de grupo de tratamiento fue significativo, se procedió a hacer una separación de medias usando la prueba de Duncan (Steel y Torrie, 1985).

Dado que los datos conductuales no cumplen con el requerimiento de normalidad (Martin y Bateson, 1990), se optó por la utilización de pruebas no paramétricas para su análisis. Se utilizó la prueba Kruskal-Wallis para comparar las frecuencias de las conductas agresivas, afiliativas y sexuales en los tres grupos de dominancia formados. Cuando se encontró diferencia entre las medias de las frecuencias se procedió a hacer comparaciones pareadas mediante análisis Mann-Whitney. Esta última prueba también se utilizó para comparar la frecuencia de interacciones sociales entre cabras que presentaron pico preovulatorio de LH con aquellas que no lo hicieron. Para la relación de la conducta social y el índice de éxito en los periodos de antes y después se utilizaron correlaciones Spearman (Leach, 1976). Dichos análisis se realizaron con el paquete Statview para Macintosh.

RESULTADOS

Experimento 1

El 70% de las hembras bioestimuladoras utilizadas para el grupo Anósmico y el 60% de las utilizadas para el grupo Intacto ovularon después de retirar las esponjas vaginales. Sin embargo, ningún animal de los grupos experimentales ovuló en respuesta a la presencia de las bioestimuladoras. Por esta razón, no se realizaron las determinaciones de LH ni las comparaciones que se habían planteado originalmente.

Experimento 2

El 88.8% de las hembras bioestimuladoras utilizadas en ambos grupos presentó un pico de LH durante el periodo de muestreo. El 44.4% de las cabras intactas presentó pico de LH, lo que fue significativamente mayor ($P < 0.05$) al 0% de picos de LH en las hembras Testigo. La respuesta en el grupo Anósmico fue de 12%, que no fue diferente a la del grupo Testigo ($P > 0.05$) pero tampoco fue diferente a la respuesta del grupo Intacto (Figura 9).

En el cuadro 1 se observa que los picos de LH en el grupo Intacto se presentaron en promedio a las 56.5 ± 11 horas después de retirar el progestágeno a las cabras bioestimuladoras, con un retraso significativo en relación con el momento en que estas últimas presentaron su pico de LH (40 ± 4.7 ; $P < 0.05$). Las cabras bioestimuladoras del grupo anósmico presentaron el pico de LH a un tiempo similar (37.8 ± 3.11 ; $P > 0.05$) al que lo hizo la única cabra anósmica que tuvo pico de LH (42 horas, Cuadro 1).

En las Figuras 10 y 11 se muestran las concentraciones de LH en las cabras que presentaron un pico de la hormona en las hembras bioestimuladoras e intactas respectivamente. Las concentraciones máximas de LH (ng/ml, media \pm EE, Cuadro 1) durante el pico del grupo Intacto (12.12 ± 12.7) fueron iguales a las de los grupos bioestimuladores (18.58 \pm 7.3, 13.2 \pm 6.6, para los grupos bioestimuladores de intactas y anósmicas respectivamente, $P > 0.05$). La única cabra anósmica que respondió lo hizo con una concentración máxima de LH (5.10 ng/ml) notablemente menor a la observada en los demás grupos. En la Figura 12 se muestran los niveles de LH encontrados en las cabras bioestimuladoras del grupo Anósmico, al igual que los de la única cabra anósmica que presentó pico de la hormona.

Las concentraciones basales de LH (ng/ml, media±EE, Cuadro 1) fuera del pico en los grupos Intacto, Anósmico, Testigo y el bioestimulador de las anósmicas fueron similares entre sí ($P>0.05$) pero menores a las del grupo bioestimulador de las intactas ($P<0.05$).

Conducta social

Las frecuencias de agresión emitida y recibida dentro del grupo se mantuvieron estables durante los dos periodos de observación, correlacionándose positivamente ($r_s=0.70$, $P<0.01$ y $r_s=0.90$, $P<0.01$ respectivamente, Figura 13a y b).

La afiliación emitida y recibida se correlacionó de manera positiva en los periodos de antes y después ($r_s=0.60$, $P<0.05$ y $r_s=0.75$, $P<0.01$ respectivamente, Figura 13c y d).

Los índices de éxito obtenidos en los dos periodos se correlacionaron positivamente ($r_s=0.89$, $P<0.01$), indicando que la posición de los animales no cambió como resultado de los tratamientos (Figura 13e). Los índices de éxito calculados para cada animal se muestran en la Figura 14, su distribución indica la variación en el éxito obtenido por los diferentes individuos del grupo.

La emisión de agresión (eventos/hora, media±EE) fue diferente entre los tres grupos de dominancia ($P<0.05$). El grupo de alta dominancia presentó una frecuencia de emisión de agresión similar al de media ($P>0.05$), aunque mayor ($P<0.05$) que el grupo de baja dominancia (2.42 ± 1.29 , 1.45 ± 0.61 y 1.16 ± 1.26 eventos/hora para los grupos de alta, media y baja dominancia respectivamente). La emisión de agresión en los grupos de dominancia media y baja fue similar ($P>0.05$, Figura 15).

La agresión recibida fue diferente entre los tres grupos de dominancia ($P<0.01$). El grupo de alta dominancia recibió una frecuencia de agresión menor ($P<0.05$) al de media y baja (0.45 ± 0.13 , 1.47 ± 0.55 y 3.10 ± 1.64 eventos/hora para los grupos de alta, media y baja dominancia respectivamente). Las frecuencias de dichas conductas por grupo de dominancia se muestran en la Figura 15.

Las frecuencias de afiliación emitida (0.11 ± 0.14 , 0.28 ± 0.27 y 0.03 ± 0.02 eventos/hora para los grupos de alta, media y baja dominancia respectivamente) y recibida (0.22 ± 0.28 , 0.09 ± 0.08 y 0.03 ± 0.04 eventos/hora para los grupos de alta, media y baja dominancia respectivamente) fueron similares entre los tres grupos ($P>0.05$). Las

frecuencias de las conductas afiliativas emitidas y recibidas por grupo de dominancia se presentan en la Figura 16.

Las frecuencias de emisión de montas no fueron diferentes entre los tres grupos de dominancia ($P>0.05$), aunque se presentó una tendencia ($P=0.06$) en el de dominancia media a ser mayor que el de dominancia baja (0.050 ± 0.06 , 0.058 ± 0.07 y 0.003 ± 0.008 eventos/hora para los grupos de alta, media y baja dominancia respectivamente). La recepción de montas fue similar entre los tres grupos ($P>0.05$, Figura 17).

Los intentos de monta emitidos fueron diferentes ($P=0.05$) entre los tres grupos (0.006 ± 0.01 , 0 ± 0 y 0.029 ± 0.02 eventos/hora para los grupos de alta, media y baja dominancia respectivamente). La frecuencia de la conducta fue mayor en el grupo de dominancia baja al compararlo con el de media y el de alta ($P<0.05$, Cuadro 2).

La frecuencia del banderilleo no fue diferente ($P>0.05$) entre los tres grupos (0.181 ± 0.29 , 0.574 ± 0.64 y 0.263 ± 0.42 eventos/hora para los grupos de alta, media y baja dominancia respectivamente, Cuadro 2).

La emisión de olfateos no fue diferente ($P>0.05$) entre los tres grupos de dominancia (0.017 ± 0.014 , 0.046 ± 0.035 y 0.032 ± 0.044 eventos/hora para los grupos de alta, media y baja dominancia respectivamente, Cuadro 2).

La manifestación de flehmen no fue diferente ($P>0.05$) entre los tres grupos (0.003 ± 0.008 , 0 ± 0 y 0.006 ± 0.01 eventos/hora para los grupos de alta, media y baja dominancia respectivamente, Cuadro 2).

Al agrupar a las montas emitidas, intentos de monta, flehmen, banderilleo, y olfateos en una sola categoría (total de conductas sexuales emitidas), tampoco se encontró diferencia ($P>0.05$) entre los tres grupos (0.257 ± 0.354 , 0.678 ± 0.727 y 0.333 ± 0.428 eventos/hora para los grupos de alta, media y baja dominancia respectivamente, Cuadro 2).

Las frecuencias de micción fueron diferentes entre los tres grupos de dominancia ($P=0.05$). El grupo de alta dominancia presentó una frecuencia de micción mayor ($P<0.05$) al de media y al de baja (0.275 ± 0.064 , 0.179 ± 0.042 y 0.181 ± 0.084 eventos/hora para los grupos de alta, media y baja dominancia respectivamente, Figura 18).

Al hacer la comparación del índice de éxito del grupo de cabras que mostró pico de LH con el de las que no lo hicieron, no se encontraron diferencias significativas ($P>0.05$). La

presentación del pico de LH tampoco se relacionó con la emisión de agresión ($P>0.05$), la emisión de afiliación ($P>0.05$), la agresión recibida ($P>0.05$) y la afiliación recibida ($P=0.07$). Las cabras que presentaron pico de LH estuvieron involucradas en cantidades similares de interacciones agresivas y afiliativas que aquellas hembras que no mostraron el pico de la hormona (Cuadro 3). Al agrupar al total de conductas sexuales emitidas y la afiliación emitida en una sola categoría (total de conductas no agonistas emitidas) se encontró diferencia entre los dos grupos, siendo mayor ($P<0.05$) la cantidad de conductas no agonistas emitidas por el grupo de cabras que mostró pico de LH (Cuadro 3).

DISCUSION

Experimento 1

Ninguna cabra de los grupos experimentales ovuló después del retiro de las esponjas en las bioestimuladoras. La falta de respuesta, aún en los animales intactos de los grupos experimentales, ha sido un hallazgo recurrente en estudios sobre el tema. En una de las primeras investigaciones reportadas que hacen referencia al fenómeno (Knight, 1985) no se pudo lograr una estimulación sexual hembra-hembra considerable sin la presencia de los machos, sugiriendo un papel secundario de las interacciones entre hembras. Por otra parte, Restall *et al.* (1995) lograron respuestas altas pero con diferencias considerables entre cada una de sus repeticiones. Ello puede reforzar la hipótesis de que la respuesta es dependiente de una gran cantidad de factores, entre los cuales se considera a la presencia del estro (en las bioestimuladoras) como uno de los más importantes.

Puesto que el contacto con hembras ovariectomizadas no logra inducir respuesta alguna y el tratamiento con estrógenos les devuelve tal capacidad, la manifestación del estro en los animales bioestimuladores parece esencial para que se presente la respuesta (Restall *et al.*, 1995). Aunque en el diseño del presente trabajo no se consideró la observación de los signos de estro, es probable que la actividad estral haya sido relativamente baja en las hembras bioestimuladoras, ya que solamente el 65% de ellas ovularon, a diferencia de otros trabajos en los que se han logrado índices de ovulación muy elevados en las bioestimuladoras (Alvarez *et al.*, 1999). La baja proporción de hembras bioestimuladoras que respondieron a los tratamientos hormonales aparentemente resultó en una estimulación de intensidad insuficiente sobre las hembras experimentales, provocando una respuesta nula de estos animales. En estudios acerca de bioestimulación sexual se ha visto que al aumentar la proporción de animales bioestimuladores la respuesta tiende a mejorarse como resultado del aumento en la intensidad de la estimulación recibida por una hembra en particular (Chemineau, 1987).

La baja respuesta en las hembras bioestimuladoras ya ha sido sugerida como causa de ausencia de inducción en las bioestimuladas; Ramírez *et al.* (1999) reportaron resultados similares para los grupos experimentales. Los resultados del presente experimento coinciden con los hallazgos de dichos autores y sugiere que para obtener una respuesta considerable es

necesaria la presencia de una alta proporción de hembras manifestando el celo dentro del grupo. Esto es similar a lo que ocurre con el efecto macho, ya que Rodríguez-Iglesias *et al.* (1991) encontraron que los carneros más activos tuvieron una mayor capacidad para inducir ovulación, y sugirieron que las hembras anéstricas podrían ser estimuladas visualmente por los machos al desplegar un mayor número de conductas sexuales hacia otras ovejas. En el efecto hembra el comportamiento característico del celo podría ser importante en la estimulación, en consecuencia, al presentarse ovulaciones silenciosas o no manifestarse el estro, la estimulación carecería del componente conductual que aparentemente se requiere.

Además de la intensidad, la duración del estímulo debe ser considerada en la evaluación de la respuesta obtenida. En diversos estudios sobre el efecto macho se ha encontrado que la presencia permanente de los individuos bioestimuladores es necesaria para que la estimulación culmine en ovulación; en ovejas, cuando el macho es retirado después de algunas horas, la secreción de LH vuelve a tomar valores basales característicos del anestro estacional (Cohen-Tanoudji y Signoret, 1987). Del mismo modo, con el efecto hembra los resultados podrían mejorar si se logra que los individuos bioestimuladores permanezcan en estro por un tiempo mayor al natural para la especie. Así, aunque con una duración normal del estro se han logrado inducciones de hasta un 80% (Alvarez *et al.*, 1999), la utilización de hembras con celos prolongados permitiría resultados más constantes.

Otro de los aspectos importantes a considerar en la alta variación de la respuesta, y que podría explicar los resultados en este experimento, es el que se refiere a la profundidad del anestro en los animales utilizados. Hernández-Aldana *et al.* (1999) encontraron respuestas diferentes al utilizar el efecto hembra en la inducción de ovejas en anestro superficial (70%) y en anestro profundo (0%). En nuestro caso, el momento de la realización del experimento se decidió considerando trabajos previos (Alvarez *et al.*, 1999; Ramírez *et al.*, 1999) que reportaron porcentajes de inducción importantes tanto para las hembras bioestimuladoras como para las experimentales, ello para ubicar el estudio en un momento en que la profundidad del anestro no fuera tan marcada; sin embargo, y puesto que el momento en que inicia y termina la estación de actividad sexual puede variar ligeramente de un año a otro (McDonald, 1989), es posible que los individuos utilizados en el estudio se encontraran en anestro profundo.

También en el caso del efecto macho se ha encontrado una gran variabilidad en la respuesta de las hembras anéstricas cuando se les expone al macho en diferentes épocas del año (Chemineau, 1983), haciéndose más difícil alcanzar la ovulación durante la parte más profunda de la estación natural de anestro (Signoret, 1991). Dado que la respuesta a los tratamientos con progestágenos también se ve afectada por la profundidad del anestro (Gherardi y Lindsay, 1980), esto también podría explicar la baja respuesta observada en los grupos bioestimuladores.

Los resultados encontrados en el primer experimento no permiten sugerir sobre la importancia del olfato en la inducción sexual hembra-hembra. Es importante considerar los aspectos mencionados antes en la realización de próximos estudios.

Experimento 2

El 44.4% de las cabras intactas presentó pico de LH, mientras que en el grupo de las anósmicas este evento ocurrió en el 12.5% de los casos. En el único trabajo disponible en que se registraron valores de LH, Alvarez *et al.* (1999) reportaron proporciones similares de animales intactos mostrando picos de la hormona en respuesta a su exposición al efecto hembra; en ese trabajo, los autores encontraron un 40% de hembras presentando picos durante el periodo de toma de muestras. En este trabajo, la proporción de animales que mostraron pico de LH en el grupo Intacto fue significativamente mayor que la del grupo Testigo ($P < 0.05$). En contraste, las hembras del grupo Anósmico no tuvieron mayor proporción de picos de LH que las hembras testigo ($P > 0.05$). Esto parece sugerir que el sentido del olfato es importante para que se produzca la respuesta al efecto hembra. Sin embargo, no parece indispensable, ya que una de las hembras anósmicas también respondió, lo que provocó que la diferencia entre el grupo Intacto y el Anósmico no fuera significativa ($P > 0.05$). Otros autores han utilizado individuos anósmicos en sus estudios para determinar el papel de dicho sentido en la respuesta al efecto macho; Chemineau *et al.* (1986) al estudiar la ovulación y conducta estral en cabras anósmicas no encontraron diferencias al compararlas con las intactas en la exhibición de picos de LH y el tiempo en que lo hacen desde la introducción del macho. El presente trabajo no logró demostrar que el olfato sea indispensable para responder al efecto hembra, ya que un animal anósmico presentó pico de LH. El presente es el único trabajo en el que se ha evaluado el papel del olfato en la

mediación del “efecto hembra” en rumiantes pequeños, y se observó que la respuesta se redujo en un 72% en las hembras anósmicas con respecto a las intactas. Sin embargo, el reducido número de observaciones no permite evaluar si la diferencia es real, por lo que es necesario repetir este experimento utilizando un número mucho mayor de animales.

Las cabras del grupo Intacto respondieron después de que el grupo bioestimulador lo hizo ($P < 0.05$). En el presente trabajo la aparición del pico de LH se retrasó alrededor de 16 horas con respecto al grupo bioestimulador. Este retraso ya había sido reportado en cabras por Alvarez *et al.* (1999) y en ovejas por Zarco *et al.*, (1995), y parece deberse a que las hembras experimentales requieren un cierto tiempo para responder a partir de la presentación del estro en las hembras bioestimuladoras.

Las feromonas son sustancias producidas por un individuo que transportan información específica a otros animales por medios olfativos (Sommerville y Broom, 1998). Las que tienen un efecto a largo plazo sobre la fisiología reproductiva son clasificadas como feromonas promotoras, mientras que las que afectan la fisiología del animal receptor de manera inmediata se denominan feromonas liberadoras (Vandenberg, 1994; Sommerville y Broom, 1998). Es ampliamente aceptado que las feromonas pueden producir cambios en la fisiología y la conducta reproductiva de los mamíferos domésticos (Vandenberg, 1994).

Algunos trabajos en otras especies parecen demostrar la existencia de sustancias que estarían mediando la estimulación hembra-hembra por vías olfativas. En bovinos, la utilización de moco cervical proveniente de hembras en celo redujo significativamente la duración del anestro posparto (Wright *et al.*, 1994) y mejoró el grado de sincronización en vacas tratadas con prostaglandinas (Izard y Vandenberg, 1982). Aunque ninguno de estos trabajos identificó la vía olfativa exacta por la cual estarían actuando las feromonas, otros estudios si lo han logrado en el caso del efecto macho y han aportado información valiosa sobre el papel del SOP y SOA. Blissitt *et al.* (1990) encontraron que la eliminación del OVN no afectó la habilidad de los carneros para detectar la orina de hembras en celo, pero dicha habilidad se redujo significativamente cuando a los machos se les provocó anosmia. En ovejas con bulbectomía olfatoria (técnica que destruye tanto el SOP como el SOA) la exposición al olor del macho no provocó una respuesta de secreción de LH (Cohen-Tanoudji *et al.*, 1986), mientras que la ausencia exclusiva del OVN no eliminó dicha

respuesta (Cohen-Tanoudji *et al.*, 1989), por lo que, presumiblemente, es mediada por el SOP. Un trabajo más reciente puede demostrar la mediación del sentido del olfato en la liberación de gonadotropinas en respuesta a las feromonas provenientes del macho; Schenk *et al.* (1998) obtuvieron un aumento significativo de LH y FSH en ovejas mediante la aplicación nasal de grasas extraídas de la lana de carnero, probando por una parte que la lana del macho ovino contiene feromonas capaces de inducir actividad sexual en las hembras, y por otra, que tales feromonas actúan vía el SOP. Al igual que en los trabajos antes citados, los componentes feromonales que participan en la estimulación hembra-hembra en cabras podrían estar actuando por medio del SOP, aunque esto último no ha sido confirmado.

Los resultados del presente trabajo confirman lo encontrado por Alvarez *et al.* (1999) con relación a que algunas hembras anéstricas presentan un pico de LH cuando son expuestas a cabras en estro. Sin embargo, en tres de las cuatro hembras que mostraron pico de LH en el grupo Intacto, los valores de la hormona (Figura 11a, b y c) fueron más bajos a los reportados por los mismos autores, y alcanzaron niveles apenas suficientes para ser clasificados como picos preovulatorios de acuerdo al criterio que se adoptó ($>5\text{ng/ml}$; Evans y Robinson, 1980; Ritar *et al.*, 1983); otros autores han considerado valores aún menores como picos preovulatorios (Greyling y Van Niekerk, 1990). Las concentraciones de la hormona en los animales mencionados fueron similares a las encontradas por Chemineau *et al.* (1986) en hembras anósmicas e intactas expuestas al efecto macho. Elevaciones similares en la gonadotropina fueron reportadas también por Claus *et al.* (1990) en respuesta a la estimulación olfativa con vellón del macho cabrío. La cabra que respondió en el grupo Anósmico presentó características similares a las mencionadas (Figura 12i). Las concentraciones máximas de LH en el grupo Intacto no fueron diferentes a las del grupo Anósmico ($P>0.05$), pero sí fueron superiores a las del grupo Testigo ($P<0.05$) (Cuadro 1). Niveles similares de la hormona reportaron Chemineau *et al.* (1986) al exponer hembras intactas y anósmicas al efecto macho.

Una sola cabra del grupo Intacto presentó valores de LH similares a los reportados por Alvarez *et al.* (1999) y a los encontrados por otros autores al sincronizar la actividad reproductiva con prostaglandinas (Mori y Kano, 1984). En dicho individuo la LH tuvo niveles similares a los encontrados en cabras de su grupo bioestimulador (Figura 11d).

En bioestimulación sexual, cuando el tiempo de contacto con el individuo estimulador se reduce, las hembras expuestas presentan una respuesta disminuida. Así, para lograr inducciones importantes mediante el efecto macho se hace necesaria su presencia constante durante por lo menos 3 días, ya que la respuesta se altera o se detiene si se le retira algunas horas después (Chemineau, 1987; Cohen-Tanoudji y Signoret, 1987). En el efecto hembra, la duración del estímulo podría ser tan importante como la intensidad, y la presencia de hembras en celo por periodos prolongados podría estar ejerciendo un efecto mayor al logrado con el mismo número de individuos bioestimuladores por tiempos más cortos. Lo anterior puede explicar las diferencias encontradas con Alvarez *et al.* (1999), ya que la inducción en el grupo bioestimulador la realizaron utilizando acetato de melengestrol (MGA). Los resultados obtenidos al utilizar FGA y MGA como inductores de celos difieren en que, con el primero se obtienen respuestas con un grado de sincronización mayor que las logradas con el segundo (Carrillo, 1994), de modo que el tiempo durante el cual se encuentran hembras en estro dentro del grupo es mayor con el tratamiento oral que con el vaginal. Sin embargo, el papel de la duración e intensidad del estímulo (presencia de hembras en estro) sobre la magnitud y características de la respuesta requiere de ser probado.

Conducta social

El grupo de dominancia alta emitió mayor cantidad de agresión y la recibió en menor frecuencia. Mendl *et al.* (1992) encontraron resultados similares al clasificar a sus animales en individuos de alto, bajo y nulo éxito en encuentros agonistas. Dichos autores encontraron mayor emisión de agresión por parte de los individuos de alto éxito (que corresponderían a los de alta dominancia en nuestro caso) y menor en los de nulo éxito (baja dominancia). El que un individuo de bajo éxito en interacciones agonísticas presente una menor emisión de agresión es de esperarse dado que el resultado de dichas conductas es, en buena medida, el que determinará el grado de involucramiento en las próximas interacciones agonistas del grupo.

En el grupo de dominancia media se encontró una tendencia ($P=0.06$) hacia la emisión de una mayor cantidad de montas. Las frecuencias de montas emitidas de acuerdo al grupo de dominancia coinciden con los resultados reportados en bovinos (Gutiérrez, 1990) y

cerdas (Pedersen *et al.*, 1993). A partir de los trabajos antes citados se ha sugerido que los individuos que ocupan altos rangos de dominancia pueden ser más activos y suelen manifestarlo en todos los contextos sociales. La razón de lo anterior puede ser que las hembras dominantes, al ejercer tal condición sobre las subordinadas, no les permiten a estas últimas la manifestación de la conducta, mientras que las subordinadas no podrían evitar ser receptoras de las montas. En este trabajo, sin embargo, no se encontraron diferencias entre los tres grupos de dominancia para la frecuencia de recepción de montas ($P > 0.05$) (Figura 17). Gutiérrez (1990) encontró una cantidad significativamente mayor de montas emitidas por parte de las vacas de jerarquía alta que habían sido sincronizadas con $PgF_{2\alpha}$ y no reportó, al igual que en el presente trabajo, diferencias en la recepción de la conducta. Del mismo modo, Orihuela *et al.* (1983) encontraron que la mayor parte de las montas era realizada por vacas pertenecientes a un orden jerárquico alto dentro del hato. En otras investigaciones, al estudiar el efecto de la agresión sobre la conducta estral, Pedersen *et al.* (1993) reportaron que las cerdas expuestas a un grado mayor de conductas agonísticas redujeron significativamente la manifestación social del celo, mientras que las hembras con menor agresión recibida manifestaron el celo con mayor intensidad; al igual que en nuestro trabajo, las hembras que recibieron menor agresión fueron las que con mayor frecuencia la emitieron.

La frecuencia del banderilleo no fue diferente entre los tres grupos de dominancia. El banderilleo se despliega principalmente cuando el individuo participa en interacciones de tipo sexual, la superioridad numérica claramente marcada en la presentación de la conducta por parte del grupo de dominancia media se podría explicar por la mayor cantidad de montas recibidas (Figura 17). Así, el ser receptoras de una mayor cantidad de montas les permitiría la manifestación del movimiento de cola considerado como banderilleo.

Puesto que la conducta de flehmen suele desplegarse inmediatamente después del olfateo a otro individuo o su orina, la falta de diferencia en la manifestación de la conducta entre los tres grupos de dominancia puede estar relacionada con la falta de diferencias también en la emisión de inspecciones olfativas. Aún en aquellos animales que las manifestaron, dichas conductas fueron observadas en muy pocas ocasiones.

Curiosamente, las frecuencias de micción fueron diferentes entre los tres grupos de dominancia ($P=0.05$). El grupo de alta dominancia presentó las mayores frecuencias de micción al compararlo con los otros dos (Figura 18). La explicación a lo anterior no se encuentra muy clara en la literatura. En roedores, la orina de los animales dominantes representa un medio efectivo de transporte de sustancias aversivas para los subordinados; además, juega un papel importante como atrayente de las posibles parejas sexuales (Correa, 1991). En cabras, la mayor frecuencia de micciones por parte de los individuos dominantes podría ser parte del patrón conductual manifestado por los líderes del rebaño (Escós *et al.*, 1993), tal vez relacionada con el marcaje de territorio. No debe descartarse, sin embargo, la posibilidad de que también esté funcionando como un potente medio para atraer parejas sexuales, actuando a la vez como vía de comunicación entre la hembra y el macho, y transportando mensajes indicativos del estado reproductivo, edad, dominancia y condición física del individuo al resto del rebaño (Coblentz, 1976). La comunicación del estado reproductivo entre las hembras de un rebaño en condiciones naturales resulta en un aspecto de vital importancia dadas las ventajas que implica el que la actividad sexual se sincronice en el grupo. La forma en que los individuos estarían comunicando al resto del rebaño su situación reproductiva sería, idealmente, la emisión de “mensajes” a través de las secreciones (la orina entre ellas) y por medio de un comportamiento característico de la actividad sexual.

En nuestro trabajo no se pudo encontrar una relación clara entre la dominancia del individuo y su respuesta reproductiva representada por la secreción del pico de LH, a diferencia de otros estudios en que se observó un efecto significativo de la posición social sobre el sistema endocrino. En primates no humanos, Abbott *et al.* (1981, 1988) y Batty *et al.* (1986) lograron encontrar una inhibición importante de la secreción de hormonas sexuales cuando el individuo ocupaba posiciones de subordinación o dominancia baja; en el presente estudio, no se encontró relación alguna entre la presentación del pico de LH y la pertenencia a algún grupo de dominancia.

Otros autores encontraron que los valores elevados de cortisol son una característica constante en los animales subordinados expuestos a un alto grado de agresión (Eberhart *et al.*, 1983; Sachser y Lick, 1989; Friend, 1991), por lo que se podría sugerir que el pertenecer a un grupo de baja dominancia implicaría verse afectado por los efectos adversos

de la actividad adrenal. Sin embargo, en nuestro trabajo no se logró comprobar lo anterior en cabras. A pesar de que no se logró encontrar una relación con el índice de éxito, en la Figura 19 se puede observar que la mayor parte de las cabras intactas que mostraron pico de LH lo hicieron inmediatamente después de las bioestimuladoras de mayor jerarquía. No está claro, sin embargo, si la estrategia adoptada en situaciones de subordinación es la de detener el proceso reproductivo o simplemente retrasarlo para seguir en dicha actividad a los individuos dominantes. Lamothe *et al.* (1995) reportaron, también, una actividad sexual presentada de manera secuencial en bovinos que iniciaban su ciclo reproductivo de forma natural; lamentablemente en dicho trabajo no se reportaron datos sobre el rango social de los individuos. En nuestro caso, el reducido número de las observaciones no permiten concluir sobre la razón de tal comportamiento secuencial en la presentación del pico de LH.

Aunque el fotoperiodo puede ser el mejor medio para predecir el momento más adecuado del año para la reproducción, no informa al animal sobre la disponibilidad de parejas sexuales y con ello sobre la conveniencia de “activarse” reproductivamente. En ausencia de la información fotoperiódica, los animales pueden utilizar información social para iniciar la actividad reproductiva en el momento apropiado del año (Wayne *et al.*, 1989). El desarrollo del efecto macho como una estrategia eficaz para inducir la actividad reproductiva en la especie se explica mediante razones de tipo evolutivo. En condiciones naturales, el contacto con los machos se restringe casi de manera exclusiva a la estación natural de apareamiento (Fabre-Nys *et al.*, 1993); al inicio de esta época se hace necesario que la mayor cantidad posible de hembras estén receptivas y queden gestantes, asegurándose con ello un tiempo corto entre el primero y el último parto del grupo. El iniciar la actividad reproductiva en el momento en que lo hace la mayor parte del grupo tiene un significado funcional debido a las consecuencias favorables que resultan de la sincronización del rebaño, principalmente al permitir una protección más eficiente de los recién nacidos; el efecto macho contribuye enormemente a lograr tal sincronización. Las interacciones sociales hembra-hembra juegan un papel importante en la regulación del momento en que inicia la actividad reproductiva de diversas especies (Delcroix *et al.*, 1990; Drickamer 1984; Gangrade y Dominic 1981), y en condiciones naturales, el efecto hembra podría estar

jugando un papel de apoyo al efecto macho al mejorar la sincronía en el inicio de la actividad reproductiva (Zarco *et al.*, 1995).

A pesar de la gran cantidad de información existente sobre el efecto macho, no existen datos disponibles sobre la posición social de las hembras que principalmente responden al fenómeno. Puesto que en especies como la cabra las hembras compiten por la prioridad del contacto con el macho (Fabre-Nys *et al.*, 1993), es de esperarse que las primeras en responder reproductivamente sean las hembras dominantes; en tal caso, las hembras dominantes que responden al efecto macho actuarían, después, como las bioestimuladoras ideales en el efecto hembra, ya que demuestran una conducta de orina frecuente que facilitaría la dispersión de feromonas. Ello implicaría que, al reproducir el fenómeno de bioestimulación en ausencia del macho, deberían utilizarse como bioestimuladoras a aquellas hembras de mayor posición jerárquica dentro del grupo. Sin embargo, esto último no ha sido probado.

CONCLUSIONES

De acuerdo a los resultados del presente trabajo, la anosmia reduce la proporción de hembras que muestran pico de LH en respuesta al efecto hembra. En dicho fenómeno de bioestimulación, las interacciones sociales que determinan la jerarquía parecen no tener un efecto importante sobre la respuesta. El fenómeno requiere de un estudio más profundo para determinar las condiciones necesarias para obtener la mayor respuesta posible.

LITERATURA CITADA

- Abbott DM, McNelly AS, Lunn SF, Hulme MJ, Burden FJ. Inhibition of ovarian function in subordinate female Marmoset monkeys. *J Reprod Fertil* 1981;63:335-345.
- Abbott DM, Hodges JK, George LM. Social status controls LH secretion and ovulation in female Marmoset monkeys (*Callithrix jacchus*). *J Endocrinol* 1988;117:329-339.
- Addison WE, Baker E. Agonistic behavior and social organization in a herd of goats as affected by the introduction of non-members. *Appl Anim Ethol* 1982;8:527-535.
- Algers B. The future of applied ethology. In: *Proceedings of the International Congress of the Society for Veterinary Ethology, S.V.E., Edimburg*. 1991:25-28.
- Alvarez RL, Ducoing WAE, Zarco QL, Trujillo GAM. Conducta estral, concentraciones de LH y función lútea en cabras en anestro estacional inducidas a ciclar mediante el contacto con cabras en estro. *Veterinaria México* 1999;30(1):25-31.
- Amoah EA, Bryant MJ. A note on the effect of contact with male goats on occurrence of female goat kids. *Anim Prod* 1984;38:141-144.
- Arvizu R. Reinicio de la actividad ovárica posparto en cabras paridas durante la época reproductiva (tesis de licenciatura). México, D.F. México: Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. UNAM, 1995.
- Barb CR, Kraeling RR, Rampacek GB, Fonda ES, Kiser TE. Inhibition of ovulation and LH secretion in gilts after treatment with ACTH or hydrocortisone. *J Reprod Fertil* 1982;64:85-92.
- Batty KA, Herbert J, Keverne EB, Velluci SV. Differences in blood levels of androgens in female Talapoin monkeys related to their social status. *Neuroendocrinology* 1986; 44:347-354.
- Blissitt MJ, Bland KP, Cottrell DF. Olfactory and vomeronasal chemoreception and the discrimination of oestrous and non-oestrous ewe urine odours by the ram. *Appl Anim Behav Sci* 1990;27:325-335.
- Bouillon J, Lajous A, Fourcaud P. Mise en évidence d'un effet "chèvres induites", comparable à l' "effet bouc" chez les caprin. 7èmes J. Rech. Ov. et Cap., Paris, 1-2 Déc., Eds. INRA-ITOVIC-SPEOC, 1982 pp 325-333.
- Brann DW, Mahesh VB. Role of corticosteroides in female reproduction. *FASEB J.*, 1991;5:2691-2698.

Carpenter JR. Complexity of an animal's environment and its stressors. URL: <http://hawaii.edu/ansc/News/95summer/.htm>, 1996.

Carrillo BA. Niveles de LH en cabras lecheras adultas tratadas con acetato de melengestrol y acetato de fluorogestona en época de anestro (tesis de licenciatura). México, D.F. México: Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. UNAM, 1994.

Claus R, Over R, Dehenhard M. Effect of male odour on LH secretion and the induction of ovulation in seasonally anoestrous goats. *Anim Reprod Sci* 1990;22:27-38.

Coblentz BE. Functions of scent-urination in ungulates, with special reference to feral goats (*Capra hircus L*). *Am Nat* 1976;110:549-557.

Cohen-Tanoudji J, Locatelli A, Signoret JP. Non-pheromonal stimulation by the male of LH release in the anoestrous ewe. *Physiol Behav* 1986;36:921-924.

Cohen-Tanoudji J, Signoret JP. Effect of short exposure to the ram on later reactivity of anoestrous ewes to the male effect. *Anim Reprod Sci* 1987;13:263-268.

Cohen-Tanoudji J, Lavenet C, Locatelli A, Tillet Y, Signoret JP. Non-involvement of accessory olfactory system in the LH response of anoestrous ewes to male odour. *J Reprod Fertil* 1989;86:135-144.

Conway MLT, Blackshaw JK, Daniel RCW. The effects of agonistic behaviour and nutritional stress on both the success of pregnancy and various plasma constituents in Angora goats. *Appl Anim Behav Sci* 1996;48:1-13.

Correa RAS. Efecto de la orina del ratón macho sobre la conducta sexual de conespecíficos (tesis de maestría). México, D.F. México: Facultad de Psicología. UNAM, 1991.

Chemineau P. Effect on oestrus and ovulation of exposing Creole goats to the male at three times of the year. *J Reprod Fertil* 1983;67:65-72.

Chemineau P. Effects of a progestagen on buck-induced short ovarian cycles in the Creole meat goat. *Anim Reprod Sci* 1985;9:87-94.

Chemineau P, Levy F, Thimonier J. Effects of anosmia on LH secretion, ovulation and oestrous behaviour induced by males in the anovular creole goat. *Anim Reprod Sci* 1986;10:125-132.

Chemineau P. Possibilities for using bucks to stimulate ovarian and oestrus cycles in anovulatory goats - a review. *Livest Prod Sci* 1987;17:135-147.

Delcroix IR, Mauget R, Signoret JP. Existence of synchronization of reproduction at the level of the social group of the European wild boar (*Sus scrofa*). J Reprod Fertil 1990;89:613-617.

Dominey WJ. Alternative tactics and evolutionarily stable strategies. Am Zool 1984;24:385-396.

Drickamer LC. Seasonal variation in acceleration and delay of sexual maturation in female mice by urinary chemosignals. J Reprod Fertil 1984;72:55-58.

Dubey AK, Plant TM. A suppression of gonadotropin secretion by cortisol in castrated male Rhesus monkey (*Macaca mulatta*) mediated by the interruption of hypothalamic gonadotropin-releasing hormone release. Biol Reprod 1985;33:423.

Eberhart JA, Keverne EB, Meller RE. Social influences on circulating levels of cortisol and prolactin in male Talapoin monkeys. Physiol Behav 1983;30:361-369.

Escós J, Alados CL, Boza J. Leadership in a domestic goat herd. Appl Anim Behav Sci 1993;38:41-47.

Evans G, Robinson TJ. Reproductive potential and endocrinological responses of sheep kept under controlled lighting. II. Pituitarial and gonadal responses of ewes and rams to a six-monthly light cycle. Anim Reprod Sci 1980;3:39-56.

Fabre-Nys C, Poindron P, Signoret JP. Reproductive behaviour. In: King GJ, editor. Reproduction in Domesticated Animals (World Animal Science B 9). Elsevier Science Publishers BV, 1993.

Friend TH. Symposium: response of animals to stress. J Dairy Sci 1991;74:292-303.

Galindo MFA. The relationship between behaviour and the occurrence of lameness in dairy cows (PhD thesis). University of Cambridge, England, 1994.

Gangrade BK, Dominic CJ. Role of contact stimuli in oestrous cycle irregularities in unisexual grouped mice. Indian J Exp Biol 1981;19:645-646.

García ME. Modificación al sistema de clasificación climatológica de Köepen. Offset Larios S.A. (Editor), México, 1981.

Gherardi PB, Lindsay DR. The effect of season on the ovulatory response of Merino ewes to serum from pregnant mares. J Reprod Fertil 1980;60(2):425-429.

Greyling JPC, Van Niekerk CH. Ovulation in the Boer goat doe. Small Rumin Res 1990;3:457-464.

Gutiérrez C. Influencia de la jerarquía social del hato sobre la presentación del estro en novillonas cebú (tesis de licenciatura). México, D.F. México: Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. UNAM, 1990.

Hernández-Aldana NA, Angulo RB, Cervantes J, Ortiz A, Zarco L, Valencia J. Influencia de la raza y de la profundidad del anestro sobre el efecto hembra-hembra en ovejas. En: Jiménez B y Peralta L. Editores. Memorias del X Congreso Nacional de Producción Ovina. 13-15 de octubre. Veracruz, México, 1999.

Howland BE, Sandford LM, Palmer WM. Changes in the serum levels of LH, FSH, prolactin, testosterone and cortisol associated with season and mating in male pygmy goats. *J Androl* 1985;6:89-96.

Izard MK, Vandenberg JG. Priming pheromones from oestrous cows increase synchronization of oestrus in dairy heifers after PGF-2 injection. *J Reprod Fertil* 1982;66:189-196.

Knight TW, Tervit HR, Lynch PR. Effects of boar pheromones, ram's wool and presence of bucks on ovarian activity in anovular ewes early in the breeding season. *Anim Reprod Sci* 1983;6:129-134.

Knight TW. Are rams necessary for the stimulation of anoestrus ewes with oestrus ewes? *Proc NZ Soc Anim Prod* 1985;45:49-50.

Knight TW, Hall DRH, Lynch PR. 1985. Use of rams and social facilitation to stimulate early oestrus. New Zealand, Ministry of Agriculture and Fisheries. Agricultural Research Division. Annual Report. 1983/84. 135. Wellington, N.Z.

Knight TW, Gibb M. Effect of social facilitation and regulin implants on the ram's ability to stimulate ewes. *Proc Aust Soc Reprod Biol* 1990;22:13. (Abstr.)

Ladewigh J. Endocrine aspects of stress: Evaluation of stress reactions in farm animals. In: PR Wiepkama and PWM Adrichen (Editors), *Biology of Stress in Farm Animals: An Integrative Approach*. Martinus Nijhoff, The Hague, 1987;13-25.

Laming GE, Moseley S, McNeilly AS. Prolactin release in the sheep. *J Reprod Fertil* 1975;40:151-168.

Lamothe C, Montiel F, Fredriksson G, Galina CS. Reproductive performance of Zebu cattle in Mexico. Influence of season and social interaction on the timing of expressed oestrus. *Trop Agric (Trinidad)* 1995;72(4):319-323).

Leach C. *Introduction to Statistics. A Non-Parametric Approach for the Social Sciences*. John Wiley and Sons (Editors). London, Great Britain, 1976

- Lindsay DR, Signoret JP. Influence of behaviour on reproduction. Proc. 9th Int. Congr. Anim Reprod and AI Madrid. Ministry of Agriculture 1980;1:83-92.
- Liptrap RM, Raeside JI. Increase in plasma testosterone concentration after injection of adrenocorticotrophin into boar. J Endocrinol 1975;66(1):123-131.
- Liptrap RM, Raeside JI. Effect of cortisol on the response to gonadotrophin releasing hormone in the boar. J Endocrinol 1983;97(1):75-81.
- Liptrap RM, Cummings E. Steroid concentrations in follicular fluid of sows treated with dexamethasone. Anim Reprod Sci 1991;26(3):303-310.
- Liptrap RM, Viveiros MM. Stress and changes in follicle development in sows. Revista-Brasileira-de-Reproducao-Animal 1993;4:131-142.
- Martin GB, Oldham CM, Lindsay DR. Effect of stress due to laparoscopy on plasma cortisol levels, the preovulatory surge of LH and ovulation in the ewe. Theriogenology 1981;16(1):39-44.
- Martin GB, Oldham CM, Cognié Y, Pearce DT. The physiological response of anovulatory ewes to the introduction of rams - a review. Livest Prod Sci 1986;15:219-247.
- Martin P, Bateson P. Measuring behaviour, an introductory guide. Cambridge University Press, 1990.
- Matshuzawua Y, Shiraishi T. Relationship between aggressive behaviour and social dominance in a small herd of goats. Anim Sci Technol (Jpn.) 1992;63(5):503-513.
- Matteri RL, Moberg GP. Effects of cortisol or adrenocorticotropin on release of luteinizing hormone induced by luteinizing hormone releasing hormone in the dairy heifer. J Endocrinol 1982;92:141.
- Matteri RL, Watson JG, Moberg GP. Stress or acute adrenocorticotropin treatment suppresses LHRH-induced LH release in the ram. J Reprod Fertil 1984;72:385.
- McDonald LE. Veterinary Endocrinology and Reproduction. 4th edition. Lea and Febiger, editor. Philadelphia, 1989.
- Mendl M, Zanella AJ, Broom DM. Physiological and reproductive correlates of behavioural strategies in female domestic pigs. Anim Behav 1992;44(6):1107-1121.
- Mendl M, Deag MJ. How useful are the concepts of alternative strategy and coping strategy in applied studies of social behaviour?. Appl Anim Behav Sci 1995;44:119-137.

Meredith M. Sensory processing in the main and accessory olfactory systems: comparisons and contrasts. *J Steroid Biochem Molec Biol* 1991;39(4B):601-614.

Moberg GP. How behavioral stress disrupts the endocrine control of reproduction in domestic animals. *J Dairy Sci* 1991;74(1):304-311.

Morgan PD, Arnold GW, Lindsay DR. A note on the mating behaviour of ewes with various senses impaired. *J Reprod Fertil* 1972;30:151-152.

Mori Y, Kano Y. Changes in plasma concentrations of LH, progesterone and oestradiol in relation to the occurrence of luteolysis, oestrus and time of ovulation in the Schiba goat (*Capra hircus*). *J Reprod Fertil* 1984;72:223-230.

Oldham CM. A study of seasonal and ovarian activity in Merino Sheep. (PhD Thesis). University of Western Australia, 1980.

Orihuela A, Galina CS, Escobar FJ, Riquelme E. Estrous behavior following prostaglandin F₂ injection in Zebu cattle under continuous observation. *Theriogenology* 1983;19:795-809.

Ott RS, Nelson DR, Hixon JE. Effect of the male on initiation of estrous cycle of goats. *Theriogenology* 1980;13:183-190.

Paterson AM, Pearce GP. Boar-induced puberty in gilts handled pleasantly or unpleasantly during rearing. *Appl Anim Behav Sci* 1989;22:225-233.

Pearce GP, Oldham CM. Importance of non-olfactory ram stimuli in mediating ram-induced ovulation in the ewe. *J Reprod Fertil* 1988;84:333-339.

Pedersen LJ, Rojkittikhun T, Einarsson S, Edqvist L-E. Postweaning grouped sows: effects of aggression on normal patterns and oestrous behaviour. *Appl Anim Behav Sci* 1993;38:25-39.

Pennycuik PR. Oestrus frequency and incidence of pregnancy in mice housed singly and in groups at 4, 21 and 33 °C. *Aust J Biol Sci*. 1972;25:801-806.

Perera MG, Gamboa VJJ, Reynoso MW, Carranza SM, García FE, Salas VA. Desarrollo de un radioinmunoanálisis (RIA) homólogo para la hormona luteinizante caprina. XXXV Congreso Nacional de Ciencias Fisiológicas. Veracruz, Ver. 2-6 agosto, 1992.

Poindrón P. Méthode de suppression réversible de l'odorat chez la brebis et vérification de l'anosmie au moyen d'une épreuve comportementale. *Ann Biol Anim Biochim Biophys* 1974;14:411-415.

Pritchard VC, Edwards SA, English PR. Oestrus and mating behaviour in group housed sows and the effect of social dominance. Proceedings of the British Society of Animal Science. 1997, p 109.

Quispe QT. Estudio sobre el uso de acetato de melengestrol para la sincronización e inducción de estros en ovejas (tesis de doctorado). México, D.F. México: Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, UNAM, 1989.

Ramírez A, Alvarez L, Ducoing A, Trujillo A, Zarco L. Inducción de la actividad ovárica en cabras mediante diferentes grados de contacto con hembras inducidas hormonalmente. En: Gallegos J, editor. Memorias de la XIV Reunión Nacional de Caprinocultura. 6-8 septiembre. Colegio de Postgraduados, México, 1999.

Restall BJ, Restall H, Walkden-Brown S.W. The induction of ovulation in anovulatory goats by oestrus females. Anim Reprod Sci 1995;40:299-303.

Ritar AJ, Maxwell WMC, Salamon S. Ovulation and LH secretion in the goat after intravaginal progesterone sponge-PMSG treatment. J Reprod Fertil 1983;72:559-563.

Rivier C, Vale W. Influence of corticotropin-releasing factor on reproductive functions in the rat. Endocrinology 1984;114:914.

Rodríguez-Iglesias RM, Ciccioli NH, Irazoqui H, Rodríguez BT. Importance of behavioural stimuli in ram-induced ovulation in seasonally anovular Corriedale ewes. Appl Anim Behav. Sci 1991;30:323-332.

Sachser N, Lick C. Social stress in guinea pigs. Physiol Behav 1989;46:137-144.

Sapolsky RM. Stress, social status, and reproductive physiology in free-living baboons. In: D Crews (Editor), Psychobiology of Reproductive Behaviour. An Evolutionary Perspective. Prentice Hall, Englewood Cliffs, NJ 1987;291-322.

Sapolsky RM, Ray JC. Styles of dominance and their endocrine correlates among wild Olive Baboons (*Papio anubis*). Am J Primatol 1989;18:1-13.

Schenk P, Kaulfuß KH, Mandiki SNM, Bister JL, Suß R, Borell E, Prange H. Acute alterations in LH and FSH following a nasal pheromone application in seasonal anoestrous German Mutton Merinos. In: D Rath (Ed). Reproduction in Domestic Animals, Physiology, Pathology, Biotechnology. 31th Conference on Physiology and Pathology of Reproduction. Supplement 5. München, 1998.

Shelton M. The influence of the presence of the male on initiation of oestrus cycling and ovulation in Angora does. J Anim Sci 1960;19:368-375.

Shelton M. Goats: Influence of various exteroceptive factors on initiation of oestrus and ovulation. *Int Goat Sheep Res* 1980;1:156-162.

Signoret JP. Sexual pheromones in the domestic sheep: importance and limits in the regulation of reproductive physiology. *J Steroid Biochem Molec Biol* 1991;39(4B):639-645.

Sommerville BA, Broom DM. Olfactory awareness. *Appl Anim Behav Sci* 1998;57:269-286.

Steel GDR, Torrie HJ. *Bioestadística. Principios y Procedimientos*. McGraw-Hill, editores. México, 1985.

Suter DE, Schwartz NB. Effects of glucocorticoids on responsiveness of luteinizing hormone and follicle-stimulating hormone to gonadotropin-releasing hormone by male rat pituitary cells in vitro. *Endocrinology* 1985;117:855.

Tancin V, Garsson GJ, Van der Lende T, Van der Werf JHJ. Evidence for stress-mediated high progesterone release in prepuberal calves. *Reprod Dom Anim* 1996;31:633-639.

Tervit HR, Peterson AJ. Testosterone levels in Dorset and Romney rams and the effectiveness of these breeds in stimulating early onset of oestrus in Romney ewes. *Theriogenology* 1978;9(3):271-277.

Thun R, Kaufmann C, Binder H, Döbeli M, Kündig H, Scheurmann T. The influence of stress on reproduction in cattle. *Reprod Dom Anim* 1996;31:571-574.

Valencia MJ, Zarco QL, Ducoing WA, Murcia C, Navarro H. Delimitación de la estación de anestro en cabras criollas y granadinas mantenidas en un plano nutricional constante en el altiplano mexicano. *Memorias del V Congreso Nacional de la Asociación Mexicana de Zootecnistas y Técnicos en Caprinocultura*. 7-9 diciembre. México, D.F., 1988.

Vandenberg JG. Pheromones and mammalian reproduction. In: E. Knobil and JD Neill, editors. *The Physiology of Reproduction*. Second edition. Raven Press Ltd. New York, 1994.

Varley MA, Foxcroft GR. Endocrinology of lactating and weaned sows. *J Reprod Fertil (suppl)* 1990;40:47-61.

Viveiros MM, Liptrap RM. Altered ovarian follicle function in ACTH-treated gilts. *Anim Reprod Sci* 1995;40:107-119.

Von Borell E. Neuroendocrine integration of stress and significance of stress for performance of farm animals. *Appl Anim Behav Sci* 1995;44:219-227.

Von Holst D, Fuchs E, Stohr W. 1983. Physiological changes in male *Tupaia belangeri* under different types of social stress. In: Biobehavioral bases of coronary heart disease (Ed. By TM Dembroski, TH Schmidt and G Blümchen) pp 382-390. Basel: Karger.

Wagon K A, Rollins WC, Cupps PT, Carroll FD. Effects of stress factors on the oestrus cycles of beef heifers. *J Anim Sci* 1972;34:1003-1010.

Walkden-Brown SW. Environmental and social influences on reproduction in Australian cashmere goats (PhD thesis). University of Queensland, Australia, 1991.

Walkden-Brown SW, Restall BJ, Henniawati. The male effect in the Australian cashmere goat. 1. Ovarian and behavioural response of seasonally anovulatory does following the introduction of bucks. *Anim Reprod Sci* 1993a;32:41-53.

Walkden-Brown SW, Restall BJ, Henniawati. The male effect in the Australian cashmere goat. 2. Role of olfactory cues from the male. *Anim Reprod Sci* 1993b;32:55-67.

Walkden-Brown SW, Restall BJ, Henniawati. The male effect in the Australian cashmere goat. 3. Enhancement with buck nutrition and use of oestrus females. *Anim Reprod Sci* 1993c;32:69-84.

Wayne NL, Malpoux B, Karsch FJ. Social cues can play a role in timing onset of the breeding season of the ewe. *J Reprod Fertil* 1989;87(2):707-713.

Wingfield JC, Hunt K, Breuner C, Dunlap K, Fowler GS, Freed L, Lepson J. Environmental stress, field endocrinology, and conservation biology. In: Clemmons and Buchholz (Editors) *Behavioural Approach to Conservation in the Wild*. Cambridge University Press, 1997.

Wright IA, Rhind SM, Smith AJ, Whyte TK. Female-female influences on the duration of the post-partum anoestrous period in beef cows. *Anim Reprod* 1994;59:49-53.

Xiao E, Ferin M. The inhibitory action of corticotropin-releasing hormone of gonadotropin secretion in the ovariectomized Rhesus monkey is not mediated by adrenocorticotrophic hormone. *Biol Reprod* 1988;38:763.

Zarco QL, Rodríguez EF, Angulo MRB, Valencia MJ. Female to female stimulation of ovarian activity in the ewe. *Anim Reprod Sci* 1995;39:(4)251-258.



Figura 1. Amenaza, conducta en la que una cabra adopta posiciones que indican su intención de golpear a otro individuo. En la conducta no se involucran contactos físicos

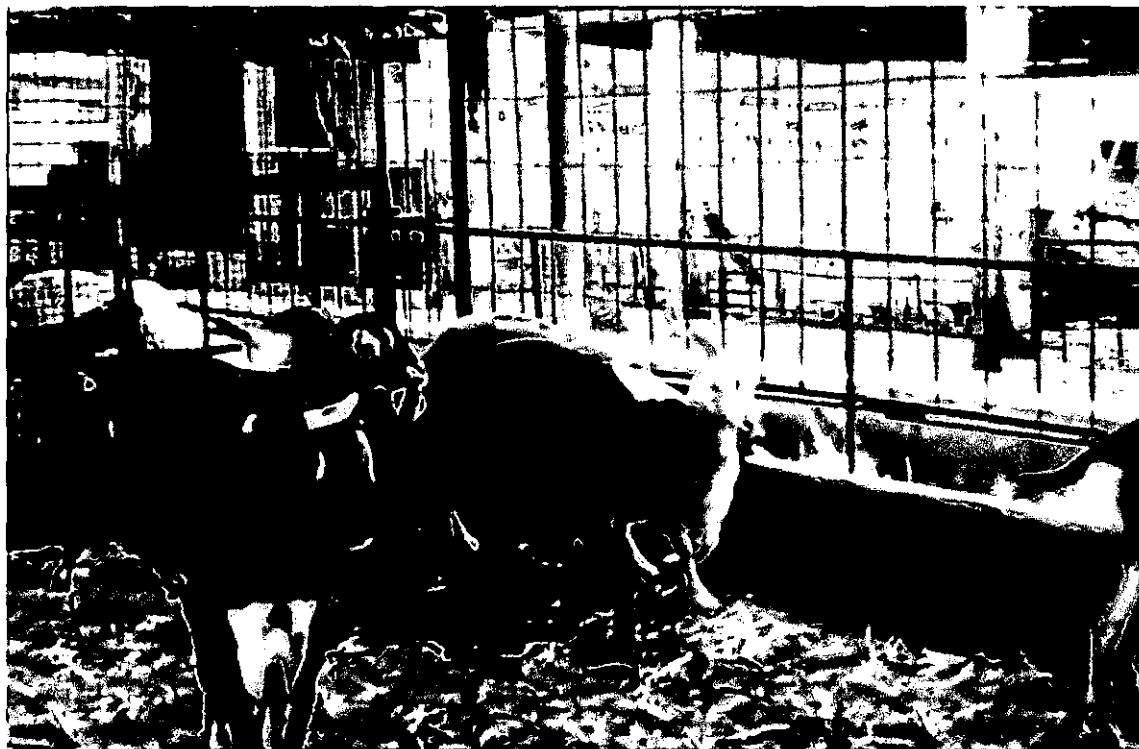


Figura 2. Evasión, conducta en la que con interacción previa o no, un animal se aleja de otro dando lugar al registro de desplazamiento



Figura 3. Topeteos, interacciones agonistas en las que siempre existe contacto físico de la cabeza de una cabra con cualquier parte del cuerpo de otra



Figura 4. Monta, una cabra salta colocando sus miembros anteriores sobre la parte trasera de otro animal, con la aceptación del segundo

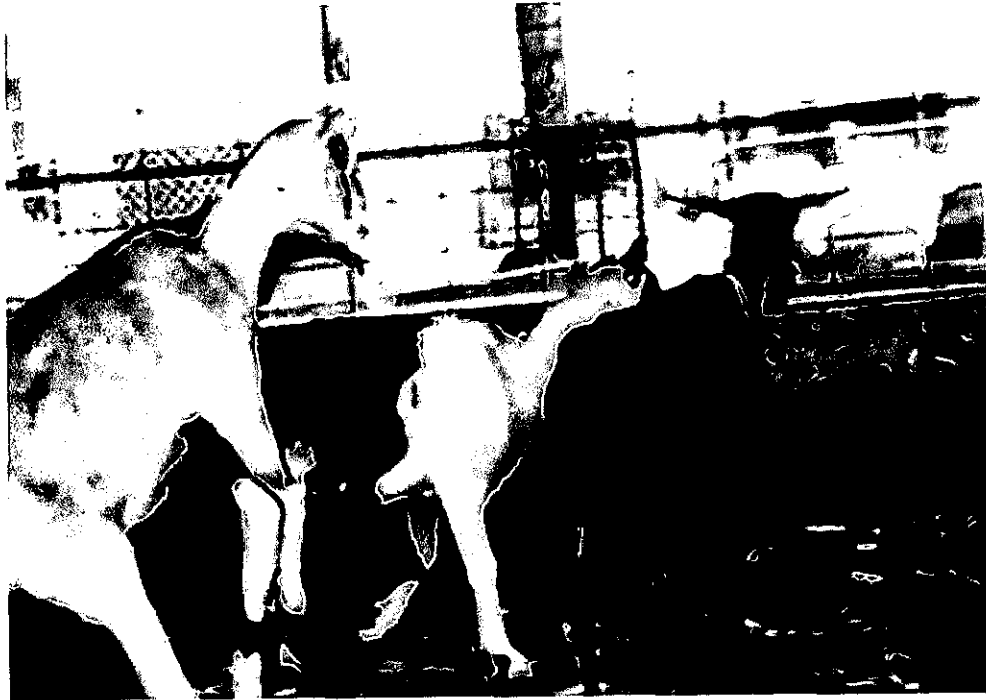


Figura 5. Intento de monta, una cabra intenta colocar sus miembros anteriores sobre la parte trasera de otro animal sin que se le permita



Figura 6. Olfateo, conducta exploratoria de una cabra que acerca su nariz a alguna parte de otro animal



Figura 7. Flehmen, conducta en la que un animal levanta el cuello y el belfo superior, descubriendo la entrada a la cavidad oral



Figura 8. Acicalamiento, una cabra frota su lengua, hocico, cuernos, costado o parte de su cabeza sobre cualquier sitio del cuerpo de otro animal con la aceptación de este último

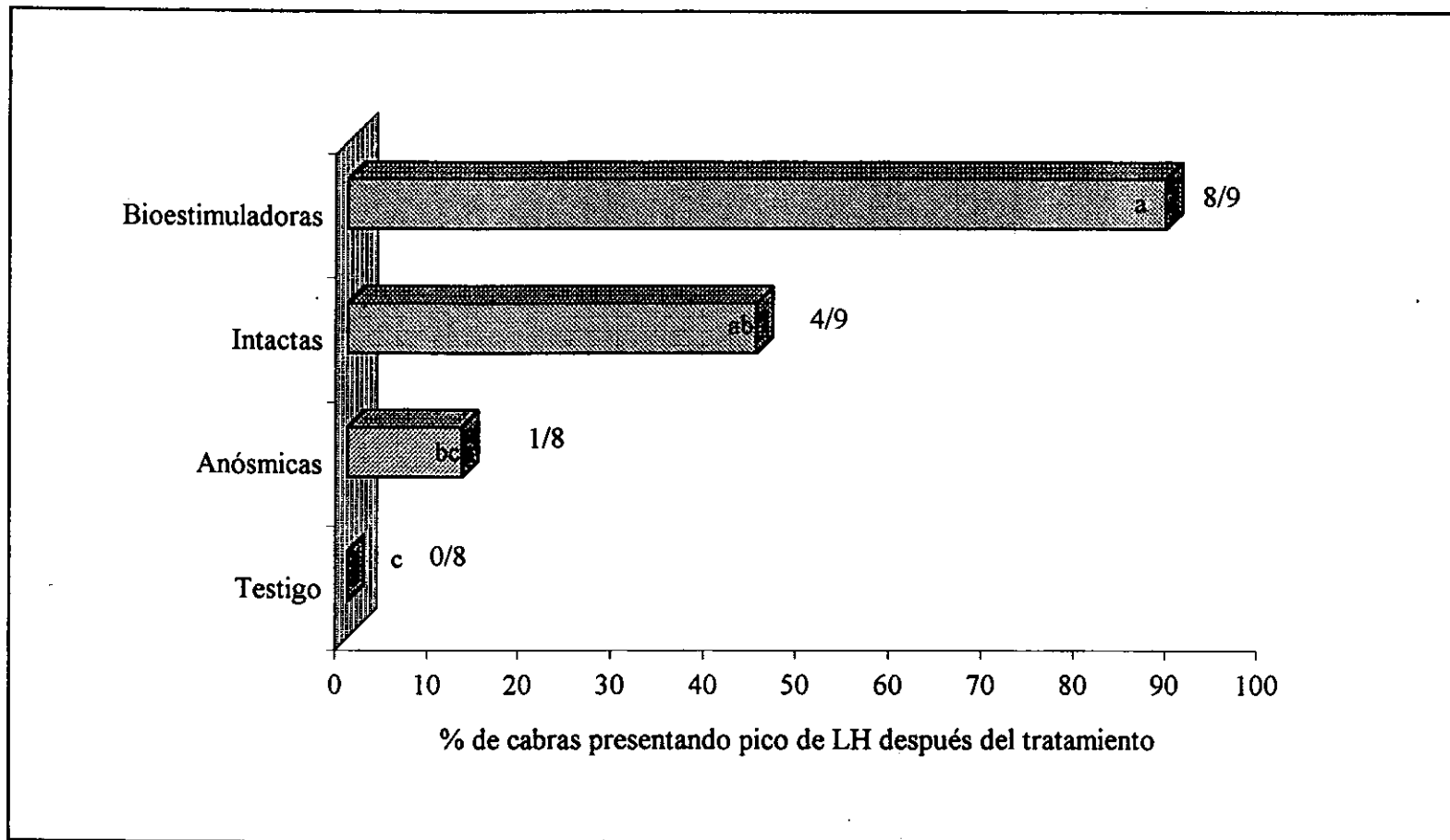


Figura 9. Porcentaje de cabras que presentaron pico de LH en cada uno de los grupos del experimento 2

Literales diferentes entre barras indican diferencia significativa ($P < 0.05$)

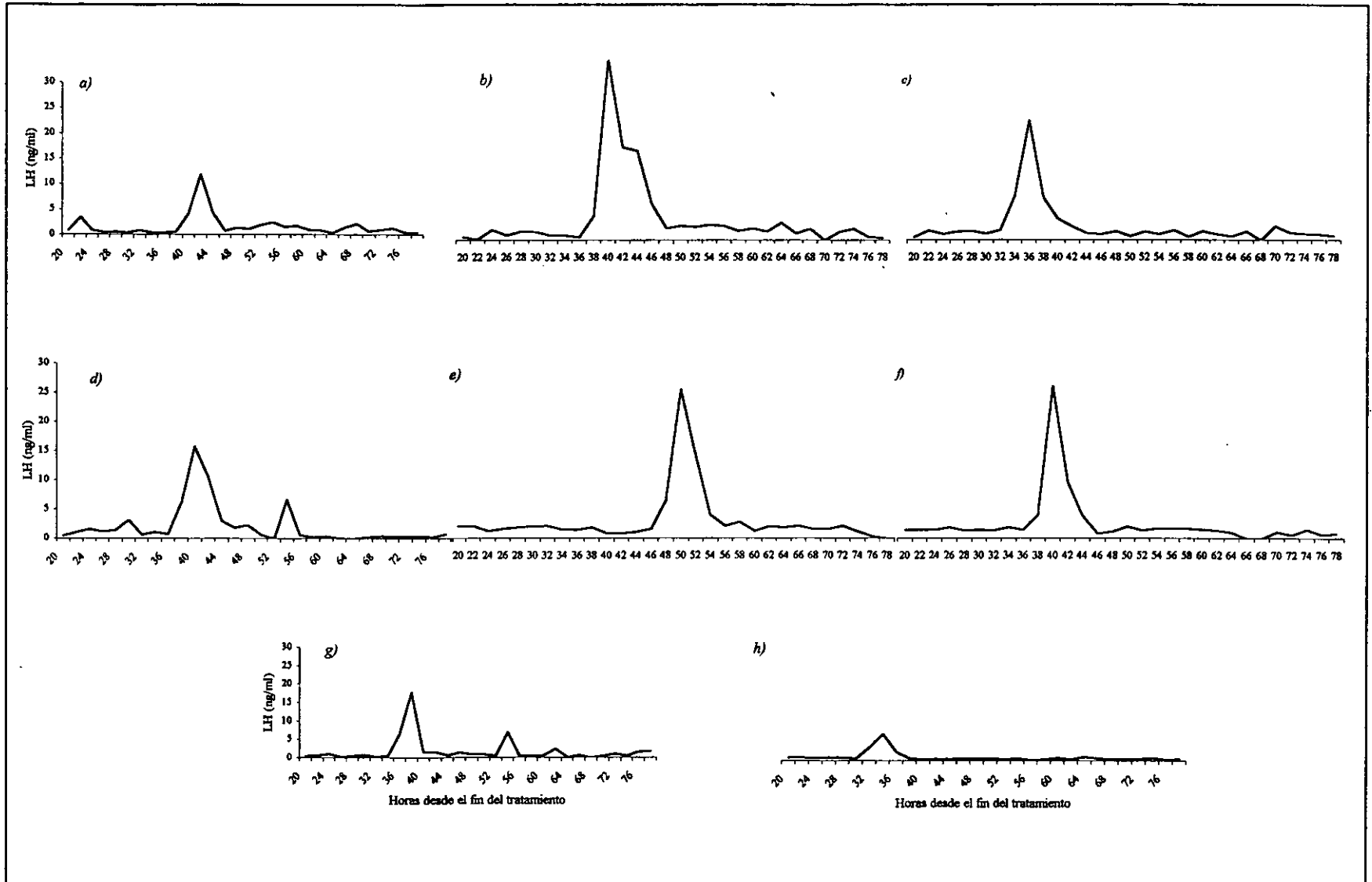


Figura 10. Niveles plasmáticos de la hormona luteinizante en las cabras bioestimuladoras del grupo Intacto que mostraron pico

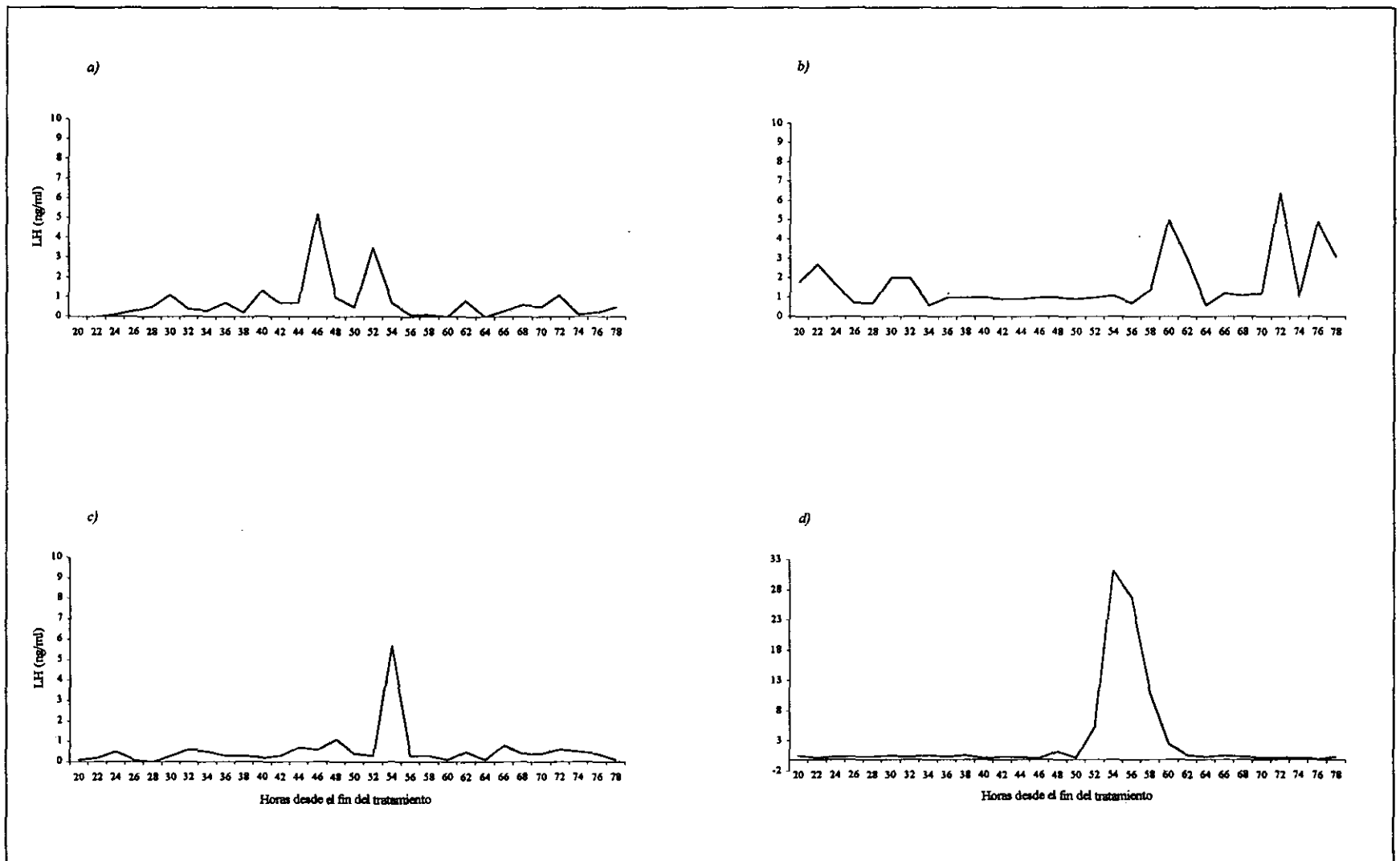


Figura 11. Niveles plasmáticos de la hormona luteinizante en las cabras del grupo Intacto que mostraron pico
 Nótese que la escala usada en la cabra *d)* es diferente a la de las demás

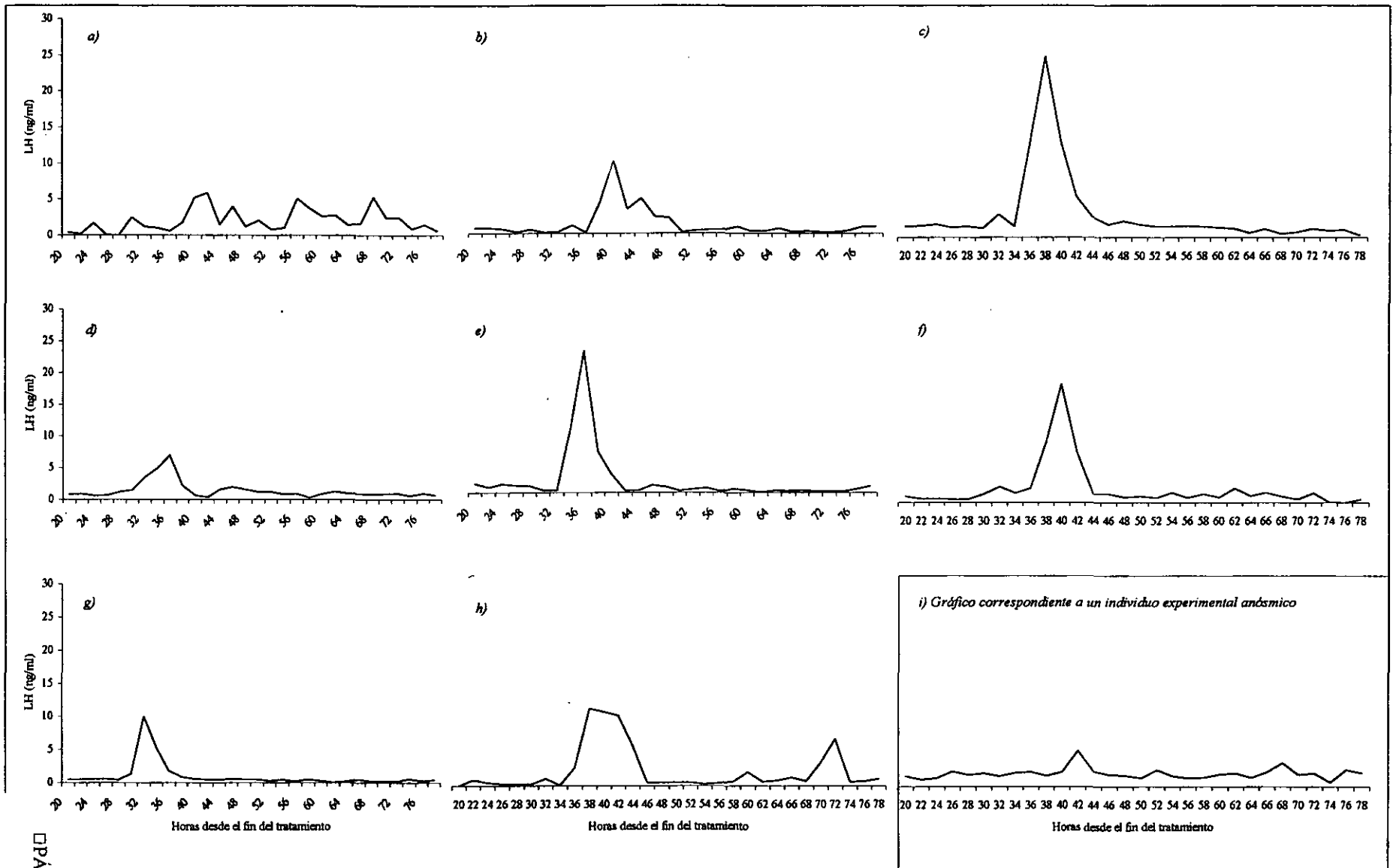


Figura 12. Niveles plasmáticos de la hormona luteinizante en las cabras bioestimuladoras del grupo Anósmico que mostraron pico
 El gráfico i) corresponde a la única cabra anósmica que mostró pico de la hormona

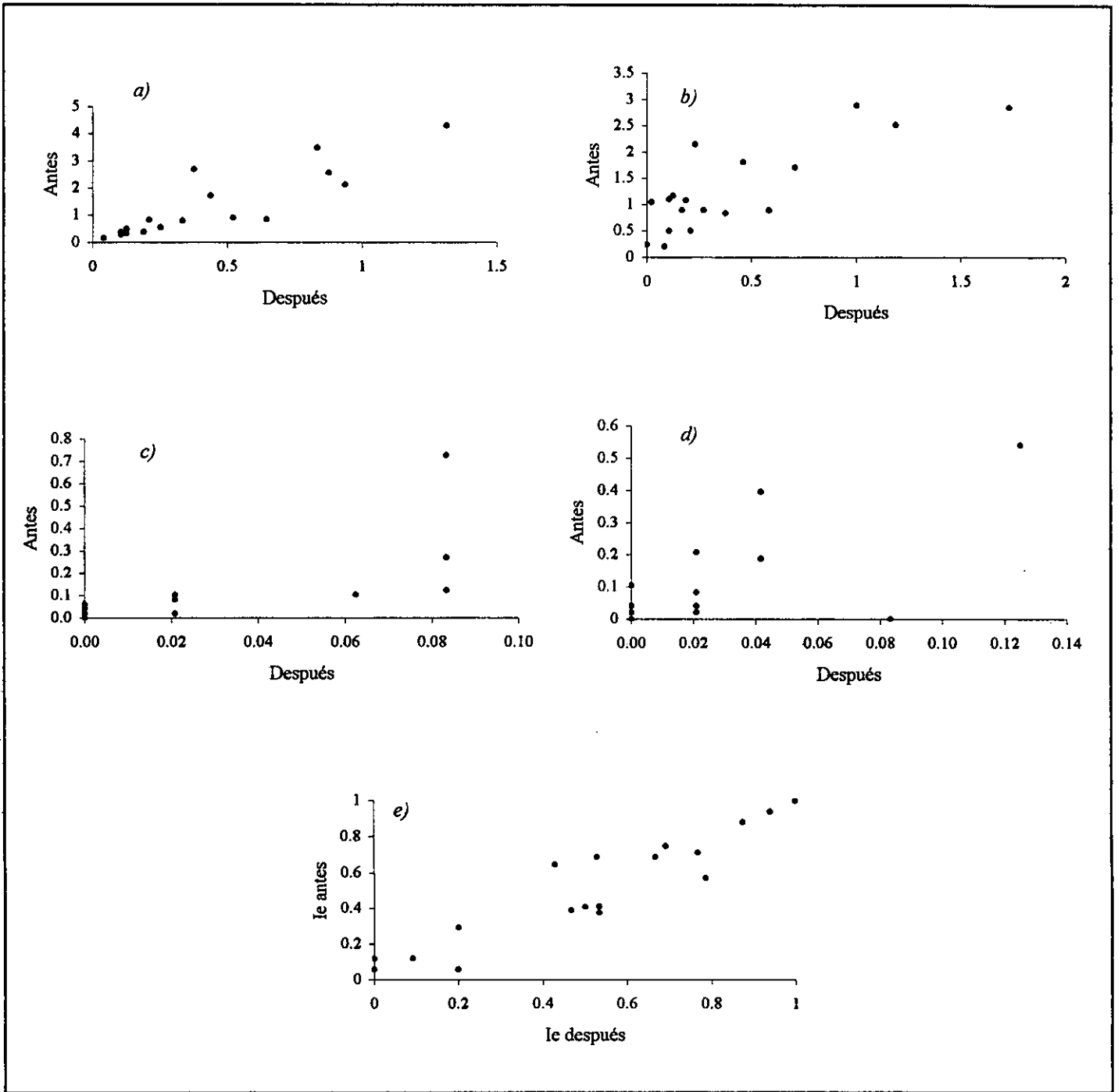


Figura 13. Relación entre las frecuencias (eventos/hora) de agresión recibida (a) ($r_s=0.74$, $P<0.01$) y emitida (b) ($r_s=0.70$, $P<0.01$), afiliación recibida (c) ($r_s=0.67$, $P<0.01$) y emitida (d) ($r_s=0.56$, $P<0.05$), y el índice de éxito (e) ($r_s=0.89$, $P<0.01$) obtenido en los periodos de antes y después en que se realizaron las bservaciones del experimento 2

ESTA TESIS NO DEBE
 SALIR DE LA BIBLIOTECA

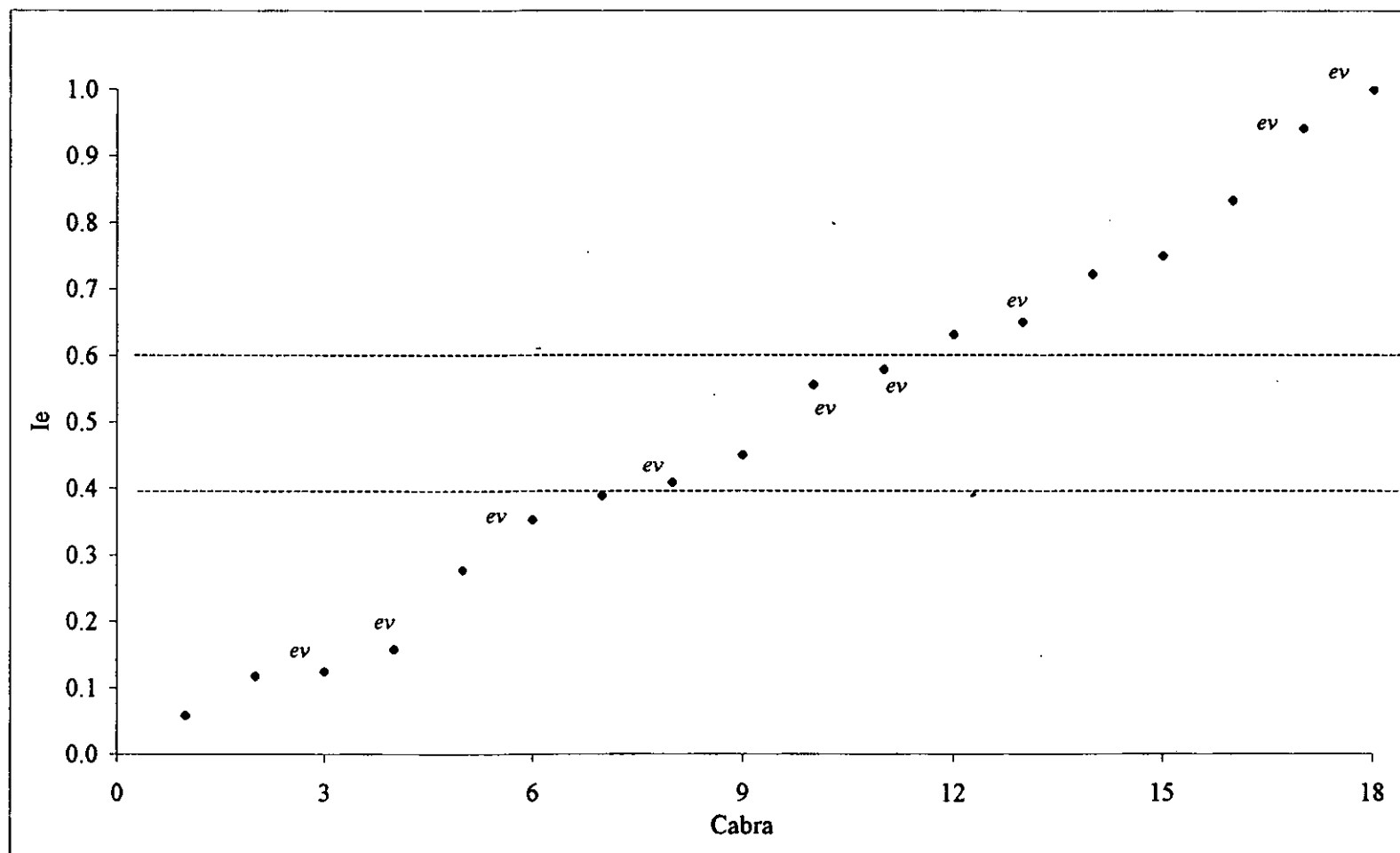


Figura 14. Distribución del índice de éxito (I_e) de las cabras del grupo Intacto, incluyendo las bioestimuladoras (*ev*). Las cabras fueron divididas en tres grupos de dominancia de acuerdo a su I_e : baja (0-0.39), media (0.40-0.60) y alta (0.61-1). Los tres grupos de dominancia tuvieron la misma cantidad de hembras con esponja vaginal (*ev*)

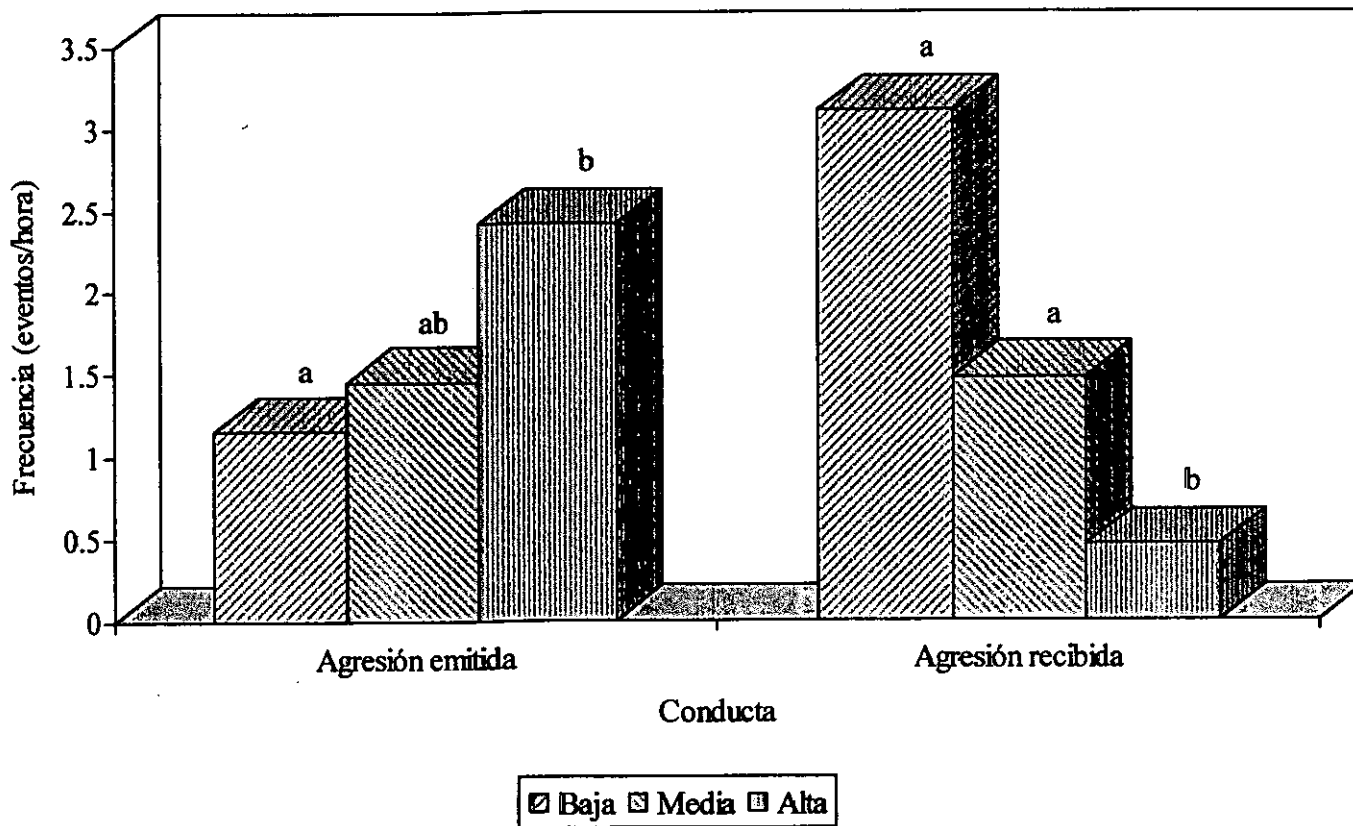


Figura 15. Promedio de las frecuencias de agresión emitida y recibida de acuerdo al grupo de dominancia
 Literales diferentes entre barras indican diferencia significativa ($P < 0.05$)

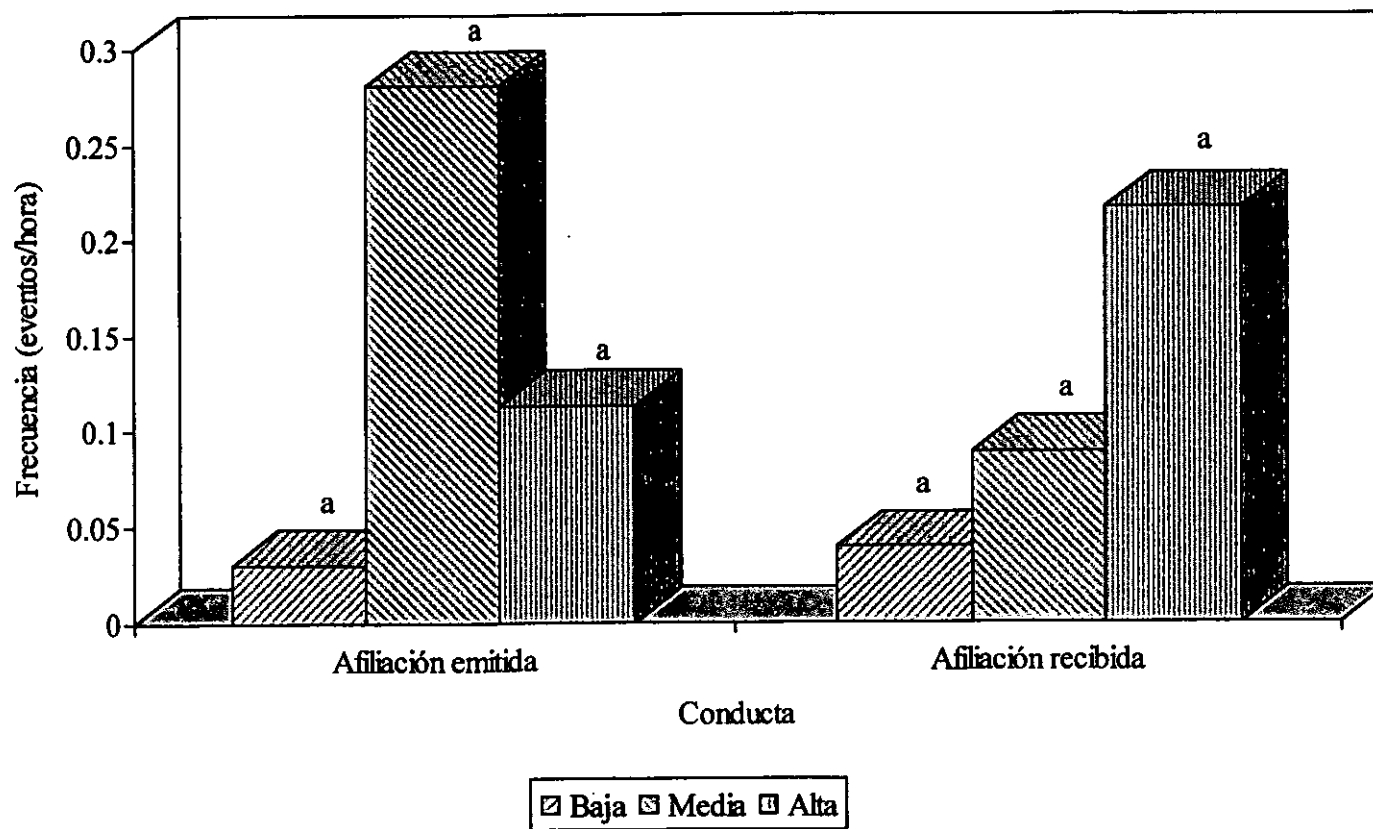


Figura 16. Promedio de las frecuencias de afiliación emitida y recibida de acuerdo al grupo de dominancia. Literales diferentes entre barras indican diferencia significativa ($P < 0.05$)

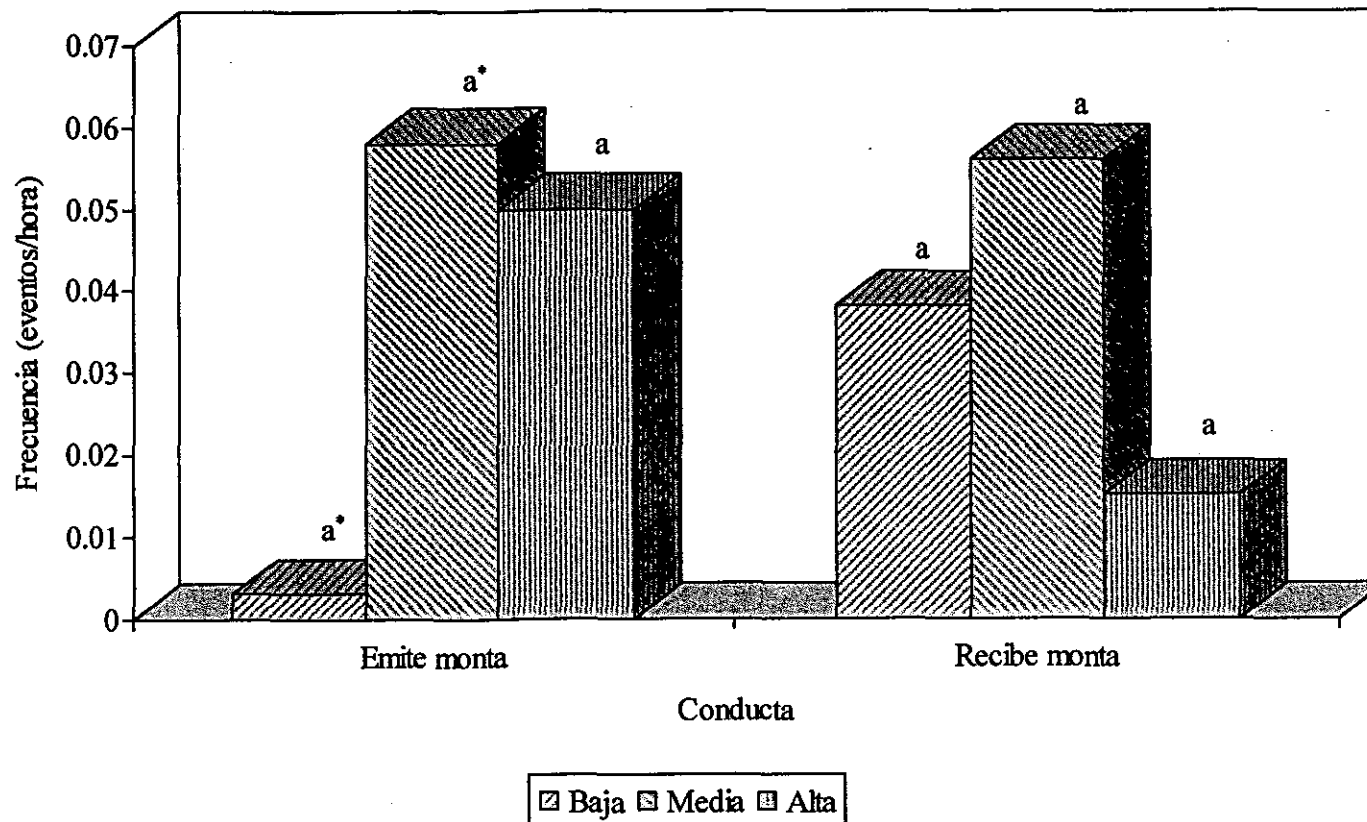


Figura 17. Promedio de las frecuencias de emisión y recepción de montas por grupo de dominancia
 Literales diferentes entre barras indican diferencia significativa ($P < 0.05$)
 *Diferentes a $P = 0.06$

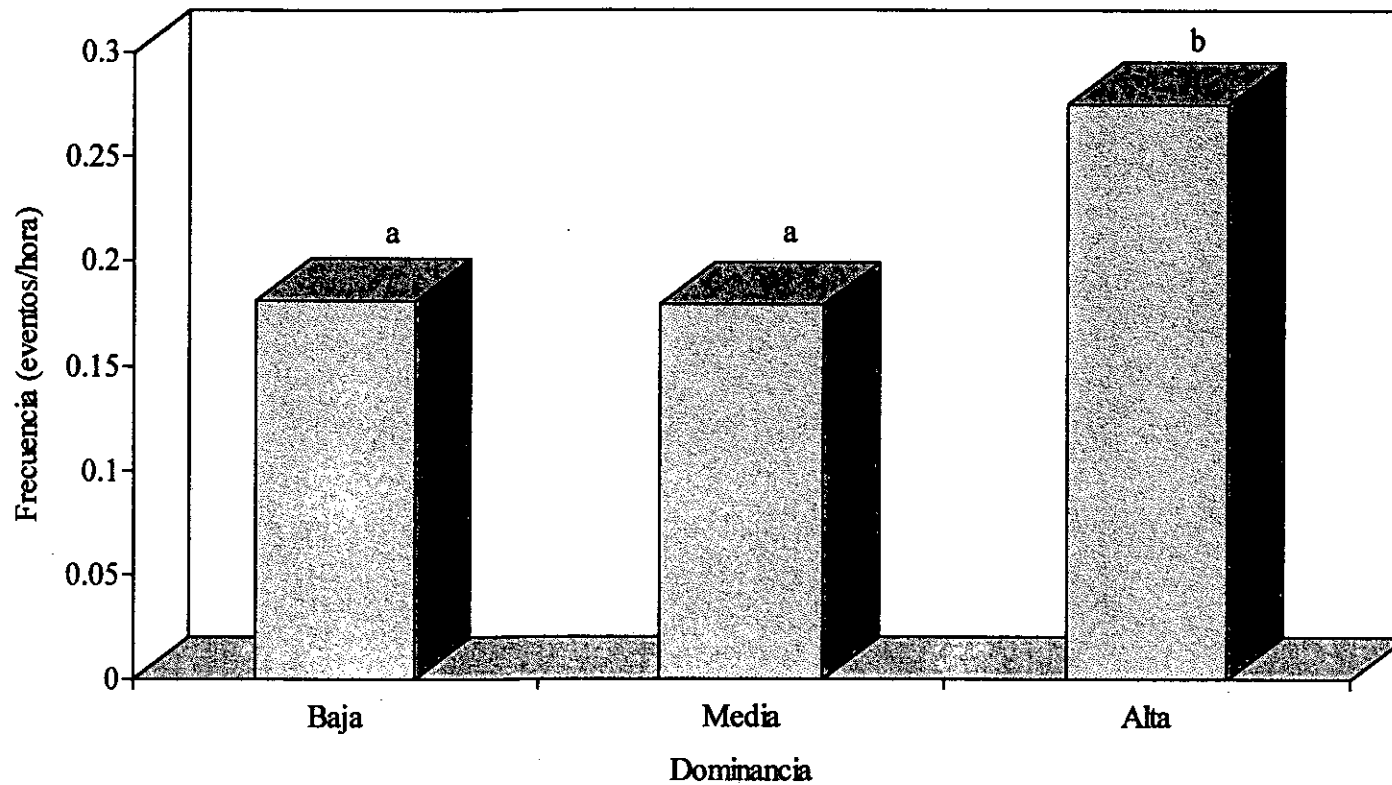


Figura 18. Promedio de las frecuencias de micción por grupo de dominancia
Literales diferentes entre barras indican diferencia significativa ($P < 0.05$)

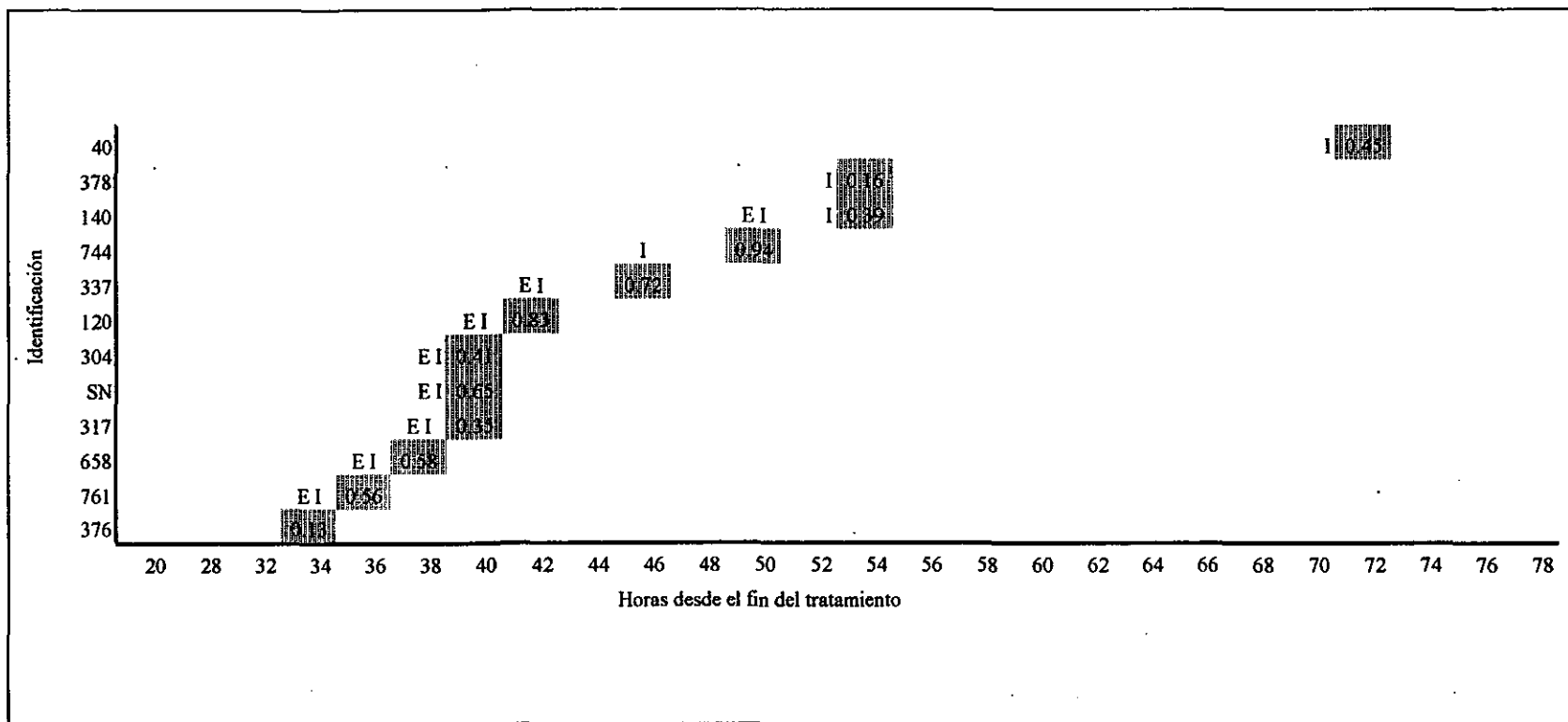


Figura 19. Distribución temporal de la presentación del pico de LH en las cabras del grupo Intacto (I) y sus bioestimuladoras (EI)

El valor dentro del recuadro corresponde al índice de éxito del individuo

Cuadro 1

Presentación de los picos preovulatorios de la hormona luteinizante y sus tiempos desde la finalización del tratamiento a las hembras bioestimuladoras

n	Grupo				
	EI 9	Intacto 9	EA 9	Anósmico 8	Testigo 8
Tiempo desde el retiro de las esponjas al pico (h; media ± EE)	40 ± 4.7 ^a	56.5 ± 11 ^b	37.8 ± 3.11 ^a	42 ^a	—
Concentración basal de LH (ng/ml; media ± EE)	1.86 ± 0.87 ^a	0.39 ± 0.68 ^b	0.93 ± 0.90 ^b	0.69 ± 0.70 ^b	0.76 ± 0.55 ^b
Concentración máxima de LH durante el pico (ng/ml; media ± EE)	18.58 ± 7.3 ^a	12.12 ± 12.7 ^a	13.2 ± 6.6 ^a	5.10	—

EI = Bioestimuladoras del grupo Intacto

EA = Bioestimuladoras del grupo Anósmico

Para cada fila, literales diferentes en superíndice indican diferencia significativa (P<0.05)

Cuadro 2
Frecuencia (eventos/hora, media \pm EE) del total de las conductas registradas en el experimento 2

	Grupo de dominancia		
	Baja	Media	Alta
Emisión de montas	0.003 \pm 0.007 ^{a*}	0.058 \pm 0.07 ^{a*}	0.050 \pm 0.06 ^a
Emisión de flehmen	0.006 \pm 0.01 ^a	0 \pm 0 ^a	0.003 \pm 0.007 ^a
Emisión de banderilleo	0.263 \pm 0.42 ^a	0.574 \pm 0.64 ^a	0.181 \pm 0.29 ^a
Emisión de intento de monta	0.029 \pm 0.02 ^a	0 \pm 0 ^b	0.006 \pm 0.01 ^b
Emisión de olfateos	0.032 \pm 0.04 ^a	0.046 \pm 0.03 ^a	0.017 \pm 0.01 ^a
Total de conductas sexuales emitidas	0.333 \pm 0.42 ^a	0.678 \pm 0.72 ^a	0.257 \pm 0.34 ^a
Total de conductas no agonistas emitidas	0.363 \pm 0.43 ^a	0.957 \pm 1.0 ^a	0.370 \pm 0.39 ^a

Para cada conducta, literales diferentes en superíndice indican diferencia significativa (P<0.05)

* Diferentes a P=0.06

Cuadro 3

Frecuencia (eventos/hora, media \pm EE) de las interacciones sociales registradas en las cabras del grupo Intacto que presentaron o no pico de LH

Conducta	Individuos con pico de LH	Individuos sin pico de LH
<i>Ie</i>	0.430 \pm 0.23 ^a	0.368 \pm 0.30 ^a
Afiliación emitida	0.037 \pm 0.043 ^a	0.021 \pm 0.02 ^a
Afiliación recibida	0.109 \pm 0.08 ^{a*}	0.079 \pm 0.15 ^{a*}
Monta emitida	0 \pm 0 ^a	0.008 \pm 0.01 ^a
Monta recibida	0 \pm 0 ^a	0.004 \pm 0.009 ^a
Intento de monta emitido	0.015 \pm 0.01 ^a	0.016 \pm 0.02 ^a
Intento de monta recibido	0.005 \pm 0 ^a	0.016 \pm 0.02 ^a
Olfateo emitido	0.036 \pm 0.05 ^a	0.012 \pm 0.01 ^a
Olfateo recibido	0.036 \pm 0.04 ^a	0.029 \pm 0.03 ^a
Flehmen	0.005 \pm 0.01 ^a	0 \pm 0 ^a
Banderilleo	0.005 \pm 0.01 ^a	0.012 \pm 0.01 ^a
Orina	0.159 \pm 0.06 ^a	0.229 \pm 0.10 ^a
Total de conductas sexuales emitidas	0.061 \pm 0.09 ^a	0.048 \pm 0.04 ^b
Total de conductas sexuales recibidas	0.041 \pm 0.037 ^a	0.049 \pm 0.047 ^a
Total de conductas no agonistas emitidas	0.098 \pm 0.131 ^a	0.069 \pm 0.05 ^b
Total de conductas no agonistas recibidas	0.150 \pm 0.082 ^a	0.128 \pm 0.147 ^a

Para cada conducta, literales diferentes en superíndice indican diferencia significativa ($P < 0.05$)

* Diferentes a $P = 0.07$; *Ie* = índice de éxito