

03040

2



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

CENTRO DE NEUROBIOLOGIA
CAMPUS UNAM - JURQUILLA

EFECTO DE LA ANOSMIA PREPARTO SOBRE LA
INTERACCION MADRE - CRIA DURANTE EL SEGUNDO
Y TERCER MES DE LA LACTANCIA EN OVEJAS

(*Ovis aries*).

206134

T E S I S
Q U E P R E S E N T A
M A R I A D E L C A R M E N / F R I A S C A S T A Ñ E D A
P A R A O B T E N E R E L G R A D O D E
M A E S T R A E N C I E N C I A S
(N E U R O B I O L O G I A)



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Este trabajo fue subvencionado con un apoyo parcial del PAPIIT para el mantenimiento de los sujetos de estudio IN212796. El otorgamiento de una beca-crédito del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, así como un apoyo para la terminación de tesis del Consejo de Ciencia y Tecnología de Querétaro. Se agradece asimismo el apoyo del Dr. Pascal Poindron para la impresión de la misma.

*Un guerrero de la luz nunca olvida la gratitud.
Durante la lucha, fue ayudado por los ángeles;
las fuerzas celestiales colocaron cada cosa en su lugar,
y permitieron que él pudiera dar lo mejor de sí.
Los compañeros comentan: "¡Qué suerte tiene!"
y el guerrero a veces consigue mucho más de lo que su capacidad permite.
Por eso, cuando el sol se pone, se arrodilla y agradece el Manto Protector que lo
rodea.
Su gratitud, no obstante, no se limita al mundo espiritual; él jamás olvida a sus
amigos, porque la sangre de ellos se mezcló con la suya en el campo de batalla.
Un guerrero no necesita que nadie le recuerde la ayuda de los otros; él se
recuerda solo, y reparte con ellos la recompensa.*

Manual del Guerrero de la Luz, Paulo Coelho

AGRADECIMIENTOS

Al Buen Pastor por todas las cosas buenas que he recibido de él.

A todos mis maestros

Al Dr. Pascal Poindron Massot por el tiempo, dedicación y esfuerzo que me ha dedicado en la realización de esta tesis.

Al Comité Tutoral y Evaluador por su valiosa contribución en la revisión de este manuscrito:

Dra. Carmen Aceves Mejía,

Dr. José Luis Díaz Gómez

Dr. Pascal Poindron Massot

Dr. Flavio Mena Jara

Dra. Rosalinda Guevara Guzmán

Dr. Francisco Galindo Trejo

Dr. Manuel Salas Alvarado

Monique Bannier por su amable colaboración en las observaciones conductuales en el Rancho Amazcala.

Al personal encargado del mantenimiento de los sujetos de experimentación: Sr. Raúl Paulín y Sr. José Paulín. De manera especial a los niños Francisco Paulín (Paco), Isidro (Chilo) y Mario (Mayo) por su apreciable ayuda.

A mis compañeros de laboratorio por su paciencia y apoyo. Agradezco a Horacio Hernández su orientación en el manejo de los datos estadísticos y la discusión de resultados afines con su tesis doctoral, así como a quienes me ayudaron y asesoraron

durante la etapa de experimentación: Alma Rodríguez, Norma Serafin (además en la organización bibliográfica), Humberto Vázquez, Angélica Terrazas y Alfredo Flores. También agradezco a Gabriela Gilling y Alonso González quienes me han acompañado de manera importante en esta última etapa de la escritura.

A la Dra. Dorothy Pless quien corrigió el resumen en inglés.

A mis compañeros y amigos de generación, con quienes disfruté y sufrí esta etapa de mis estudios: Daniel Rodríguez Méndez, Estuardo López Vega, Ivett Medina, Enrique Octavio Flores Gutiérrez, así como a Silvia Martínez.

A los amigos de otros laboratorios con quienes he compartido momentos agradables en la convivencia diaria. Sé que no podría nombrar a todos, sin embargo, quiero agradecer especialmente a María Maillo, Manuel Aguilar, Héctor Vargas, Zulma Janet Dueñas, Arturo Hurtazo, Esperanza Meléndez, Liliana Sánchez, Araceli Gómez, Ana Cecilia, Verónica Mireya.

A todo el personal de este Centro de Neurobiología, en especial al eficiente personal de la biblioteca quien me apoyó para conseguir material bibliográfico de otras bibliotecas, a su coordinadora la bibliotecóloga Pilar Galarza y su equipo de colaboradores: Ignacio Caballero, Elsa Ruiz e Isabel Cuéllar. Agradezco especialmente la diligencia de la QFB. Leonor Casanova del departamento de Posgrado, y en su momento a Arturo Alcívar. Al personal de cómputo de otro tiempo, Ing. Antonio Altamirano y de imágenes al Ing. Rafael Favila, así como a la Psic. Lourdes Lara y Omar González.

A quienes aún en la distancia siempre me han apoyado: el equipo Dragón: Yoloxóchitl, Andrea, Julia, Sandy, Violeta, Germán y Diego. En especial a la Dra. Esther García Castells y al Dr. Carlos Guzmán Flores.

A mis amigos Pepe, Jorge y Javier, sj.

DEDICATORIAS

Dedico este trabajo a la memoria de mi abuela, Mamá Rosa quien con su carácter y ejemplo de universitaria ha sido una de mis inspiradoras.

A mi madre, ejemplo de voluntad y consecuencia en sus actos, así como de interés materno.

A mi padre, disculpa que esta tesis no trate sobre fractales, sin embargo, pretendo hacer una pequeña contribución al conocimiento acerca de la naturaleza.

A mis queridos hermanos María Guadalupe y Félix de Jesús por el apoyo y cariño que siempre me han brindado.

Al pequeño Pheleep Sidhom con quien espero compartir algo de lo aprendido.

A mis amigas Laura, Elisa, Claudia y Talía.

TABLA DE CONTENIDOS

	Página
ÍNDICE DE ABREVIATURAS.....	1
RESUMEN.....	2
ABSTRACT.....	4
I. INTRODUCCIÓN.....	6
II. ANTECEDENTES	
A. Descripción de la conducta materna.....	8
1. Conducta materna en el parto.....	10
2. Conducta materna en ovejas.....	10
3. Desarrollo del reconocimiento de la cría.....	11
4. Vínculo selectivo madre-cría.....	13
5. Experiencia materna.....	16
6. Conducta materna durante la lactancia.....	18
B. Factores sensoriales exteroceptivos de control	
1. Activación sensorial de la conducta materna en el parto.....	20
2. Reconocimiento de la cría por la madre y establecimiento del vínculo selectivo por las vías sensoriales.....	22
a. Olfacción.....	23
b. Visión.....	26
c. Audición.....	27
3. Reconocimiento de la madre por la cría.....	28

C. Factores internos y propioceptivos del control de la conducta materna.....	29
1. Factores asociados con el parto	
a. Sistema neuroendócrino.....	30
b. Estimulación vagino-cervical como activadora de la conducta materna.....	32
2. Lactancia.....	35
a. Producción láctea.....	36
b. Respuesta a la succión y temperatura corporal de la madre en el nido.....	37
III. HIPÓTESIS.....	39
IV. OBJETIVOS	
A. Objetivo general.....	40
B. Objetivos particulares.....	40
V. MATERIALES Y MÉTODOS	
A. Lugar de estudio.....	41
B. Animales	
1. Animales y grupos experimentales.....	41
2. Cuantificación del peso.....	42
3. Método de anosmia.....	42
C. Registros conductuales	43
1. Prueba de respuesta a la separación de la cría.....	43
a. Conductas de la madre.....	45
2. Prueba de aceptación hacia la cría	46
a. Conductas de la madre.....	47
b. Conductas del cordero.....	47

3. Conducta espontánea de amamantamiento.....	48
D. Medición de la producción láctea.....	50
E. Análisis estadístico.....	52
1. Prueba de separación.....	52
a. Agitación y respuesta.....	52
2. Prueba de aceptación.....	53
3. Conducta espontánea de amamantamiento.....	53
4. Producción láctea.....	53
5. Peso corporal.....	53

VI. RESULTADOS

A. Prueba de respuesta a la separación de la cría.....	54
1. Variables individuales.....	54
a. Efecto de la anosmia sobre los balidos altos.....	54
b. Efecto de la anosmia sobre los balidos bajos.....	55
c. Efecto de la anosmia sobre las eliminaciones.....	56
d. Efecto de la presencia de la cría.....	56
e. Etapa de lactancia.....	57
f. Interacciones entre la anosmia, la presencia de la cría y la etapa de lactancia.....	57
2. Variables compuestas: Agitación y Respuesta.....	58
a. Efecto de la anosmia en la Agitación.....	58
b. Efecto de la presencia de la cría en la Agitación.....	59
c. Interacciones entre la anosmia, la presencia de la cría y la etapa de lactancia en la Agitación.....	60
d. Efecto de la anosmia en la Respuesta.....	60
e. Interacciones entre la anosmia y la etapa de la lactancia en la Respuesta.....	61

B. Prueba de aceptación hacia la cría	
1. Variables individuales.....	62
2. Efecto de la anosmia.....	63
C. Conducta espontánea de amamantamiento.....	65
1. Frecuencia de succiones promedio.....	65
2. Duración promedio de las succiones.....	66
a. Efecto de la anosmia.....	66
b. Efecto de la etapa de la lactancia.....	67
3. Duración total de las succiones por semana.....	68
4. Preferencia del cordero a su propia madre.....	68
a. Efecto de la anosmia.....	69
b. Efecto de la etapa de la lactancia.....	70
D. Producción láctea.....	70
E. Peso corporal de las ovejas.....	71
F. Peso corporal de los corderos.....	72

VII. DISCUSIÓN

A. Conducta espontánea de amamantamiento.....	73
B. Prueba de aceptación	75
C. Prueba de separación	77

VIII. CONCLUSIONES.....	83
-------------------------	----

IX. PERSPECTIVAS DEL ESTUDIO.....	84
-----------------------------------	----

X. REFERENCIAS.....	85
---------------------	----

XI. ÍNDICE DE ILUSTRACIONES.....	112
----------------------------------	-----

APÉNDICE I

A. Factores asociados con el parto.....	114
Sistema neuroendócrino.....	114
B. Factores fisiológicos asociados con la lactancia.....	116
Hormonas, neuropéptidos y neurotransmisores.....	120
C. Factores centrales de control	
1. Neuromoduladores involucrados en la activación y el mantenimiento de la conducta materna.....	123
2. Estructuras involucradas en la activación y el mantenimiento de la conducta materna.....	126

APÉNDICE II

Tablas.....	130
A. Prueba de respuesta a la separación de la cría	
1. Variables individuales.....	132
2. Conductas del cordero.....	135
B. Prueba de respuesta a la aceptación a la cría	
1. Conductas de la madre.....	138
2. Conductas del cordero.....	139

ÍNDICE DE ABREVIATURAS

ACh	Acetilcolina (AcetylCholine)
MPOA	Área preóptica media (Medial PreOptic Area)
EVC	Estimulación vagino-cervical
E2	Estradiol
CRF	Factor liberador de corticotropinas (Corticotrophin Releasing Factor)
MHPG	3-metoxi-4-hidroxifeniletileno glicol o también conocido como 4-hidroxi-3-metoxifeniletano-1,2-diol
NA	Noradrenalina
PVN	Núcleo paraventricular (ParaVentricular Nucleus)
OT	Oxitocina
P4	Progesterona
PRL	Prolactina
PL	Lactógenos placentarios

RESUMEN

La conducta materna en la oveja (*Ovis aries*) se caracteriza por la formación de un vínculo selectivo con su cría dependiente de la olfacción durante un periodo sensible (2 a 8 horas posparto). Cuando este vínculo se ha establecido, la hembra permite la succión solamente de su propio cordero. En ovejas anósmicas cuya olfacción ha sido alterada antes del parto con sulfato de zinc, el vínculo selectivo no se forma, permitiendo que las hembras amamenten a corderos extraños, demostrando así la importancia de la olfacción para permitir el reconocimiento de la oveja a su propio cordero.

El efecto de la supresión olfativa en el mantenimiento del interés materno durante la lactancia tardía no es bien conocido, por ello en este trabajo se estudiaron las consecuencias de tal supresión, en el mantenimiento de la conducta materna de las 8 a las 13 semanas posparto en ovejas. Se observó la conducta materna de las ovejas control y anósmicas hacia sus corderos a partir de la observación espontánea de amamantamiento y la realización de dos pruebas conductuales.

El estudio de la *conducta espontánea de amamantamiento* (8 a 12 semanas de la lactancia) no reveló diferencias marcadas en la aptitud de las madres para amamantar a su cordero. La única diferencia significativa fue una menor duración promedio de amamantamiento en las ovejas anósmicas en la semana 8 de la lactancia respecto a las ovejas control o intactas. La frecuencia de succión no mostró diferencias entre los grupos de corderos de madres intactas y anósmicas. En cambio, y de acuerdo con la literatura, las madres anósmicas no mostraron una conducta de amamantamiento selectivo, al contrario de las madres intactas.

La prueba de *aceptación* realizada en la semana 11 posparto, mostró que las ovejas anósmicas tendieron a vocalizar más, pero presentaron una disminución de la frecuencia de cambios de lugar, intentos de succión y duración de la misma respecto a

las ovejas intactas. Resultados estos últimos que concuerdan con lo obtenido en un trabajo previo de este laboratorio.

La *prueba de separación* realizada a las 8 y 13 semanas de la lactancia mostró una mayor *agitación* de las ovejas anósmicas respecto a las ovejas control en la presencia de su propio cordero, mientras que durante la ausencia del cordero no se encontraron diferencias entre los grupos. El interés materno fue menor en las ovejas anósmicas cuando se midió la *respuesta* de la madre con su cría y sin ella en la semana 13 respecto a la semana 8 de la lactancia.

Los resultados obtenidos sobre la producción láctea en la semana 8 y 13 de la lactancia, no muestran algún efecto debido a la anosmia. Sólo se encontró un decremento significativo de la misma entre la semana 8 y 13 en ambos grupos de ovejas.

En conjunto, los resultados del presente estudio sugieren que la ausencia de un vínculo selectivo, debido a la realización de una anosmia preparto, no influye significativamente sobre el mantenimiento de la motivación maternal en el tercer mes de la relación madre-cría en ovejas. Sin embargo, estudios en una etapa más tardía de la lactancia, cercanos al destete podrían ser necesarios para comparar estos resultados.

ABSTRACT

Maternal behavior in sheep (*Ovis aries*) is characterized by a selective bond, which mainly depends on the olfactory sense for recognizing her own lamb during a sensitive period (2-8 hours after parturition). The ewe allows suckling by the own lamb only when this bond is established. In anosmic ewes, in which olfaction is inhibited prior to parturition by zinc sulfate, this bond is not formed.

The effects of olfaction suppression on maternal responsiveness and the mechanisms involved in the maintenance of maternal behavior during late lactation are not well understood. Thus, the aim of this work is to study maternal behavior in anosmic ewes during late lactation (8 to 13 weeks). Maternal responsiveness of control and anosmic ewes toward their own lambs was studied by evaluating *spontaneous nursing behavior* and by performing *separation* and *acceptance* tests.

The study of *spontaneous nursing behavior* from the 8th to the 12th week of lactation did not show drastic differences in the willingness of the ewes to nurse. Suckling frequency was no different between the groups of intact and anosmic ewes. The only statistical difference was found in the 8th week of lactation, when the anosmic group showed a lower average duration of suckling unlike the other weeks. In accord with previous studies, anosmic ewes did not show selective nursing behavior, unlike intact ewes.

The *acceptance* test was performed in the 11th week postpartum and showed behavioral differences between control and anosmic ewes. A tendency to increase higher pitched vocalizations, and lower arousal in anosmic ewes was observed. Suckling attempts and suckling duration were lower also in the anosmic group. The finding that the time of suckling was longer in the lambs of the control ewes agrees with previous work of this laboratory.

The *separation* test was performed at the 8th and 13th weeks of lactation. During the test, in both weeks, maternal *arousal* was higher in anosmic ewes than in control ewes in the presence of their own lamb. During the absence of the lamb, no differences were found between the groups. Maternal responsiveness was lower in anosmic ewes when the variable *response* was measured with and without the lamb, decreasing from the 8th to the 13th week.

Milk yield in 24 hrs was measured at the beginning of the 8th and 13th week to detect differences due to the anosmia and to evaluate a possible association between milk yield and maternal responsiveness. The milk yield decreased in the 13th week for both groups. The body weight of the ewes on the 8th week of lactation was heaviest in anosmic group. The olfactory condition of their mothers had no effect on the body weight of the lambs.

The results obtained in this work show that the absence of a selective bond due to anosmia allows non selective maternal responsiveness and does not decrease maternal responsiveness in the third month of lactation. Further studies close to the weaning period would be of interest.

I. INTRODUCCIÓN

En los mamíferos la relación madre-cría es importante para la supervivencia y desarrollo de la progenie, ya que asegura el acceso a la fuente de alimento y proporciona protección contra los depredadores. Algunos de los factores que determinan la naturaleza del cuidado materno son la madurez de la cría al nacimiento, el tamaño de la camada, el medio ambiente y el grado de depredación a la que se encuentra sometida la población en su medio natural (Dwyer y Lawrence, 1998b). Conforme la cría se desarrolla su independencia aumenta, lo cual coincide con un decremento en el interés hacia ella por parte de la madre. Cuando ambos procesos concluyen es factible que el destete se lleve a cabo (Clutton-Brock, 1982; Hersher *et al.*, 1963a, Trivers, 1974).

En mamíferos altriciales, como son la mayoría de los roedores, el desarrollo físico es aún incompleto al nacimiento. Las estrategias de cuidado mostradas por la madre incluyen la construcción de un nido, el acarreamiento de las crías al nido y su cuidado dentro del mismo. Por el contrario, en especies precociales las capacidades motoras, sensoriales y de termorregulación de las crías están bien desarrolladas al nacimiento. En estas especies la presencia de un vínculo selectivo entre la madre y la cría es una característica frecuente e importante para la supervivencia de la progenie. El vínculo selectivo es una relación por la cual la madre cuida exclusivamente a sus propias crías, tal selectividad de la conducta materna es característica de los rumiantes domésticos. En ovinos y caprinos, por ejemplo, un contacto madre-cría de dos horas posteriores al parto es suficiente para establecer el vínculo (Hersher *et al.*, 1963b; Klopfer *et al.*, 1964; Poindron y Le Neindre 1980; Romeyer y Poindron, 1992; Romeyer *et al.*, 1994; Smith *et al.*, 1966). Durante este periodo sensible, la presencia de la cría y la conducta materna constituyen una experiencia inmediata mutua. Mediante esta experiencia, la madre consolida su motivación inicial y desarrolla el reconocimiento hacia la cría. Este reconocimiento es esencial para la orientación selectiva del cuidado materno hacia su progenie, participando también en el mantenimiento de la conducta materna durante la lactancia.

La información sensorial aportada por el neonato, participa de manera relevante en el desencadenamiento de la conducta materna y en el mantenimiento de la respuesta. Por ejemplo, las ratas parturientas privadas de estimulación táctil en las regiones perioral y ventral en el periodo posparto inmediato no acarrear a sus crías eficientemente aún cuando muestren un interés que no les permite desarrollar una conducta de amamantamiento adecuada (Jakubowski y Terkel, 1985; Morgan *et al.*, 1992). En humanos se ha reportado recientemente, que el sentido del olfato tiene una influencia significativa en el establecimiento de un vínculo temprano entre la madre y el infante a partir de la estimulación con líquido amniótico (Schaal y Marlier, 1998). En ovinos, el amamantamiento selectivo del cordero por la madre, está supeditado a las señales olfativas específicas del cordero (Alexander y Shillito, 1977; Alexander, 1978a). La privación de la información olfativa por la lesión del sistema olfativo (anosmia), impide el desarrollo adecuado de la conducta materna posparto y en ocasiones de su mantenimiento, aunque el efecto varía según el método aplicado y el momento de la supresión, antes o después del parto (Poindron, 1994; Poindron *et al.*, 1976a; Poindron, *et al.*, 1980a; Poindron y Le Neindre 1980; y Lévy y Krehbiel, 1988). La anosmia antes del parto impide el reconocimiento de los corderos y permite la succión por corderos extraños (Baldwin y Shillito, 1974; Bouissou, 1968; Poindron, 1974b; 1976a). Sin embargo, excepto por la falta de selectividad, estas madres siguen mostrando una conducta maternal normal en sus demás componentes (Bouissou, 1968; Lévy *et al.*, 1995 y Locatelli *et al.*, 1995).

Para obtener una comprensión más amplia de los mecanismos que regulan la relación madre-cría en mamíferos es importante la realización de estudios en especies de crías precociales, como son los ovinos. En estos animales las relaciones madre-cría poseen características diferentes a las especies generalmente estudiadas como son la rata, el ratón o la coneja, y más similares a otros mamíferos, como los humanos. Además de la ausencia de un nido, el vínculo selectivo en rumiantes implica la existencia de algunos mecanismos de regulación de la conducta materna distintos de los encontrados en las especies altriciales. Así, el estudio de los ovinos puede permitirnos entender la formación y mantenimiento de la conducta materna cuando hay

una relación exclusiva de la madre hacia la cría, principalmente en un periodo tardío de la lactancia cuando la influencia sensorial olfativa se supone ya no es determinante.

Por otra parte, la mayoría de los estudios sobre los mecanismos de control de la conducta materna en mamíferos se han enfocado al análisis de la facilitación de la receptividad materna alrededor del parto (Bridges, 1996; Fleming *et al.*, 1996; Numan, 1994; Mariscal y Rosenblatt, 1996; Rosenblatt y Lehrman, 1963 y Stern, 1996). Pocos estudios se han realizado respecto a los mecanismos de regulación de la motivación materna a lo largo de la lactancia y menos enfocados a la etapa previa al destete. Esta carencia de estudios es aún más clara en especies de crías precoces. En consecuencia el objetivo general de este estudio fue investigar los mecanismos de control de la motivación materna durante la segunda mitad de la lactancia en la oveja. De manera específica se investigaron los efectos de la privación del sentido del olfato en la madre antes del parto, y de la ausencia de vínculo selectivo resultante de dicha privación sobre la relación madre-cría durante el tercer mes de la lactancia.

II. ANTECEDENTES

A. Descripción de la conducta materna

La presente revisión tratará acerca de la conducta materna mostrada por la hembra en edad reproductiva. Para aspectos relacionados con la diferenciación sexual de la conducta materna o su ontogénesis durante la infancia y la pubertad, el lector puede avocarse a las revisiones de Bridges (1990), Brunelli (1990) y Mayer (1983) sobre el desarrollo de la conducta materna en roedores antes de la pubertad o en machos adultos.

Bridges (1996) define a la conducta materna como aquella en la cual la hembra muestra una atracción y cuidado a su cría, lo cual permite un incremento en la probabilidad de que esta progenie sobreviva y se desarrolle. Estos cambios en la madre son recíprocos con el desempeño de la cría. Por ello se debe decir que el desarrollo,

una relación exclusiva de la madre hacia la cría, principalmente en un periodo tardío de la lactancia cuando la influencia sensorial olfativa se supone ya no es determinante.

Por otra parte, la mayoría de los estudios sobre los mecanismos de control de la conducta materna en mamíferos se han enfocado al análisis de la facilitación de la receptividad materna alrededor del parto (Bridges, 1996; Fleming *et al.*, 1996; Numan, 1994; Mariscal y Rosenblatt, 1996; Rosenblatt y Lehrman, 1963 y Stern, 1996). Pocos estudios se han realizado respecto a los mecanismos de regulación de la motivación materna a lo largo de la lactancia y menos enfocados a la etapa previa al destete. Esta carencia de estudios es aún más clara en especies de crías precoces. En consecuencia el objetivo general de este estudio fue investigar los mecanismos de control de la motivación materna durante la segunda mitad de la lactancia en la oveja. De manera específica se investigaron los efectos de la privación del sentido del olfato en la madre antes del parto, y de la ausencia de vínculo selectivo resultante de dicha privación sobre la relación madre-cría durante el tercer mes de la lactancia.

II. ANTECEDENTES

A. Descripción de la conducta materna

La presente revisión tratará acerca de la conducta materna mostrada por la hembra en edad reproductiva. Para aspectos relacionados con la diferenciación sexual de la conducta materna o su ontogénesis durante la infancia y la pubertad, el lector puede avocarse a las revisiones de Bridges (1990), Brunelli (1990) y Mayer (1983) sobre el desarrollo de la conducta materna en roedores antes de la pubertad o en machos adultos.

Bridges (1996) define a la conducta materna como aquella en la cual la hembra muestra una atracción y cuidado a su cría, lo cual permite un incremento en la probabilidad de que esta progenie sobreviva y se desarrolle. Estos cambios en la madre son recíprocos con el desempeño de la cría. Por ello se debe decir que el desarrollo,

mantenimiento y ajuste de la relación entre madre y cría es lo que permite la supervivencia de la cría y el éxito reproductivo.

La conducta materna difiere según la especie como es el caso de especies altriciales y precociales. En las altriciales la construcción de un nido puede observarse desde antes del parto, seguido por el acarreamiento de las crías al mismo y el mantenimiento de la hembra en el nido. El interés se caracteriza, además, por el despliegue de otras conductas dirigidas a la cría, como la recuperación de las crías, el amamantamiento, el acicalamiento y el lamido (Bridges, 1996). Por otro lado se presentan conductas como son la construcción del nido, la separación del grupo, la hiperfagia, la reducción del miedo y la exacerbación de la conducta agresiva a congéneres y depredadores con el fin de proteger a la cría (Ferrari *et al.*, 2000). La presencia del nido puede incidir de manera importante en la regulación de los ritmos de succión durante la lactancia, en el mantenimiento del calor y el contacto físico con la cría (Leon *et al.*, 1990). Asimismo, las estimulaciones táctiles por parte de la madre dentro o afuera del nido, son muy importantes para el desarrollo de las crías. El lamido anogenital facilita el reflejo de excretar en las crías (Brouette-Lahlou, 1991), y el desarrollo de las funciones motoras de las crías, mejorando su desarrollo físico y neural (Escobar y Salas, 1987). Ésta y otras conductas son mostradas por la hembra mientras la cría no se haya desarrollado lo suficiente como para sobrevivir de manera independiente (Brouette-Lahlou *et al.*, 1999 y Leon *et al.*, 1990).

En las especies precociales, la relación entre la madre y la cría es más independiente del contacto, puesto que las crías no están confinadas en un nido. Por lo cual el establecimiento de un vínculo entre la madre y su cría es necesario para el mantenimiento de la relación. En los ovinos en un periodo sensible existe el establecimiento de un reconocimiento individual entre la madre y la cría, la formación de un vínculo exclusivo y la aceptación selectiva de la cría por la madre (Hersher *et al.*, 1963a,b; Le Neindre y Garel, 1976; Hudson y Mullord, 1977; Smith, *et al.*, 1966; Poindron *et al.*, 1980a; Poindron y Le Neindre, 1980; Terrazas *et al.*, 1999).

Se denomina *vínculo selectivo* a aquella relación en la cual las madres cuidan a su cría de manera exclusiva y rechazan a crías extrañas. Los ungulados como los ovinos y caprinos forman rápidamente un vínculo madre-cría durante el periodo posparto inmediato (Hersher *et al.*, 1963a; Lent, 1974 y Poindron *et al.*, 1993). Lo cual permite que la madre y la cría mantengan una relación espacial estrecha en las primeras semanas, aún en condiciones de baja densidad de animales (Hinch *et al.*, 1987).

1. Conducta materna en el parto

En los mamíferos placentarios, la conducta materna se manifiesta a partir del último periodo de la preñez, después del parto y durante la lactancia (Rosenblatt, *et al.*, 1979; Rosenblatt y Siegel, 1983). Al momento del parto, la conducta materna se activa y mantiene principalmente por factores hormonales, posteriormente la experiencia y los factores sensoriales la modulan. De esta forma la conducta materna está dividida en dos fases principales, una hormonal y otra dependiente de la estimulación de la cría. Hay una etapa de transición que une ambas fases y puede ser considerada como un periodo crítico o sensible, el cual ha sido observado en roedores, ovinos, caprinos y humanos (Rosenblatt, 1992).

2. Conducta materna en ovejas

En el periodo inmediato antes del nacimiento, el comportamiento de las ovejas se modifica: la hembra se aísla del rebaño, es fuertemente atraída hacia el líquido amniótico (Lévy, *et al.*, 1983; Arnold y Morgan, 1975). Después del nacimiento del cordero, la hembra se lava, consume los residuos placentarios, lame a la cría, emite balidos maternos de baja frecuencia en su presencia, o de alta frecuencia en su ausencia (Collias, 1956; Hersher *et al.*, 1963b; Lévy *et al.*, 1996; Poindron *et al.*, 1984a). Además, la oveja facilita la aceptación del cordero a la ubre colocándose en una posición favorable para el amamantamiento (Le Neindre y Poindron 1982). El éxito del amamantamiento está supeditado a la formación de un vínculo selectivo en las primeras

dos horas posparto dependiente de la olfacción, es por ello que la madre rechaza a cualquier otro cordero que intente succionar (Keverne *et al.*, 1983; Krehbiel, *et al.*, 1987; Poindron, *et al.*, 1988; Poindron, *et al.*, 1993).

Aunque puede ocurrir durante el ciclo reproductivo, durante el estro y unas horas previas al parto, el interés hacia el neonato se presenta en las ovejas durante el parto (Alexander, 1960) cuando los estrógenos se encuentran en cantidades significativas en la circulación general (Poindron y Le Neindre, 1980). En las primeras dos horas cualquier cordero puede ser aceptado y amamantado, pero a partir de ese momento la conducta materna solamente es dirigida hacia su cordero en el 80% de los casos (Poindron y Le Neindre, 1980). La atracción hacia el neonato puede decaer si la madre es separada totalmente de su cordero después de parir (Poindron y Le Neindre 1980; Lévy *et al.*, 1983). Durante el parto, el atractivo del cordero (líquido amniótico, apariencia física, menor inmovilidad), como el interés de la madre a estos factores muestran su máxima capacidad. Si se separa a la madre de su cordero durante las 4 horas posteriores al nacimiento, el 50% de las madres no aceptan a su cordero, incrementándose este porcentaje hasta un 80% después de una separación por 24 horas (Poindron y Le Neindre, 1980). Por el contrario, si la cría se mantiene junto a la madre durante las primeras 24 a 48 horas posteriores al parto, una separación posterior de 24 horas no influye significativamente en la aceptación del cordero por su madre. Los resultados anteriores muestran la existencia de un periodo sensible para la formación del establecimiento del vínculo materno con la cría. De tal manera si se estudia la influencia de la cría en la conducta materna se pueden entender mejor los mecanismos que la regulan durante el periodo sensible.

3. Desarrollo del reconocimiento de la cría

La habilidad para recordar y reconocer la identidad de un individuo por largos periodos de tiempo tiene implicaciones importantes para la evolución de la conducta social, de manera particular en la cooperación o el apareamiento (Insley, 2000). El

reconocimiento de la cría por su madre, se relaciona, además, con el éxito reproductivo, ya que permite la supervivencia de la cría después del nacimiento.

En la rata de laboratorio, la madre es capaz de discernir entre su propia camada y una extraña, aunque puede aceptar ser succionada por la camada extraña. La estimulación sensorial producto de las señales termo-táctiles, auditivas (ultrasonidos) y quimio-sensoriales permite que la madre pueda reconocer a su cría y viceversa (Mayer y Rosenblatt, 1979; Fleischer *et al.*, 1981; Porter, 1983; Rosenblatt y Siegel, 1983). Por ejemplo, las señales olfativas en el caso del ratón *Acomys cahirinus*, representan un papel importante en el reconocimiento de individuos genéticamente emparentados (Porter y Blaustein, 1989).

El olfato, el oído y la vista son utilizados por la oveja para reconocer a su cría y ubicarla espacialmente. Bouissou (1968) estudió la conducta materna de ovejas a las cuales se les extirparon quirúrgicamente los bulbos olfativos antes y después del parto. Aquellas ovejas que sufrieron una ablación completa fueron incapaces de distinguir a su cría de otra, aunque todas las madres mostraron un despliegue normal de conducta materna. En el reconocimiento olfativo de la madre para distinguir a su cordero, la distancia es un elemento importante la cual debe ser menor a 6 m durante los primeros días, (Morgan *et al.*, 1975). La audición y la visión parecen participar de manera más relevante en el reconocimiento de la oveja a su cría a los 10 m en un periodo posparto entre los 6 y los 29 días (Morgan y Arnold, 1974). Por otra parte, el sentido del gusto y el tacto no parecen tener una intervención determinante en el reconocimiento de la cría. (Alexander y Shillito, 1977a; Alexander, *et al.*, 1978; Alexander y Shillito, 1977b; Morgan *et al.*, 1975).

Antes del parto, el olor del cordero no es capaz de excitar la actividad eléctrica de las neuronas del bulbo olfativo de la madre. Después del mismo, el reconocimiento selectivo se asocia con un incremento en el número de las células mitrales o principales del bulbo olfativo, así como en el incremento de la liberación de neurotransmisores relacionados con algunos procesos de memoria como el glutamato y el ácido gamma-

amino butírico (Kendrick, *et al.*, 1992c, 1992d). La memorización del olor individual del cordero depende de la liberación de noradrenalina, acetilcolina, oxitocina, GABA y glutamato en el bulbo olfativo durante algunas horas después del parto (Lévy *et al.*, 1995a; Kendrick *et al.*, 1997). El disparo de las células mitrales del bulbo olfativo al tercer día posparto, es una respuesta asociada a la respuesta diferencial del olor del cordero con el cual la oveja ha formado un vínculo selectivo.

La influencia de la memoria en el reconocimiento y, por tanto, en el establecimiento del vínculo selectivo ha sido corroborada en pruebas de selectividad materna. En estas pruebas se inyectó a ovejas un antagonista muscarínico, la escopolamina, en las primeras 4 horas posparto. Se encontró una menor capacidad de la hembra para reconocer a su propio cordero, ya que se ve impedida su capacidad para aprender el olor de su cordero. Las ovejas que ya han establecido el vínculo selectivo con su cría no llegan a perder la capacidad de reconocer a su cordero. Estos resultados apoyan la intervención del sistema colinérgico en el proceso del aprendizaje olfativo en la oveja (Ferreira *et al.*, 2000). El proceso implica un fenómeno de plasticidad neuronal para el desarrollo del reconocimiento en un periodo específico después del parto. Tal plasticidad permite tanto la eficiencia del reconocimiento, como el establecimiento del vínculo selectivo al mejorar con la experiencia de cada parto.

4. Vínculo selectivo madre-cría

La oveja desarrolla un vínculo selectivo con su cordero durante un periodo limitado de alta motivación materna denominado *periodo sensible*, el cual se presenta desde el parto hasta las 12 horas posterior al mismo. En este periodo la formación de la selectividad materna depende del reconocimiento sensorial olfativo el cual puede ocurrir solamente a una distancia muy corta, menor a un metro (Alexander y Shillito, 1977a; Alexander, 1978; Poindron y Le Neindre, 1980). Cuando la selección se ha establecido, la madre difícilmente llega a vincularse con una cría extraña cuando se le intercambia por su propia cría (Poindron *et al.*, 1993).

Existe una jerarquía en la influencia que ejerce cada una de las vías sensoriales en el reconocimiento y el establecimiento del vínculo selectivo. Los experimentos muestran que la estimulación olfativa tiene un papel primordial para el establecimiento del vínculo durante el periodo sensible; en cambio, la audición y la visión parecen estar involucrados en etapas más tardías (Lindsay y Fletcher, 1968; Poindron, 1976b; Poindron y Carrick, 1976; Alexander, *et al.*, 1978; Walser *et al.*, 1981). Sin embargo, algunos resultados recientes sugieren que también ocurre un reconocimiento por estos últimos sentidos desde el primer día posparto (Terrazas *et al.*, 1999; Ferreira *et al.*, 2000).

Numerosos estudios apoyan la idea de que el olfato tiene un papel primordial materno en el desarrollo de la selectividad materna. Existen situaciones en las cuales las ovejas pueden permanecer maternas sin llegar a ser selectivas. En los experimentos diseñados por Poindron y Le Neindre (1980) las ovejas fueron mantenidas a una distancia de 1m de distancia de sus corderos, después de ser tratadas hormonalmente (con benzoato de estradiol). Las ovejas que estuvieron cerca de sus corderos fueron capaces de discriminarlos, lo cual coincidió con los resultados de Alexander y Shillito (1977a). Estos autores reportaron el reconocimiento de los corderos por sus madres, al olfatearlos a menos de 0.25 m. Otro factor que demuestra la importancia del olfato para el establecimiento del vínculo selectivo es el efecto de la anosmia. La anosmia temporal afecta la selectividad materna en cabras (Klopfer y Gamble, 1966, citado por Poindron *et al.*, 1993; Romeyer *et al.*, 1994). En las ovejas su efecto varía de acuerdo al tiempo en el cual se realizó la anosmia. Las ovejas que sufren de deficiencias olfativas antes del parto como resultado de bulbectomía, lesión de los nervios olfativos o tratamiento químico de la mucosa nasal, son incapaces de desarrollar una aceptación a la succión selectiva después del parto (Bouissou, 1968; Baldwin y Shillito, 1974; Morgan *et al.*, 1975 y Poindron, 1976b). Aparentemente las hembras son incapaces de asociar la succión con el olor característico de un cordero particular (Porter y Lévy, 1995). En hembras anósmicas por ablación de los bulbos olfatorios tres semanas antes del parto, Poindron (1976a), encontró que la frecuencia de succión de los corderos de hembras anósmicas fue menor respecto al de las

hembras intactas. Poindron y Le Neindre (1980) reportaron también que la anosmia posparto perturba la selectividad a la succión, mientras que las madres fueron capaces de escoger a su cordero en una prueba de reconocimiento a distancia.

Las señales olfativas que actúan como estímulo para el reconocimiento materno pueden actuar como diferencias fenotípicas individuales en el olor del cordero (Porter *et al.*, 1991). La familiaridad de la madre con dicho olor resulta en el hecho de que cualquier cordero con el cual la oveja no ha tenido suficiente contacto durante las primeras horas posparto será rechazado si intenta succionar. Lo anterior también es aplicable a los corderos mellizos. Las ovejas son capaces de aceptar un cordero mellizo a las 4 horas posparto, pero no al cordero hermano si ha sido removido al momento del nacimiento (Porter *et al.*, 1991). Sin embargo, estos mismos mellizos que han sido separados, son capaces de inducir una respuesta materna más positiva que un cordero extraño de la misma edad que le sea presentado a la oveja. La variabilidad genética entre los corderos mellizos es suficiente para que se dé el desarrollo del reconocimiento de los olores característicos individuales, como es el caso de los mellizos fraternales no gemelos, quienes comparten 50% de sus alelos. El hecho que tengan un mayor patrimonio genético común, permite que un hermano sea menos rechazado que un cordero ajeno, aún en la ausencia de familiaridad con su madre (Poindron *et al.*, 1993). En caprinos, se ha propuesto que el recién nacido no tiene un olor individual, sino que la madre le transmite su propio olor a través del lamido y de la absorción del calostro. Esto constituiría un *marcaje* (Gubernick *et al.*, 1979; Gubernick, 1980, 1981). Sin embargo, hasta el momento no se han mostrado evidencias que avalen un marcaje de la cría por parte de la madre, ya sea por la alimentación o a través del lamido de la madre. Los experimentos que involucran el contacto madre-cría durante las primeras horas posparto, permiten establecer que las cabras desarrollan el reconocimiento olfativo de sus crías, más como un proceso de familiaridad con el olor del cabrito que de un proceso de marcaje materno (Romeyer 1993a, b; Romeyer y Poindron, 1992; Romeyer *et al.*, 1993; Romeyer *et al.*, 1994)

En lo que se refiere al mantenimiento del vínculo selectivo a través del tiempo, de manera anecdótica se han descrito vínculos sociales sostenidos de madres a hijas en ovejas y cabras hasta la edad reproductiva sin que se conozca el proceso involucrado en esta relación (Rowell, 1991; Rodríguez y Serafín, com. pers.). Las focas muestran vínculos duraderos (Insley, 2000). Lawrence (1990) establece el mantenimiento del vínculo materno entre la oveja silvestre y su cría hembra hasta los seis meses de edad.

5. Experiencia materna

La conducta materna difiere entre hembras primíparas y múltiparas. La inhibición sensorial de la región perioral y del tronco ventral en ratas primíparas, ocasiona un déficit sensorial que disminuye el desempeño de la respuesta materna después del parto (Morgan, *et al.*, 1992). Esta privación no constituye un impedimento para que las hembras con experiencia de partos previos se muestren maternales. Se ha sugerido que la experiencia previa en la crianza, puede lograr que la rata llegue a tener familiaridad con el olor de las crías, lo cual implica un aprendizaje olfativo necesario para que se manifieste la conducta materna (Numan, 1994; Malenfant *et al.*, 1991). Por otro lado las hembras múltiparas muestran un menor grado de miedo y timidez hacia las crías, respecto a las hembras primíparas (Rosenblatt, 1992).

La capacidad de los ovinos para mostrar una conducta materna en respuesta a una estimulación por factores hormonales también es afectada por la experiencia (Poindron y Le Neindre, 1980; Poindron y Schaal, 1993). Diez días antes del parto se observa un comportamiento materno en cerca del 30% de las hembras múltiparas mantenidas con un recién nacido durante dos horas, lo cual no ocurre en hembras gestantes por primera vez (Poindron y Le Neindre, 1980 y Poindron *et al.*, 1984b). La importancia del aprendizaje se manifiesta también por el grado de perturbación de la conducta materna en ovejas primíparas respecto a las múltiparas, así como por el índice de sobrevivencia de sus respectivos corderos (Poindron y Le Neindre, 1980). En efecto, las hembras con dos o más partos sucesivos muestran una mayor receptividad materna, lo cual se traduce en un mayor éxito reproductivo. Probablemente la experiencia materna influye de manera más determinante que el estado endocrinológico

fisiológico posparto. Sin embargo, es necesario que los factores de aprendizaje, sensoriales y fisiológicos actúen sinérgicamente para desencadenar la conducta materna (Le Neindre *et al.*, 1979a). Por ejemplo a ovejas no gestantes múltiparas a las cuales se les presentó un recién nacido durante 2 horas únicamente, no fueron capaces de mostrar conducta materna espontáneamente, en cambio al aplicárseles adicionalmente un tratamiento de estradiol y progesterona es factible inducir conducta materna en algunas ovejas: una de trece ovejas nulíparas que tuvieron un tratamiento hormonal respondió. Lo anterior fundamenta por qué aún con la aplicación de hormonas o estimulación vaginocervical, no se ejerce un efecto suficiente para desencadenar la conducta materna en hembras sin experiencia (Poindron y Le Neindre, 1980; Keverne y Kendrick, 1991).

La importancia de los factores sensoriales en el desarrollo de la conducta materna también está modulada por la experiencia. Por ejemplo, en ovejas parturientas sin experiencia, la estimulación por efecto del lamido del líquido amniótico de crías propias y extrañas, facilita el contacto inicial y la aceptación al cordero, (Lévy y Poindron, 1987; Lévy, *et al.*, 1996). La anosmia inducida por sulfato de zinc antes del parto, afecta significativamente la aparición de la conducta materna en hembras primíparas: retrasa su inicio y reduce tanto la duración de la conducta de lamido a la cría, como la aceptación a la ubre y los balidos maternos (Poindron y Le Neindre, 1980). Lo anterior muestra la importancia de la experiencia para compensar la pérdida de la información olfatoria. Las ovejas primíparas requieren más señales para el desarrollo de la conducta materna. Sin embargo, aunque lo anterior es cierto para el sistema olfativo principal, la desaferentación preparto del sistema accesorio por sección del nervio vomeronasal no produce este tipo de alteraciones en el comportamiento materno ni en la selectividad materna (Lévy *et al.*, 1995).

El vínculo selectivo en ovejas primíparas, se establece aún cuando la hembra no cuenta con experiencia de partos previos. Sin embargo, parece que la selectividad materna se desarrolla de manera más lenta en hembras primíparas (Kendrick, 1994). Esto podría estar relacionado con el hecho de que la estimulación vaginocervical

causada por la expulsión del feto desencadena cambios neuroquímicos como la liberación de oxitocina, la cual induce la aparición de la conducta materna (Keverne y Kendrick, 1991) facilitada por la experiencia materna previa (Lévy *et al.*, 1996; Kendrick *et al.*, 1997).

6. Conducta materna durante la lactancia

Aunque el mantenimiento de la conducta materna depende de la interacción que se establece entre la madre y su cría durante el periodo sensible, también puede estar supeditado a la producción láctea de la madre, como se tratará más adelante en el apartado de lactancia.

Durante las primeras diez semanas de la lactancia, la oveja y su(s) cordero(s) mantienen una estrecha asociación (Hinch, 1987). La madre participa de manera importante en el mantenimiento del vínculo durante las primeras 4 horas (Poindron *et al.*, 1980a y Poindron *et al.*, 1993). Durante la primera semana de la lactancia la cría controla el amamantamiento, posteriormente la madre determina el acceso a la ubre y, por tanto, la frecuencia y duración de las succiones (Stapleton, *et al.*, 1980 y Hernández 2001). Conforme aumenta la independencia del cordero, el interés de la oveja disminuye y aumenta recíprocamente la distancia entre ellos. Se reduce también la frecuencia de succión, lo cual da paso al destete o el cese natural de ingesta de leche por el cordero (Hinch *et al.*, 1981, 1987, 1990). En cabras este proceso de destete se lleva a cabo de la misma manera (Lickliter, 1984).

Uno de los componentes de la conducta materna durante la lactancia es la conducta de amamantamiento. Cabe hacer una distinción entre los términos *conducta de amamantamiento* y *succión*. El amamantamiento se refiere a la actividad fisiológica y conductual de provisión de leche por la madre a la cría. En la oveja esta conducta se caracteriza por la aceptación a la ubre y la permanencia a una distancia cercana a su cordero, así como el rechazo activo de corderos extraños y la emisión de respuestas de agitación de la madre cuando la cría es separada: balidos agudos y desplazamientos

(Cowie, *et al.*, 1951 y Hall *et al.*, 1988). La succión, en cambio, es una actividad conductual del cordero dirigida a la estimulación mecánica de la ubre para obtener calostro o leche. Algunos autores consideran una succión cuando la duración fue de 5 segundos o más (Shackleton y Haywood, 1985). Este término se adoptó en el presente trabajo.

El amamantamiento se relaciona con el interés de la madre hacia su propia cría (Hess *et al.*, 1974). Es por ello que aun cuando definimos conducta de amamantamiento y succión, ambos términos se emplean indistintamente con el fin de evaluar la conducta materna ya que podría existir la aceptación de la oveja para amamantar a su cordero sin intento del cordero, o el intento de éste con un consecuente rechazo de la hembra. Cuando la madre rechaza al cordero, supone un decaimiento de la conducta materna, mientras que la aparente *indiferencia* del cordero para succionar de la madre muestra un indicio de independencia, conductas ambas que pudieran desembocar en el destete. Un comportamiento típico de interés materno cuando la oveja ha establecido un vínculo selectivo y es separada de su cordero, es la manifestación de conductas de *agitación*: incremento de la actividad motora, defecación y micción, así como de vocalizaciones de alta frecuencia (Poindron *et al.*, 1994 y 1997).

La posición que el cordero propio adopta al succionar se caracteriza por pasar enfrente de la oveja (presente en un 70% de las succiones). El cordero es olfateado por la oveja al menos una vez (78% de los casos) cuando pasa cerca del pecho de la hembra (55% de los casos) o durante la succión (49% de los casos). La posición más comúnmente observada en el cordero durante la succión es paralelo-inversa a la cabeza de la madre. La postura más común cuando se trata de una hembra que no es su propia madre, es acercarse por los cuartos traseros de la oveja. Se sugiere que esta conducta de *engaño* es adoptada por el cordero para evitar ser desconocido y rechazado. El hecho de que el cordero propio pase enfrente de la madre favorece el éxito del intento porque permite que la madre pueda olfatearlo (Alexander, 1978a). Un tipo de succión poco observable al inicio de la lactancia en los corderos de ovejas intactas es la alosucción o *robo* de leche por un cordero extraño en donde el cordero *evita presentarse* con la madre extraña. En la lactancia tardía y en corderos que

permanecen con ovejas anósmicas la frecuencia de este tipo de succión aumenta (Poindron, 1976a).

Las ovejas anósmicas, por ablación de los bulbos olfativos son menos succionadas en comparación con hembras intactas (Poindron, 1976a). La posición paralela inversa y el paso enfrente de la oveja se presentan con menor frecuencia.

Uno de los factores fisiológicos desencadenantes de la conducta materna alrededor del parto son las hormonas. Los estrógenos y la progesterona y tienen un papel crucial durante la preñez y el parto en la oveja (Mc Carthy, 1995). Los tratamientos con progesterona y estradiol en distintos periodos de tiempo en ovejas multíparas son capaces de inducir la presentación de conductas maternas, como el lamido hacia el recién nacido, la emisión de balidos bajos, la aceptación a la succión y el establecimiento de un vínculo selectivo. En hembras nulíparas es posible inducir casi completamente la conducta materna normal sin que se produzca la lactancia (Poindron y Le Neindre, 1980).

B. Factores sensoriales exteroceptivos de control

1. Activación sensorial de la conducta materna en el parto

La interacción física con la cría es crucial para el establecimiento, mantenimiento, e inducción de la conducta materna (Stern, 1996). En la rata son importantes las vocalizaciones y las sensaciones táctiles de la región perioral (Jakubowski y Terkel, 1985; Allin y Banks, 1972; Morgan *et al.*, 1992; Smotherman, *et al.*, 1974). La olfacción es también importante pero no determinante ya que si alguna de las vías es dañada, la conducta materna disminuye sin abolirse (Beach y Jaynes, 1956). Por ejemplo, la anosmia puede inducir empobrecimiento de la conducta materna en la rata, aunque hasta hace unos años existían datos que mostraban lo contrario (Benuck y Rowe, 1975; Herrenkol y Rosenberg, 1972).

En la oveja la olfacción participa de manera más determinante en la regulación de la conducta materna. Durante las primeras horas posparto, los fluidos placentarios y el líquido amniótico se convierten en un estímulo atractivo para la hembra parturienta (Lévy *et al.*, 1983). La eliminación del líquido amniótico puede provocar un desinterés de la madre hacia la cría, especialmente en aquellas ovejas sin experiencia de parto previa (Lévy y Poindron, 1987). Otro agente inductor y de mantenimiento de la conducta materna es el olor individual despedido por el vellón del cordero el cual ha sido identificado como una de las principales señales odoríferas para que la oveja pueda reconocer a su cría, algunos días después del parto (Alexander y Shillito, 1977; Alexander, 1978a; Price, *et al.*, 1984 y Price *et al.*, 1998).

La privación sensorial parcial de las señales olfativas proporcionadas por el neonato, muestra que estas señales son un elemento crítico para el mantenimiento de la receptividad materna, mientras que otros estímulos sensoriales como la visión, el tacto o la succión no son relevantes para el desarrollo de la receptividad materna (Poindron y Le Neindre, 1980; Poindron *et al.*, 1993). Las ovejas sometidas a la ablación de los bulbos olfativos o la destrucción de la mucosa nasal con sulfato de zinc, muestran la capacidad de desarrollar una conducta materna adecuada, pero no son capaces de discernir a su cordero (Bouissou, 1968; Baldwin y Shillito, 1974; Poindron, 1976a y b; Lévy *et al.*, 1995). Los efectos de la privación olfativa muestran que la percepción de las señales olfativas es indispensable para el desarrollo de la conducta materna, y que la anosmia podría conducir a una reorganización del funcionamiento cerebral y reconocimiento de la cría por otras vías sensoriales. El periodo en el cual se lleva a cabo la anosmia resulta importante ya que si se practica la anosmia a las 3 semanas posparto a ovejas madres intactas, éstas pueden mostrar drásticos signos de perturbación en la conducta materna a diferencia de aquellas a las cuales se les practica antes del parto (Poindron y Le Neindre, 1980).

La supresión del estímulo de la succión por 15 días mediante petos que limitan al cordero el acceso a la ubre, no impide el desempeño de la conducta materna. Sin embargo, la separación total de la cría durante este periodo, altera drásticamente la

conducta materna propiciando un rechazo por parte de la oveja (Serafín, 1996; Vázquez, 1996), como sucede en la vaca (Veissier *et al.*, 1989). No se conocen los factores del mantenimiento de la conducta materna durante la lactancia tardía (75 días) aunque las señales visuales, olfativas y auditivas parecen ser suficientes.

La estimulación vagino-cervical participa de manera importante en el desencadenamiento de la conducta materna, el reconocimiento y el establecimiento del vínculo selectivo, por ello se tratará específicamente más adelante.

2. Reconocimiento de la cría por la madre y establecimiento del vínculo selectivo por las vías sensoriales

El reconocimiento entre congéneres está documentado tanto en vertebrados, como en invertebrados, siendo producto de la discriminación de características similares a las propias, ya sea por influencia genética, ambiental o ambas (Porter y Blaustein, 1989).

En algunos mamíferos como la rata, el ratón y el humano, el olor es una fuente de reconocimiento entre individuos genéticamente relacionados. La madre u otro miembro de la familia es capaz de reconocer el olor característico de la cría recién nacida, aún cuando solamente haya existido un contacto posnatal limitado (Porter, 1996). En los roedores, se ha sugerido que el reconocimiento pudiera estar constituido por un *mosaico* odorífero dependiente de la dieta materna y de las bacterias transmitidas de la madre a la cría (Brown y Schellinck, 1992).

Las ovejas posparturientas son capaces de distinguir entre el cordero propio y uno extraño. La combinación de señales olfativas, visuales y auditivas es necesaria para que ocurra el reconocimiento. La temporalidad en la respuesta a estas señales parece variar, pues se presenta primero el reconocimiento a las señales olfativas respecto a las visuales y auditivas. Existen nuevas evidencias sobre la participación de otras vías sensoriales además de la olfativa que pueden influir en el reconocimiento del

cordero poco después del parto. Cuando se prueba este reconocimiento a una distancia en la cual la madre no puede olfatear a su cría, las vocalizaciones emitidas por el cordero y el reconocimiento visual ayudan a la madre a ubicarlo (Poindron y Schmidt, 1985; Lynch, *et al.*, 1992 y Poindron *et al.*, 1993).

Las ovejas intactas y anósmicas poseen la capacidad para reconocer a su cría desde las 8 horas posparto por señales auditivas y visuales. La respuesta a estas señales se observa en un periodo relativamente breve después del parto, una vez que el vínculo selectivo se ha establecido (Terrazas *et al.*, 1999). Lo anterior muestra que estas vías son eficientes desde el primer día posparto. En una prueba de reconocimiento de la madre al cordero propio y extraño realizada a las 8 y 24 horas posparto, se registró el tiempo transcurrido con cada cordero (Terrazas, *et al.*, 1998; 1999 y Ferreira *et al.*, 2000). Los resultados mostraron que las ovejas que habían establecido el vínculo selectivo con su cordero, así como aquellas que no lo establecieron, esto es, ovejas anósmicas, permanecieron más tiempo con su cordero, respecto al cordero extraño. Estos resultados parecen indicar, en el caso de las ovejas anósmicas que el reconocimiento a partir de señales visuales, acústicas o ambas no implica necesariamente la memorización del olor del cordero y el establecimiento del vínculo selectivo para reconocer a su cordero a la distancia.

El gusto y el tacto no influyen de manera relevante en el reconocimiento hacia la cría (Morgan, *et al.*, 1975).

a. Olfacción

En la oveja madre, la olfacción es fundamental para el reconocimiento de la cría en las primeras horas posteriores al parto, ya que determina la consolidación del vínculo selectivo. El reconocimiento se establece dentro de las primeras dos a cuatro horas posteriores al nacimiento (Smith *et al.*, 1966; Poindron y Le Neindre, 1980; Pissonnier *et al.*, 1985 y Porter y Lévy, 1995). Entre las conductas involucradas en el reconocimiento, se encuentran la ingestión del líquido amniótico y la olfacción del olor característico del

cordero (Alexander y Shillito, 1977a; Lévy, *et al.*, 1983; Price, *et al.*, 1984). Para comprobar este hecho, en un experimento se probaron ovejas múltiparas recién paridas a las cuales se les presentaron corderos extraños de 12 a 24 horas de nacidos. Algunos estuvieron cubiertos con su propio líquido amniótico, otros con el líquido del parto de otra oveja y un tercer grupo (control) se mantuvo con el vellón seco (Lévy y Poindron, 1984). El líquido amniótico en el vellón en la madre incrementó significativamente el tiempo de lamido, el número de balidos bajos y el porcentaje de la aceptación a la ubre. Disminuyó también la conducta agresiva hacia el cordero y la emisión de balidos de alta frecuencia sin encontrarse diferencias en la respuesta de la oveja debidas al origen del líquido amniótico de otra oveja. Este experimento muestra la influencia del líquido amniótico para favorecer la conducta de aceptación en el periodo periparto (Lévy y Poindron, 1984).

Otro factor de reconocimiento del cordero es la presencia del olor individual del cordero. El siguiente experimento aporta evidencias acerca de la presencia de este olor (Alexander y Stevens, 1981). Durante algunas horas se separaron ovejas que ya habían establecido el vínculo selectivo con su cordero (2 a 8 días de edad), dándoseles a elegir entre el cordero propio y uno extraño. Antes de la presentación, al cordero propio se le lavó el vellón, especialmente en la región anal, produciéndose así la pérdida momentánea del olor específico lo cual impidió la identificación del cordero por la madre motivando su rechazo para el amamantamiento. En un protocolo similar al anterior, a ovejas que habían establecido la selectividad con sus crías, se les dio a elegir entre su cordero propio y un extraño, con y sin un olor artificial sobre el pelaje. Las ovejas fueron capaces de discernir entre la cría propia y la extraña, aun cuando se enmascaró el olor distintivo del cordero por el olor artificial (Alexander y Stevens, 1982). Lo anterior sugiere la participación de señales de reconocimiento adicionales a las señales olfativas una vez que ya se estableció el vínculo selectivo. Experimentos similares, muestran que al lavar el pelaje del cordero, la hembra se comporta agresivamente hacia el cordero, además de omitir el lamido a su cordero recién nacido, siendo más notoria esta respuesta en las hembras primíparas (Lévy y Poindron, 1984 y Poindron, *et al.*, 1993). Hay que destacar que las ovejas al reconocer a su cordero se interesan más en la

región anal del cordero que en otra porción corporal (Alexander y Stevens, 1981). Al parecer el origen del olor característico del cordero pudiera provenir de una glándula perianal, aunque por el momento no se ha corroborado su existencia (Alexander y Stevens, 1981). Se ha descartado que el olor característico del cordero que provenga de las heces del cordero (Alexander y Shillito, 1977a; Alexander, 1978a; Alexander y Stevens, 1981).

La anosmia inducida en la oveja antes del parto, por la destrucción de la mucosa nasal con sulfato de zinc en la oveja, retrasa la aparición de la conducta materna e impide el establecimiento de la conducta selectiva durante la succión, disminuye el tiempo de lamido hacia la cría y la emisión de balidos maternos en ovejas primíparas. La anosmia con sulfato de zinc dos semanas después del parto, en un 50% del número de ovejas probadas permite la aceptación de corderos extraños. El otro 50% muestra alteraciones para permitir la succión de sus propios corderos, aunque el reconocimiento a distancia no esté afectado (Poindron y Le Neindre, 1980). La anosmia preparto inducida por la remoción de los bulbos olfativos también impide el establecimiento de la conducta selectiva durante la succión aunque permite el mantenimiento de la respuesta materna. Cuando la anosmia es inducida un mes después del parto puede observarse tanto que las ovejas acepten a las crías propias y extrañas en un 100% como el que acepten en menor proporción a las crías propias (50%) y extrañas (50%), (Bouissou, 1968). Estas modificaciones de la conducta materna se han atribuido a la percepción olfativa, más que a la destrucción de los bulbos olfativos (Poindron, 1976b) en el sistema olfativo principal (Lévy *et al.*, 1995). La desafrentación del órgano vomeronasal (accesorio) previo al parto afecta en menor grado la selectividad o el desempeño materno de la oveja (Lévy *et al.*, 1996), aunque recientemente se ha sugerido lo contrario (Booth y Katz, 2000), el origen de estas discrepancias pudieran deberse a los procedimientos empleados durante la anosmia.

Debido a las limitaciones físicas para la recepción de los olores específicos, la distancia entre la oveja y su cordero es importante (Morgan *et al.*, 1975), principalmente durante el periodo del establecimiento del vínculo selectivo, es por ello que las ovejas

mantenidas a un metro de su cordero, desarrollan deficientemente el vínculo selectivo, aunque esto no impide que las ovejas presenten una conducta materna adecuada (Poindron y Le Neindre, 1980c).

La manipulación artificial de la olfacción en ovejas y la eliminación del olor de los corderos, ha sido empleada, en ocasiones con éxito, para facilitar el amamantamiento de crías extrañas recién nacidas que han perdido a su madre o no son aceptadas por su propia madre. De igual manera, la estimulación vagino-cervical se ha empleado como un medio de facilitación de la conducta materna hacia crías extrañas (Keverne *et al.*, 1983 y Kendrick, *et al.*, 1991a) ya que estimula la recepción de las señales olfativas atractivas a la hembra parturienta como lo es el líquido amniótico (Le Neindre y Poindron, 1990).

b. Visión

La discriminación visual por la madre hacia un cordero propio o extraño puede obedecer a las condiciones bajo las cuales se encuentren los individuos. Lindsay y Fletcher (1968) realizaron un experimento en el cual colocaron un cordero en una caja, permitiéndole a la madre la percepción selectiva de las señales visuales y acústicas del cordero. La privación de las señales visuales de corderos de algunos días de edad, resultó en un impedimento de la elección correcta entre el cordero propio y un extraño por parte de la hembra. No sucedió así cuando se les privó de las señales acústicas, lo cual sugiere que el reconocimiento visual pudiera llevarse a cabo con anterioridad al auditivo. En pruebas realizadas entre las 12 y las 24 horas posteriores al nacimiento, cuando ya se hubo establecido el vínculo selectivo, Arnold y Dudzinski, (1978), confinaron corderos en una caja transparente, observando que las ovejas multíparas fueron capaces de discriminar entre el cordero propio y uno extraño (Poindron y Le Neindre, 1980).

La porción cefálica del cordero constituye un elemento importante en el reconocimiento por la madre (Alexander y Shillito, 1977b;1978). Existe también la

discriminación de aspectos más sutiles como la coloración o los matices sombreados del pelaje. Si se evalúa la capacidad de la madre para reconocer a sus corderos teñidos, se encuentra que los colores claros no modifican la conducta materna, mientras que colores percibidos como oscuros: verde, rojo, café gris, gris oscuro y negro, son capaces de motivar cautela por parte de la madre para acercarse a su cordero, duda o rechazo del cordero a la ubre y agresión con golpes de la cabeza cuando éste intenta succionar (Alexander y Shillito, 1978). Estos resultados sugieren que los ovinos poseen una *visión de los colores en el intervalo de longitud de onda amplia* (Alexander y Stevens, 1979).

Finalmente, la distancia es un factor que hay que tomar en cuenta para la recepción de las señales visuales por la madre. Experimentos realizados por Morgan *et al.*, (1975) muestran que de un total de hembras sometidas a prueba, 63% fueron capaces de discriminar las señales olfativas y auditivas de su cría respecto a un cordero extraño, a una distancia de 6 a 12 metros en la semana posparto.

c. Audición

Además del olfato otras vías sensoriales participan de manera importante en el reconocimiento de la oveja hacia su cría inmediatamente después del parto, por ejemplo, la audición y la visión permiten la percepción de vocalizaciones distintivas del cordero así como de sus características corporales (Poindron y Carrick, 1976; Alexander y Shillito, 1977). La participación de las vías visual o auditiva en el reconocimiento por la oveja hacia su cría son observables desde las 8 horas posparto, es decir, en una etapa más temprana a la reportada previamente (Terrazas, *et al.*, 1999). Ovejas anósmicas a las cuales se les presentaron corderos propios y extraños a las 4 horas, 3 días y un mes posparto mostraron la capacidad de reconocimiento visual y auditivo, lo cual podría sugerir una compensación debida a la pérdida de la olfacción (Ferreira *et al.*, 2000).

La respuesta materna hacia el cordero y la participación de las señales visuales y acústicas pueden depender de la edad (Hinch *et al.*, 1987) y de la raza del cordero (Dwyer *et al.*, 1998a y Shillito-Walser *et al.*, 1981, 1982).

Las vocalizaciones maternas de la oveja presentan variaciones acústicas tales como los balidos de baja y de alta frecuencia. Los balidos de baja frecuencia se relacionan con el reconocimiento hacia la cría y el interés materno. Son emitidos por la madre después del parto ante su cría recién nacida, mientras limpia el líquido amniótico y las membranas placentarias. También ocurren durante el amamantamiento unas horas después del parto, cuando ya se estableció el vínculo selectivo (Le Neindre y Poindron, 1990). La emisión de balidos de alta frecuencia, tanto en la hembra como en la cría, ha sido asociada con llamados de búsqueda mutua cuando se encuentran alejadas (Shillito, 1975; Alexander, 1977; Alexander y Shillito, 1977; Lindsay *et al.*, 1990; Dwyer y Lawrence, 1997). Estos balidos pueden ser considerados como un parámetro indicativo de *agitación* cuando la oveja y la cría han sido separadas (Poindron *et al.*, 1994 y 1997).

3. Reconocimiento de la madre por la cría

La habilidad que muestra el neonato para vincularse rápidamente con su madre es una condición fundamental para obtener el acceso al alimento y sobrevivir, aunque se sabe que existe una variabilidad en el desempeño de la conducta materna en ovejas primíparas dependiendo de la raza y el tamaño de la camada (Dwyer y Lawrence, 1998b, Stevens *et al.*, 1982).

El cordero es capaz de discernir a su madre de una hembra extraña entre las 12 y las 24 horas posparto (Arnold y Dudzinski, 1978) llegando a reconocerla plenamente en los 3 días después del parto (Shillito y Alexander, 1975 y Nowak *et al.*, 1987). El cordero permanece mayor tiempo con su madre, en comparación con la permanencia de un cordero extraño con esa misma hembra (Nowak *et al.*, 1987; Poindron *et al.*, 1993; Vince, 1993). La distancia a la cual el cordero es capaz de elegir a su madre es

mínima (50 cm) en el primer día después del parto. Al tercer día son capaces de distinguirla a una distancia mayor (Nowak y Lindsay, 1990; Nowak *et al.*, 1990), en la primera semana posparto son capaces de distinguirla a una distancia no mayor de 6 m, lo cual se explica en función de que la miopía parece ser una condición neonatal común en ungulados (Fraser, 1985).

Es evidente que la respuesta de la cría influye en el establecimiento del vínculo exclusivo con su madre. Aunque se desconoce si las vocalizaciones del cordero difieren entre individuos. La cuantificación de los balidos del cordero en las pruebas sirve para evaluar el reconocimiento, empleado por las hembras como una pista de orientación hacia el cordero (Terrazas, *et al.*, 1999). Por otra parte existen evidencias de que los corderos de 3 ó 4 semanas, son capaces de responder según su edad y experiencia a estímulos sociales de figuras de sus congéneres respecto a una imagen disímil (Porter, 1999).

Un factor fisiológico importante para la identificación y preferencia del cordero hacia la madre proviene de la liberación de colecistoquinina, CCK, en respuesta a la succión del calostro, influyendo así en el aprendizaje como un estímulo gratificante (Nowak *et al.*, 1997). Los estudios realizados en corderos recién nacidos expuestos a un antagonista de la colecistoquinina, CCK-A, tienen dificultades para formar una relación preferencial con su madre, sugiriéndose que es debido a una deficiencia en el proceso de aprendizaje neonatal (Nowak *et al.*, 1997). Se sabe que la CCK es una hormona gastrointestinal que se libera durante la ingestión láctea e induce sedación y sueño, y está involucrada en el aprendizaje olfativo. En la rata la CCK se considera necesaria en la formación de una preferencia condicionada de la cría a la madre en el periodo neonatal (Weller y Blass, 1990).

C. Factores internos y propioceptivos del control de la conducta materna

La conducta materna, así como la lactancia en la oveja puede ser inhibida o facilitada por mecanismos neuroendócrinos. Numerosos trabajos en diversas especies

de mamíferos han permitido precisar la contribución de los cambios hormonales en la activación de la conducta materna y su expresión alrededor del parto. En la conducta materna existe una fase de *activación* bajo control hormonal y otra de *mantenimiento* que no depende del régimen hormonal. La primera se presenta durante la preñez y el periodo periparto. Esta fase declina gradualmente en pocas horas para las ovejas y cabras, así como en la primera semana posparto para la rata. La fase de *mantenimiento* depende principalmente de la estimulación ejercida por la cría para mantener la conducta materna, ya sea por la presencia del cordero, el efecto de la succión, u otros factores sensoriales en la oveja. La presentación de la conducta materna después del parto puede ser alterada por la remoción o inyección de hormonas. Existe una transición o periodo crítico que se presenta entre ambas fases. De ella depende en gran medida el establecimiento de la conducta materna y está supeditada a factores epigenéticos (Rosenblatt, 1992b).

1. Factores asociados con el parto

a. Sistema neuroendócrino

La presentación de la conducta materna en los mamíferos está íntimamente asociada con el parto. En esta etapa ocurren cambios dramáticos en las concentraciones de algunas hormonas circulantes como la progesterona y el estradiol, aumento de la transmisión adrenérgica y opioide en el área preóptica media, hipersecreción de prolactina y exposición a lactógenos placentarios en el cerebro. El aumento en los niveles de estrógenos placentarios en el parto, sensibiliza al cerebro de los efectos de la PRL y la OT (Mc Carthy, 1995 y Williams, 1998). Durante el parto existe, además, la distensión vaginocervical capaz de inducir la liberación aguda de OT intracerebral.

Uno de los principales eventos fisiológicos en el parto de la oveja o la cabra, es la liberación de estrógenos y progesterona, unos días u horas antes del parto. Las ovejas preñadas presentan una disminución en la concentración de progesterona en el

plasma periférico unos días antes del parto. Simultáneamente hay un aumento en el nivel de estradiol, el cual alcanza su máximo nivel unas horas antes del nacimiento (Thorburn *et al.*, 1972; Chamley *et al.*, 1973), y disminuyen hasta niveles indetectables después de la expulsión del feto y de la placenta. Estas variaciones en los esteroides ováricos se han asociado con una elevación de la PRL, la cual se mantiene en concentraciones elevadas después del parto debido al estímulo de la succión ejercido por la cría (Davis *et al.*, 1971; Chamley *et al.*, 1973). Existe también una liberación aguda de oxitocina al momento de la expulsión del feto y posteriormente, durante la succión (Kendrick y Keverne, 1992b), véase la Figura 1.

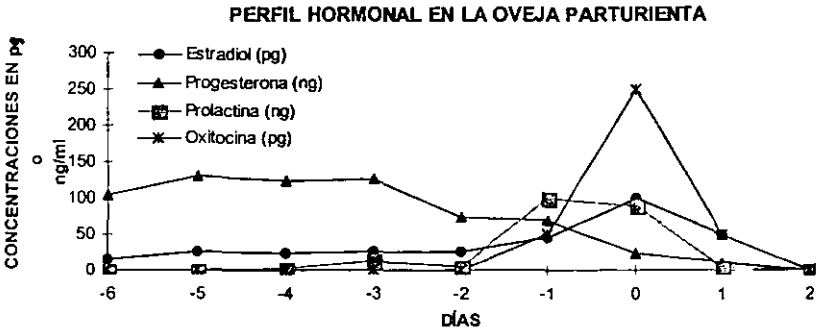


Figura 1. Concentraciones hormonales de estradiol, progesterona, P4, prolactina, PRL y oxitocina, OT en plasma durante el periodo periparto en la oveja (Chamley *et al.* 1973) y la estimulación vaginocervical, EVC (Kendrick y Keverne, 1992b).

La administración exógena de estradiol permite la inducción artificial de la manifestación de elementos característicos de la conducta materna: lamido al recién nacido, emisión de balidos bajos, aceptación a la succión y establecimiento del vínculo selectivo en ovejas no preñadas, aún cuando no hay producción láctea. Sin embargo, el buen desempeño de la conducta materna inducida sólo por esteroides sexuales en su etapa inicial, depende en gran medida de la experiencia materna previa (Poindron y Le Neindre, 1980; Poindron *et al.*, 1988).

La estimulación táctil causada por la succión induce un aumento en la concentración plasmática de PRL. Su papel principal en cuanto a la lactancia es la estimulación de la síntesis de la leche, aún cuando otros factores participan también en

este proceso en la mayoría de los mamíferos. La prolactina en la rata induce la rápida presentación de la conducta materna, además de estimular la producción láctea después del parto (Tucker, 2000), sin embargo, ambas funciones pueden ser bloqueadas por la hipofisectomía o por el tratamiento con bromocriptina, previniendo la secreción de esta hormona en la rata, la coneja y la oveja (Mena *et al.*, 1982a; Poindron, *et al.*, 1980; Rosenblatt, 1992). En la rata la eliminación de la prolactina, las hormonas esteroideas y la remoción de sus fuentes productoras, ovarios, glándula hipófisis, placenta y glándula adrenal no afecta severamente la manifestación de la conducta materna una vez que ésta ha sido establecida (Rosenblatt, 1992). La PRL actúa en sinergia con otras moléculas lactogénicas como la hormona de crecimiento, GH y los lactógenos placentarios, PL.

Noradrenalina. Uno de los mecanismos que subyacen a la respuesta de la oveja hacia el cordero es la acción de la noradrenalina en el bulbo olfativo de hembras inmediatamente después del parto. La depleción de este neurotransmisor bloquea la inervación extrínseca del bulbo olfativo, produciendo la ausencia de selectividad durante el amamantamiento de la oveja hacia su propio cordero (Lévy *et al.*, 1990 y Pissonier, *et al.*, 1985).

La descripción de algunas características básicas de hormonas y neurotransmisores involucrados en el desarrollo y mantenimiento de la conducta materna se muestran en el Apéndice I.

b. Estimulación vagino-cervical como activadora de la conducta materna

La estimulación vagino-cervical, EVC, participa en la facilitación de la conducta materna en la rata y en la oveja. En la oveja la expulsión del producto durante el parto ocasiona cambios neuroquímicos, como la liberación de oxitocina, la cual actúa como un factor de inducción de interés materno para la formación del vínculo selectivo entre la oveja y la cría, aún en madres a las cuales se les presenta un cordero extraño

(Kendrick, *et al.*, 1991a, Kendrick 1992d). Desde un punto de vista sensorial, el desempeño de la conducta materna y la habilidad de la oveja para reconocer a su cordero, dependen altamente de las señales olfativas. En la oveja la EVC constituye un factor desencadenador de la facilitación de la conducta materna, ya que influye en la formación del vínculo selectivo por el reconocimiento de la cría. Las señales neurales provenientes de la estimulación de la vagina y el cérvix conllevan cambios en el sistema sensorial olfativo, (Kendrick, *et al.*, 1992a) las cuales actúan como inductoras del interés materno y el proceso de reconocimiento, lo cual depende en parte de la facilitación de la liberación del neuropéptido oxitocina y de noradrenalina en los bulbos olfativos durante la expulsión del feto. De este modo la oveja es atraída hacia el líquido amniótico lo cual induce la receptividad hacia la cría, de manera que las señales provenientes de la EVC participan así en la memorización del olor individual del cordero, (Kendrick *et al.*, 1987; Kendrick *et al.*, 1988b; Kendrick *et al.*, 1991a; Lévy *et al.*, 1992; Lévy y Porter, 1996). El olor de la cría es memorizado rápidamente por la madre, no obstante, el aprendizaje olfativo de la oveja puede llevarse a cabo sin la mediación obligada del proceso de nacimiento con tratamientos hormonales (Le Neindre *et al.*, 1979a).

La estimulación vagino-cervical además de inducir la atracción al líquido amniótico al momento del parto, reduce la conducta agresiva hacia la cría e influye en el establecimiento del amamantamiento selectivo (Keverne *et al.*, 1983; Le Neindre y Poindron, 1990 y Poindron *et al.*, 1988). La anulación del estímulo del paso del feto por el canal de nacimiento, a partir de una anestesia peridural al momento del parto impide la expresión de la conducta materna de ovejas nulíparas (Poindron *et al.*, 1988; Rosenblatt y Siegel, 1981; Krehbiel, *et al.*, 1987).

El desempeño de la conducta materna se ve favorecido por la experiencia materna. Gracias a esto, los mecanismos hormonales facilitadores de la conducta materna en hembras múltiparas no intervienen de manera determinante, mientras que en las hembras primíparas, la respuesta materna está supeditada a cambios hormonales producidos por la EVC durante el parto (Poindron *et al.*, 1993).

Como reguladora de la formación del vínculo materno selectivo, la EVC permite que se dé la aceptación de otra cría. Experimentos en los cuales se ha imitado el nacimiento de un segundo cordero al estimular la vagina y la cervix durante cinco minutos en ovejas, dos horas después del parto, muestran que este tiempo fue suficiente para inducir la aceptación de un nuevo cordero extraño en 80% de aquellas ovejas probadas que lo habían rechazado unos minutos antes. Esta estimulación es efectiva en ovejas, aún cuando se ha realizado hasta un día después del parto, sin alterar la formación del vínculo selectivo establecido previamente con el cordero propio (Keverne *et al.*, 1983). La estimulación artificial en la zona vaginal-uterina en la oveja, induce la presentación de la conducta materna tal como la manifestación del lamido hacia la cría y la aceptación inmediata del neonato hacia la ubre, aún en ovejas no preñadas multiparas cuando este estímulo es aplicado en sinergia con el estradiol (Poindron *et al.*, 1984b y Poindron y Le Neindre, 1980).

Se ha valorado el efecto de la morfina, el factor liberador de la corticotropina y de la OT administrado intracerebroventricularmente, ICV, en hembras nulíparas o multiparas durante la EVC. En las ovejas nulíparas se ha obtenido que la OT y la morfina disminuyen las conductas de rechazo, observándose, además, que este opioide y el CRF son capaces de potenciar los efectos de la EVC, sin llegar a promover la plena aceptación materna. Mientras que en ovejas con experiencia materna, es posible observar un incremento en la aceptación a la ubre, así como una reducción de la respuesta de rechazo al cordero después de haber sido sujetas a EVC o de aplicarles OT por vía ICV. De manera general se ha obtenido que ningún tratamiento es capaz de influir la liberación de OT *per se*, aunque la morfina incrementa su liberación central y periférica en respuesta a la EVC. Estos resultados muestran que la experiencia es esencial para que la OT promueva el desarrollo de capacidades sensoriales, y que la morfina y el CRF permitan aumentar los efectos de la EVC en la conducta de aceptación (Keverne y Kendrick, 1991).

2. Lactancia

En ovejas domésticas y salvajes el periodo de lactancia puede durar 8 meses hasta el destete natural. La aparición de la lactancia tardía y el destete pueden variar en tiempo según la raza del animal, la nutrición, las condiciones naturales o de domesticación, así como el número de corderos por camada (Stapleton, *et al.*, 1980 y Clutton-Brock, 1991). En cuanto a la conducta, conforme avanza el periodo de maduración del cordero, la relación madre-cría se modifica. El cordero muestra una vida más activa e independiente, se alimenta de forraje y juguetea con corderos de su misma edad. Al mismo tiempo se reduce significativamente el número, y la duración de las succiones, mientras aumenta el intervalo de las mismas (Gordon y Siegman, 1991). La distancia promedio entre la madre y el cordero también se incrementa. Durante la segunda y tercera semana posparto, la hembra tiende a permanecer cerca del cordero a un metro de distancia, después de este tiempo, la distancia aumenta a más de 10 ó 30 m (Hinch, 1987). En esta última etapa la madre mantiene el contacto con sus corderos principalmente por medio de vocalizaciones, tendiendo a reunirse más con el rebaño que con su cordero (Hinch *et al.*, 1987).

En el presente trabajo se denomina lactancia tardía al periodo comprendido a partir de las 8 semanas de lactancia. Esta etapa se caracteriza por la disminución de la frecuencia de succión y de la estimulación aportada por la cría (Ewbank, 1964; 1967 y Arnold y Dudzinski, 1978). La respuesta positiva de la oveja cuando el cordero intenta succionar, la frecuencia y el tiempo de permanencia permitido para amamantarse, también se reducen (Munro, 1956). En esta etapa es más frecuente el rechazo que la oveja muestra hacia el cordero cada vez que intenta acceder a la ubre, así como la incidencia de succiones del cordero a madres extrañas. Estas conductas se ven asociadas de manera paralela con una menor producción láctea, parámetro que probablemente influye de manera más determinante en la duración de la lactancia (Arnold *et al.*, 1979).

En el caso de las ovejas de la raza Columbia y Rambouillet el periodo de amamantamiento al parecer tiene una duración aproximada de 2 a 3 meses (Poindron,

com pers.). En razas de características similares, se sugiere que el destete puede ocurrir entre el segundo y el sexto mes posparto. Hess, *et al.*, (1974) ubican el periodo predestete a partir de la sexta semana en la raza Columbia x Hampshire-Suffolk. Arnold *et al.*, (1979) mencionan una declinación del vínculo a los 100 días en la raza Merino y Dorset Horn relacionándola con un decremento de la producción láctea. Hinch (1981) reporta autodestete en la raza Romney y Boroola entre las 3 y las 12 semanas de edad. Collias, (1956), reporta 135 días como la edad máxima a la cual el cordero ha sido amamantado en *Ovis canadensis* en condiciones silvestres. Si se desean obtener datos adicionales sobre la edad del destete aproximado en otras especies, véanse las Tablas 6 y 7 del Apéndice II (Fahmy, 1994).

a. Producción láctea

Se ha considerado a la succión como una de las responsables en la regulación de la producción láctea en algunos mamíferos (Spinka *et al.*, 1999). En la coneja y en la rata la calidad y la frecuencia de la succión al intercambiar camadas en la lactancia temprana y tardía son variables capaces de modificar el monto de la producción láctea y el mantenimiento de la lactancia. El estímulo producido por crías de conejo en la lactancia tardía reduce la producción en madres en etapa temprana de la lactancia (Clapp, *et al.*, 1987). Asimismo, el número de succiones, modifica la producción de la hembra lactante (Clapp, *et al.*, 1987 y Mena *et al.*, 1985; 1990 y 1991). En la rata, la coneja y la oveja, el agua y el alimento son factores que determinan el nivel de producción de la leche (Clapp, *et al.*, 1987, Arnold *et al.*, 1979).

En el caso de la rata uno de los factores que determina el destete espontáneo de las crías es la malnutrición proteica (Babický y Nováková, 1986). En ovinos se ha observado que la duración de la relación madre-cría está correlacionada de manera positiva con la producción láctea, cuya manipulación por el nivel de nutrición de la madre modifica el momento del destete (Arnold, *et al.*, 1979). La diferencia entre razas también determina la producción, véanse las Tablas 6 y 7 del Apéndice II.

b. Respuesta a la succión y temperatura corporal de la madre en el nido

En ratas cepa Norway se ha observado que la duración de los contactos de succión entre la madre y las crías están limitados por un incremento en la temperatura del cerebro de la madre (Leon y Coopersmith, 1985; y Leon *et al.*, 1990). Asimismo la permanencia de la madre en el nido, se modifica por el aumento del calor corporal adquirido por la madre durante el amamantamiento lo cual incide en la frecuencia de succión en la rata (Numan, 1994).

En ovinos, la primera semana de la lactancia la cría es quien controla la duración de la succión, posteriormente la madre determina el acceso a la ubre y, por tanto, la frecuencia y duración de las succiones (Stapleton, *et al.*, 1980). Lo anterior coincide con los resultados obtenidos en cabras según datos recientemente aportados por Hernández (2001) de este laboratorio, quien encontró que durante los primeros dos días de la lactancia, el cabrito regula la conducta de amamantamiento, mientras que a partir del séptimo día, la hembra es quien termina la succión.

Se ha sugerido que la estimulación táctil de succión por el cordero influye en el nivel de la producción láctea en el destete natural pudiendo ser este factor un determinante en la fuerza del vínculo oveja-cordero (Arnold, 1979).

Dentro de los factores centrales de control están involucrados algunos neuromoduladores que actúan en estructuras y núcleos neurales que se encuentran citados más específicamente en el Apéndice I.

Estos antecedentes han descrito la relevancia de la participación de las señales olfativas durante el periodo sensible posparto en el reconocimiento de la cría y el establecimiento del vínculo selectivo. El efecto de la anosmia preparto en la pérdida de la selectividad materna no impide el desempeño de la conducta materna, sin embargo, se desconocen los efectos producidos en la lactancia tardía. La importancia de este

estudio radica en la información que se pueda aportar acerca del mantenimiento de la conducta materna en ovinos en la etapa previa al destete y los factores sensoriales asociados. En cuanto al empleo de ovejas en este estudio, se realizó con el interés de obtener un entendimiento general de la conducta materna en mamíferos al estudiar los factores que regulan esta conducta en animales precociales.

III. HIPÓTESIS

1. La anosmia preparto dará como resultado una conducta de amamantamiento no selectiva que pudiera permanecer hasta el tercer mes de la lactancia con una menor frecuencia de amamantamiento.

2. La ausencia del vínculo selectivo debida a la anosmia podría inducir un decaimiento rápido de la motivación materna en las madres anósmicas con respecto a las madres intactas. Por lo tanto, la respuesta materna a la separación de la cría y la aceptación a la ubre podría reducirse en las madres anósmicas respecto a las hembras intactas.

3. La ausencia del vínculo selectivo y una menor frecuencia de amamantamiento podrían reducir la estimulación hacia la ubre, lo cual podría reducir la producción láctea en las madres anósmicas.

IV. OBJETIVOS

A. Objetivo general

En este estudio se valoró la participación de la olfacción en el mantenimiento de la conducta materna, el vínculo selectivo y la producción láctea en ovejas multíparas durante la lactancia tardía, infligiéndoles anosmia preparto.

B. Objetivos particulares

Evaluar el efecto de la anosmia preparto en el mantenimiento de la motivación materna con pruebas de separación durante la lactancia (a las 8 y 13 semanas posparto) y de aceptación del cordero (11 semanas posparto).

Conocer los efectos de la anosmia preparto sobre la actividad de amamantamiento de la oveja en el tercer mes de lactancia: frecuencia de succión total y duración de la succión.

Valorar la influencia de la anosmia sobre la producción láctea a las 8 y 12 semanas de lactancia.

V. MATERIALES Y MÉTODOS

A. Lugar de estudio

El experimento se realizó en las instalaciones del Centro de Neurobiología-UNAM, ubicadas en el rancho de la Facultad de Veterinaria y Zootecnia de la Universidad Autónoma de Querétaro, municipio de El Marqués en la población de Amazcala, Km 27 de la carretera Querétaro-Chichimequillas. La ubicación geográfica de la cabecera municipal La Cañada-Villa del Marqués se encuentra en las siguientes coordenadas geográficas, latitud Norte 20°36' y longitud Oeste 100° 20'. La altitud es de 1850 msnm. El clima predominante en esta región es semiseco templado. La temperatura promedio máxima en el mes de mayo es de 19.6°C y la mínima en diciembre es de 12.7°C. La precipitación media anual es de 450-630 mm, la mayor incidencia pluvial se registra en los meses de julio y agosto con 114 mm, y la mínima en el mes de febrero con 5.7 mm. (INEGI, 1986; 1995).

Las observaciones y pruebas para este trabajo se llevaron a cabo en los meses de julio y agosto de 1998, de las semanas 8 a 13 de la lactancia.

B. Animales

1. Animales y grupos experimentales

Este trabajo se realizó en ovejas multíparas de las razas Columbia y Rambouillet (*Ovis aries*), con una experiencia de 4 a 6 partos, con un número total de 35 ovejas distribuidas en dos grupos, Intactas, I (n=17) y Anósmicas, A (n=18). La anosmia o ausencia de olfacción se efectuó por destrucción química de la mucosa olfatoria con sulfato de zinc, al 1.5%. Los grupos se formaron con parejas de hembras acompañadas de su respectiva cría única. La identificación de cada animal se realizó colocando aretes de colores con un número distintivo para cada sujeto. Para la observación a distancia de los animales se pintaron números en los flancos.

Se realizó la sincronización del estro con el fin de que los partos ocurriesen en la misma fecha o cercanos entre si. Para ello se emplearon esponjas vaginales con progestageno (acetato de fluorogestageno, Intervet ®), seguido por una inyección intramuscular de 400UI de gonadotropina de suero de yegua preñada (Folligon, Intervet ®). Para comprobar la gestación de las hembras se realizó un diagnóstico por ultrasonido de pantalla. Los partos se produjeron en un periodo de 15 días.

Durante el experimento los animales fueron alimentados diariamente a las 8am con 1.5 Kg de concentrado comercial, alfalfa y rastrojo de maíz, excepto cuando se menciona. Adicionalmente se les proporcionó una mezcla de minerales. El agua y las sales minerales se administraron *ad libitum*.

2. Cuantificación del peso

Se cuantificó el peso de las ovejas el día del parto, así como a las 8 y las 13 semanas posparto, para valorar cualquier posible cambio durante este periodo por efecto de la anosmia. Al momento de las observaciones y las pruebas, las madres tuvieron un peso promedio de 66 Kg.

Los corderos fueron pesados una vez a la semana entre las 8 y 13 semanas posparto. El peso se midió con una báscula electrónica con una precisión de 10g y una capacidad de 300 Kg.

3. Método de anosmia

A las ovejas anósmicas se les inhibió la percepción olfativa al destruir la mucosa olfativa con un tratamiento de solución de sulfato de zinc, ZnSO₄ al 1.5% y xilocaína al 2%. La anosmia se realizó a los 120 días de preñez. El método se basó en la técnica descrita por Poindron (1974b; 1976a y b). El proceso de anosmia se realizó en dos sesiones con 7 días de intervalo, con el fin de asegurar la pérdida de la olfacción por un periodo largo. Las ovejas fueron anestesiadas con tiopental sódico vía intravenosa,

colocándoseles una sonda traqueal para prevenir la aspiración del sulfato de zinc en los pulmones. La irrigación de la solución se hizo en ambos orificios nasales. Para verificar la anosmia de las ovejas tratadas, una semana después de la última irrigación, cada oveja fue sometida a una prueba de selección de alimento asociado a un olor repulsivo. Ésta consistió en acercar a cada animal dos cubetas con alimento; una conteniendo excremento de perro untado en sus paredes, sin llegar a contaminar el alimento, la otra cubeta sin excremento fungió como control. Con anterioridad al desempeño de esta prueba, las ovejas estuvieron en ayuno durante 12 horas para evitar inferir la no-aceptación del alimento por saciedad. La prueba se realizó durante 30 segundos, si la oveja aceptó comer indistintamente de cualquier recipiente, se infirió que la anosmia surtió efecto, ya que es conocida la aversión de las ovejas al olor de las excretas (Poindron, 1974b). Esta prueba se desempeñó al principio y al final del periodo de las pruebas para verificar la efectividad de la anosmia.

Con el fin de evaluar la selectividad materna de las ovejas hacia sus crías después del parto, ambos grupos, tanto de ovejas intactas como de anósmicas, fueron sometidas a una prueba de selectividad cuatro horas después del parto. Esta evaluación consistió en juntar al cordero con su madre observando la aceptación del cordero a la succión de la ubre por la madre en una prueba que duró dos minutos.

C. Registros conductuales

La interacción e interés de la madre hacia la cría se evaluó con la realización de dos tipos de pruebas, prueba de *separación* y *aceptación*, así como con la *observación de la conducta espontánea de amamantamiento*.

1. Prueba de respuesta a la separación de la cría

Esta prueba se realizó en hembras con sus respectivas crías únicas en la semana 8 y 13 de la lactancia, es decir, dos días. Cada prueba tuvo una duración de 10 minutos por oveja, 5 minutos con su cordero, y 5 minutos sin él. El total de tiempo registrado para las ovejas intactas y anósmicas fue de 380 minutos. Se registró la

conducta de la madre con la cría y sin ella, alternando una pareja madre intacta-cría y una pareja madre anósmica-cría. Asimismo, se alternó el orden de la condición de prueba, la mitad de las madres de cada grupo fue probada primero con su cordero y después sin él, y la otra mitad primero sin el cordero y después con él. En la 8a. semana de la lactancia se aplicó esta prueba a 10 ovejas intactas y 10 ovejas anósmicas. En la décimo-tercera semana de la lactancia, se aplicó a 19 hembras con sus respectivas crías únicas, 10 ovejas intactas y 9 ovejas anósmicas. Una oveja anósmica no fue evaluada debido a que mostró mastitis. Con la realización de esta prueba de campo abierto se intentó evaluar la conducta materna de las ovejas con sus crías (Putu, 1990, citado en Lindsay *et al.*, 1990). Se asoció el incremento de cambios de lugar y el número de vocalizaciones con un estado de agitación infiriéndose que las ovejas que presentaron mayor interés materno fueron aquellas ovejas que balaron y se desplazaron más cuando no estuvieron presentes sus corderos.

Tabla 1. Realización de las pruebas de separación en la lactancia tardía.

8 semanas		13 semanas	
10 Intactas	{ con cría (5 min)	10 Intactas	{ con cría (5 min)
	{ sin cría (5 min)		{ sin cría (5 min)
10 Anósmicas	{ con cría (5 min)	9 Anósmicas	{ con cría (5 min)
	{ sin cría (5 min)		{ sin cría (5 min)

El corral de observación se dispuso en un área limitada de 2 x 2m en el cual se colocaron la madre y su cría con el fin de tener un mejor manejo de ambas. Este corral fue dividido en cuatro, marcando con cal el piso para cuantificar así el movimiento de la hembra. En la Figura 2, se muestra el corral empleado para las pruebas, rodeado por otro corral externo de 4 x 4m. En el mismo corral se colocaron 10 hembras no lactantes como compañeras con el fin de evitar agitación en la madre debida al aislamiento social durante el periodo de prueba, y registrar así cualquier actividad de agitación relacionada con la separación de la cría (Poindron *et al.*, 1994 y 1997).

← 4 X 4 m →

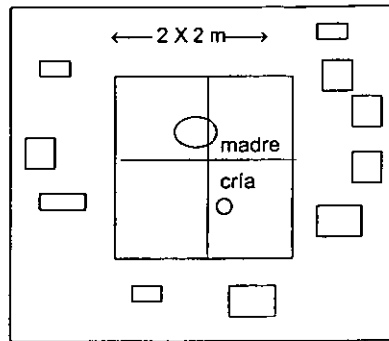


Fig. 2 Disposición del corral para la realización de las pruebas de separación y aceptación

Las conductas evaluadas se distinguieron entre las emitidas por la madre y aquellas que fueron emitidas por el cordero:

a. Conductas de la madre

Emisión de balidos altos y bajos. Son considerados balidos altos las vocalizaciones de alta frecuencia emitidas por la oveja o la cría con la boca abierta. Los balidos bajos o de baja frecuencia son emitidos con la boca cerrada (Poindron, *et al.*, 1984; Poindron *et al.*, 1997 y Dwyer, *et al.*, 1998a).

BACC= Balidos altos de la oveja emitidos con la boca abierta, cuando está con su cría.

BASC= Balidos altos de la oveja emitidos cuando la cría está ausente.

BBCC= Balidos bajos de la oveja emitidos cuando la cría está presente.

BBSC= Emisión de balidos bajos de la oveja cuando la cría no está con la madre.

Eliminaciones. Defecación y micción.

ELIMCC= Eliminaciones de la oveja cuando la cría está presente; agrupa las variables micción y defecación.

ELIMSSC= Eliminaciones de la oveja cuando la cría no está presente.

Los siguientes parámetros conductuales se evaluaron con base en la conjunción de algunas de las variables mencionadas con anterioridad.

Agitación. Indica la respuesta de alteración emitida por la madre en ausencia o en presencia de la cría. Esta es una variable secundaria producto de la sumatoria de las siguientes variables conductuales: balidos altos, cambios de lugar, eliminaciones y saltos.

AGITCC= Conducta de agitación emitida por la madre en presencia de la cría.

Esta conducta es valorada como la sumatoria de las variables conductuales mencionadas arriba, en presencia del cordero.

AGITSC= Conducta de agitación de la madre en ausencia de la cría.

La *respuesta* es la diferencia de la agitación mostrada por la oveja entre estar con su cría o sin ella. Es la diferencia de la variable AGITSC menos la variable AGITCC.

RESP= Respuesta = AGITSC – AGITCC. Esta conducta de manera global indica el interés por parte de la madre a su cría.

En el presente trabajo se observó el interés materno de las ovejas y el efecto de la anosmia, asimismo se evaluó la conducta de los corderos con el fin de obtener información acerca de la relación madre-cría. Véanse los resultados en el Apéndice II.

2. Prueba de aceptación hacia la cría

Las condiciones experimentales de esta prueba fueron similares a las de la prueba de separación, en referencia a la disposición de la madre, la cría y otras hembras no lactantes, dimensión de los corrales, así como la observación de las conductas a evaluar. El número de animales observados fue de 17 hembras intactas y 18 hembras anósmicas con sus respectivas crías únicas. Los animales se probaron a las 11 semanas de la lactancia, sólo un día. El número de minutos totales de

observación fue de 175 minutos que incluyen la observación de las ovejas intactas y anósmicas. Para el desarrollo de esta prueba la madre fue separada previamente durante dos horas, para después ser reunida con su cría durante cinco minutos. Las pruebas fueron realizadas entre las 8 y las 12 hr am. Las conductas evaluadas se separaron entre aquellas emitidas por la oveja y aquellas emitidas por su cordero, las cuales fueron las siguientes:

a. Conductas de la madre

Se observaron las conductas husmeo de la madre al cordero, HMAC; emisión de balidos altos de la madre en presencia del cordero, BACC; golpe con la cabeza, GLPCBZ; intentos de golpe con la cabeza, IGLPCBZ; cambio de lugar, CBL; eliminaciones de la madre, ELIM sin observarse diferencias significativas entre los grupos o en el tiempo. La definición de cada conducta es citada en el Apéndice II bajo los títulos a) Conducta de la madre y b) Conducta del cordero.

b. Conductas del cordero

Las conductas del cordero permitieron evaluar la aceptación hacia el cordero con las siguientes variables:

Duración de la(s) succión(es). Sumatoria de cada una de la(s) succión(es) en un periodo de 5 minutos. DSCC= Duración de la succión(es).

Intento(s) de succión(es).

INTS= Intento de succión

Balidos del cordero. Vocalizaciones del cordero, regularmente son agudas o de alta frecuencia, emitidos con la boca abierta.

CBALA= Balidos altos emitidos por el cordero cuando está con su madre.

Con base en las variables anteriores se obtuvieron las siguientes variables secundarias:

Número de intentos totales de succión realizados por el cordero en el cual se incluyen los rechazos y las succiones por un tiempo menor de 5 segundos. Esto es la sumatoria de las variables: intentos de succión, INTS + amenaza de la oveja al cordero con la pata, AMNZCPATA, + intento golpe de la oveja al cordero con la cabeza, IGLPCCBZ + golpe con la cabeza, GLPCCBZ.

INTTOTALES= Intentos totales

Tiempo promedio de las succiones. Es la sumatoria de las succiones entre el número de las mismas realizadas por el mismo cordero llevadas a cabo durante los 5 minutos de prueba cuando la oveja fue reunida con su cordero. Se distingue de DSCC ya que esta variable contempla la suma de las succiones.

TPROMSUCC= Tiempo promedio de succión

3. Conducta espontánea de amamantamiento

El término amamantamiento se refiere a la conducta de la madre durante la lactancia, mientras que el término succión se enfoca más a la conducta de la cría (Cowie, 1951). Ambos términos son adoptados en este trabajo. Las observaciones de la conducta espontánea de amamantamiento se realizaron en corrales de 10 x 10m para cada grupo. El grupo constó de 10 ovejas intactas, controles y 10 ovejas anósmicas, experimentales, con sus crías únicas respectivas. Estas observaciones se hicieron directamente con registro hablado, grabando la información en cintas magnetofónicas. Los registros se llevaron a cabo por observación de tipo focal de la pareja madre-cría. Este registro se realizó en cinco sesiones, de la semana 8 a 13 de la lactancia una vez a la semana, entre las 10 y las 14hrs durante tres horas continuas. Dada la baja frecuencia de succión en esta etapa de la lactancia, fue posible que en cada sesión dos observadores registraran a todos los animales de un grupo simultáneamente, de manera que hubo 2 observadores para ovejas intactas y 2 para ovejas anósmicas,

completándose la observación de las 10 parejas madre-cría para cada grupo el mismo día de observación. El total de horas registradas fue de 300.

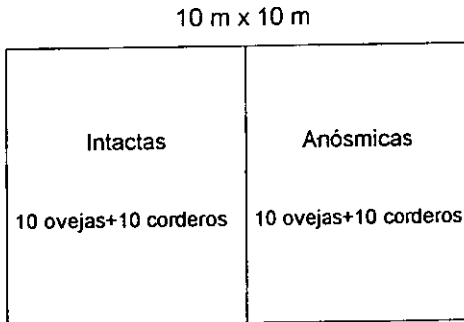


Figura 3. Disposición del corral durante la observación de la conducta espontánea de amamantamiento.

Durante la observación de tres horas de duración, se registró la identidad de la madre y de la cría así como la hora exacta a la cual se llevó a cabo el amamantamiento. Las variables registradas en esta observación fueron:

Frecuencia de succiones a la semana. Se refiere al número de succiones realizadas por los corderos en cada periodo de observación, una vez a la semana durante 3 horas. Se calculó el valor promedio de cada animal para obtener la frecuencia por grupo.

Frecuencia total de succiones. Sumatoria de la frecuencia de succiones de las 5 semanas.

Duración promedio por evento de succión. Tiempo empleado por el cordero propio o extraño en cada succión realizada en un periodo de observación, es decir, duración promedio de la succión [seg]/ 3 horas de observación a la semana.

Duración total de las succiones por periodo semanal. Se trata de la suma de la duración de las succiones realizadas por el cordero en cada sesión (3 horas), esto es, Σ tiempo de succiones / horas.

Porcentaje de succión del cordero propio a su madre. Se refiere al número de succiones del cordero hacia la madre propia / número total de succiones observadas, (100%), durante 3 horas.

Para efecto de este trabajo, la *succión* fue definida como la colocación del hocico del cordero en la ubre cuando la duración fue mayor de 5 segundos (Shackleton y Haywood, 1985). Al terminar el episodio de amamantamiento se señaló por quien era terminado, ya fuera por la madre o por la cría.

D. Medición de la producción láctea

Adicionalmente al estudio conductual realizado se midió la producción láctea durante dos días completos. El primer día evaluado fue al inicio de la semana 8 de la lactancia, el segundo día de la medición se realizó al inicio de la semana 13 de la lactancia. La cuantificación de la producción láctea se hizo con el fin de determinar si existió alguna relación con el desempeño de la relación conductual durante el amamantamiento entre la madre y la cría durante la lactancia tardía, tanto en las ovejas intactas como en las anósmicas.

La medición de la producción láctea puede variar de acuerdo al tamaño y morfología de la glándula mamaria de la especie estudiada. En pequeñas especies de laboratorio como la rata, la producción láctea se mide como una función de la ganancia de peso de la camada, aplicando previamente oxitocina con el fin de liberar todo el producto lácteo almacenado (Tucker, 1994). En la oveja la leche almacenada en las cisternas y liberada por la ubre puede ser pesada diariamente con mediciones que pueden llegar a ser muy precisas sin requerir de la inyección de esa hormona.

La cuantificación de la producción láctea se calculó al obtenerse la diferencia de peso del cordero después de un amamantamiento controlado de 7 minutos, respecto al peso obtenido antes de la succión (Ricoardeau, *et al.*, 1960). Las ovejas intactas y anósmicas fueron separadas en corrales individuales de 1.0 x 1.5m. El día de la medición antes de permitir que el cordero succionara a su madre, la oveja y el cordero fueron separados entre sí durante 2 horas. Después de cada amamantamiento la oveja fue sometida a una ordeña manual para extraer la leche residual. La producción total en 24 horas se calculó sumando las cantidades obtenidas durante las mediciones de las 12:30, 14:30, 16:30, 18:30 y 8:30 horas de la mañana siguiente.

El peso de cada cordero se midió con una báscula electrónica Braunker®, modelo 450. La leche extraída manualmente se pesó en una balanza con capacidad de 50g. Con el fin de disminuir errores en las estimaciones de los pesos de los corderos se tomó en cuenta la siguiente tabla cuando los corderos eliminaron durante el registro.

Tabla 2. Ajuste de peso para corderos que eliminan durante la evaluación de la producción láctea.

semanas	orina (g)	heces (g)
6-9	50	15
> 9	60	20

Se debe agregar el peso en gramos para impedir la subestimación en caso de evacuación del sujeto pesado. Tomado de Ricoardeau, G. *et al.*, 1960.

El acceso al alimento y al agua para las hembras fue durante el intervalo de separación madre-cría. A los corderos no se les permitió el acceso al agua o al alimento durante todo el proceso de estimación, solamente se alimentaron de leche materna.

E. Análisis estadístico

El análisis estadístico se realizó con el empleo del paquete estadístico SYSTAT en ambiente Windows, versión 7.0. Se obtuvo la estadística descriptiva para todos los datos, empleándose la media y el error estándar. Para conocer el tipo de distribución de los datos y elegir el análisis adecuado, se aplicó la prueba de Kolmogorov-Smirnov/Lilliefors.

1. Prueba de separación

Se aplicó estadística no paramétrica, al no obtenerse una distribución normal. Se utilizó la prueba de U de Mann-Whitney para valorar las diferencias entre los grupos de ovejas intactas y anósmicas en las semanas 8 y 13 de la lactancia y la prueba de Wilcoxon para realizar comparaciones entre una y otra semana dentro de un mismo grupo. Se analizó la diferencia entre los grupos entre las distintas variables, semana 8 y 13, con la prueba de Friedman.

a. Agitación y respuesta

La variable agitación en presencia de su cría y en ausencia de la misma, AGITCC y AGITSC, respectivamente, puede ser considerada variable compuesta, ya que constituye la suma de las variables asociadas con este estado emotivo. La variable agitación se analizó con estadística paramétrica, utilizándose un análisis univariado de medidas repetidas, de dos factores: CONDICIÓN OLFATIVA (2) X ETAPA DE LACTANCIA (2) para evaluar un efecto del grupo o una interacción. El efecto debido a la presencia o ausencia de la cría entre las ovejas intactas y anósmicas se obtuvo con una prueba de t de dos muestras. La variable respuesta, RESP, la cual es la diferencia de la agitación en ausencia de la cría respecto a cuando está en presencia de la misma, AGITSC-AGITCC, fue analizada también con estadística paramétrica. Con el fin de detectar diferencias entre las ovejas Intactas y anósmicas en la semana 8 y 13 se

emplearon como pruebas *post hoc* una t de dos muestras y de t apareada para las diferencias en el tiempo.

2. Prueba de aceptación

Para la evaluación de esta conducta se empleó únicamente la prueba estadística de U de Mann Whitney en el análisis de cada variable.

3. Conducta espontánea de amamantamiento

Las variables se analizaron con estadística paramétrica, prueba de MANOVA de dos factores: CONDICIÓN OLFATIVA (2) X ETAPA DE LACTANCIA (5). El porcentaje de *succión del cordero propio a su madre*, se evaluó con la prueba de U de Mann Whitney. Las comparaciones en el tiempo se realizaron con la prueba de Wilcoxon.

4. Producción láctea

Para el análisis de la producción láctea total en 24 horas a las 8 y 12 semanas los datos se normalizaron al obtener la raíz cuadrada de los mismos empleándose un ANOVA de dos factores: CONDICIÓN OLFATIVA (2) X ETAPA DE LACTANCIA (2). Se realizó una prueba *post hoc* para cada grupo de ovejas con pruebas de t para comparar las diferencias en el PERIODO DE LA LACTANCIA.

5. Peso corporal

Se aplicó un MANOVA de 2 vías: CONDICIÓN OLFATIVA (2) X ETAPA DE LACTANCIA (3) a los datos de las ovejas y los corderos, CONDICIÓN OLFATIVA DE LAS MADRES (2) X ETAPA DE LA LACTANCIA (7). Como prueba *post-hoc* se empleó una prueba de t de Student de dos muestras para comparar las diferencias de peso entre las hembras según su condición.

VI. RESULTADOS

A. Prueba de respuesta a la separación de la cría

La evaluación de la respuesta materna a partir de la prueba de separación de la cría tuvo como propósito el conocer la evolución de la conducta materna durante el tercer mes de la lactancia, en ovejas intactas y anósmicas, así como observar el efecto de la anosmia en dicha evolución. Se compararon las variables conductuales de las madres, en presencia y en ausencia de su cordero a las 8 y a las 13 semanas de lactancia. Las variables con diferencias significativas se presentan en las tablas y gráficas de esta sección. Las variables no significativas pero que fueron observadas, así como las respuestas del cordero se presentan en una tabla complementaria en el Apéndice II.

1. Variables individuales

En esta sección se denominan variables individuales a las conductas mostradas por la madre como efecto de la separación de su cría. Las variables compuestas son agitación, AGIT, y respuesta, RESP, las cuales fueron producto de la sumatoria de otras variables individuales afines por el contenido emotivo. Las frecuencias de las variables individuales analizadas se resumen en la Tabla 3 y en la Tabla 4 las variables compuestas.

a. Efecto de la anosmia sobre los balidos altos

La frecuencia de balidos altos en presencia de la cría (BACC), difirió entre ovejas intactas, I (4.3 ± 1.3) y anósmicas, A (20.0 ± 4.0), siendo mayor en las ovejas anósmicas a las 8 semanas (probabilidad=0.002), así como a las 13 semanas I (8.2 ± 3.2) vs A (17.4 ± 1.3), ($p=0.05$), al ser analizada con la prueba de U de Mann Whitney. En ausencia de la cría, no se encontraron diferencias significativas entre los grupos en la frecuencia de la variable balidos altos (BASC).

Tabla 3. Variables observadas durante la prueba de separación madre-cría en ovejas Intactas, n= 10 y Anósmicas, n=10 (n=9 en la semana 13), a las 8 y a las 13 semanas de la lactancia. Los valores se expresan en frecuencia/5min. BA: Balidos altos; BB: balidos bajos; ELIM: eliminaciones.

CONDUCTAS EMITIDAS POR LA HEMBRA		8 SEMANAS (media ± SEM)	
		CON CRÍA	SIN CRÍA
BA	Intactas	4.3±1.3 ^a	39.2±6.5 ^b
	Anósmicas	20.0±4.0 ^a	NS
BB	Intactas	0.4±0.1 ^a	0±0 ^b
	Anósmicas	0.3±0.3 ^a	0±0 ^a
ELIM	Intactas	0.1±0.1 ^a	1.1±0.3 ^b
	Anósmicas	0.2±0.1 ^a	0.5±0.2 ^a
		13 SEMANAS	
		CON CRÍA	SIN CRÍA
BA	Intactas	8.2±3.2 ^a	41.2±5.6 ^b
	Anósmicas	17.4±1.4 ^a	NS
BB	Intactas	0.7±0.4 ^a	0±0 ^a
	Anósmicas	0±0 ^a	0±0 ^a
ELIM	Intactas	0.2±0.1 ^a	1.0±0.4 ^a
	Anósmicas	0.4±0.2 ^a	1.2±0.5 ^a

*p<0.05, prueba U de Mann Whitney. Los resultados se muestran en las Gráficas 9 y 10 del apéndice II.

a y b= columnas con distinta literal difieren significativamente (p<0.05, Wilcoxon). SEM, error estándar.

b. Efecto de la anosmia sobre los balidos bajos

La emisión de balidos bajos en presencia de la cría (BBCC), a las 8 semanas de la lactancia no mostró diferencias entre ovejas intactas y anósmicas. En la semana 13 de la lactancia hubo diferencias en la emisión de balidos bajos en presencia de la cría (BBCC). La actividad vocal fue mayor en las ovejas intactas (0.7±0.4), mientras que las ovejas anósmicas, no emitieron este tipo de balidos, (p=0.04), U de Mann Whitney.

No se encontraron diferencias en la variable balidos bajos en ausencia del cordero (BBSC) a las 8 y a las 13 semanas de la lactancia, ya que tanto las ovejas intactas como las ovejas anósmicas no balaron.

c. Efecto de la anosmia sobre las eliminaciones

La variable eliminaciones, esto es, la suma de micción y defecación, no difirió entre ovejas intactas y anósmicas a las 8 ó a las 13 semanas de la lactancia.

d. Efecto de la presencia de la cría

Existieron diferencias significativas en la relación de las variables en ausencia del cordero, *versus* en presencia del mismo. La frecuencia de balidos altos emitidos por las ovejas en presencia de su cordero a las 8 semanas ($I=4.3\pm 1.3$ vs $A=20.0\pm 4.0$), (BACC), respecto a los balidos emitidos en ausencia del cordero (BASC), ($I=39.2\pm 6.5$ vs 38.2 ± 5.0) mostró una diferencia significativa, ($p=0.002$, Wilcoxon). En esta misma semana cuando el cordero estuvo ausente a cuando no estuvo, fue mayor la incidencia de balidos altos tanto en las ovejas intactas ($I=4.3\pm 1.3$ vs 39.2 ± 6.4) como en las anósmicas ($A=20.0\pm 4.0$ vs 38.2 ± 5.0), ($p<0.001$). Esta misma relación a las 13 semanas (BACC13 vs BASC13) mostró una significancia similar, siendo también mayor la frecuencia de emisión de vocalizaciones agudas entre las ovejas intactas y anósmicas en ausencia del cordero ($I=41.2\pm 5.6$ vs $A=33.1\pm 2.3$), respecto a cuando estuvieron con él ($I=8.2\pm 3.2$ vs $A=17.4\pm 7.4$), ($p<0.001$).

En ausencia del cordero los balidos altos (BASC) y las eliminaciones (ELIMSSC), a las 13 semanas no mostraron diferencias entre los grupos. Únicamente la variable defecación en ausencia del cordero, (DEFSC) mostró una tendencia a ser mayor en las ovejas anósmicas, ($p=0.09$), U de Mann Whitney.

La relación de la variable balidos bajos emitidos en presencia de la cría, ($I=0.04\pm 0.2$, $A=0.3\pm 0.3$) respecto a la emisión de este tipo de balidos en ausencia del cordero ($I=0$, $A=0$), BBCC vs BBSC, respectivamente, mostró diferencias significativas entre los grupos de ovejas intactas y anósmicas a las 8 semanas. La emisión de balidos bajos en ausencia del cordero, fue nula ($p=0.03$), Wilcoxon. Se encontró una

tendencia a observarse diferencias en la semana 13 de la lactancia, BBCC ($I=0.7\pm 0.4$, $A=0$) vs BBSC ($I=0$, $A=0$), ($p=0.06$).

Se encontraron diferencias en la tasa de eliminación, ELIM, al comparar la situación en ausencia de la cría, respecto a su presencia, siendo más frecuente en las ovejas intactas en ausencia de la cría en la semana 8 de la lactancia ($p=0.04$), U de Mann Whitney.

e. Etapa de la lactancia

Al analizarse las variables BACC, BASC, BBCC, BBSC, ELIMCC y ELIMSSC entre la semana 8 y 13 de la lactancia con la prueba de Friedman no se encontraron diferencias significativas, $p > 0.05$.

f. Interacciones entre la anosmia, la presencia de la cría y la etapa de la lactancia

Al comparar la variable balidos altos en presencia del cordero y la ausencia del cordero en las ovejas intactas y anósmicas en la semana 8 de la lactancia, se observaron diferencias (I con cría= 4.3 ± 1.3 , I sin cría= 39.2 ± 6.5), ($p=0.005$), Wilcoxon; (A con cría= 20.0 ± 4.0 , A sin cría= 38.2 ± 5.0), ($p=0.003$). A las 13 semanas también se obtuvieron diferencias en ambos grupos: Intactas (con cordero, 8.2 ± 3.2 , vs sin cordero, 41.2 ± 5.6), ($p=0.005$) respecto a las Anósmicas (con cordero, 17.4 ± 1.4 vs sin cordero 33.1 ± 2.3), ($p=0.008$).

En la relación BBCC vs BBSC en la semana 8 de la lactancia se obtuvo una diferencia significativa, ya que en ausencia del cordero las madres intactas no mostraron balidos bajos, respecto al valor de 0.4 ± 0.1 en presencia del cordero, dando una ($p=0.05$). En la semana 13 en las ovejas de esta misma condición existió una tendencia similar, (0.7 ± 0.4 vs 0), ($p=0.06$).

En referencia a la eliminación de excretas por la madre cuando su cordero estuvo presente (ELIMCC) respecto a su ausencia (ELIMSSC) se obtuvieron diferencias en la semana 8, ($p=0.02$), con la cría ($I=0.1\pm 0.1$, $A=0.2\pm 0.1$) vs sin la cría ($I=1.1\pm 0.3$, $A=0.5\pm 0.2$). En la semana 13 se observó sólo una tendencia, ($p=0.08$). Las eliminaciones de las ovejas intactas en presencia del cordero en la semana 8, (ELIMCC) respecto a la ausencia del mismo, (ELIMSC) mostraron una diferencia significativa, evidenciando una respuesta más agitada, ($p=0.04$).

2. Variables compuestas: Agitación y Respuesta

Las variables aquí denominadas como compuestas agitación y respuesta se refieren a la conjunción de variables con un contenido conductual similar, Tabla 3 y Gráfica 1.

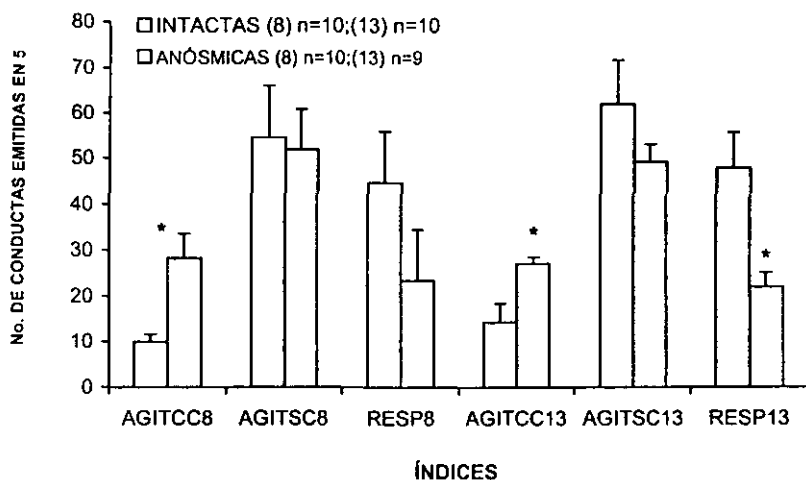
a. Efecto de la anosmia en la agitación

El análisis de la variable agitación con el Análisis de Varianza de Medidas Repetidas, ANOVA, en los grupos de ovejas intactas y anósmicas a las 8 y a las 13 semanas mostró una diferencia entre los grupos ($p=0.05$).

La agitación de la oveja, AGITCC en presencia del cordero, mostró diferencias entre los grupos a las 8 ($I=9.9\pm 1.6$ vs $A=28.3\pm 5.3$), ($p=0.007$), t y a las 13 semanas de la lactancia ($I=14.2\pm 4.2$ vs $A=27.0\pm 1.4$), ($p=0.01$), t. En las ovejas anósmicas el valor de esta variable fue mayor en ambos periodos de prueba.

Entre los grupos de ovejas anósmicas e intactas, la variable agitación en ausencia del cordero a las 8 y a las 13 semanas, AGITSC8 y AGITSC13, respectivamente, no mostraron diferencias significativas de acuerdo a la condición olfativa de la oveja.

AGITACIÓN EN LA PRUEBA DE SEPARACIÓN CON Y SIN CORDERO A LAS 8 Y 13 SEMANAS



Gráfica 1. Promedio de las variables agitación, AGIT y respuesta, RESP en la prueba de *separación* a las 8 y a las 13 semanas. Nótese que el índice de agitación en presencia de la cría a las 8 y a las 13 semanas AGITCC8 y AGITCC13, respectivamente, fue significativamente mayor en las ovejas anósmicas respecto a las Intactas. La anosmia produjo una diferencia en la respuesta, en los grupos por efecto de la ausencia de la cría, ($p=0.05$), t. La Tabla 4 muestra los datos aquí mostrados.

b. Efecto de la presencia de la cría en la agitación

En el efecto entre los grupos, la conducta materna mostrada por la madre en presencia y en ausencia del cordero, AGITCC8 vs AGITSC8 ($I=9.9\pm 1.6$, $A=28.3\pm 5.3$ vs $I=54.5\pm 11.5$, $A=51.7\pm 9.0$) al ser evaluada por medio de la variable agitación a las 8 semanas mostró que la privación del cordero resultó en una agitación mayor para las ovejas de ambas condiciones, intactas y anósmicas ($p<0.001$), t. El resultado fue similar a las 13 semanas, AGITSC13 vs AGITCC13 ($I=61.8\pm 9.6$, $A=48.8\pm 3.8$ vs $I=14.2\pm 4.1$, $A=27.0\pm 1.4$), ($p<0.001$), t.

Se compararon los resultados de la variable agitación a las 8 y a las 13 semanas, sin obtenerse diferencias significativas por efecto del tiempo.

c. Interacciones entre la anosmia, la presencia de la cría y la etapa de la lactancia en la agitación

La relación intragrupos mostró que a las 8 semanas de la lactancia las ovejas intactas reaccionaron de manera agitada en ausencia de su cordero, AGITSC8 (54.5±11.5) respecto a cuando estuvieron en presencia de su cría, AGITCC8, (9.9±1.6), (p=0.003), t. A las 13 semanas la situación fue similar siendo significativa, las ovejas intactas en ausencia del cordero se agitaron más que al estar con él, AGITSC13 vs AGITCC13, (61.8±9.6 vs 14.2±4.1), (p=0.001), t. Las ovejas anósmicas a las 8 semanas mostraron una gran tendencia a presentarse más agitadas en ausencia de su cordero, respecto a cuando estuvieron con él, AGITSC8 vs AGITCC8 (51.7±9.1 vs 28.3±5.3), (p=0.06), t. A las 13 semanas la agitación fue mayor en ausencia del cordero, AGITSC13 vs AGITCC13, (48.8±3.8 vs 27.0±1.4), (p<0.001), t.

Tabla 4. Promedio de las variables compuestas obtenidas de la prueba de separación madre-cría en ovejas Intactas, n=10; Anósmicas, n=10 (n=9 en la semana 13) a las 8 y a las 13 semanas. Los valores se expresan en frecuencias/5min. AGIT: Agitación; RESP: respuesta.

CONDUCTAS EMITIDAS POR LA HEMBRA	8 SEMANAS		13 SEMANAS		
	CON CRÍA	SIN CRÍA	CON CRÍA	SIN CRÍA	
AGIT	Intactas	9.9±1.6 ^a *p=0.007, t	54.5±11.5 ^b	14.2±4.1 ^a *p=0.01, t	61.8±9.6 ^b
	Anósmicas	28.3±5.2 ^a	51.7±9.0 ^b	27.0±1.4 ^a	48.8±3.8 ^b
RESP	Intactas	44.6±11.3		47.6±7.9	
	Anósmicas	NS		*p=0.01, t	
		23.4±11.0		21.9±3.1	

*p≤0.05, t: prueba t de student.

a y b, columnas con distinta literal difieren significativamente (p≤0.05), Wilcoxon.

d. Efecto de la anosmia en la respuesta

Como ya se mencionó, la variable respuesta, RESP es el resultado de la diferencia aritmética entre la agitación de la madre en ausencia del cordero, respecto a la agitación mostrada en presencia del mismo, (AGITSC-AGITCC). Por efecto del grupo se encontraron diferencias significativas (p=0.05) ANOVA. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en la respuesta a la separación del cordero por efecto del tiempo o por la interacción tiempo * grupo.

e. Interacciones entre la anosmia y la etapa de la lactancia en la respuesta

Esta variable mostró un valor mayor en las ovejas intactas, ($I=47.6\pm 7.9$) respecto a las ovejas anósmicas ($A=21.9\pm 3.1$), ($p=0.01$), t en la semana 13 de la lactancia. En la semana 8 no se obtuvieron diferencias entre las ovejas intactas y anósmicas. Véase la Tabla 4.

B. Prueba de aceptación hacia la cría

1. Variables individuales

La prueba de aceptación se llevó a cabo únicamente a las 11 semanas. Los resultados obtenidos de las variables observadas en esta prueba, después de que la oveja fue reunida con su cordero durante 5 minutos, tras una separación durante dos horas se muestran en la Tabla 5 y Gráfica 2. Los resultados de otras variables no significativas pero observadas para esta prueba se muestran en la Tabla 10 del Apéndice II.

Tabla 5. Promedio de las variables observadas en la prueba de aceptación de la madre hacia su cría, en ovejas Intactas (n=17) y Anósmicas (n=18) en la semana 11. Los valores se expresan en frecuencias/5min. Todas las variables se registraron cuando la madre y su cría estuvieron juntas BA: Balidos altos; CBL: Cambios de lugar, INTS: intentos de succión; DSCC: duración de la succión; CBALA: balidos del cordero; INTTOTAL: intentos totales

CONDUCTAS EMITIDAS POR LA HEMBRA		11 SEMANAS Media±SEM	
BA	Intactas	9.1±1.5	p=0.07
	Anósmicas	16.1±2.6	
CBL	Intactas	3.7±0.5	*p=0.001
	Anósmicas	1.7±0.4	
CONDUCTAS EMITIDAS POR EL CORDERO			
CBALA	Intactas	9.2±1.8	p=0.07
	Anósmicas	17.1±3.3	
INTS	Intactas	6.4±0.8	*p=0.03
	Anósmicas	4.0±0.6	
INTTOTAL	Intactas	6.9±0.9	*p=0.03
	Anósmicas	4.3±0.6	
DSCC [seg]	Intactas	45.6±7.9	*p=0.02
	Anósmicas	25.9±4.3	

*probabilidad, $p \leq 0.05$, U de Mann Whitney.

a. Efecto de la anosmia

La variable balidos altos emitidos por la oveja en presencia de su cordero, BACC, mostró una tendencia a ser más frecuente en las ovejas anósmicas cuando fueron reunidas con sus corderos, ($p=0.07$), U de Mann Whitney.

Cambios de lugar, CBL. Las madres anósmicas presentaron un desplazamiento menor dentro del corral en presencia de su cría respecto a las madres intactas, ($p=0.001$).

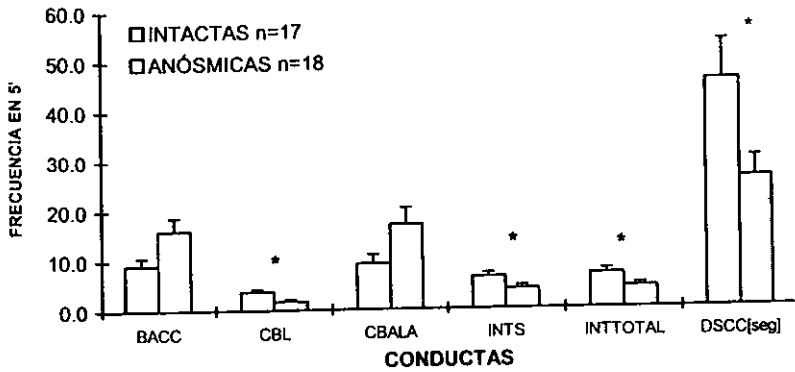
CBALA, Balidos del cordero, los corderos de las ovejas anósmicas al igual que las madres, tendieron a balar más cuando fueron reunidos con sus madres ($p=0.07$).

Intentos de succión, INTS, esta variable incluye también los intentos debidos al rechazo o desplazamiento de la madre, con y sin agresión. Los corderos de las ovejas anósmicas realizaron menos intentos de succión que las ovejas intactas ($p=0.03$). Se analizaron asimismo, las siguientes variables de la succión.

Intentos de succión totales, INTTOTALES. Con esta variable nos referimos a la variable derivada de la sumatoria de las siguientes variables: Intentos de succión, INTS + amenaza de la oveja al cordero con la pata, AMNZCPATA + intento golpe de la oveja al cordero con la cabeza, IGLPCCBZ + golpe con la cabeza, GLPCCBZ. En esta prueba se observó que los corderos de ovejas anósmicas intentaron succionar menos que los corderos de ovejas intactas ($p=0.03$). Estos intentos incluyen los intentos exitosos que llevaron al a cordero succionar por más de cinco segundos.

Duración de la succión, DSCC, los corderos de las ovejas anósmicas succionaron durante menos tiempo que los corderos de las ovejas intactas ($p=0.02$).

PRUEBA DE ACEPTACIÓN AL CORDERO A LAS 8 SEMANAS EN
OVEJAS INTACTAS Y ANÓSMICAS



Gráfica 2. Variables de la *prueba de aceptación al cordero*, semana 11 de la lactancia en ovejas intactas y anósmicas. BACC=balidos altos de la oveja cuando está con el cordero, tendencia a ser mayor en las anósmicas; CBL=cambio de lugar; CBALA=balido del cordero cuando está con su madre, con una mayor tendencia de los corderos de ovejas anósmicas; INTS=intento de succión; INTTOTAL=frecuencia de intentos de succión totales realizados por el cordero; DSCC=duración de la succión [seg]. * $p \leq 0.05$, U de Mann Whitney.

C. Conducta espontánea de amamantamiento

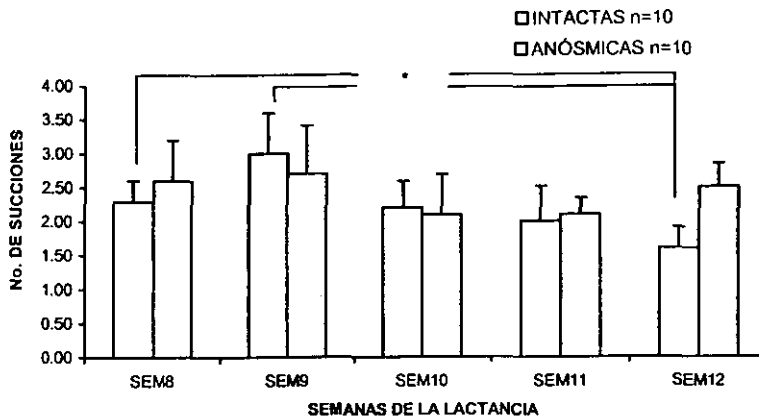
La observación de la conducta espontánea de amamantamiento se realizó con el fin de analizar los componentes de esta conducta cuando las ovejas se mantuvieron con sus respectivas crías y con crías extrañas, separadas físicamente según la condición olfativa. Para ello se determinaron los amamantamientos madre-cría durante el periodo comprendido de las 8 a las 12 semanas posparto. Las variables evaluadas fueron, *frecuencia de succión promedio* durante cada sesión semanal de 3 horas, y la *frecuencia total de succiones*, es decir, el número total de succiones realizadas por sesión cada semana, de las 8 a las 12 semanas de la lactancia.

1. Frecuencia de succiones promedio

La *frecuencia de succiones promedio* realizadas por los corderos de ovejas de ambas condiciones en cada sesión o semana se muestra en la Gráfica 3. Los datos de la semana 8 a 12 de la lactancia analizados por un MANOVA, no mostraron diferencias significativas, según la condición olfativa de la oveja, la etapa de la lactancia, o la interacción entre ambas. Sin embargo, esta variable mostró una tendencia a presentar diferencias entre los grupos. En la semana 12 de la lactancia, disminuyó la frecuencia en los corderos de ovejas intactas ($I=1.6\pm 0.3$ vs $A= 2.5\pm 0.3$), ($p=0.06$), *t*. Se observó que la frecuencia de tres succiones fue el promedio predominante en el transcurso del periodo de la lactancia estudiado.

La frecuencia total de succiones, no mostró diferencias significativas, según la condición de las madres ($p>0.05$).

FRECUENCIA DE SUCCIONES DE LA SEMANA 8 A 12 DE LA LACTANCIA



Gráfica 3. Frecuencia de succiones promedio realizadas por el cordero. Registro de la conducta espontánea de amamantamiento de la semana 8 a 12 de la lactancia. El promedio observado durante el periodo de la prueba fue de tres succiones.

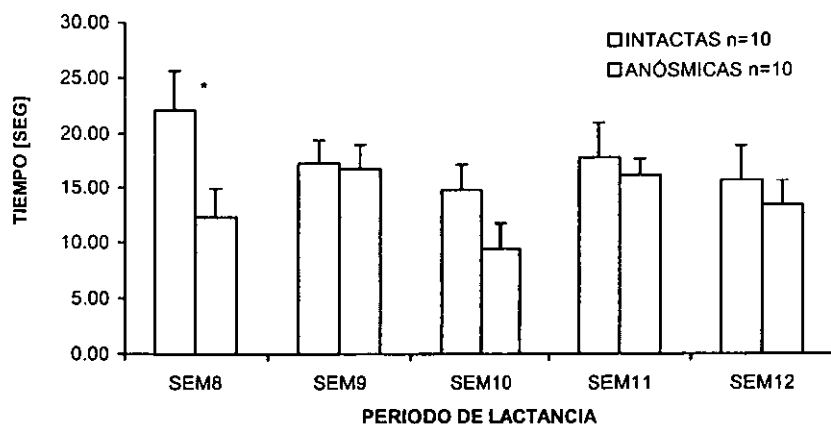
2. Duración promedio de las succiones

La duración promedio de cada succión, es decir, la duración de cada succión por periodo de observación de corderos tanto a ovejas propias como extrañas, durante la lactancia tardía, estadísticamente mostró una tendencia a ser diferente entre los grupos de corderos con madres de diferente condición olfativa ($p=0.09$), MANOVA.

a. Efecto de la anosmia

Según un análisis *post hoc*, los corderos de ovejas anósmicas succionaron durante menos tiempo que los corderos de ovejas intactas a las 8 semanas ($A=12.4\pm 2.6$ seg vs $I= 22.2\pm 3.5$ seg), ($p=0.03$), *t* al comparar los grupos en cada semana del estudio. En las demás semanas no se observaron diferencias entre los grupos. Véase la Gráfica 4.

DURACIÓN PROMEDIO DE LA SUCCIÓN



Gráfica 4. Duración promedio de cada succión en la semana 8 a 12 de la lactancia. Los corderos de ovejas anósmicas succionaron menos que los corderos de ovejas intactas en la semana 8, * $p=0.03$.

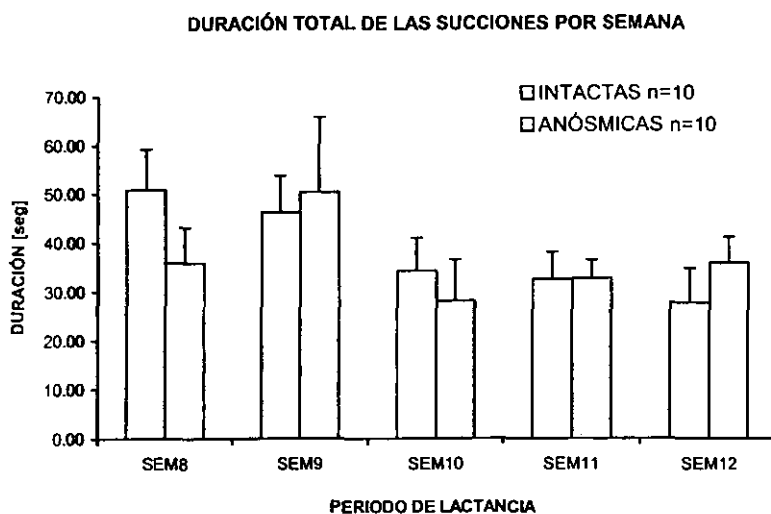
b. Efecto de la etapa de la lactancia

En el grupo de las ovejas intactas no se observaron diferencias en el tiempo, mientras que en el grupo de ovejas anósmicas si se presentaron, $F=2.73$, g.l.=4, ($p=0.04$), MANOVA.

En las ovejas intactas, se observaron tendencias a presentar diferencias entre la semana 8 y 9 de la lactancia, así como entre las semanas 8 y 10 de la lactancia, ($p=0.06$), t. En el grupo de las ovejas anósmicas hubo una tendencia a mostrar diferencias significativas entre las 8 y las 9 semanas, así como entre las 10 y las 11 semanas de la lactancia, ($p=0.07$), t. Se encontraron diferencias estadísticas entre las 9 y las 10 semanas, ($p=0.03$), t.

3. Duración total de las succiones por semana

La duración total de las succiones, mostró una tendencia a variar con el tiempo, $p=0.07$, MANOVA, aunque no se encontraron diferencias debidas a la condición olfativa de la oveja. Los corderos de las ovejas intactas tendieron a succionar durante más tiempo. Esto se observó en la semana 8, respecto a la semana 10 (50.9 ± 8.4 vs 34.3 ± 6.7 seg), $p=0.07$, t. Entre las semanas 8 y 12 se encontraron diferencias significativas (50.9 ± 8.4 vs 27.7 ± 7.0 seg), ($p=0.04$), al disminuir la duración de la succión hacia las ovejas intactas en la semana 12. No se observaron diferencias significativas en el grupo de corderos de ovejas anósmicas, véase Gráfica 5.

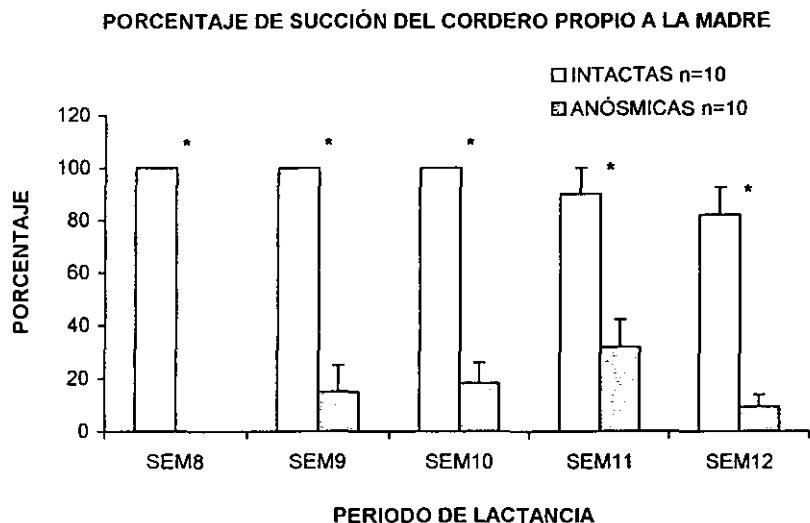


Gráfica 5. Suma de la duración de las succiones ejercidas por el cordero durante 3 horas de observación. Semana 8 a 12 de la lactancia. Se observó una tendencia a disminuir la duración de la succión con el tiempo en las ovejas intactas, $p=0.07$.

4. Preferencia del cordero a su propia madre

Además de las variables anteriores se analizó el porcentaje total de las succiones que el cordero dirigió a su propia madre, para evaluar la preferencia del

cordero hacia su propia madre o hacia hembras extrañas. Dichos resultados se muestran en la Gráfica 6.



Gráfica 6. Porcentaje de corderos que succionaron a su propia madre durante la observación de la conducta espontánea de amamantamiento en la lactancia tardía. Probabilidad, * $p < 0.001$ prueba U de Mann Whitney.

a. Efecto de la anosmia

Durante la observación de la conducta espontánea de amamantamiento, el porcentaje de succión del cordero propio a su madre o a una hembra extraña entre los grupos de ovejas intactas y anósmicas fue significativamente distinto de las 8 a las 12 semanas de la lactancia con una ($p < 0.001$), U de Mann Whitney para cada una de las semanas.

El grupo de corderos de ovejas intactas succionó únicamente a su madre durante las 3 primeras semanas del estudio (semanas 8, 9 y 10 posparto, véase Gráfica 6). En la semana 11 y 12 al menos 2 corderos optaron por succionar a otras

hembras, *alosuccion*. Contrariamente a la conducta de los corderos de ovejas intactas, los corderos de ovejas anósmicas, succionaron principalmente a madres extrañas, de manera particular en la semana 8, en donde ningún cordero de ovejas anósmicas succionó leche de su propia madre. En las siguientes semanas ya hubo una incidencia a succionar de la madre propia. Sin embargo, los porcentajes siguieron siendo significativamente menores a los mostrados por corderos de madres intactas.

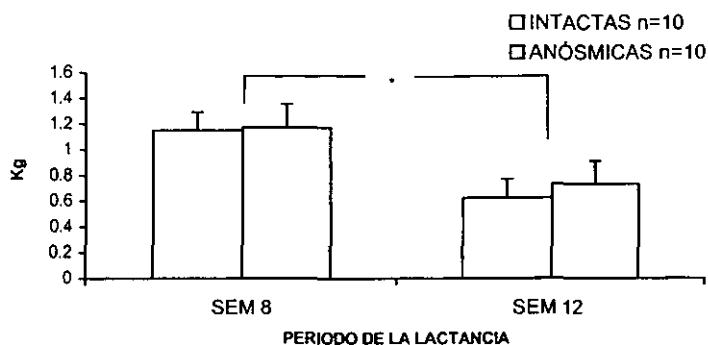
b. Efecto de la etapa de la lactancia

El porcentaje de succión del cordero propio a su madre o a una hembra extraña varió en el grupo de las ovejas anósmicas y sus corderos entre las semanas 8 y 11 ($p=0.03$), tendiendo a variar entre las semanas 8 y 10 ($p=0.06$) según el análisis con la prueba de Wilcoxon.

D. Producción láctea

No se observaron diferencias estadísticas en la producción láctea de ovejas intactas y anósmicas, tampoco en la interacción condición * etapa de la lactancia. Sin embargo, disminuyó significativamente entre la semana 8 y 12 de la lactancia (semana 8, $I=1.15\pm 0.14$ Kg, $A = 1.17\pm 0.18$ Kg vs semana 12, $I = 0.63\pm 0.14$ Kg, $A = 0.73\pm 0.18$ Kg), respectivamente, por efecto del tiempo, ANOVA, $F=19.01$, g.l.=1, ($p<0.001$), véase la Gráfica 7.

PRODUCCIÓN LÁCTEA DIARIA EN LAS SEMANAS 8 Y 12



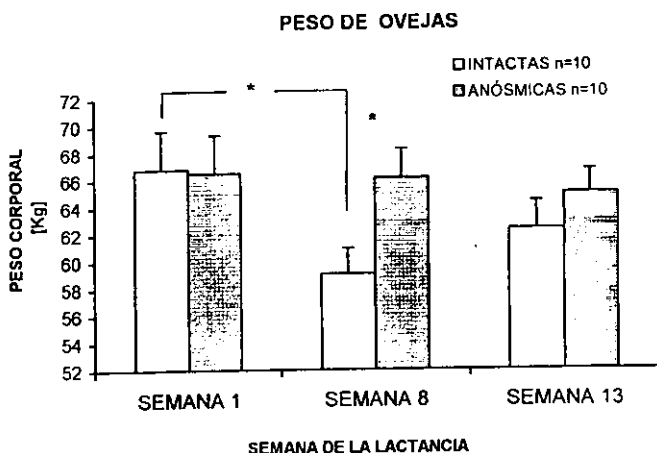
Gráfica 7. Producción láctea diaria en la semana 8 y 12 de la lactancia en ovejas intactas y anósmicas. La producción decreció en la semana 12, ($p < 0.001$), ANOVA. No existieron diferencias debidas a la condición olfativa.

E. Peso corporal de las ovejas

La Gráfica 8 muestra el peso promedio de las ovejas intactas y anósmicas en la semana 1, 8 y 13 de la lactancia. El análisis multivariado de medidas repetidas, no mostró diferencias por efecto de la condición olfativa ($p > 0.05$) aunque hubo diferencias debidas a la etapa de la lactancia, $F=4.29$, g. l.=2, ($p=0.02$) y la interacción etapa de la lactancia * condición olfativa, $F=4.63$, g.l. y ($p=0.02$).

El peso de las ovejas anósmicas fue mayor (66.1 ± 2.10 Kg) respecto al de las ovejas control (59.1 ± 1.91 Kg), únicamente en la semana 8 de la lactancia ($p=0.02$), t. Se observaron diferencias de peso en las ovejas intactas por efecto de la etapa de la lactancia, entre la semana 1 y 8 ($p=0.01$), t.

Entre la semana 8 y 13 en las ovejas anósmicas hubo una tendencia a ser mayor el peso en esta última semana 13 ($p=0.08$), t.



Gráfica 8. Evolución del peso corporal (promedio + error estándar) de ovejas intactas y anósmicas de la primera a la décimo-tercera semana de lactancia, * $p \leq 0.05$.

F. Peso corporal de los corderos

No se encontraron diferencias en el peso de los corderos debidos al efecto de la condición olfativa de la madre, o al periodo de la lactancia vs condición olfativa. Únicamente se observaron diferencias debidas al tiempo o periodo de la lactancia, como era de esperarse por el desarrollo $F=0.29$, g.l.=1, ($p < 0.001$).

VII. DISCUSIÓN

A. Conducta espontánea de amamantamiento

Los resultados obtenidos confirman que la supresión de la olfacción con sulfato de zinc en la oveja, se asocia con una ausencia de la selectividad hacia la cría al momento del amamantamiento, presentándose succiones de corderos ajenos hacia madres anósmicas, lo cual es congruente con lo reportado por varios autores previamente (Baldwin y Shillito, 1974; Bouissou, 1968; Ferreira *et al.*, 2000; Poindron, 1974b y Poindron 1976b). Ferreira *et al.*, (2000), mostraron la aceptación de corderos ajenos por madres anósmicas durante el primer mes de la lactancia las cuales mostraron preferencia por su propia cría al manifestarse cierta incidencia de agresión hacia corderos extraños. Hernández *et al.*, (2001) reportaron también la preferencia de la madre hacia su cría a los dos meses de lactancia, al encontrar una mayor frecuencia de succión por el cordero propio hacia su madre, respecto a una posible repartición al azar, es decir, que aún cuando no existe una selectividad materna exclusiva, se presenta una relación preferencial entre las madres anósmicas y sus crías. Esto también es congruente con el porcentaje de succión encontrado en el presente estudio por parte de los corderos propios, el cual fue generalmente mayor al 10% del que se debería observar en el caso de una ausencia total de preferencia. Finalmente, no se encontraron diferencias significativas en la frecuencia de amamantamiento entre corderos de ovejas intactas y anósmicas, respecto a lo reportado por Poindron (1976a) quien encontró una menor frecuencia de amamantamiento de las madres anósmicas en comparación con las madres intactas. Sin embargo, es necesario enfatizar que en dicho estudio, a las madres se les infligió la anosmia por la ablación de los bulbos olfativos, lo cual probablemente tuvo efectos no específicos adicionales a la supresión de la percepción olfativa. El reconocimiento de la oveja hacia su cría en situación de prueba reporta una ventaja respecto a la observación espontánea de la conducta ya que la distancia entre la madre y la cría disminuye. Además, es posible plantear que en el tercer mes de la lactancia la capacidad de reconocimiento del cordero hacia la madre es más efectiva que en las primeras semanas de la lactancia, pudiendo manifestarse con

un incremento en la emisión de balidos que le permita a la oveja ser reconocido (Terrazas *et al.*, 1999).

Tanto en nuestro estudio a los tres meses de lactancia como en el de Hernández *et al.*, (2001) a los dos meses de lactancia, no se encontraron diferencias marcadas en la actividad global de amamantamiento entre madres intactas y madres anósmicas. Sin embargo, se observó, que los corderos del grupo de las ovejas anósmicas tendieron a succionar durante un tiempo promedio menor que los corderos de ovejas intactas únicamente en la semana 8 de lactancia. Un aspecto importante digno de ser mencionado es que cualquiera que sea el efecto de la anosmia, no es debido a alguna alteración relacionada con la producción láctea. Si bien existen evidencias de que el decaimiento de la conducta materna en la lactancia tardía puede estar relacionada con la disminución en la producción de leche (Arnold *et al.*, 1979). En el presente trabajo, nuestros resultados muestran que la anosmia no afectó la producción láctea ni el peso de los corderos. Tampoco se encontró un efecto muy marcado sobre el peso de las madres: el análisis no reveló ningún efecto del grupo, excepto una interacción tiempo * grupo debido a una diferencia en la semana 8. Mientras que la pérdida de peso con el tiempo corresponde a la demanda energética de la lactancia, la diferencia observada en la semana 8 es difícil de explicar. Considerando la evolución de los pesos es más probable que corresponda a algún evento desconocido en las ovejas intactas que a un efecto debido a la anosmia. Los resultados obtenidos de la producción láctea son congruentes con lo reportado por Hernández, tanto en ovejas (Hernández *et al.*, 2001), como en cabras (Hernández, 2001). En este estudio se encontró una disminución de la producción de leche debida al efecto del tiempo, similar en ambos grupos, en tanto que sólo algunos componentes de la conducta espontánea de amamantamiento variaron ligeramente, como la duración de la succión entre los grupos, aunque no como era lo esperado en esa etapa de la lactancia. Estos resultados contrastan con lo reportado en otros estudios (Ewbank 1964 y 1967; Fletcher, 1971; Hinch, *et al.*, 1981, 1987 y 1990; Munro, 1956; Ricordeau *et al.*, 1960 y Stapleton *et al.*, 1980). Probablemente esta ligera variación pudo deberse a las condiciones de alimentación, ya que no disminuyó drásticamente el suministro alimenticio durante la etapa tardía de la lactancia (Arnold *et*

al., 1979), sugiriéndose la realización de un estudio más prolongado de la lactancia que pudiera permitir la observación de una evolución más drástica de la conducta materna por efecto de la anosmia, en una etapa más cercana al destete. Una mayor incidencia de alosucciones (succiones de madres ajenas) en el grupo de los corderos de madres intactas al final del estudio podría apoyar la hipótesis, de que tal vez la producción de la madre ya no es suficiente para alimentar a su cordero, pudiéndose sugerir que este tipo de succión pudiera actuar como un indicador del proceso de destete.

B. Prueba de aceptación

En esta prueba se observó una tendencia a presentar una mayor frecuencia de balidos altos en las madres anósmicas y sus corderos, así como una menor frecuencia en los cambios de lugar cuando estas ovejas se reunieron con sus corderos. El aumento en la frecuencia de balidos sugiere un estado de agitación tanto en las madres como en sus corderos, mientras que una menor frecuencia del cambio de lugar indica lo contrario (Price y Thos, 1980; Poindron *et al.*, 1994, 1997; Romeyer y Bouissou, 1992, véanse también los resultados de la prueba de separación en el presente estudio). Considerando nuestra situación experimental, los resultados aparentemente paradójicos, podrían ser producto de la combinación de dos factores: una menor actividad en el intento de succión del cordero hacia la madre anósmica produciendo un aumento del cambio de lugar o una menor actividad locomotora de la madre. Otro pudo ser el apaciguamiento de la hembra anósmica, producto del encuentro con su cría después de dos horas de separación o de un menor interés materno de la oveja. Por otra parte en cuanto a la tendencia del aumento en la frecuencia de balidos en las ovejas anósmicas y sus corderos pudo haberse debido a la constante alosucción de otros corderos hacia las madres anósmicas (resultados semejantes con los de Hernández *et al.*, 2001 en el *porcentaje de succión a la propia madre* en la prueba de separación), lo cual nos permite sugerir que las ovejas se *acostumbraron* a ser succionadas por dos o más corderos simultáneamente, conducta similar a la conocida en ovejas que han parido mellizos. Se sabe de ovejas intactas madres de mellizos que aceptan amamantar a ambos corderos preferencialmente, cuando éstos se presentan sincrónicamente para succionar (Ewbank, 1967), por tanto,

se sugiere que las madres anósmicas pudieron responder agitadamente con un aumento de la frecuencia de balidos como si alguno de los miembros de la camada faltase aún cuando su único cordero estuvo presente. La mayor tendencia a presentar balidos altos podría corresponder a una señal de llamado de orientación hacia un *supuesto* segundo cordero (Alexander, 1977; Shillito-Walser, 1978). La tendencia a aumentar la frecuencia de balidos en los corderos, igualmente pudiera corresponder en demanda de la madre. De manera anecdótica, puede relatarse que en una ocasión antes del registro espontáneo de amamantamiento, algunos corderos de ovejas intactas se mezclaron con los corderos de ovejas anósmicas, notándose que las ovejas anósmicas rechazaron amamantar a corderos de ovejas intactas de manera agresiva. El aumento de emisión de balidos altos de los corderos de ovejas intactas agredidos y la emisión de balidos altos de las madres *en su busca*, nos permitió percatarnos de la situación en el corral adyacente pudiendo darnos algunas evidencias de reconocimiento de las madres anósmicas hacia los corderos por otras vías sensoriales aún cuando el olfato se encuentra trastornado. Se sabe que las madres pueden reconocer a sus corderos por la voz (Poindron y Carrick, 1976 y Terrazas en preparación) y que las ovejas responden con más balidos a las vocalizaciones de su propio cordero que a la de los extraños (Shillito Walser *et al.*, 1981).

La actividad de succión, tanto en la frecuencia de intentos como en su duración fue menor en las ovejas anósmicas. Estas diferencias podrían sugerir una disminución de la motivación materna en las ovejas anósmicas. Sin embargo, existe la posibilidad de que una menor actividad de la succión sea producto resultante de la *habituación*. Los datos muestran una disminución de la producción láctea en la semana 13 de la lactancia respecto a la semana 8, lo cual sugiere una disminución de la producción en la semana 11, etapa en la cual se realizó la prueba de aceptación. Esto nos permitiría sugerir que la hembra probablemente no poseía la suficiente cantidad de leche para todos los corderos que succionaban de ella por lo cual los corderos *aprendieron* a succionar menos, puesto que no recibirían la *recompensa* láctea debido a la escasa producción, disminuyendo en consecuencia el periodo de succión. Este aspecto pudiera resultar factible ya que aunque la producción no varió por efecto de la anosmia, el

cordero tuvo la capacidad de experimentar cambios conductuales manifiestos en la hembra. Por otra parte se sugiere un inicio de autodesete, el cual se sabe se presenta con anticipación en los corderos mellizos (Hess *et al.*, 1974). Dada la similitud de la conducta de la madre y de la repartición de la producción láctea de la oveja anósmica a otros corderos como sucede con las hembras que tienen mellizos, se sugiere que los corderos pudieron iniciar a destetarse antes que los corderos de ovejas intactas. Esta última hipótesis es más acorde con una participación más activa por parte del cordero en el vínculo madre-cría cuyo mantenimiento, muy probablemente no depende exclusivamente del interés materno.

En conjunto los datos mostrados de esta *prueba* sugieren la hipótesis que las madres anósmicas pudieron haber desarrollado algún tipo de *vínculo extendido* que incluyera a todos los corderos de su grupo, o por lo menos a varios de ellos. Sería interesante al respecto saber si en el estudio de Ferreira *et al.*, (2000), los corderos ajenos utilizados en las pruebas de selectividad fueron del mismo grupo que las madres probadas, ya que esta información no existe. De ser así, se podría explicar la aparente selectividad hacia las crías reportada por esos autores en cuanto a la diferencia con los presentes resultados y los de Hernández *et al.*, (2001).

C. Prueba de separación

El efecto principal de la anosmia en esta prueba fue una mayor emisión de balidos altos por parte de las madres anósmicas en presencia de su cría, tanto a las 8 como a las 13 semanas de la lactancia. El índice de agitación en presencia de la cría fue significativamente mayor en madres anósmicas a las 8 y a las 13 semanas. La respuesta a la separación (diferencia entre el valor de la variable de agitación sin cordero y con cordero), resultó significativamente menor en ovejas anósmicas en la semana 13.

Considerando estos puntos se puede concluir que la ausencia del sentido del olfato, si bien impide el desarrollo del vínculo materno selectivo en la oveja, no es indispensable para el mantenimiento de la motivación materna hasta el tercer mes de

lactancia en la oveja, por lo menos en estas condiciones de estudio. Los resultados del presente trabajo nos permiten hacer comparaciones con otros datos obtenidos en este laboratorio, así como aquellos disponibles en la literatura.

Los datos obtenidos en la prueba de separación concuerdan con lo reportado en la literatura en estudios de lactancia temprana realizados hasta la fecha. Desde un punto de vista del comportamiento, en los ovinos, el aislamiento social de un individuo y la privación del cordero en la madre producen la manifestación de conductas de agitación, tales como el incremento de la locomoción, la emisión de balidos de alta frecuencia e incremento del número de eliminaciones (Alexander y Shillito, 1977; Dwyer y Lawrence, 1997; Lent, 1974; Lindsay *et al.*, 1990; Poindron *et al.*, 1994, 1997; Price y Thos, 1980; Romeyer y Bouissou, 1992). Estos parámetros conductuales pueden ser considerados indicadores del grado de estado ansiogénico inducido por la separación del *objeto* social o materno de afiliación como una valoración de la motivación materna. Las diferencias conductuales entre los grupos de ovejas intactas y anósmicas aportan información sobre el efecto de la anosmia en la motivación materna, mientras que las diferencias en el tiempo para ambos grupos a las 8 y a las 12 semanas de la lactancia muestran el decaimiento de la motivación materna conforme avanza la lactancia.

Tomando en consideración los puntos anteriores, se puede afirmar que la anosmia no impidió la manifestación de una respuesta conductual relacionada con la agitación, al privar a la madre de su cordero. Estos resultados son congruentes con aquellos obtenidos en la prueba de aceptación y observación espontánea de la conducta de amamantamiento, a los tres meses de la lactancia, en los cuales no hay una clara evidencia de que la anosmia fuera capaz de impedir la manifestación de la motivación materna. En ausencia del cordero las variables individuales consideradas en ambos periodos de prueba no difirieron significativamente entre las madres intactas y anósmicas, tampoco se encontraron diferencias que indicaran una disminución de la motivación materna entre ambas etapas. Esto es aplicable incluso a la variable compuesta *agitación*, la cual en principio permitiría observar una amplificación de cualquier diferencia debida a la anosmia o a la evolución de la relación con el

transcurso del tiempo. Estos resultados sugieren que en la edad estudiada, la olfacción no fue determinante para mantener el vínculo y que otros factores, ya sean sensoriales, endócrinos o experienciales intervienen en el mantenimiento del interés materno.

Las diferencias más notables encontradas entre los grupos de ovejas intactas y anósmicas fueron el incremento de las vocalizaciones cuando las madres estuvieron con sus corderos, siendo mayor en las madres anósmicas en las dos semanas de prueba. En contraste la variable *respuesta* fue significativamente menor a las 13 semanas en las madres anósmicas. En teoría, una *respuesta* menor a la separación de la cría en madres anósmicas sugiere un interés materno menor que en hembras intactas, lo cual concuerda con la hipótesis de este trabajo. Sin embargo, cabe enfatizar que una menor incidencia de la variable *respuesta* se debe principalmente al incremento de la actividad vocal por parte de las madres anósmicas cuando estuvieron en presencia de su cordero. Esta situación es similar a la encontrada en la prueba de aceptación. Es factible, por tanto, que la anosmia y la ausencia del vínculo selectivo se vieran compensados para evitar la afectación drástica del mantenimiento de la motivación maternal, por lo menos hasta la semana 13 de la lactancia por otras vías sensoriales como la auditiva y visual. Se sabe que la olfacción es importante para el reconocimiento cuando la oveja y el cordero están juntos, las señales visuales son de mayor importancia para la discriminación de la madre y las señales auditivas son importantes para los corderos una vez que llegan a una etapa de mayor edad (Walser y Alexander, 1980).

Otro aspecto importante que se debe tomar en cuenta en este estudio es la experiencia (Poindron y Lévy, 1990). Las ovejas evaluadas contaron con una experiencia de 4 a 6 partos, por lo que probablemente los efectos observados derivados de la anosmia fuesen menos drásticos de lo esperado que en ovejas primíparas. Estudios realizados por Lévy *et al.* (1995) al dañar con ZnSO₄ la mucosa olfativa antes del parto encontraron un retraso de la aparición del lamido hacia la cría y de la succión por parte de la cría, así como una reducción de la duración del lamido y de los balidos maternos, aspectos que no fueron observados en las ovejas multiparas lo cual fundamenta que la

experiencia puede compensar la conducta materna debido a una carencia de información olfativa.

De manera general los resultados nos muestran modificaciones debidas a la anosmia preparto en las ovejas en la lactancia tardía, sin llegar a disminuir drásticamente la conducta materna. Esto resulta sorprendente cuando se considera el papel crítico que juega este canal sensorial en la consolidación de la conducta materna y en la formación del vínculo selectivo en esta especie (Poindron *et al.*, 1988; Lévy *et al.*, 1996). En efecto, en madres intactas, la percepción de las señales olfativas del líquido amniótico y del recién nacido es un requisito indispensable para el buen desarrollo de la conducta materna posparto, mientras que los demás sentidos participan en menor grado (Poindron *et al.*, 1988). Es muy factible la posibilidad de que durante la lactancia, el control de la conducta materna esté regulado multisensorialmente o al menos esté compensado cuando alguno de estos canales sensoriales esté dañado debido a la relevancia que juega en la sobrevivencia de la cría. Por una parte está bien documentado que la madre desarrolla un reconocimiento por medios alternos al olfato (Alexander y Shillito, 1977a y b; Ferreira *et al.*, 2000; Poindron 1976 b; Poindron y Carrick, 1976; Kendrick, 1994; Ferreira *et al.*, 2000). Estudios adicionales han mostrado que en el segundo mes de la lactancia, la privación de la succión, o del contacto físico a menos de un metro de distancia entre la madre y su cría no es capaz de eliminar la motivación materna, mientras que una separación total del cordero puede lograrlo (Serafín, 1996 y Vázquez, 1996).

Una posible interpretación alternativa de estos resultados es que la anosmia preparto por sí misma, podría inducir la reorganización del control de la conducta materna y, por tanto, los resultados mostrados en el presente estudio no apoyan el que la olfacción materna sea relevante en ovejas intactas. Algunos argumentos apoyan esta posibilidad: las madres intactas necesitan la entrada de información olfativa para desarrollar una conducta materna adecuada en el parto. Hembras convertidas en anósmicas antes del parto, son capaces de desarrollar adecuadamente su conducta materna en el parto (Lévy *et al.*, 1995) aunque la selectividad a la succión es afectada.

En cambio, si la anosmia es realizada después del parto (en las dos semanas de la lactancia), una parte de las madres pierde la conducta selectiva, mientras que otras muestran trastornos en la capacidad para aceptar a su propia cría, e incluso otras más llegan a perder la manifestación completa de la conducta materna (Poindron *et al.*, 1980a; Poindron y Le Neindre, 1980 y Poindron *et al.*, 1988).

Es posible que el equilibrio hormonal asociado con la lactancia participe también en la regulación de la motivación materna aún en la lactancia tardía, etapa en la cual se supone los factores endocrinos no son tan determinantes como en el periodo periparto. De esta manera no se puede afirmar si los eventos endócrinos desencadenados por la succión controlan la conducta materna en la lactancia tardía, o si la regulación de la lactancia y la regulación de la motivación materna dependen de estímulos sensoriales o si se da una interacción entre el factor endócrino y el sensorial.

Probablemente no es válido comparar datos de especies altriciales con el fin de realizar inferencias, pero dada la carencia de información en rumiantes y debido a las restricciones técnicas que representa experimentar con el vínculo selectivo, a continuación se presentan algunos factores que pudieran influir sobre la evolución de la motivación materna por efecto de la estimulación en la lactancia. En la rata y en la coneja, se sabe que las crías pueden influir sobre esta motivación, así como sobre la endocrinología de la madre y la producción láctea. El estímulo de la succión ha sido considerado como uno de los factores responsables de la regulación y el monto de la producción láctea (Spinka *et al.*, 1999), pudiendo modificarse por la frecuencia de la succión (Mena *et al.*, 1985; 1990 y 1991) en la rata, y la calidad de la succión, dependiente de la edad de las crías en la coneja (Clapp, *et al.*, 1987). Asimismo, el grado de desarrollo de las crías y su capacidad de termorregulación son factores que podrían regular el grado de cuidado materno dentro del nido (Leon *et al.*, 1990). Hasta la fecha, no se sabe si los factores sensoriales de la cría que modulan los cambios hormonales maternos inducidos por la succión son también capaces de controlar la evolución de la motivación materna. En la oveja, en cuanto a estudios relacionados con la endocrinología de la lactancia, los pocos estudios realizados no han aportado

resultados muy congruentes. Por ejemplo, el bloqueo de la secreción de prolactina por la ergocriptina a las tres semanas de lactancia no ha conducido a cambios a corto plazo (1 semana) en la aceptación del cordero (Poindron y Le Neindre, 1980). Incluso en un estudio en donde esta droga se aplicó desde el parto (Louault, 1983), no se notaron efectos negativos sobre la conducta espontánea de aceptación a la ubre, sino más bien un aumento de la actividad, supuestamente debida a la reducción de producción de leche (Poindron, comunicación personal). Sin embargo, la motivación materna no fue estudiada de manera expresa en esos experimentos, quedando por verificar si existen más efectos en la respuesta materna debido a esos tratamientos. Por otra parte, en estudios de destete espontáneo en ovejas que pastorean extensivamente, se reportó una correlación positiva entre la producción de leche y la fecha de destete, mostrándose que un suplemento alimenticio adecuado es capaz de mantener y retrasar el destete debido a que mantiene la producción láctea (Arnold *et al.*, 1979).

VIII. CONCLUSIONES

Estos resultados no apoyan completamente la hipótesis de que la presencia del vínculo selectivo es relevante en el mantenimiento de la motivación materna en la lactancia tardía en ovinos, aunque se modifica la selectividad a la succión y muy probablemente la dirección de la motivación materna.

La anosmia preparto por sí misma, podría inducir la reorganización del control de la conducta materna.

La experiencia de partos previos pudiera ser relevante ya que las ovejas probadas en este trabajo, tanto intactas como anósmicas fueron multiparas.

El conjunto de estos datos sugiere que:

- a) El cordero proporciona información sensorial adicional a la olfativa, necesaria para que la madre mantenga su motivación materna, tal como es el caso en otros mamíferos.
- b) Existen probablemente fenómenos de compensación durante la lactancia que impidan que algún sentido específico sea indispensable (Ferreira *et al.*, 2000; Morgan *et al.*, 1975).

IX. PERSPECTIVAS DEL ESTUDIO

De manera alternativa se podría investigar la participación del olfato materno durante la lactancia al estudiar el efecto del trastorno olfativo en diferentes periodos de la lactancia con el fin de conocer los efectos endócrinos y sensoriales.

Desde el punto de vista práctico, este trabajo puede ser de particular interés por las aplicaciones que se pudieran dar en la producción de pequeños rumiantes, ya que la ausencia del vínculo selectivo entre la madre anósmica lactante y su cría puede permitir que estas hembras acepten crías extrañas, pudiendo nutrir las, al fungir como nodrizas. La anosmia podría ser empleada como una estrategia para favorecer su adopción por hembras extrañas al permitir que ovejas no selectivas les permitan el acceso a la ubre, ya sea cuando el cordero ha perdido a su madre, o no sea aceptado por ella. Aspectos que suceden frecuentemente cuando la camada es de más de un cordero, o en corrales de alta densidad donde hay un gran número de corderos nacidos simultáneamente debido a tratamientos de sincronización durante la reproducción.

La utilidad del modelo de anosmia en ovejas pudiera ofrecer alternativas para estudiar la lactancia en ovejas succionadas por corderos de distintas edades, permitiendo evaluar así la calidad del estímulo durante la succión y su influencia en la producción láctea, tal como se ha descrito en la rata y la coneja (Clapp *et al.*, 1987; Grosvenor y Mena, 1973a; Mena y Grosvenor, 1971), así como el valorar la importancia de esta estimulación en el mantenimiento de la conducta materna durante la lactancia en la oveja si la hubiera.

X. REFERENCIAS

Aceves C, Martínez-Barranco T y Valverde C. 1991. Aspectos neuroendócrinos y metabólicos de la lactación y hormonas tiroideas. En Tópicos Selectos de Biología de la Reproducción. Coord. editorial, Domínguez, R. Universidad Nacional Autónoma de México y Miguel Ángel Porrúa.

Alexander G. 1960. Maternal Behaviour in the Merino ewe. *Proc. Aust. Soc. Anim. Prod.* 3:105-114.

Alexander G. 1977. Role of auditory and visual cues in mutual recognition between ewes and lambs in merino sheep. *Appl. Anim. Ethol.*, 3: 65-81.

Alexander G y Shillito EE. 1977a. The importance of odour, appearance and voice in maternal recognition of the young in Merino sheep (*Ovis aries*). *Appl. Anim. Ethol.*, 3: 127-35.

Alexander G y Shillito EE. 1977b. The importance of visual cues from various body regions in maternal recognition of the young in Merino sheep (*Ovis aries*). *Appl. Anim. Ethol.*, 3: 137-143.

Alexander G, Shillito EE y Walser EE. 1978. Visual discrimination between ewes by lambs. *Appl. Anim. Ethol.*, 4: 81-85.

Alexander G. 1978a. Odour, and the recognition of lambs by Merino ewes. *Appl. Anim. Ethol.*, 4:153-158.

Alexander G y Stevens D. 1981. Recognition of washed lambs by merino ewes. *Appl. Anim. Ethol.*, 7: 77-86.

Alexander G y Stevens D. 1982. Failure to mask lamb odour with odoriferous substances. *Appl. Anim. Ethol.* 8, 253-260.

Allin JT. y Banks EM. 1972. Functional aspects of ultrasound production by infant albino rats (*Rattus norvegicus*). *Anim. Behav.*, **20**: 175-185.

Arnold GW y Dudzinski ML. 1978. Maternal Behaviour. En: Arnold GW y Dudzinski ML. (Eds.) *Ethology of Free-Ranging Domestic Animals*, Cap 5, (pp. 137-165). Elsevier Amsterdam.

Arnold GW, Wallace SR y Maller RA. 1979. Some factors involved in natural weaning processes in sheep. *Appl. Anim. Ethol.*, **5**: 43-50.

Baldwin BA. y Shillito EE. 1974. The effects of ablation of the olfactory bulbs on parturition and maternal behaviour in Soay sheep. *Anim. Behav.* **22**: 220-223

Barowicz T. 1979. Inhibition effect of adrenaline on oxytocin release in the ewe during the milk-ejection reflex. *J. Dairy Res.* **46**: 41-46.

Beach FA y Jaynes J. 1956. Studies of maternal retrieving in rats. III. Sensory cues involved in the lactating female's response to her young. *Behaviour.* **10**: 104-125.

Benuck I y Rowe FA. 1975. Centrally and peripherally induced anosmia: Influences on maternal behavior in lactating female rats. *Physiol. Behav.* , **14**: 439-447.

Booth KK y Katz LS. 2000. Role of the vomeronasal organ in neonatal offspring recognition in sheep. *Biol. Reprod.* **63** : 953-958.

Bouissou. 1968. Effet de l'ablation des Bulbes Olfactifs sur la Reconnaissance du Jeune par sa Mère chez les Ovins. Extracto de la *Rev. Comp. Anim.* **2**: 77-83.

Bridges RS y Grimm CT. 1982. Reversal of morphine disruption of maternal behavior by concurrent treatment with the opiate antagonist naloxone. *Science.* **218**: 166-168.

Bridges RS. 1990 Endocrine regulation of parenting behaviour in rodents. En: Mammalian Parenting, Biochemical, Neurobiological and Behavioral Determinants. De. Krasnegor, N. A. y Bridges, R. S. Oxford University Press. pp 93-117:

Bridges RS. Numan M, Ronsheim PM, Mann PE y Lupini CE. 1990. Central prolactin infusions stimulate maternal behavior in steroid-treated, nulliparous female rats. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **87**: 8003-8007.

Bridges RS. 1996. Biochemical basis of parental behavior in the rat. 1996. En: Rosenblatt JS y Snowdon Ch T (Eds.), *Parental Care. Evolution, Mechanisms, and Adaptive Significance*. Academic Press, Vol. 25, (pp 215-242). USA.

Bridges RS y Byrnes EM. 2000. Neuroendocrinology Regulation of Maternal Behavior. En: Conn PM y Freeman ME (Eds.), *Neuroendocrinology in Physiology and Medicine*. Cap 17. (pp. 163-180) Humana Press Inc. Totowa, N. J.

Brouette-Lahlou I, Vernet-Maury E y Chanel J. 1991. Is rat-dam licking behavior regulated by pup's preputial gland secretion?. *Anim. Learn. Behav.*, **19**: 177-184.

Brouette-Lahlou I, Godinot F y Vernet-Maury E. 1999. The mother rat's vomeronasal organ is involved in detection of dodecyl propionate, the pup's preputial gland pheromone. *Physiol. Behav.* **66**: 427-436.

Brown RE y Schellinck HM. 1992. Interactions among the MHC, diet and bacteria in the production of social odors in rodents. En: Doty RL y Müller-Schwarze RL. (Eds.), *Chemical Signals in Vertebrates*. Vol. 6, (pp. 175-181). Plenum Press.

Brunelli SA y Hofer MA. 1990. Parental behavior in juvenile rats: environmental determinants. En: Krasnegor NA y Bridges R.S., (Eds.), *Mammalian Parenting*:

Biochemical, Neurobiological, and Behavioral Determinant, (pp. 372-399). New York: Oxford University Press.

Buijs RM y Van Heerikhuize JJ. 1982. Vasopressin and oxytocin release in the brain- A synaptic event. *Brain. Res.* **252**: 71-76.

Chamley WA, Buckmaster J, Cereni ME, Cumming IA, Goding JR, Obst JM, Williams A y Winfield C. 1973. Changes in the levels of progesterone, corticosteroids, estrone, oestradiol 7 beta, luteinizing hormone and prolactin parturition. *Biol. Reprod.*, **9**: 30-35.

Chan WY. 1965. Mechanism of epinephrine inhibition of the milk ejection response to oxytocin. *J. Pharmac. Exp. Ther.* **147**:48-53.

Charpak S, Armstrong WE, Muhlethaler M y Dreifuss JJ. 1984. Stimulatory action of oxytocin on neurones of the dorsal motor nucleus of the vagus nerve. *Brain Res.* **300**: 83-89.

Clapp C, Martínez de la Escalera G, Aguayo D, y Mena F. 1987. Regulación integrativa de la lactancia. *Bol. Estud. Méd. Biol.*, **35**: 63-17.

Clutton-Brock TH. 1982. Sons and daughters. *Nature*, **298**: 11-13.

Clutton-Brock TH. 1991. *The Evolution of Parental Care*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.

Collias NE. 1956. The analysis of socialization in sheep and goats. *Ecology*, **37**: 228-239.

Convey E. 1974. Serum hormone concentrations in ruminants during mammary growth, lactogenesis and lactation. *J. Dairy Sci.* **57**: 905-925.

Corbacho AM. 2000. Efectos de PRL y PRL-16K sobre la producción de óxido nítrico y la proliferación de células epiteliales y fibroblastos de pulmón. Tesis de doctorado (Doctorado en Ciencias Biomédicas)-UNAM, Facultad de Medicina. México. 60 pp.

Cowie AT, Folley SJ, Cross BA, Jacobson D y Richardson KC. 1951. Terminology for use in lactational physiology. *Nature*, **168**: 421.

Da Costa A, Guevara-Guzman R, Ohkura S, Goode J y Kendrick KM. 1996. The role of the paraventricular nucleus in the control of maternal behavior in sheep. *J. Neuroendocrinology*, **8**: 163-177.

Davis SL, Reichert LE, y Niswender LE. 1971. Serum levels of prolactin as measured by radioimmunoassay. *Biol. Reprod.* **4**: 145-147.

Del Cerro MC. 1998. Role of the vomeronasal input in maternal behavior. *Psychoneuroendocrinology*, **23**: 905-926.

Del Cerro M. C, Izquierdo MA, Collado P, Segovia S y Guillamón A. 1991. Bilateral lesions of the bed nucleus of the accessory olfactory tract facilitate maternal behavior in virgin female rats. *Physiol. Behav.*, **50**: 67-71.

De Vries GJ y Buijs RM. 1983. The origin of the vasopressinergic and oxytocinergic innervation of the rat brain with special reference to the lateral septum. *Brain Res.* **273**: 307-317.

Dwyer CM y Lawrence A B. 1997. Induction of maternal behaviour in non-pregnant ewes. *Anim. Sci.*, **65**: 403-408.

Dwyer CM, Mc Lean KA, Deans LA, Chimsie J, Calvert SK y Lawrence AB. 1998a. Vocalizations between mother and young in sheep: effects of breed and maternal experience. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, **58**: 105-119.

Dwyer CM y Lawrence AB. 1998b. Variability in the expression of maternal behaviour in primiparous sheep: Effects of genotype and litter size. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, **58**: 311-330.

Escobar C y Salas M. 1987. Ameliorating effects of early sensory stimulation on the behavior of adult rats underfed during the lactating period. *Bol. Estud. Méd. Biol.* **35**: 195-202.

Ewbank R. 1964. Observations on the suckling habits of twin lambs. *Anim. Behav.*, **18**: 34-37.

Ewbank R. 1967. Nursing and suckling behaviour amongst clun forest ewes and lambs. *Anim. Behav.*, **15**: 251-258.

Fahmy MH. Prolific Sheep. 1994, CAB International. 542 pp. UK.

Ferrari PF, Palanza P y Parmigini S. 2000. Does fear modulate defensive and offensive types of maternal attack in mice?. *Aggressive Behav.*, **26**: 193-203.

Ferreira G, Terrazas A, Poindron P, Nowak R, Orgeur P y Lévy F. 2000. Learning of olfactory cues is not necessary for early recognition of the lamb by its mother. *Physiol. Behav.* **69**: 405-412.

Felicio LF, Mann PE y Bridges RS. 1991. Intracerebroventricular cholecystokinin infusions block beta-endorphin-induced disruption of maternal behavior. *Pharmacol. Biochem. Behav.* **39**: 201-204.

Fleming AS, Morgan HD y Walsh C. 1996. Experiential factors in postpartum regulation of maternal care. En: Rosenblatt JS y Snowdon CT (Eds.), *Parental care: Evolution, Mechanisms, and Adaptive Significance*, (pp. 295-332). New York: Academic Press.

Fleischer S, Kordower JH, Kaplan B, Dicker R, Smerling R e Ilgner J. 1981. Olfactory bulbectomy and gender differences in maternal behaviors of rats, *Physiol. Behav.*, **26**: 957-959.

Fletcher IC. 1971. Relationships between frequency of suckling, lamb growth and post-partum oestrous behaviour in ewes. *Anim. Behav.* **19**: 108-111.

Flint DJ y Knight CH. 1997. Interactions of prolactin and growth hormone (GH) in the regulation of mammary gland function and epithelial cell survival. *J. Mamm. Gland Biol. Neopl.* **2**: 41-48.

Geist V. 1969. *Ovis canadensis* (Bovidae) Sociology of young. Encyclopaedia Cinematographica, E1336/1968.

Geist V. 1971. Behavior of ewes and lambs. En: G.B. Schaller (Ed.), *Mountain Sheep*. (pp. 239-255). Chicago: University of Chicago Press.

Gordon K, y Siegman M. 1991. Suckling behavior of ewes in early lactation. *Physiol. Behav.*, **50**: 1079-1081.

Grosvenor CE y Mena F. 1973a. Evidence that suckling pups, through an exteroceptive mechanism, inhibit the milk stimulatory effects of prolactin in the rat during late lactation. *Horm. Behav.*, **4**: 209-222.

Gubernick DJ, Corbeau Jones K y Klopfer PH. 1979. Maternal imprinting in goats? *Anim. Behav.*, **27**: 314-315.

Gubernick DJ. 1980. Maternal 'imprinting' or maternal 'labelling' In goats. *Anim. Behav.*, **28**: 124-129.

Gubernick DJ. 1981. Mechanisms of maternal "labelling" in goats. *Anim. Behav.*, **29**: 305-306.

Hall WG, Hudson R y Brake SC. 1988. Terminology for use in investigations of nursing and suckling. *Dev. Psychobiol.* **21**: 89-91.

Hecker JF. 1983. The sheep as an experimental animal. Academic Press; Londres y Florida. pp. 216.

Hernández H, Serafín N, Vázquez H, Delgadillo JA y Poindron P. 2001. Maternal selectivity suppression through peripheral anosmia affects neither overall nursing frequency and duration, nor lactation performance in ewes. *Behav. Proc.* **53**: 203-209.

Hernández H. 2001. Tesis doctoral. Programa del Doctorado en Ciencias Biomédicas. Centro de Neurobiología, UNAM-Campus Juriquilla.

Herrenkol LR y Rosenberg PA. 1972. Exteroceptive stimulation of maternal behavior in the naive rat. *Physiol. Behav.*, **8**: 595-598.

Hersher L, Richmond JB y Moore AU. 1963a. Maternal behaviour in sheep and goats. En: Rheingold HL, (Ed.), *Maternal Behavior in mammals*, (pp. 203-232). John Wiley and Sons Inc. New York.

Hersher L, Richmond JB y Moore AU. 1963b. Modifiability of the critical period for the development of maternal behavior in sheep and goats. *Behaviour.* **20**: 311-319.

Hess CE, Graves HB y Wilson LL. 1974. Individual preweaning suckling behavior of single, twin and triplet lambs. *J. Anim. Sci.* . **38**: 1313-1318.

Hinch GN, Kelly RW, Davis GH y Veenvliet BA. 1981. Sucking behaviour of lambs from high fecundity booroola longwool cross ewes. *Proc. Aust. Soc. Reprod. Biol.* **13**: 88.

Hinch GN, Lécrivain E, Lynch JJ y Elwin RL. 1987. Changes in maternal-young associations with increasing age of lambs. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, **17**: 305-318.

Hinch GN, Lynch JJ, Elwin RL y Green GC. 1990. Long term association between Merino ewes and their offspring. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, **27**: 93-103.

Hudson SJ y Mullord MM. 1977. Investigations on maternal bonding in dairy cattle. *Appl. Anim. Ethol.* **3**: 271-276.

Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática (INEGI). Síntesis Geográfica, Nomenclátor y Anexo Cartográfico del Estado de Querétaro, 1986.

Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática (INEGI). Anuario estadístico del Estado de Querétaro de Arteaga. Edición 1995.

Insel TR y Shapiro LE. 1992. Oxytocin receptors and maternal behavior. En: Pedersen CA, Caldwell JD, Jirikowski GF e Insel TR (Eds.). Oxytocin in Maternal, Sexual, and Social Behaviors. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **652**:122-141.

Insley SJ. 2000. Long term vocal recognition in the northern fur seal. *Nature*, **406**: 404-405.

Jacobson C D, Terkel J, Gorski RA y Sawyer CH. 1980. Effects of medial preoptic area lesions on maternal behavior. *Brain Res.*, **194**: 471-478.

Jakubowski M y Terkel J. 1985. Role of nipple stimulation in the suppression of estrous cyclicity during extended lactation in the rat. *Biol. Reprod.*, **33**:920-924.

Jakubowski M y Terkel J. 1986. Prolactin release and milk ejection in rats suckling underfed pups. *Endocrinology*, **118**: 8-13.

Kendrick KM, Keverne EB, Baldwin BA y Sharman DF. 1986. Cerebrospinal fluid levels of acetylcholinesterase, monoamines and oxytocin during labour, parturition, vaginocervical stimulation, lamb separation and suckling in sheep. *Neuroendocrinology*, **44**: 149-156.

Kendrick KM, Keverne EB y Baldwin BA. 1987. Intracerebroventricular oxytocin stimulates maternal behaviour in the sheep. *Neuroendocrinology*, **46**: 56-61.

Kendrick KM, Keverne EB, Chapman DF y Baldwin BA. 1988a. Intracranial dialysis measurement of oxytocin monoamine and uric acid release from the olfactory bulb and substantia nigra of sheep during parturition, suckling, separation from lambs and eating. *Brain Res.*, **439**: 1-10.

Kendrick KM, Keverne EB, Chapman C y Baldwin BA. 1988b. Microdialysis measurement of oxytocin, aspartate, gama-aminobutyric acid and glutamate release from the olfactory bulb of the sheep during vaginocervical stimulation. *Brain Res.* **442**: 171-174.

Kendrick KM, Keverne EB, Hinton MR y Goode JA. 1991. Cerebrospinal fluid and plasma concentrations of oxytocin and vasopressin during parturition and vaginocervical stimulation in the sheep. *Brain Res. Bull.* **26**: 803-807.

Kendrick KM, Lévy F y Keverne EB. 1991a. Importance of vaginocervical stimulation for the formation of maternal bonding in primiparous and multiparous parturient ewes. *Physiol. Behav.* **50**: 595-600.

Kendrick KM, Keverne EB, Hinton MR y Goode JA. 1992a. Oxytocin, amino acid and monoamine release in the region of the medial preoptic area and bed nucleus of the stria terminalis of the sheep during parturition and suckling. *Brain Res.*, **569**: 199-209.

- Kendrick KM y Keverne EB. 1992b. Control of synthesis and release of oxytocin in the sheep brain. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **12**: 102-121.
- Kendrick KM, Lévy F y Keverne EB. 1992c. Changes in the sensory processing of olfactory signals induced by birth in sheep. *Science*, **256**: 833-836.
- Kendrick KM, da Costa AP, Hinton MR y Keverne EB. 1992d. A simple method for fostering lambs using anoestrous ewes with artificially induced lactation and maternal behaviour. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **34**, 345-357
- Kendrick K. 1994. Neurobiological correlates of visual and olfactory recognition in sheep. *Behav. Processes.* **33**: 89-112.
- Kendrick KM, Da Costa APC, Broad KD, Ohkura S, Guevara R, Levy F y Keverne EB. 1997. Neural control of maternal behaviour and olfactory recognition of offspring. *Brain Res. Bull.*, **44**: 383-395.
- Keverne EB, Lévy F, Poindron P y Lindsay DR. 1983. Vaginal stimulation: an important determinant of maternal bonding in sheep. *Science* **219**: 81-83.
- Keverne EB y Kendrick KM. 1991. Morphine and corticotrophin-releasing factor potentiate maternal acceptance in multiparous ewes after vaginocervical stimulation. *Brain Res.* **540**: 55-62.
- Keverne EB y Kendrick KM. 1992. Oxytocin facilitation of maternal behavior in sheep. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* **12**: 83-101.
- Keverne EB y Kendrick KM. 1994. Maternal behaviour in sheep and its neuroendocrine regulation. *Acta Paediatr. Suppl.* **397**: 47-56.

Kimball CD. 1979. Do endorphine residues of beta lipotropin hormone reinforce reproductive functions? *Am. J. Obstet. Gynecol.* **134**, 127-132.

Kolonie JM y Stern JM. 1995. Maternal aggression in rats: effects of olfactory bulbectomy, ZnSO₄-induced anosmia, and vomeronasal organ removal. *Horm. Behav.* **29**: 492-518.

Klopfers PH, Adams DK y Klopfers MS. 1964. Maternal imprinting in goats. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* **52**: 911-914.

Klopfers PH y Gamble J. 1966. Maternal *Imprinting* in goats: the role of chemical senses, *Z. Tierpsychol.*, **23**: 286-291.

Krehbiel D, Poindron P, Lévy F y Prud'homme MJ. 1987. Peridural anesthesia disturbs maternal behavior in primiparous and multiparous parturient ewes. *Physiol. Behav.* **40**: 463-472.

Lang RE, Heil J, Ganten D, Hermann K, Rascher W y Unger T. 1983. Effects of lesions in the paraventricular nucleus of the hypothalamus on vasopressin and oxytocin contents in brainstem and spinal cord of rat. *Brain Res.*, **260**: 326-329.

Lawrence AB. 1990. Mother-daughter bonds in sheep. *Anim. Behav.*, **42**: 683-685.

Le Neindre P y Garel JP. 1976. Existence d'une période sensible pour l'établissement du comportement maternel chez la vache après la mise-bas. *Biol. Behav.*, **1**: 217-221.

Le Neindre P, Poindron P y Delouis C. 1979a. Hormonal induction of maternal behavior in non-pregnant ewes. *Physiol. Behav.* **22**: 731-734.

Le Neindre P, Menard MF y Garel JP. 1979b. Suckling and drinking behaviour of newborn calves of beef or dairy cows. *Ann. Rech. Vet.*, **10**: 211-212.

Le Neindre P y Poindron P. 1982. Le comportement maternel des ruminants et son influence sur la vitalité et la survie des agneaux et des veaux. *Physiologie et Pathologie Périnatales chez les Animaux de Ferme: exposes XIVe journées du Grenier de Theix*. INRA. pp 61-79.

Le Neindre P y Poindron P. 1990. Physiological and sensory basis of the mother young relationship in sheep, En: Oldham CM, Martin GB, y Purvis IW, (Eds.), *Reproductive physiology of merino sheep: Concepts and consequences*, (pp. 179-190). The University of Western, Australia.

Lent PC. 1974. Mother-infant relationships in ungulates. En: *Behaviour of ungulates and its relation to management*, Geist V y Walthered F, (Eds.), (pp. 14-55). I:U:C:N:, New series No. 24, Mordes, Switzerland.

Leon M, Adels L y Coopersmith R. 1985. Thermal limitation of mother-young contact in Norway rats. *Dev. Psychobiol.* **18**: 85-105.

Leon M, Coopersmith R, Beasley L y Sullivan M. 1990. Thermal aspects of parenting. En: *Mammalian Parenting. Biochemical, Neurobiological, and Behavioral determinants*, (Krasnegor NA y Bridges RS), (pp. 502). Oxford University Press.

Lévy F, Poindron P y Le Neindre P. 1983. Attraction and repulsion by amniotic fluids and their olfactory control in the ewe around parturition. *Physiol. Behav.*, **31**:687-692.

Lévy F y Poindron P. 1984. Influence du liquide amniotique sur la manifestation du comportement maternel chez la brebis parturiente. *Biol. Behav.*, **9**: 271-278.

Lévy F y Poindron P. 1987. Importance of amniotic fluids for the establishment of maternal behaviour in relation with maternal experience in sheep. *Anim. Behav.*, **35**: 1188-1192.

Lévy F, Gervais R, Kindermann U, Orgeur P y Piketty V. 1990. Importance of beta-noradrenergic receptors in the olfactory bulb of sheep for recognition of lambs. *Behav. Neurosci.* **104**: 464-469.

Lévy F, Kendrick KM, Keverne EB, Piketty V y Poindron P. 1992. Intracerebral oxytocin is important for the onset of maternal behavior in inexperienced ewes delivered under peridural anesthesia. *Behav. Neurosci.*, **106**: 1-6.

Lévy F, Locatelli A, Piketty V, Tillet Y y Poindron P. 1995. Involvement of the main but not the accessory olfactory system in maternal behavior of primiparous and multiparous ewes. *Physiol. Behav.* . **57**: 97-104.

Lévy F, Kendrick KM, Goode JA, Guevara-Guzman R y Keverne EB. 1995a. Oxytocin and vasopressin release in the olfactory bulb of parturient ewes: changes with maternal experience and effects on acetylcholine, gamma-aminobutyric acid, glutamate and noradrenaline release. *Brain Res.* **669**: 197-206.

Lévy F, Kendrick K, Keverne EB y Porter RH. 1996. Physiological, sensory, and experiential factors of parental care in sheep. En: Rosenblatt JS y Snowdon ChT, (Eds.), *Parental Care. Evolution, mechanisms, and adaptive significance*, (385-422 pp.), Vol. 25. American Press, Sn. Diego CA.

Lickliter RE. 1984. Mother-infant relationships in domestic goats. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, **13**: 93-100.

Lindsay DR y Fletcher IC. 1968. Sensory involvement in the recognition of lambs by their dams. *Anim. Behav.*, **16**: 415-17.

Lindsay DR, Nowak R, Gede Putu I y McNeill D. 1990. Behavioural interactions between the ewe and her young at parturition: a vital step for the lamb. En: Oldham CM, Martin

GB y Purvis IW, (Eds.), *Reproductive physiology of merino sheep: Concepts and consequences*, Vol. 14 (pp. 179-190). The University de Western, Australia.

Lisk R D. 1971. Oestrogen and progesterone synergism and elicitation of maternal nest-building in the mouse (*Mus musculus*). *Anim. Behav.*, **17**: 730-738.

Louault F. 1983. Comment les relations mère-jeune influencent-elles la reprise post-partum de l'activité cyclique de reproduction chez la brebis Préalpes du Sud?, pp. 54. Diplôme d'Etudes Approfondies, Ecole Nationale Supérieure Agronomique, Montpellier, France.

Lynch JJ, Hinch GN y Adams DB. 1992. *The Behaviour of Sheep. Biological Principles and Implications for Production*. CAB International y CSRIO Australia. 237 pp.

Malenfant S, Barry M y Fleming AS. 1991. Effects of cycloheximide on the retention of olfactory learning and the maternal experience effects in postpartum rats. *Physiol. Behav.* **49**: 289-294.

Mayer AD y Rosenblatt JS. 1979. Ontogeny of maternal Behaviour in the laboratory rat: early origins in 18-27-day-old young. *Dev. Psychobiol.*, **12**: 407-424.

Mayer AD. 1983. The ontogeny of maternal behaviour in rodents. En: *Parental Behaviour of rodents*. Elwood RW, (Ed.), (pp 1-21). John Wiley and Sons. Salisbury. UMI books on demand facsimil.

Mc Carthy MM. 1995. Estrogen modulation of oxytocin and its relation to behavior. *Adv. Exp. Med. Biol.*, **395**: 235-245.

Mena F y Grosvenor CE. 1971. Effect of suckling upon the secretion and release of prolactin from the pituitary of the lactating rat. *J. Anim. Sci.*, **32**: 115-135.

Mena F, Beyer C y Grosvenor CE. 1974. On the mechanism by which oxytocin depresses milk ejection and milk secretion in cats. *Am. J. Physiol.* **227**: 1249-1254.

Mena F, Martínez-Escalera G, Aguayo D, Clapp C y Grosvenor CE. 1982a. Latency and duration of the effects of bromocriptine and prolactin on milk secretion in lactating rabbits. *J. Endocrinol.* **94**: 389-395.

Mena F, Martínez-Escalera G, Aguayo D, Clapp C y Grosvenor CE. 1982b. Acción fisiológica de la prolactina sobre la glándula mamaria. Análisis experimental. En: Valverde C, Fanghanel G y Mena F, (Eds.), (pp. 137-151). *Nuevos Conceptos sobre Fisiología y Patología Hipotálamo-Hipofisaria*. Pronalsa-Conacyt, México.

Mena F, Clapp C, Martínez de la Escalera G, Pacheco P y Grosvenor CE. 1985. Integrative regulation of milk ejection. En: Amico JA y Robinson AL, (Eds.), *Oxytocin: Clinical and Laboratory Aspects. Excerpta Medica. Int. Congr. Series*, Elsevier.

Mena F, Clapp C, Aguayo D y Martínez de la Escalera G., 1990. Prolactin and propranolol prevent the suckling-induced inhibition of lactation in rabbits. *Physiol. Behav.* **48**: 311-315.

Mena F, Clapp C, Aguayo D, Morales MT y Martínez de la Escalera G. 1991. Stimulatory and inhibitory effects of suckling on lactation. *Endocr. Regul.* **25**: 25-35.

Morgan PD y Arnold GW. 1974. Behavioural relationships between merino ewes and lambs during the four weeks after birth. *Anim. Prod.*, **19**: 169-176.

Morgan PD, Boundy CAP, Arnold GW y Lindsay DR. 1975. The roles played by the senses of the ewe in the location and recognition of lambs. *Appl. Anim. Ethol.*, **1**: 139-150.

- Morgan HD, Fleming AS y Stern JM. 1992. Somatosensory control of the onset and retention of maternal responsiveness in primiparous Sprague-Dawley rats. *Physiol. Behav.*, **51**: 549-555.
- Munro J. 1956. Observations on the Suckling Behavior of Young Lambs. *Br. J. Anim. Behav.*, **IV**, **1**: 34-36.
- Nelson RJ. 2000. The Endocrine System, En: *An Introduction to Behavioral Endocrinology*. 2nd. ed. (724 pp.). Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts.
- Nowak R, Poindron P, Le Neindre P y Putu IG. 1987. Ability of 12 hour old merino and crossbred lambs to recognize their mothers. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, **17**: 263-271.
- Nowak R y Lindsay DR. 1990. Effect of breed and litter size on mother discrimination by 12-h-old lambs. *Behaviour*, **115**: 1-13.
- Nowak R, Poindron P y Putu IG. 1990. Development of mother discrimination by single and multiple newborn lambs. *Dev. Psychol.*, **22**: 833-845.
- Nowak R, Goursaud AP, Levy F, Orgeur P, Schaal B, Picard M, Meunier-Salauen MC, Belzung C, Alster P y Uvnaes-Moberg K. 1997. Cholecystokinin receptors mediate the development of a preference for the mother by newly born lambs. *Behav. Neurosci.*, **111**: 1375-1382.
- Numan M. 1974. Medial preoptical area and maternal behavior in the female rat. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **87**:746-759.
- Numan M y Corodimas KP. 1985. The effects of paraventricular hypothalamic lesions on maternal behavior in rats. *Physiol. Behav.*, **35**: 417-425.

- Numan M. 1988. Neural basis of maternal behavior in the rat. *Psychoneuroendocrinology*, **13**: 47-62.
- Numan M. 1990a. Long-term effects of preoptic area knife cuts on the maternal behavior of postpartum rats. *Behav. Neural. Biol.*, **53**: 284-290.
- Numan M. 1990b. Neural control of maternal behavior. En Krasnegor NA y Bridges RB, (Eds.), *Mammalian Parenting: Biochemical, Neurobiological, and Behavioral Determinant*, (pp. 231-259). New-York: Oxford University Press.
- Numan M, Mc Sparren J y Numan MJ. 1990. Dorsolateral connections of the medial preoptic area and maternal behavior in rats. *Behav. Neurosci.* **104**: 964-979.
- Numan M. 1994. Maternal Behavior. En: Knobil E y Neill JD, (Eds.), *The Physiology of Reproduction*. 2a. ed. (pp. 221-302). Raven Press, New York.
- Obregon F, Arias de Reyna L y Recuerda P. 1992. Nursing and suckling behaviour in the mouflon. *Ethol. Ecol. Evol.*, **4**: 285-291.
- Pfeffer, E. 1967. En: Fahmy MH (Ed.). *Prolific Sheep*. (pp. 542). 1994, CAB International. UK.
- Pissonnier D, Thiéry JC, Fabre-Nys C, Poindron P y Keverne EB. 1985. The importance of olfactory bulb noradrenaline for maternal recognition in sheep. *Physiol. Behav.*, **35**: 361-364.
- Poindron P. 1974a. Etude de la relation mère-jeune chez des brebis (*Ovis aries L.*) lors de l'allaitement. *C. R. Acad. Sc. Paris, Série D.* **278**: 2691-2694.
- Poindron P. 1974b. Méthode de suppression réversible de l'odorat chez la brebis et verification de l'anosmie au moyen épreuve comportementale. *Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys.*, **14**: 411-415.

- Poindron P. 1976a. Mother-young relationships in intact or anosmic ewes at the time of sucking. *Biol. Behav.*, **2**: 161-177.
- Poindron P. 1976b. Effets de la suppression de l'odorat, sans lésion des bulbes olfactifs, sur la sélectivité du comportement maternel de la Brebis. *C. R. Acad. Sci. Paris D.*, **282**: 489-491.
- Poindron P y Carrick MJ. 1976. Hearing recognition of the lamb by its mother. *Anim. Behav.*, **24**: 600-602.
- Poindron P y Signoret JP. 1977. Étude du comportement maternel de la brebis: mécanismes de reconnaissance mutuelle de l'agneau et de sa mère. *Ann. Méd. Vét.*, **121**: 27-33.
- Poindron P y Le Neindre P. 1979. Les relations mère-jeune chez les ruminants domestiques et leur conséquence en production animales. En "Action conjointe des effets directs et maternels des gènes sur les caractères de production". *Bulletin Technique du Département de Génétique Animale*, **29**: 33-57
- Poindron P, Le Neindre P, Raksanyi I, Trillat G y Orgeur P. 1980a. Importance of the characteristics of the young in the manifestation and establishment of maternal behaviour in sheep. *Reprod. Nutr. Dévelop.*, **20**: 817-826.
- Poindron P y Le Neindre P. 1980. Endocrine and sensory regulation of maternal behavior in the ewe. *Adv. Study Behav.* **11**: 75-119.
- Poindron P, Le Neindre P y Lévy F. 1984a. Maternal Behaviour in sheep and its physiological control. En: Lindsay DR y Perce DT (Eds.), *Reproduction in Sheep. Australian Academy of Science.* (pp. 191-198). Australian Wool Corporation. Canberra, Australia.

Poindron P, Le Neindre P, Lévy F y Keverne EB. 1984b. Les Mechanismes physiologiques de l'acceptation du nouveau-né chez la brebis. *Biol. Behav.*, **9**: 65-88.

Poindron P y Schmidt P. 1985. Distance recognition in ewes and lambs kept permanently indoors or at pasture. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, **13**: 267-273.

Poindron P y Levy F. 1990. Physiological, sensory, and experiential determinants of maternal behavior in sheep. En: Krasnegor NA, y Bridges RS (Eds.), *Mammalian parenting. Biochemical, neurobiological, and behavioral determinants*. (pp. 133-156). New York, Oxford: Oxford University Press.

Poindron P, Lévy F y Krehbiel D. 1988. Genital, olfactory and endocrine interactions in the development of maternal behaviour in the parturient ewe. *Psychoneuroendocrinology*, **13**:99-125.

Poindron P. Nowak R. Lévy F. Porter RH y Schaal B. 1993. Development of exclusive mother-young bonding in sheep and goats. En: Milligan SR (Ed.) *Oxford Reviews of Reproductive Biology*; Vol. 15, Cap 9, (pp. 311-364). Oxford University Press, Oxford,

Poindron P y Schaal B. 1993. Parent infant relationships in mammals. Factors of control and Psychobiological implications. En: Thibault MC, Levasseur RF y Hunter H (Eds.), *Reproduction Mammals and Man*. (pp. 553-565). Cap. 27. Ellipses, Paris.

Poindron P. Caba M, Gomora Arrati P, Krehbiel D y Beyer C. 1994. Responses of maternal and non-maternal ewes to social and mother-young separation. *Behav. Proc.*, **31**: 97-110.

Poindron P. Soto R y Romeyer A. 1997. Decrease of response to social separation in parturient ewes. *Behav. Proc.* **40**: 45-51.

Porter RH. 1983. Communication in rodents: adults to infants. En: Elwood RW (Ed.), *Parental Behaviour of rodents*, (pp 1-21). John Wiley and Sons, Salisbury. UMI books on demand. Facsimil.

Porter RH y Blaustein AR. 1989. Mechanisms and ecological correlates of kin recognition. *Sci. Prog.*, **73**: 53-66.

Porter RH, Lévy F, Poindron P, Litterio M, Schaal B y Beyer C. 1991. Individual olfactory signatures as major determinants of early maternal discrimination in sheep. *Dev. Psychobiol.*, **24**: 151-158.

Porter RH y Lévy F. 1995. Olfactory mediation of mother-infant interactions in selected mammalian species. En: Wong R, (Ed.), *Biological Perspectives on Motivated and Cognitive Activities*, (pp. 77-110). Ablex, Norwood, N. J.

Porter RH. 1996. Olfaction and Human Kin Recognition. International Symposium 1996. "MHC and Behaviour". Kiel, Alemania.

Porter RH y Bouissou MF. 1999. Discriminative responsiveness by lambs to visual images of conspecifics. *Behav. Proc.*, **48**: 101-110.

Price EG y Thos J. 1980. Behavioral responses to short-term isolation in sheep and goat. *Appl. Anim. Ethol.*, **6**: 331-339.

Price EO, Dunn GC, Talbot JA, Dally MR y Price E. 1984. Fostering lambs by odor transfer: the substitution experiment. *J. Anim. Sci.*, **59**: 301-307.

Price E, Dally M, Erhard H, Gerzevske M, Kelly M, Moore N, Schultze A y Topper C. 1998. Manipulating odor cues facilitates add-on fostering in sheep. *J. Anim. Sci.* **76**: 961-964.

Putu IG. 1990. Tesis de doctorado. The University of Western, Australia.

Ricordeau G, Boccard R y Denamur R. 1960. Mesure de la production laitière des brevis pendant la période D'allaitement. *Ann. Zootech.* II, 9: 97-120.

Romeyer A y Poindron P. 1992. Early discrimination of alien kids by post-parturient goats. *Behav. Proc.*, 26:103-112.

Romeyer A y Bouissou MF. 1992. Assesment of fear reactions in domestic sheep, and influence of breed and rearing conditions. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 34: 93-119.

Romeyer A. 1993a. Développement et sélectivité du lien mère-jeune chez la chèvre et la brebis. *Rev. Ecol.*, 48: 143-153.

Romeyer A. 1993b. Facteurs impliqués dans le développement de la signature olfactive individuelle chez les nouveau-nés ovins et caprins, pp. 204. Tesis de doctorado, Universidad François Rabelais, Tours, France.

Romeyer A, Porter RH, Levy F, Nowak R, Orgeur P y Poindron P. 1993. Maternal labelling is not necessary for the establishment of discrimination between kids by recently parturient goats. *Anim. Behav.*, 46: 705-712.

Romeyer A, Poindron P y Orgeur P. 1994. Olfaction mediates the establishment of selective bonding in goats. *Physiol. Behav.*, 56:693-700.

Rosenblatt JS y Lehman DS. 1963. Maternal behavior of the laboratory rat. En: Rheingold H (Ed.) *Maternal Behavior in Mammals*, (pp. 8-57). Wiley, New York.

Rosenblatt JS, Siegel HI y Mayer AD. 1979. Progress in the study of maternal behavior in the rat: hormonal, nonhormonal, sensory, and developmental aspects. *Adv. Study Behav.*, 10: 225-311.

Rosenblatt JS y Siegel HI. 1981. Factors governing the onset and maintenance of maternal behavior among primate mammals: the role of hormonal and nonhormonal factors. En: Gubernick DJ y Klopfer PH. (Eds.), *Parental Care in Mammals*. (pp. 13-76). Plenum, New York.

Rosenblatt JS y Siegel HI. 1983. Physiological and behavioural changes during pregnancy and parturition underlying the onset of maternal behaviour in rodents. En: Elwood, R. W. (Ed.), *Parental Behaviour of Rodents*. (pp. 23-66). London, Wiley.

Rosenblatt JS. 1992. Hormone-behavior relations in the regulation of parental behavior. En: Becker JB, Breedlove SM y Crews D, (Eds.), *Behavioral Endocrinology*. (pp. 566), Bradford Book, The MIT Press, Cambridge, Massachusetts, London, England.

Rowell TE. 1991. Till death us do part: long lasting bonds between ewes and their daughters. Short communications. *Anim. Behav.*, 42:681-682.

Sawchenko PE y Swanson LW. 1982. Immunohistochemical identification of neurons in the paraventricular nucleus of the hypothalamus that project to the medulla or to the spinal cord in the rat. *J. Comp. Neurol.* 205: 260-272.

Schaal B y Marlier L. 1998. Maternal and paternal perception of individual odor signatures in human amniotic fluid: potential role in early bonding?. *Biol. Neonate.* 74: 266-273.

Schaller K. 1977. En: Fahmy MH (Ed.). *Prolific Sheep*. (pp. 542). 1994, CAB International. UK.

Serafín N. 1996. Efecto de la supresión de la estimulación del amamantamiento sobre el vínculo madre-cría en ovejas Columbia al final de la lactancia. Tesis de licenciatura. 54 pp.

Shackleton DM y Haywood J. 1985. Early mother young interactions in California bighorn sheep, *Ovis canadensis californiana*. *Can. J. Zool.*, **63**: 868-875.

Shillito EE. 1975. A comparison of the role and hearing in lambs finding their own dams. *Appl. Anim. Ethol.*, **1**: 369-377.

Shillito EE y Alexander G. 1975. Mutual recognition amongst ewes and lambs of four breeds of sheep. *Appl. Anim. Ethol.*, **1**: 151-165.

Shillito-Walser EE. 1978. A comparison of the role of vision and hearing in ewes finding their own lamb. *Appl. Anim. Ethol.* **4**: 71-79.

Shillito-Walser EE, Hague P y Walters E. 1981. Vocal recognition of recorded lambs voices by ewes of three breeds of sheep. *Behaviour*, **78**: 261-272.

Shillito-Walser EE, Hague P y Walters E. 1982. Vocal recognition of recorded lambs voices by ewes of three breeds of sheep. *Behaviour*, **78**: 261-272.

Smith FV, Van Toller C y Boyes T. 1966. The 'Critical Period' in the Attachment of Lambs and Ewes. *Anim. Behav.*, **14**: 120-125.

Smotherman WP, Bell RW, Starzec J, Elias J y Zachman TA. 1974. Maternal responses to infant vocalizations and olfactory cues in rats and mice. *Behav. Biol.* **12**: 55-66.

Sojetado RM. 1952. The growth and habits of lambs. *Philipp. Agric.*, **35**: 572-578.

Spencer CC. 1943. Notes of the life history of Rocky Mountain Bighorn sheep in Tarryall Mountains of Colorado, *J. Mammal.*, **24**:1-10.

Spinka M, Illmann G, Stetková Z, Krejci P, Tománek M, Sedlák L y Lidický J. 1999. Prolactin and insulin levels in lactating sows in relation to nursing frequency. *Domest. Anim. Endocrinol.*, **17**: 53-64.

Stapleton DL, Hinch GN, Thwaites CJ y Edey TN. 1980. Effect of Sex and Litter Size on the Sucking Behavior of the Lamb. *PASAP*, **13**: 333-336.

Stern JM. Somatosensation and maternal care in rats. 1996. En: Rosenblatt JS y Snowdon ChT, (Eds.), *Parental Care. Evolution, Mechanisms, and Adaptive Significance*, Vol. 25, (pp 287-294). Academic Press, USA.

Stevens D, Alexander G y Lynch JJ. 1982. Lamb mortality due to inadequate care of twins by Merino ewes. *Appl. Anim. Ethol.*, **8**: 243-252.

Strand FL. 1999. Neuropeptides: Regulators of Physiological Processes. En: Cellular and molecular neuroscience series. Massachusetts Institute of Technology, 658 pp.

Terrazas A, Levy F, Ferreira G, Nowak R, González F y Poindron P. 1998. Development of lamb recognition from a distance by their mother in the peripartum period. En: Veissier I. y Boissy A, (Eds.), *Proceedings of the 32nd Congress of the International Society for Applied Ethology*, (pp. 139). Clermont-Ferrand, France. INRA.

Terrazas A, Ferreira G, Lévy F, Nowak R, Serafin N, Orgeur P, Soto R y Poindron P. 1999. Do ewes recognize their lambs within the first day postpartum without the help of olfactory cues?. *Behav. Proc.*, **47**:19-29.

Thorburn GD, Nicol DH, Bassett JM, Shutt DA, y Cox RI. 1972. Parturition in the goat and sheep: changes in corticosteroids, progesterone, oestrogens and prostaglandin F. *J. Reprod. Fertil. Suppl.*, **16**: 61-84.

Trivers RL. 1974. Parent-offspring conflict. *Am. Zool.*, **11**:249-264.

- Tucker HA. 1994. Lactation and its hormonal control. En: Knobil E y Neill JD, (Eds.), *The Physiology of Reproduction*. 2nd. ed. Raven Press, Ltd., New York. (pp. 1065-1098).
- Tucker HA. 2000. Neuroendocrinology Regulation of Maternal Behavior. En: Conn PM y Freeman ME, (Eds.), *Neuroendocrinology in Physiology and Medicine*. (pp. 163-180). Humana Press Inc., Totowa, N. J.
- Vázquez RR. 1996. Control de la motivación maternal al final de la lactancia en ovejas primiparas Rambouillet. Tesis de licenciatura.
- Veissier Y, Le Neindre P y Trillat G. 1989. Adaptability of calves during weaning. *Biol. Behav.*, **14**: 66-87.
- Vince MA. 1993. Newborn lambs and their dams: the interaction that leads to sucking. *Adv. Study Behav.*, **22**:239-268.
- Vorherr H. 1971. Catecholamine antagonism to oxytocin-induced milk ejection. *Acta Endocrinol Suppl. (Copenh.)*, **154**: 5-38.
- Walser ES y Alexander G. 1980. Mutual recognition between ewes and lambs. *Reprod. Nutr. Dev.*, **20**: 807-816.
- Walser EES, Hague P y Walters E. 1981. Vocal recognition of recorded lamb's voices by ewes of three breeds of sheep. *Behavior*. **78**: 261-272.
- Weller A y Blass EM. 1990. Cholecystokinin conditioning in rats: ontogenetic determinants. *Behav. Neurosci.* **104**: 199-206.

Williams GL. 1998. Endocrine Regulation of Maternal Behavior Postpartum. En: Bazer FW (Ed.), *Endocrinology of Pregnancy*, Vol. 9. (pp. 555-568). Humana Press, Inc. Bethesda, MD.

XI. ÍNDICE DE ILUSTRACIONES

	Página
Figura 1. Concentraciones hormonales.....	31
Tabla 1. Realización de las pruebas de <i>separación</i> en la lactancia tardía.....	44
Figura 2. Disposición del corral para la realización de las <i>pruebas de separación y aceptación</i>	45
Figura 3. Disposición del corral durante la observación de la <i>conducta espontánea de amamantamiento</i>	49
Tabla 2. Ajuste de peso para corderos que eliminan durante la evaluación de la producción láctea.....	51
Tabla 3. Variables observadas durante la prueba de <i>separación</i>	55
Gráfica 1. Variables <i>agitación y respuesta</i> en la <i>prueba de separación</i>	59
Tabla 4. Promedio de las variables <i>agitación y respuesta</i> de la prueba de <i>separación</i>	60
Tabla 5. Promedio de las variables observadas en la <i>prueba de aceptación</i>	62
Gráfica 2. Variables de la <i>prueba de aceptación</i>	64
Gráfica 3. Frecuencia de succiones promedio	66
Gráfica 4. Duración promedio de cada succión	67
Gráfica 5. Duración total de las succiones	68
Gráfica 6. Porcentaje de succión del cordero a su propia madre	69
Gráfica 7. Producción láctea	71
Gráfica 8. Peso corporal de ovejas	72
Tabla 6. Lactancia y producción de leche en distintas razas de ovinos.....	130
Tabla 7. Destete aproximado en ovinos silvestres y en razas domésticas.....	131
Tabla 8. Variables observadas durante la prueba de <i>separación</i>	133
Gráfica 9. Frecuencias promedio de las conductas registradas durante la prueba de <i>separación</i>	134
Gráfica 10. Frecuencias promedio de las conductas registradas en la <i>prueba de separación</i>	135
Tabla 9. Variables <i>agitación y respuesta</i> en la <i>prueba de separación</i>	135

Tabla 10. Variables observadas en la <i>prueba de aceptación</i>	137
Tabla 11. Peso corporal de ovejas.....	139
Tabla 12. Peso corporal de corderos.....	139

APÉNDICE I

A. Factores asociados con el parto

Sistema neuroendócrino

La PRL, el factor liberador de la corticotropina, CRF así como los opioides y endorfinas, son neuropéptidos y hormonas peptídicas cuya acción varía según la concentración y el blanco de su liberación. Están involucrados en la activación y mantenimiento de la conducta materna y en la lactancia.

El *Estradiol* es un estrógeno sintetizado en los folículos ováricos y liberado a nivel periférico. Está asociado a la estimulación del desarrollo del tejido uterino y del ducto de la glándula mamaria (Nelson, 2000). El E₂ participa en la inducción y mantenimiento de la conducta materna en casi todos los mamíferos. Sin la presencia de este estrógeno, la aplicación de P₄ y PRL resulta poco exitosa para estimular el cuidado materno. La aplicación conjunta de estradiol con progesterona en la rata es capaz de inducir conducta agresiva hacia machos adultos en la madre parturienta (Rosenblat, 1992a). En la rata, la ratona y la oveja, el interés de la madre hacia la cría aumenta en la preñez tardía como una respuesta asociada al incremento del estradiol circulante en proporción a la concentración de progesterona. Durante la preñez, el E₂ y la PRL en la rata y en la coneja influyen en la respuesta materna, pues induce la construcción del nido poco antes del parto y la recuperación de las crías para colocarlas en el nido (Rosenblatt *et al.*, 1979, Bridges, 1990, Numan, 1994; González Mariscal y Rosenblatt, 1996). En ratas ovariectomizadas e histerectomizadas después de estar bajo un tratamiento con benzoato de estradiol, se ha podido inducir el despliegue de conducta materna (Bridges y Byrnes, 2000). Las ratas preñadas histerectomizadas en el día 16 de la gestación y sin experiencia de parto, son capaces de responder maternalmente a las 24 horas de ser sensibilizadas con estradiol. Se puede decir que la conducta materna en la rata representa principalmente un patrón conductual estrógeno-dependiente, aún cuando otras hormonas están involucradas.

La Progesterona, P4. Esteroide sexual originario de la placenta, el cuerpo lúteo y los ovarios, cuyos sitios específicos de acción no han sido encontrados hasta el momento, (Bridges y Byrnes, 2000) participa a nivel sistémico en el mantenimiento de la preñez por su liberación sistémica al estimular el desarrollo de la glándula mamaria. En la rata y la coneja la aplicación única de esta hormona es capaz de inhibir la conducta materna (Bridges, 1990), sin embargo, altos niveles de circulación de esta hormona no son capaces de inhibir la agresión materna en la rata (Rosenblatt, 1992). La inducción del comportamiento materno por esta hormona en el ratón, la rata y la oveja puede ser facilitada en sinergia con pequeñas dosis de estradiol (Lisk, 1971). En ratas preñadas a las cuales se les ha practicado una histerectomía removiéndoles el feto con la placenta y el útero, se les ha observado un rápido decremento en la producción de P4, seguido de un aumento en los niveles de estradiol, que resultan en una manifestación inmediata de la conducta materna. Sin embargo, si los ovarios son removidos al momento de la histerectomía, las hembras presentan la respuesta materna de manera diferida. Lo anterior indica que la declinación de la concentración de P4 en el periodo preparto se asocia a la manifestación de la conducta materna mostrada en las 24 a las 48 horas que preceden al parto (Rosenblatt, 1992) ver Fig. 1.

Prolactina, PRL. Se trata de una hormona peptídica originalmente asociada a la inducción y mantenimiento de la lactancia en mamíferos, a la cual, actualmente se le han atribuido más de 300 funciones biológicas distintas (Corbacho, 2000). La prolactina es producida principalmente por las células lactotrópicas de la hipófisis anterior y la placenta, y sitios que incluyen algunas regiones centrales, como la eminencia media, el cerebro y la médula espinal (Strand, 1999). Por sus características estructurales y biológicas la PRL pertenece, junto con la hormona de crecimiento, GH y los PL a la familia del gen de la hormona lactogénica PRL/GH/PL (Rosenblatt, 1992; Bridges y Byrnes, 2000). Esta hormona se encuentra altamente conservada en varios linajes de vertebrados aunque sus funciones fisiológicas y respuestas conductuales pueden variar según la especie.

Oxitocina, OT periférica. Esta hormona es liberada por la hipófisis posterior en respuesta a la estimulación del cérvix y de la vagina, reflejo de Ferguson, así como por la estimulación de la succión (Kendrick *et al.*, 1991a). Durante el parto refuerza las contracciones uterinas, ya que el útero es altamente responsivo a la OT en esta etapa. La OT se secreta hacia el término del parto y durante la expulsión del feto (Poindron y Lévy 1990), véase Fig. 1. Por otra parte, existe también una liberación de la oxitocina intracerebral inducida por la EVC. En la oveja y la rata, la liberación intracerebral de OT participa de manera importante en la facilitación de la conducta materna (Lévy y Poindron, 1987; Kendrick, 1988; Numan, 1988; Keverne y Kendrick, 1992;). Además, en la oveja esta liberación es modulada por los opioides así como por el factor liberador de corticotropina (CRF). Cabe destacar que el papel facilitador de los opioides en la oveja difiere del conocido en la rata, en la cual la conducta materna se ve inhibida o retrasada por la administración de agonistas opioides.

Lactógenos Placentarios (PL). Se producen en la placenta. Durante la gestación los PL parecen tener un papel similar al de la PRL, teniendo una participación en la "preparación" de la activación de la conducta materna (Bridges, 1990).

Factor Liberador de la Corticotropina, CRF. Se trata de un péptido hipotalámico y placentario liberado por la hipófisis, eminencia media, cerebro y médula espinal. En ovejas nulíparas, El CRF es capaz de potenciar los efectos de la EVC produciendo únicamente la disminución de rechazo al cordero sin promover la conducta de aceptación materna (Keverne y Kendrick, 1991). En sinergia con los opioides modula la liberación de OT intracerebral producida durante el parto función que favorece la presentación de la preferencia hacia el líquido amniótico de la oveja al cordero (Lévy y Poindron, 1987; Kendrick, 1988a).

B. Factores fisiológicos asociados con la lactancia

La lactancia puede ser considerada como la etapa final en el ciclo reproductivo de los mamíferos. La supervivencia de los mamíferos recién nacidos es dependiente de

un adecuado suministro de leche ya que provee al neonato con los nutrientes necesarios para su salud y crecimiento. La leche es secretada por las glándulas mamarias de la madre por un periodo variable después del parto. En el periodo inicial, durante los primeros días después del parto, se secreta el calostro, sustancia de origen plasmático que aporta inmunidad pasiva a la progenie por el contenido de anticuerpos presentes cuya producción antecede la secreción de la leche por la glándula mamaria (Tucker, 1994 y Williams, 1998).

La lactancia se inicia con el parto y es durante el periodo de la lactancia que la glándula mamaria sintetiza y evacúa la leche producida. La secreción de la leche es dependiente de la liberación y actividad de numerosas hormonas del sistema neuroendocrino, incluyendo los ovarios y la placenta durante la preñez y la lactancia. Las hormonas son responsables del crecimiento de la glándula mamaria al inducir la su diferenciación morfológica, mamogénesis, y diferenciación funcional, permitiendo que se dé así la transición de las células mamarias a un estado secretor, lactogénesis; primero con la secreción del calostro al momento del parto y después con la secreción de la leche y su evacuación durante el periodo de la lactancia, galactopoyesis (Aceves, *et al.*, 1991 y Tucker, 1994).

En lo que a la mamogénesis se refiere, están los cambios morfológicos y proliferativos de las células alveolares que dan lugar al desarrollo de la vascularización y del tejido conectivo que mantiene a la glándula. Entre las hormonas responsables del crecimiento del ducto de la mama están los estrógenos, los glucocorticoides y las hormonas tiroideas. En el crecimiento del complejo lóbulo-alveolar la P4 y la familia de las mamosomatotropinas, GH, PRL y PL tienen un papel importante. El crecimiento de tejido epitelial lóbulo-alveolar es un factor que determina el monto de la secreción de leche requerida para nutrir al neonato en gran medida (Tucker, 1994).

Las diferentes fases de la lactancia ocurren como resultado de una regulación activa de influencias fisiológicas facilitadoras e inhibitoras de la función por lo que se han propuesto los siguientes términos (Clapp, *et al.*, 1987):

Galactotrofia. Designa la fase temprana del ciclo, una vez que se inicia la succión y que ha ocurrido la lactogénesis, durante la cual el incremento progresivo en la producción de leche está determinado por el predominio de las acciones estimuladoras de la succión.

Galactostasis. Se refiere a la fase intermedia de mantenimiento en la producción láctea, donde las influencias estimuladoras e inhibitoras de la succión se equilibran.

Galactolisis. Denominada así para la fase de declinación de la producción láctea determinada por el predominio de los efectos inhibidores de la succión.

La *lactogénesis* consiste de dos fases, durante la primera fase, las células alveolares mamarias se diferencian histológica y enzimáticamente, mientras que durante la segunda fase las células alveolares comienzan a secretar los componentes de la leche. Durante este periodo ocurre un descenso paulatino en la concentración plasmática de la P4, facilitando así que el E2 estimule en forma directa la síntesis y liberación de la PRL hipofisaria (Convey, 1974), a la vez que induce un aumento en el número de receptores de la PRL en las células alveolares. Los glucocorticoides y las hormonas tiroideas estimulan el desarrollo de las estructuras celulares productoras de proteínas, mientras que la GH aumenta la lipólisis materna, facilitando un mayor aporte energético y proteico a la glándula. Hasta el momento no existe evidencia de la existencia de una inervación hacia la glándula mamaria capaz de controlar directamente la lactogénesis, por lo que la succión no es requerida para que se lleve a cabo la lactogénesis.

Se sugiere que el inicio de la lactancia puede ser debido a la supresión de la liberación de dopamina y un incremento de la liberación de la CRF del hipotálamo, produciendo ambos efectos, la estimulación de la liberación de PRL, adrenocorticotropina y glucocorticoides, entre otros factores como el estímulo derivado de la succión. En esta fase la interacción funcional madre-neonato adquiere relieve

mostrando así que el estímulo de la succión o la estimulación manual o mecánica de la mama desencadena la descarga la liberación del complejo hormonal hipofisiario que incluye a la OT, la PRL, la GH y la hormona adreno-cortico-trópica, ACTH.

Galactostasis, lactopoyesis o lactancia. El mantenimiento de la lactancia necesita de la secreción de una combinación de hormonas, varias de las cuales son liberadas como una respuesta a la succión o la estimulación mecánica de ordeña. Otros factores que afectan la secreción de algunas hormonas galactopoyéticas durante la lactancia incluyen el consumo alimenticio, la temperatura medioambiental y el fotoperiodo. En varias especies la secreción de gonadotropinas y esteroides ováricos es suprimida durante la lactancia. Las hormonas secretadas por la glándula hipófisis son esenciales para el mantenimiento de la lactancia, como se ha demostrado al practicar la hipofisectomía en ratas y ratones inhibiéndose así la lactancia. La importancia relativa de la PRL y la hormona de crecimiento, GH en la función de la glándula mamaria varía entre especies, asignándosele una participación más relevante a la PRL en roedores, mientras que a la GH se le asigna una participación similar en rumiantes (Mena *et al.*, 1982b; Tucker, 1994 y Flint y Knight, 1997). En cabras hipofisectomizadas se ha observado que la lactancia puede restaurarse de manera similar a los niveles normales, previos a una hipofisectomía a partir de tratamientos hormonales combinados de PRL, GH, glucocorticoides y triyodotironina, T3.

La remoción de leche de la glándula mamaria requiere de la eyección de leche por estimulación táctil, la succión, y de la participación hormonal; constituyendo así un reflejo neuroendócrino (Tucker, 2000). La intensidad de la succión es un factor que debe ser tomado en cuenta en el mantenimiento de la lactancia. El proceso de la succión estimula la lactancia al reducir los efectos inhibitorios producto del aumento de la presión intramamaria y la acumulación de la leche sobre la secreción de ésta. La succión también incrementa la secreción de algunas hormonas necesarias para la síntesis de la leche. La aplicación de un estímulo de ordeña a la mama antes del parto es capaz de apresurar la lactancia en terneras preñadas.

Durante la lactancia la succión provoca la liberación de hormonas adenohipofisarias, principalmente de la PRL, la cual estimula la secreción de leche en la glándula mamaria. La regulación de la terminación de la lactancia en diversas especies debida a la disminución de estímulos exteroceptivos [o tal vez debida a la fuerza] por una menor frecuencia de succión que al final del ciclo por las crías, es capaz de inhibir el efecto hormonal. Es por ello que se han analizado los mecanismos neuroendócrinos responsables de la regulación de la lactancia asociados al estímulo de la succión en la coneja, ya que el estímulo de la succión es la principal fuente de regulación de la lactancia en esta especie; La lactancia puede ser estimulada o inhibida dependiendo del número y calidad de las succiones, lo cual está en función de la edad de las crías. Los efectos de la succión pueden regular en parte la acción galactopoyética de la PRL, sugiriendo la intervención de la influencia del sistema simpático (Clapp, *et al.*, 1987).

Hormonas, neuropéptidos y neurotransmisores

La regulación neuroendócrina de la lactancia involucra a la succión como uno de los mecanismos inhibitorios y estimulatorios asociados que son capaces de regular la secreción y eyección de leche. Dentro de los factores endocrinos que determinan la lactancia, está la liberación de varias hormonas que incluyen la PRL, la hormona de crecimiento, GH, la adrenocorticotropina, hormonas tiroideas, la insulina y la hormona paratiroidea (Tucker, 1994). La PRL durante la lactancia actúa en sinergia con otras moléculas lactogénicas como la hormona de crecimiento, GH y los PL. En la rata el papel protagonista de la PRL durante la galactopoyesis puede verse afectado por su deficiencia por hipofisectomía, pudiendo llegar a inhibir la lactancia (Rosenblatt, 1992). La hormona de crecimiento (GH), cuya liberación es sistémica tiene un efecto poco relevante en la producción láctea de la rata. En esta especie se conoce que el aumento de las concentraciones del ácido gama-amino-butírico (GABA), glutamato (glu), ornitina (Orn) en la sistema magna, estructura relacionada con la manifestación de la conducta materna, se relaciona con el estímulo de la succión inducido por la cría en hembras lactantes, mientras que la liberación de hormonas galactopoyéticas y oxitocina,

estimulan la secreción y remoción de leche respectivamente (Chan, 1965; Vorherr, 1971 y Mena y Grosvenor, 1971)

En cuanto los rumiantes, el CRF, sintetizado a nivel del Núcleo Paraventricular, PVN y del Núcleo Paraventricular Anterior, PVNA son algunas de las principales hormonas que participan en el inicio de la lactancia (Tucker, 2000), mientras que durante la galactopeyesis, la GH es la principal responsable del mantenimiento de la lactancia debido al estímulo de la succión, causante de una liberación transitoria de esta hormona a partir de la liberación de GHRH por mecanismos receptores adrenérgicos y opioides. La GH actúa en sinergia con la PRL, glucocorticoides y la triyodotironina, pudiendo restaurar la lactancia suspendida en cabras (Tucker, 2000).

Después del parto al igual que la prolactina, la liberación posparto de OT es estimulada también por la succión. Durante la lactancia, el reflejo de la succión ejercido por la cría como respuesta a la estimulación sensorial del pezón, se libera oxitocina en el torrente sanguíneo, la cual es transportada a través de la circulación general a las glándulas mamarias. Las células mioepiteliares que circundan el lumen colector de leche se contraen por la exposición a la oxitocina, produciendo así la eyección de la leche. El reflejo de succión puede llegar a estar asociado con estímulos medio ambientales, de manera que la OT y la leche pueden ser liberadas en anticipación a la estimulación sensorial proveniente de los pezones como producto de un reflejo que pudiera involucrar al sistema nervioso autónomo (Bridges y Byrnes, 2000).

En la rata, la oveja y la vaca, la interacción de los sistemas autónomo y neurohipofisiario durante la lactancia (Mena *et al.*, 1985 y Le Neindre *et al.*, 1979b) pueden ser capaces de regular la eyección láctea (Barowicz, 1979; Ewy y Barowicz, 1981). Existe evidencia de que la glándula mamaria es un efector del sistema nervioso autónomo y que la eyección láctea pudiera estar regulada fisiológicamente por el sistema nervioso simpático y parasimpático (Mena, *et al.*, 1991). Existen evidencias de que la eyección y secreción de la leche en la glándula mamaria como efectoras del sistema nervioso autónomo pueden ser reguladas fisiológicamente por la adrenalina (A)

y la noradrenalina (NA) (Mena *et al.*, 1985) y que durante la lactancia tardía, la glándula mamaria puede llegar a ser menos responsiva a influencias hormonales (Mena *et al.*, 1974; 1982b). Por otro lado durante la lactancia tardía la excitación de la actividad del sistema nervioso simpático inducida por un exceso estimulador debido a la succión podría ser capaz de reducir la producción láctea (Mena *et al.*, 1974 y 1990), aunque esto depende de la calidad del estímulo ejercido por las crías en función de su edad. En la coneja la liberación diaria de prolactina por la succión de la cría, induce una alta producción de leche durante la lactancia temprana (Clapp *et al.*, 1987), mientras que la tasa de secreción de leche en conejos durante la lactancia tardía muestra más una interacción entre el sistema nervioso simpático y la prolactina. (Mena *et al.*, 1991).

En la oveja la concentración de PRL y de OT en el líquido céfalo-raquídeo aumenta por el efecto de la succión, así como el aspartato, ASP, ácido gamma-amino-butírico, GABA y glutamato, GLU, en los bulbos olfativos (Kendrick *et al.*, 1986, 1988b). Simultáneamente la liberación de dopamina, DA se incrementa en el área preóptica media, MPOA aunque decrece en el núcleo lecho de la estría terminales, BNST por efecto de la succión. Durante la succión también se incrementa la liberación de aspartato en el BNST (Kendrick, 1992a).

El estudio de la liberación de la OT y de otros neurotransmisores por microdiálisis en ovinos, durante el parto y la succión muestra un aumento de las concentraciones de OT, dopamina, DA en el núcleo de la *sustancia nigra* del mesencéfalo, y durante el parto y la succión, en los bulbos olfativos. Un metabolito de la noradrenalina, el 4-hidroxi-3-metoxifeniletano-1,2-diol, MHPG y el ácido úrico, aumentan también durante el parto, la succión y la separación de los corderos en la *sustancia nigra*. La detección de estos neurotransmisores se ha corroborado en homogenados de estas áreas cerebrales (Kendrick, *et al.*, 1988a).

La relación neuro-endócrino-sensorial, representada en los datos mostrados sugiere una compleja interacción que permite que la lactancia y su mantenimiento se lleven a cabo.

C. Factores Centrales de Control

1. Neuromoduladores involucrados en la activación y el mantenimiento de la conducta materna

Estradiol, E2. El estradiol a nivel central actúa como facilitador de la conducta materna en la rata no preñada cuando es aplicado directamente al cerebro en el área preóptica media del diencefalo (Rosenblatt, 1998 y Nelson, 2000). Los sitios de acción del estradiol en el cerebro se han ubicado a nivel del Área Preóptica Central, POA y Núcleo Ventromedial del Hipotálamo, VMN (Bridges y Byrnes, 2000).

Oxitocina central, OTc. Aunque la liberación neurohipofisaria de este neuropéptido en la circulación periférica coincide con la liberación de oxitocina central OTc, la liberación de la OT sistémica no cruza la barrera hemato-encefálica. Se sabe que la OT sirve como un neurotransmisor dentro del cerebro (Buijs y Van Heerikhuize, 1982 y Charpak, *et al.*, 1984) con la presencia de neuronas hipotalámicas que contienen OT que proyectan a sitios extra-hipotalámicos (Sawchenko y Swanson, 1982). Se ha propuesto que la OT intracerebral se libera por una red de proyecciones no hipofisarias provenientes de las células parvocelulares en el núcleo paraventricular (PVN), en el sistema límbico y el tallo cerebral (Insel, y Shapiro, 1992). Como sitios putativos de recepción de la OT neuronas localizadas en el cerebro están la amígdala, el núcleo olfativo anterior, el núcleo lecho de la estría terminalis, BNST, y el núcleo ventromedial del hipotálamo (Numan, 1994).

La OT secretada hacia el término del parto, durante la expulsión del feto induce contracciones uterinas en la oveja (Poindron *et al.*, 1988 y Poindron y Lévy 1990). La liberación de la oxitocina intracerebral durante el parto es modulada por los opioides así como por el factor liberador de corticotropina (CRF) el cual induce preferencia hacia el líquido amniótico, permitiendo una facilitación del contacto madre-cría (Lévy y Poindron, 1987; Kendrick, 1988a y Keverne y Kendrick, 1992,94). La liberación central de OT en ovejas que han sido anestesiadas, puede ser inhibida por este efecto. Observaciones realizadas en ovejas parturientas inexpertas con anestesia peridural después de ser

inyectadas intra-cerebro-ventricularmente, ICV, mostraron un incremento del interés materno y de la atracción al líquido amniótico. Mostrando así que la estimulación vagino-cervical participa en la activación del sistema oxitocinérgico, el cual induce la presentación de la conducta materna sin estar supeditada a la experiencia materna de las hembras (Lévy *et al.*, 1992). La OT aplicada ICV por infusión, con el fin de inducir conducta materna en ovejas, incrementa la frecuencia de aparición de pautas conductuales como balidos de baja frecuencia, olfateo, lamido, aproximación y seguimiento del cordero, mientras que las respuestas negativas de la oveja como la frecuencia de golpes agresivos con la cabeza decreció significativamente. La estimulación vagino-cervical, EVC por una duración de 10 minutos produce efectos similares en estas conductas. Además, después de tratamientos con OT las ovejas exhiben significativamente más balidos altos, de agitación, cuando los corderos son removidos de los corrales de las ovejas. Sin embargo, cuando se aplica el tratamiento con OT intracerebral sin impregnación previa de estrógeno, no es posible observar efectos significativos sobre la conducta materna (Kendrick, 1987). Cuando se infunde OT en el MPOA bilateralmente, se produce una respuesta de inhibición del rechazo hacia los corderos aunque no se activa la respuesta materna positiva, cuya acción pudiera estar mediada por la liberación de la NA. También se ha asociado la liberación de OT en el núcleo lecho de la estría terminalis, BNST. Los resultados de los estudios de microdiálisis muestran que la liberación de OT durante el parto se lleva a cabo en varias áreas cercanamente relacionadas del cerebro, como son entre otras el núcleo lecho de la estría terminalis, BNST, núcleo supra-óptico, SON, el núcleo paraventricular, PVN y el MPOA (Kendrick, 1992a). Sin embargo, la infusión de OT en el PVN parece ser el tratamiento más exitoso de inducción de la conducta materna en la oveja (Kendrick *et al.*, 1997).

Durante el parto adicionalmente a la liberación de oxitocina central se ha observado un aumento de metabolitos adrenérgicos (NA y MHPG) en el MPOA, el núcleo lecho de la estría terminalis, BNST y los bulbos olfatorios (Kendrick *et al.*, 1992a) en la oveja, las primeras dos estructuras involucradas en la manifestación de la conducta materna en roedores (Numan, 1990b).

Pro lactina, PRL. La PRL actúa como neurotransmisor en el desencadenamiento de la conducta materna. Debido a sus características estructurales no le es posible atravesar la barrera hematoencefálica teniendo que infundirse en el líquido céfalo-raquídeo para llegar al MPOA por sitios circunventriculares (Numan, 1994). La activación de esta área por infusiones cerebroventriculares de manera particular en roedores, induce la presentación de conducta materna. En la rata esta hormona actúa en sinergia con el estradiol (Bridges *et al.*, 1990).

Opioides. Son producidos por neuronas del cerebro, mientras que otros se sintetizan por las células de la hipófisis anterior (Numan, 1994). Se ha sugerido que la modificación en la secreción de endorfinas durante la preñez puede mediar cambios en la conducta materna (Kimball, 1979, Bridges y Grimm, 1982). La infusión cerebroventricular de opioides endógenos en ratas lactantes es capaz de bloquear la conducta materna, mientras que la colecistoquinina, CCK-8 es capaz de antagonizar el efecto inhibitorio de estos opioides sobre la conducta materna (Felicio *et al.*, 1991). La aplicación de OT ICV en ovejas no preñadas permite que se dé la aceptación a la ubre y succión de un cordero, aunque es inefectiva cuando se aplica sola. Los opioides potencian la liberación de OT en el sistema límbico, incrementándose simultáneamente la intensidad de respuesta materna, mientras que la naltrexona actúa como bloqueadora de los receptores opioides, al prevenir la liberación de oxitocina y la inducción materna (Keverne y Kendrick, 1994).

Lactógenos Placentarios, PL. Como su nombre lo indica, son producidos en la placenta. Su liberación *central*, al igual que la PRL llega al área preóptica media, MPOA por infusión periventricular induciendo una rápida presentación de conducta materna. La presentación de esta respuesta está asociada con la liberación de lactógenos placentarios tipo rPL I en sinergia con E2 y la P4 durante la gestación. Un tipo diferente de lactógenos, lactógenos placentarios del tipo II, PL II se infunden durante la gestación tardía.

En resumen, los resultados obtenidos hasta la fecha en la oveja, muestran de manera general, la intervención de los opioides en la modulación de la OT y, por tanto, de la respuesta materna en el periodo periparto, incluyendo el periodo de la preñez. El aumento del estradiol y el descenso de la concentración de progesterona previa al parto, así como la estimulación vagino cervical y la consecuente liberación de OT participante en la facilitación olfativa durante el reconocimiento posparto. La producción de la PRL y su relación así mismo con la producción de OT. Son algunos de los eventos del sistema neuroendocrino que muestran el desempeño de un complejo mecanismo de liberación de hormonas y neuromoduladores a nivel periférico y central, durante la preñez, y el periodo periparto. Los cuales, en conjunción con factores sensoriales y experienciales, contribuyen al establecimiento de la conducta materna inmediatamente después del parto en mamíferos como la rata y la oveja, precociales y altriciales, respectivamente.

2. Estructuras involucradas en la activación y el mantenimiento de la conducta materna

Existen estudios en la rata que muestran como algunas de las estructuras neurales involucradas en la responsividad materna. Entre ellas el área preóptica media, MPOA, el área septal, la amígdala, el núcleo paraventricular del hipotálamo, PVN, así como el área tegmental ventral del mesencéfalo (Numan, 1974; Jacobson, *et al.*, 1980; Numan, y Corodimas, K. P. 1985). Otros núcleos que recientemente se están estudiando, son el núcleo lecho del haz olfativo accesorio, NTOA (Del Cerro *et al.*, 1991; Del Cerro, 1998) y la recepción de las señales entrantes al órgano vomeronasal ; Booth y Katz, 2000) asociados a la expresión e inhibición de la conducta materna sexodimórfica y la expresión de la conducta materna, en la rata y en la oveja respectivamente.

El Área preóptica media, MPOA en la rata está asociada con la responsividad materna (Numan, 1990b; Numan *et al.*, 1990) manifiesta en la recuperación de las crías y la construcción del nido (Jacobson *et al.*, 1980). La lesión con cuchillo del área

preóptica media, MPOA, en sus conexiones producen deficiencias del desempeño materno a largo plazo, principalmente de la recuperación de las crías (Numan, 1990a y 1994). Es posible estimular conducta materna con una breve latencia en la rata, aplicando una infusión intra-cerebro-ventricular de PRL en el MPOA tratándose de manera adicional con esteroides (Rosenblatt, 1992). La aplicación de E2 o P4 a las neuronas del MPOA permite la estimulación de la conducta materna en hembras nulíparas (Bridges y Byrnes, 2000). En ovejas el MPOA participa en la inhibición de la conducta agresiva hacia los corderos (Kendrick, *et al.*, 1992c), pero no así en acrecentar el comportamiento de aceptación. La liberación de la monoamina y amino-ácido oxitocina en la región del MPOA y el núcleo lecho de la estría terminalis, BNST de la oveja durante el parto y la succión (Kendrick, 1992a). Durante la lactancia, la estimulación producida por la succión del cordero está asociada a la liberación de ácido gamma-amino-butírico, GABA, glutamato, monoaminas y amino ácidos transmisores que se incrementan tanto en el área preóptica media, MPOA como en el núcleo lecho de la estría terminalis, BNST (Kendrick *et al.*, 1988a,b y Kendrick *et al.*, 1992a; Numan, 1994).

Núcleo Paraventricular, PVN. Este núcleo igualmente está asociado con el repertorio completo de la responsividad materna en ovejas (Da Costa *et al.*, 1996). Cuando se infligen lesiones en este núcleo en la rata, se interrumpe la presentación de la conducta materna durante el parto, aunque no sucede así una vez que la conducta materna se ha establecido (Numan y Corodimas, 1985; Insel y Shapiro, 1992). Este núcleo parece ser la fuente principal de OT central el cual es depletado con este neurotransmisor después de que este núcleo ha sido lesionado (De Vries y Buijs, 1983 y Lang *et al.*, 1983). El E2 y la P4 parecen modular la concentración de receptores de OT en sitios neurales específicos del Núcleo Paraventricular PVN, núcleo lecho de la estría terminalis, BNST e Hipotálamo Ventromedial, VMH.

El Área ventro-tegmental del mesencéfalo, VTA parece estar implicada en los aspectos motivacionales y motores de la conducta materna. En la rata esta área se ha asociado con la mediación de la conducta de recuperación de las crías. La

deafferentación del VTA hacia el MPOA da como resultado una pérdida de la conducta de recuperación de las crías en hembras primíparas por efecto de la destrucción de neuronas dopaminérgicas reduciendo así la motivación materna.

Se ha sugerido también que los *Núcleos Mesencefálicos Caudales, CBN* pudieran influir directamente en el aspecto motor de la conducta materna. En estudios en los cuales se han producido lesiones que destruyen las proyecciones más caudales del mesencéfalo como en el área del periacueducto gris, PAG o el campo retro-rubral, RRF es posible abolir completamente la conducta de recuperación de las crías (Numan, 1994).

El Núcleo Ventromedial del Hipotálamo, VMN. Es otra estructura que está implicada en la regulación del comportamiento materno desde un punto de vista inhibitorio (Numan, 1994).

Cuando se marcan neuronas c-Fos durante el registro de la actividad del desempeño de la respuesta materna, un número significativo de neuronas se activan. Otras áreas, también están implicadas en algunas áreas del periacueducto gris, PAG, núcleo ventromedial del hipotálamo, VMN, septum lateral, LS y el campo retro-rubral, RRF (Numan, 1974; Numan y Corodimas, 1985 y Numan, 1994)

En la rata, la lesión del *epitelio olfativo* puede deteriorar la conducta materna, al reducir la hiperfagia y la respuesta al decremento del miedo hacia agresiones de connespecíficos, siendo estos comportamientos característicos del periodo de lactancia. Datos recientes muestran efectos de la bulbectomía, al observarse un aumento de la agresión de la madre a sus crías (Kolunie, y Stern, 1995). En cuanto a la remoción del *órgano vomeronasal* no se ha observado que sea capaz de afectar la respuesta materna en la rata. Estos resultados sugieren que la expresión de la agresión materna pudiera estar supeditada a la mediación de sistemas quimosensoriales accesorios como el *órgano septal*, y/o debidos a cambios neurales posteriores a la deafferentación en la percepción de moléculas volátiles (Kolunie, y Stern, 1995). En cuanto al papel del

órgano vomeronasal en ovejas, recientemente se ha sugerido que se encuentra involucrado en el reconocimiento de la cría (Booth y Katz, 2000). El sistema principal olfativo lesionado con sulfato de zinc afecta la respuesta materna de la oveja madre dependiendo de la experiencia de la hembra y si se practicó antes o después del parto modificando el tiempo de lamido hacia la cría y la emisión de balidos de reconocimiento en hembras primíparas lesionadas después del parto (Lévy *et al.*, 1995).

APÉNDICE II

Tabla 6. Periodo de lactancia y producción de leche en distintas razas de ovinos. (Fahmy, 1994).

RAZAS	Periodo de lactancia (semanas)	Máxima producción láctea al día [Kg], (excepto en donde se indica)	Observaciones
Cambridge	al nacer, calostro	aproximadamente 1.3 ml	
	3	4.7	
	4	3.7	
	10	2.3	
D'man Marruecos	12	0.7-9.4	La producción láctea varía de acuerdo con el método de estimación y la duración de la lactancia. Estos resultados se obtuvieron pesando corderos antes y después de la succión
	13	.9	
	obtención de la producción	láctea después de inyectar oxitocina	
	4	1.5	
	10	.9	
Finsheep	12	1.04	Con 1 ó 2 crías, la frecuencia de succión es mayor que con camadas grandes
	35	.53	
Finlandesa			En áreas secas la producción láctea es menor y el periodo de lactancia es más corto. La producción láctea continúa hasta los 8 meses
	8	1843 ml	
	22	1.1	
y razas europeas	28	375 ml	
	se extiende hacia la semana 32		
Imeritia	4	.6	Con 1, 2 ó 3 corderos
	21	.3	
Kios Grecia	8	0.6	a los 6 meses continúan produciendo leche aunque ya se hayan destetado los corderos
	13	1.4	
	25	1	
Romanov Este de Europa	2	1.1-1.6	Hay correlación entre cantidad de leche producida y tamaño de camada (en camadas grandes la producción es mayor)
	4	2.1	
	8	1.7	
	12	1.1	
Sufolk x Cambridge	3	4.7	
	4	4.4	
	10	2.3	

Tabla 7. Destete aproximado en ovinos silvestres y en razas domésticas

RAZAS	DURACIÓN DE LA LACTANCIA	SEMANA DE DESTETE APROXIMADA
Merino y Dorset Horn <i>Ovis aries.</i> Arnold <i>et al.</i> , 1979.		4o. a 5o. Mes posparto según condición nutrimental
Mufflón <i>Ovis orientalis musimon.</i> Obregón <i>et al.</i> , 1992.	Fases: I Supervivencia de la cría (1-14 días) II Inicio del destete y comienzo del conflicto madre-cría (15-74 días) (5o. mes)	Relajación del conflicto madre-cría, casi destete final (75-160 días) 2o. a 5o. mes posparto
<i>Ovis canadensis.</i> Geist, 1969 Geist, 1971.		180 días 4o. a 6o. Mes posparto
<i>Ovis orientalis musimon.</i> Pfeffer, 1967.		4o. mes posparto
<i>Ovis orientalis orientalis.</i> Schaller, 1977.		5o. mes posparto
Rocky Mountain Bighorn sheep Spencer, 1943		más de 180 días
Shropshire Sojetado, 1952		84-149 días

A. Prueba de respuesta a la separación de la cría

1. Variables individuales

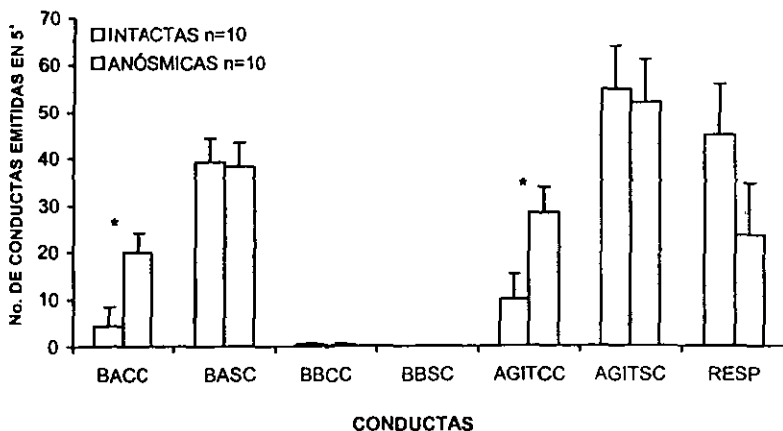
A continuación se muestra una tabla resumida de los resultados de las pruebas de *separación* madre-cría en ovejas anósmicas e intactas. Se muestran algunas variables que fueron significativamente distintas entre los grupos de ovejas para las conductas observadas en el cordero, y las variables observadas pero que no fueron distintas significativamente.

Tabla 8. Variables observadas durante la prueba de separación madre-cría en ovejas Intactas, n= 10; Anósmicas, n=10 (n=9 en la semana 13) de las 8 a las 13 semanas. Los valores se expresan en frecuencias/5min. DEF: defecación; MICC: micción; CBL: cambio de lugar; OLFO: olfateo de la oveja a objetos (desinterés); SALTOS: intento de salir del corral; ACEP: aceptación; RCH: rechazo; INTS: intento de succión; DSCC: duración de la succión; CBALA: balidos del cordero.

CONDUCTAS EMITIDAS POR LA MADRE		8 SEMANAS		13 SEMANAS	
		CON CRÍA	SIN CRÍA	CON CRÍA	SIN CRÍA
		MEDIA ± SEM		MEDIA ± SEM	
DEF	Intactas	0 ± 0	0.6 ± 0.2	0.1 ± 0.1	0.3 ± 0.2
	Anósmicas	0.2 ± 0.1	0.2 ± 0.1	0.2 ± 0.1	0.7 ± 0.3
MICC	Intactas	0.1 ± 0.1	0.5 ± 0.2	0.1 ± 0.1	0.3 ± 0.2
	Anósmicas	0.2 ± 0.1	0.6 ± 0.3	0.1 ± 0.1	0.4 ± 0.2
CBL	Intactas	5.2 ± 1.21	13.9 ± 5.4	5.8 ± 1.20	19.5 ± 5.1
	Anósmicas	7.3 ± 1.78	12.2 ± 4.4	9.1 ± 1.63	14.3 ± 2.4
OLFO	Intactas	0.6 ± 0.4 tend p=0.09, MW	0.7 ± 0.3	0.5 ± 0.3	0.3 ± 0.2
	Anósmicas	0.5 ± 0.1	0.4 ± 0.2	0.2 ± 0.1	0.0 ± 0.0
SALTOS	Intactas	0.3 ± 0.3	0.3 ± 0.3	0.0 ± 0.0	0.1 ± 0.1
	Anósmicas	0.8 ± 0.7	0.8 ± 0.7	0.0 ± 0.0	0.2 ± 0.1
ACEP	Intactas	0.9 ± 0.2		0.8 ± 0.2	
	Anósmicas	1.2 ± 0.1		0.8 ± 0.3	
RCH	Intactas	2.0 ± 0.5		1.1 ± 0.3	
	Anósmicas	1.4 ± 0.4		0.7 ± 0.4	
CONDUCTAS EMITIDAS POR EL CORDERO		8 SEMANAS	13 SEMANAS		
INTS	Intactas	2.7 ± 0.6		1.8 ± 0.4	
	Anósmicas	2.3 ± 0.3		1.3 ± 0.4	
DSCC	Intactas	11.6 ± 2.96		11.6 ± 3.5	
	Anósmicas	14.6 ± 0.99		8.3 ± 3.5	
CBALA	Intactas	34.9 ± 5.6		33.0 ± 4.1	*p=0.003, MW
	Anósmicas	26.0 ± 3.4		15.6 ± 2.5	

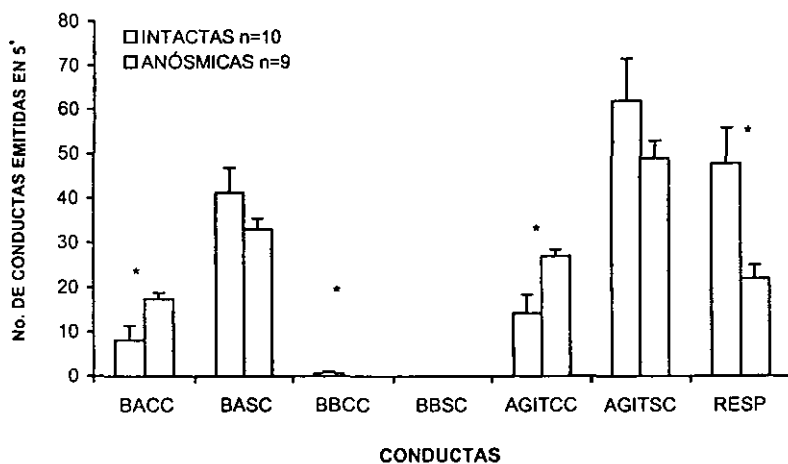
*p<0.05, Prueba de U de Mann-Whitney.

**CONDUCTAS REGISTRADAS DURANTE LA PRUEBA DE SEPARACIÓN EN
OVEJAS INTACTAS Y ANÓSMICAS CON Y SIN CRÍA EN LA SEMANA 8
POSPARTO**



Gráfica 9. Frecuencia promedio de las conductas registradas durante la *prueba de separación* en ovejas intactas y anósmicas con cría y sin cría a la semana 8 de la lactancia (prom±e.e.). BACC=balidos altos de la oveja cuando estuvo en presencia del cordero; BASC=balidos altos de la oveja en ausencia de la cría; BBCC=balidos bajos con la cría; BBSC=balidos bajos sin cría; AGITCC=agitación de la oveja cuando estuvo en presencia de su cría; AGITSC=agitación de la madre cuando no estuvo con su cordero y RESP=respuesta, diferencia de la agitación mostrada por la oveja cuando su cría estuvo ausente, respecto a cuando estuvo con la madre.

CONDUCTAS REGISTRADAS DURANTE LA PRUEBA DE SEPARACIÓN EN OVEJAS INTACTAS Y ANÓSMICAS CON Y SIN CRÍA EN LA SEMANA 13 POSPARTO



Gráfica 10. Frecuencia promedio de las conductas registradas en la *prueba de separación* en ovejas intactas y anósmicas, en presencia y en ausencia del cordero en la semana 13 de la lactancia. Estas conductas evalúan el interés materno de la madre por la respuesta emotiva después de ser separada de su cordero. El significado de las siglas se muestra en la gráfica anterior, * $p \leq 0.05$.

Tabla 9. Variables compuestas obtenidas de la *prueba de separación* madre-cría en ovejas Intactas, $n=10$; Anósmicas, $n=10$ ($n=9$ en la semana 13) de las 8 a las 13 semanas. Los valores se expresan en frecuencias/5min. AGIT: Agitación; RESP: respuesta.

CONDUCTAS EMITIDAS POR LA HEMBRA	8 SEMANAS		13 SEMANAS	
	CON CRIA	SIN CRIA	CON CRIA	SIN CRIA
AGIT	Intactas 9.9 ± 1.6 vs Anósmicas 28.3 ± 5.2	54.5 ± 11.5	14.2 ± 4.1	61.8 ± 9.6
	$*p=0.007, t$	51.7 ± 9.0	27.0 ± 1.4	48.8 ± 3.8
RESP	Intactas 44.6 ± 11.3 vs Anósmicas 23.4 ± 11.0		47.6 ± 7.9	21.9 ± 3.1
	NS		$*p=0.01, t$	

* $p \leq 0.05$, prueba t de Student.

2. Conductas del cordero

Saltos e intentos de saltos. Movimientos que realizó la oveja para salir del corral levantando al menos una pata sobre la lámina o sobre los estribos del panel.

SALTOS= Saltos de la oveja para salir del corral cuando la cría está con ella. Se toma en cuenta cuando la madre coloca al menos una pata sobre el panel.

SALTSC= Saltos de la oveja intentando salir cuando el cordero no estuvo presente.

Cambios de lugar. Se consideró un cambio cuando la oveja se desplazó, de tal modo que las dos patas delanteras y la cabeza de la oveja cruzaron una línea del cuadrante.

CBL= Cambios de lugar de la madre cuando está presente el cordero.

CBLSC= Cambio de lugar de la oveja cuando el cordero está ausente.

Rechazos de la madre a la cría. Se refiere a la respuesta negativa de la oveja a la succión del cordero caracterizada por desplazamiento de la madre, amenaza o golpe al cordero, con la cabeza o la pata, cuando éste se acerca hacia la ubre

RCH= Rechazo por la madre cuando el cordero intenta succionar.

Intentos de succión por parte de la cría. Se trata la posición adoptada por el cordero, al colocar la cabeza en contacto con la ubre en la región inguinal de la madre, por un tiempo menor a 5 segundos, o sin haber succionado aun cuando la madre no demuestra rechazo.

INTS= Intento de succión del cordero, no incluye el rechazo por parte de la madre.

Duración promedio de la succión. Duración de la(s) succión(es) realizada(s) por la cría por un tiempo mayor a cinco segundos.

DSCC= Duración de la succión.

Balidos del cordero. Vocalizaciones del cordero, regularmente son balidos agudos o de alta frecuencia, emitidos con la boca abierta.

CBALA= Balidos altos emitidos por el cordero cuando está con su madre.

Tabla 10. Variables observadas en la *prueba de aceptación* de la madre hacia su cría en ovejas Intactas, media \pm SEM, error estándar; n=17; Anósmicas, n=18 en la semana 11. Los valores se expresan en frecuencias/5min. Todas las variables se registraron cuando la madre y su cría estuvieron juntas HMAC: husmeo de la madre al cordero; BBCC: Balidos bajos; IGLPCBZ: intentos de golpe de la oveja al cordero cuando éste succiona; ELIMM: eliminaciones; OLFCM: olfateo al cordero; FSUCC: frecuencia de succión; CRINTSAL: intento de del cordero para salir del corral; ELIMCR: eliminaciones del cordero; ES: succiones exitosas.

CONDUCTAS EMITIDAS POR LA MADRE		11 SEMANAS Media \pm SEM
HMAC	Intactas	1.3 \pm 0.3
	Anósmicas	0.7 \pm 0.3
BBCC	Intactas	0.1 \pm 0.1
	Anósmicas	0.3 \pm 0.2
IGLPCBZ	Intactas	0.0 \pm 0.0
	Anósmicas	0.1 \pm 0.1
GLPCBZ	Intactas	0.1 \pm 0.1
	Anósmicas	0.0 \pm 0.0
ELIMM	Intactas	0.2 \pm 0.1
	Anósmicas	0.1 \pm 0.1
OLFCM	Intactas	0.2 \pm 0.1
	Anósmicas	0.2 \pm 0.1
CONDUCTAS EMITIDAS POR EL CORDERO		
FSUCC	Intactas	2.6 \pm 0.5
	Anósmicas	1.6 \pm 0.3
TPROMSUCC [seg]	Intactas	21.0 \pm 3.1
	Anósmicas	18.5 \pm 2.2
CRINTSAL	Intactas	0.1 \pm 0.1
	Anósmicas	0.5 \pm 0.3
ELIMCR	Intactas	0.1 \pm 0.1
	Anósmicas	0.0 \pm 0.0
ES	Intactas	0.68 \pm 0.24
	Anósmicas	0.52 \pm 0.15

*probabilidad, $p \leq 0.05$ obtenida con la prueba de U de Mann Whitney.

B. Prueba de respuesta a la aceptación a la cría

1. Conductas de la madre

Husmeo de la madre al cordero. Se refiere a la acción de la oveja de acercarse al cordero colocando el hocico a una distancia próxima, menor a 2 cm. Indica cierto grado de interés.

HMAC= Husmeo de la madre al cordero.

Emisión de balidos altos de la madre en presencia del cordero.

BACC= Balidos altos de la madre en presencia del cordero.

Emisión de balidos bajos de la madre en presencia del cordero.

BBCC= Balidos bajos de la madre cuando su cordero está con ella.

Cambio de lugar.

CBL= Cambios de lugar.

Intentos de golpe con la cabeza. Movimiento rápido de la cabeza dirigido hacia el cordero por la oveja con el fin de golpear al cordero. Cabe destacar que aquí se hace alusión a la cabeza solamente y no a otra parte del cuerpo debido a que un tipo de rechazo común no despreciable en frecuencia existió, respecto a las patadas, por ejemplo.

IGLPCBZ= Intento de golpe con la cabeza.

Golpe con la cabeza. Franca agresión dirigida por la madre hacia su cría para impedir que el cordero succione.

GLPCBZ= Golpe con la cabeza.

Eliminaciones de la madre. Micción y defecación de la oveja observadas durante la prueba.

ELIMM= Eliminaciones de la madre

2. Conductas del cordero

Frecuencia de succiones del cordero a la ubre. Número de conducta realizada por el cordero al colocar la cabeza en contacto con la ubre de la madre por un tiempo mayor a 5 segundos.

FSUCC= Succión

Intento de la cría para saltar. Locomoción de la cría cuando está con la madre para salir del corral.

CRINTSAL= Cría intenta saltar

Eliminaciones de la cría. Micción o defecación del cordero durante la prueba.

ELIMCR= Eliminaciones de la cría.

Tablas complementarias de la medición del peso corporal de ovejas intactas y anósmicas y sus corderos.

Tabla 11. Peso corporal (promedio + error estándar) de ovejas intactas, I y anósmicas, A lactantes en el día 1 posparto, semanas 8 y 13 de la lactancia.

	Semana 1	Semana 8	Semana 13
Ovejas I, n=10	66.8±2.83	59.6±1.91	62.9±2.02
probabilidad	NS	p=0.02	NS
Ovejas A, n=10	66.5±2.78	66.7±2.10	65.3±1.68

Tabla 12. Pesos corporales de corderos (Kg) de madres intactas, I y anósmicas, A. Obtenidos desde el nacimiento hasta la semana 13 de la lactancia (promedio ± e.e).

	Recién nacidos	Semana 8	Semana 9	Semana 10	Semana 11	Semana 12	Semana 13
Corderos de ovejas I, n=10	7.7 ± 0.35	22.7 ± 0.89	23.8 ± 1.01	26.0 ± 1.20	26.9 ± 1.19	28.4 ± 1.33	29.0 ± 1.37
Corderos de ovejas A, n=10	7.4 ± 0.26	22.3 ± 1.00	24.9 ± 0.82	27.2 ± 0.84	28.3 ± 0.91	29.3 ± 0.72	29.9 ± 0.99