

11281

13
2ej

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

CENTRO DE NEUROBIOLOGIA

F M

"ESTUDIO DE LA COMUNICACION ACUSTICA MADRE-CRIA EN LA OVEJA Y SU PAPEL EN EL RECONOCIMIENTO INTERINDIVIDUAL TEMPRANO".

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE

DOCTORA EN CIENCIAS (NEUROBIOLOGIA).

Biomedicas

Presenta:

M. C. ANGELICA MARIA TERRAZAS GARCIA

DIRECTOR:

DR. PASCAL POINDRON MASSOT

275547

Querétaro, México

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

CREDITOS.

Este trabajo fue realizado gracias al apoyo de los proyectos CONACYT 4881-N y al proyecto PAPIIT No.IN212796.

A la Universidad Nacional Autónoma de México.

Se agradece a la Universidad Autónoma de Tlaxcala y de Querétaro.

Al Institute Nationale de la Recherche Agronomique, Francia.

A la beca de para doctorado CONACyT.

A la ayuda de apoyo a estudios de posgrado, UNAM

AGRADECIMIENTOS.

Agradezco profundamente el apoyo de mi familia y amigos que siempre confiaron en mí para llevar a cabo este trabajo.

Quiero agradecer especialmente al Dr. Pascal Poindron por su valiosa e incondicional dirección de este trabajo y por todo sus consejos.

También quiero agradecer al Dr. Raymond Nowak por sus valiosa asesoría en la realización de este trabajo.

Un agradecimiento especial a la maestra Rosalba Soto por impulsarme en la realización de este trabajo y por todo su apoyo.

Agradezco a todos los compañeros del laboratorio que contribuyeron con la realización de este trabajo, A Norma S., Horacio. H., Alfredo, F., Ma. De la Luz, N., Francisco G., Javier R., Janet C., Hugo, Alma Delia R., y Ma. Carmen F.

Quiero agradecer muy amablemente a Dr. Frederick Lévy y al M.C. Guillaume Ferreira del Laboratorio de Comportamiento Animal, I.N.R.A., Francia., por sus importantes contribuciones a este trabajo y sus importantes consejos.

También quiero agradecer al Sr. Raúl Paulín y al M. V. Z. Diego Rueda por cuidar de los animales mientras duraron los experimentos

Mi agradecimiento especial a la Dra. Gina Lorena Quirarte y al Dr. Raúl Paredes Guerrero, por su importante asesoría durante la evaluación de este trabajo como comité tutorial.

Finalmente quiero agradecer a los miembros del jurado por sus valiosos comentarios que permitieron mejorar la calidad de este trabajo escrito.

Y mi agradecimiento a la Universidad Nacional Autónoma de México por permitir forjarme en sus recintos.

GRACIAS

DEDICATORIA.

Quiero dedicar esta tesis a la memoria de mi hermano Cuitlahuac Terrazas G.

Hombre, guardián, guerrero, centro girador de simbióticas plumas.

¿En qué estancia estelar dejaste tu venado hecho maztle?

No lo sabes porque eres un guerrero garras de aguila, alas de gaviota.

¿Dónde olvidaste tus embalsamadas piedras de amatista?

Tu cuello es solo verde chalchihuite, eres un guardián, acechas por arriba en

esa línea del horizonte, donde todo es visto por miméticos camaleones

nubarrados, erguidos sobre la garganta empalomada de la Madre Tierra, tus

piernas de oligocénico coyote, son testigos del ambarino puma que siempre te

acompaña.

¿Dónde está tu centro danzante luminoso?

En el ritmo naranja de un tambor constelado, alrededor del cual, tu armonía late

sicronicamente con el Cosmos.

“Guerrero”.

D.E.P.

CON TODO MI AMOR A MI HIJO LUIS ANGEL

INDICE.

	pag.
RESUMEN.....	1
SUMMARY.....	3
INTRODUCCION.....	5
ANTECEDENTES.....	9
1.- La conducta maternal en mamíferos.....	9
2.- El reconocimiento parental y social.....	12
3.- La conducta maternal en ovinos.....	13
3.1.- Características generales	13
3.2.- Las primeras horas postparto y el desarrollo del período sensible.....	15
3.3.- Factores fisiológicos involucrados en la facilitación de la conducta maternal en ovinos.....	16
3.4.- Factores sensoriales involucrados en la conducta maternal en ovinos.....	19
3.4.1.- Papel de las señales olfatorias en la capacidad de reconocimiento del cordero por su madre.....	19
3.4.2.- Papel de las señales visuales y acústicas en la capacidad de reconocimiento del cordero por su madre.....	21
3.5.- La conducta del recién nacido y el desarrollo del reconocimiento de la madre.....	23
3.5.1.- Desarrollo del sistema sensorial del cordero antes y después del parto.....	23
3.5.2.-Capacidad de reconocimiento de la madre por su cordero.....	27
PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.....	33
OBJETIVOS.....	35
HIPOTESIS.....	35
FASE EXPERIMENTAL.....	36
I.- ESTUDIO DE LA CAPACIDAD DE RECONOCIMIENTO DEL CORDERO POR SU MADRE, DURANTE EL PRIMER DIA POSTPARTO, SIN LA AYUDA DE SEÑALES OLFATORIAS.....	37
Primera parte.- Estudio de la capacidad de reconocimiento del cordero por su madre intacta, sin la ayuda de señales olfatorias a 8, 12 y 24 horas después del parto.....	38
Experimento 1.....	38
Material y métodos.....	38
Resultados.....	44
Experimento 2.....	47
Material y métodos.....	47
Resultados.....	51
Discusión.....	54
Segunda parte.- Papel de la selectividad maternal en el desarrollo del reconocimiento del cordero, en ovejas a 12 horas postparto.....	62
Material y Métodos.....	63

Resultados.....	67
Discusión.....	76
II.- CAPACIDAD DE RECONOCIMIENTO DE LA MADRE POR POR SU CORDERO EN LOS PRIMEROS DIAS POSTPARTO.....	80
Primera parte.- Evaluación de la capacidad de reconocimiento de la madre por su cordero, a 12, 24 y 48 horas de edad.....	81
Material y métodos.....	81
Resultados.....	86
Discusión.....	90
Segunda parte.- Papel de la selectividad maternal sobre la capacidad de reconocimiento de la madre por su cordero a 24 horas de edad.....	92
Material y métodos.....	93
Resultados.....	94
Discusión.....	109
CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS.....	115
REFERENCIAS.....	118

RESUMEN

Algunas especies de mamíferos no muestran relaciones madre-cría muy selectivas (rata, ratón, coneja), mientras que otras mantienen un vínculo muy estrecho y exclusivo entre ambos, y por lo tanto, se excluye la posibilidad de una relación entre la madre y crías ajenas (rumiantes domésticos). Esta situación se encuentra en los ovinos, quienes representan un excelente modelo para el estudio de las relaciones selectivas madre-cría. En la oveja se sabe que el amamantamiento es exclusivo para su cordero y que se desarrolla sobre la base de un reconocimiento olfatorio del recién nacido, el cual se establece dentro de las primeras dos horas postparto. Sin embargo, no se sabe si participan también otras señales exteroceptivas en el reconocimiento temprano del cordero. Por su lado, el cordero también es capaz de discriminar a su madre de una madre ajena dentro de las primeras 12 a 24 horas de vida. Los mecanismos que le permiten elegir correctamente a su madre son aún desconocidos. El objetivo general de este trabajo fue determinar cuáles son los procesos que permiten un reconocimiento temprano, tanto en el cordero como en la madre, aparte del desarrollo de un reconocimiento olfatorio.

Primero se evaluó la capacidad de reconocimiento temprano del cordero por la madre (*Ovis aries*) durante el primer día postparto, mediante pruebas de elección doble en un corral triangular de 10 m. por lado. La madre tenía que elegir entre su cría y una extraña sin poder percibir señales olfatorias provenientes de los corderos, quienes fueron mantenidos a una distancia mínima de 1 metro de las madres. Se utilizaron ovejas multiparas Rambouillet (R) y Préalpes du Sud x Lacaune (PSL), que se probaron en tres grupos independientes 8, 12 y 24 horas después del parto (8 hrs: n=12; 12 hrs: n=10 y 24 hrs: n=9 para la raza R y 8 hrs: n=10; 12 hrs: n= 20 y 24 hrs: n=29 para las ovejas PSL). A las 8 horas postparto las ovejas fueron capaces de discriminar a su cordero de uno ajeno. El tiempo de permanencia cerca del cordero propio fue significativamente mayor que cerca del cordero extraño (118 vs. 40, seg, en R y 30 vs 4 seg, en PSL, Wilcoxon, $P < 0.05$). Los resultados a las 24 y 48 horas fueron similares. En todos los caso la elección se hizo solamente después de alcanzar a los corderos, es decir de cerca. En un segundo estudio, se comparó la capacidad de madres intactas y de madres hechas anósmicas (antes del parto con irrigación de $ZnSo_4$) para elegir entre su cordero y uno extraño a 12 horas postparto y en las mismas condiciones que el experimento anterior (intactas: n=43 y anósmicas: n=39). Además se verificó a 4 horas postparto que las madres anósmicas no habían desarrollado una conducta maternal selectiva de amamantamiento. Se registró la actividad vocal tanto de las madres como de los corderos durante la prueba a 12 horas, con el fin de observar su posible participación en la capacidad de reconocimiento de la madre. En ambos grupos, las madres permanecieron cerca del cordero propio significativamente más tiempo que del cordero extraño (105 vs. 36 seg. intactas y 96 vs 56 seg., Wilcoxon, $P < 0.05$). No se encontraron diferencias significativas entre los dos grupos en la proporción de ovejas que hicieron una elección correcta. Finalmente, el análisis de la actividad vocal mostró que las frecuencias de balidos altos y de balidos bajos no difirió entre el cordero propio y el extraño, o entre las madres de los dos grupos. De manera general, predominaron durante toda la prueba los balidos altos, tanto en las madres como en los corderos, lo cual confirma que este tipo de vocalizaciones son característicos de una situación de separación y búsqueda entre la madre y su cordero.

Concluimos que las ovejas son capaces de reconocer a su cordero a través de la percepción de señales visuales y/o auditivas ya a las 8 horas y sin la ayuda de señales olfatorias. Además, se demostró que el establecimiento de un reconocimiento olfatorio y/o de la selectividad maternal no son elementos primordiales para que se establezca un reconocimiento temprano del cordero por otras vías sensoriales. Por consiguiente, existe la posibilidad que este reconocimiento extra olfatorio sea aprendido tan pronto como ocurre el reconocimiento olfatorio y confirma que las señales visuales y acústicas no participan en el desarrollo temprano de la selectividad a la ubre.

Con respecto al cordero, el primer estudio tuvo como objetivo evaluar la capacidad de los corderos Rambouillet para discriminar a su madre de una extraña durante los primeros días de vida. Se probaron corderos en tres grupos independientes (12 hrs: n=17, 24 hrs. n= 13 y 48 hrs.: n= 21), en una prueba de elección entre dos madres, en un corral triangular de 6 m. por lado y con una duración de 5 min. Desde las 12 horas de vida los corderos Rambouillet permanecieron junto a la madre propia significativamente más tiempo que junto a la madre ajena (180 vs. 77 seg., Wilcoxon, $P < 0.05$). Los resultados fueron similares en los grupos probados a 24 y 48 horas. Sin embargo, la elección inicial de los corderos no difirió de una al azar. Concluimos que los corderos de esta raza pueden elegir a su madre a las 12 horas de vida, aunque solamente a corta distancia. Entonces, se llevó a cabo un segundo experimento para dilucidar cuales son las señales que el cordero utiliza para realizar su elección. Se investigó la capacidad de corderos para elegir entre su madre y una madre extraña a las 24 horas de vida. Las madres eran intactas y selectivas, o anósmicas y no selectivas, la comparación entre ambas situaciones permitiría determinar si las crías se

apoyaban en características físicas individuales de las madres o en su conducta selectiva, para discriminarla. De igual forma, se registró la actividad vocal de los animales durante la prueba. Como en el primer experimento, los corderos del grupo de madres intactas mostraron una clara preferencia hacia su madre. Por el contrario, los corderos de madres anósmicas, no fueron capaces de discriminar a su madre de la ajena ya que no se encontraron diferencias significativas en el tiempo de permanencia cerca de cada madre (150 vs. 90 seg., Wilcoxon, $P > 0.05$). De hecho los corderos de este grupo permanecieron significativamente más tiempo cerca de la madre ajena, que los corderos del grupo de intactas (90 vs. 35 seg.; U Mann Whitney, $P < 0.05$). En cuanto a la actividad vocal, en el grupo de anósmicas, y contrario a lo que ocurrió en las intactas, la emisión de balidos no difirió significativamente entre la madre propia y la extraña, ambas mostraron una conducta vocal que indicaba aceptación. De hecho, la madre ajena anósmica se comportó vocalmente de manera similar a la madre propia intacta. En consecuencia en el grupo de anósmicas ambas madres se mostraron receptivas al cordero, contrario a lo que ocurrió en el grupo de intactas, en el cual sólo la madre propia se mostró receptiva y la madre extraña renuente.

En conclusión, el hecho que la anosmia en las madres afectó la elección del cordero sugiere que, al menos en nuestras condiciones experimentales, el cordero de 24 horas de edad no es capaz de reconocer alguna característica individual de su madre que la distinga de otras, sino que más bien es la actitud que muestre la madre la que le permite orientar su elección.

Tomando en cuenta estos resultados y los datos de la bibliografía, se puede decir que una de las primeras funciones de la selectividad maternal en ovinos parece ser la de proporcionar al recién nacido la base necesaria para empezar a discriminar a su madre de las madres ajenas, asegurando así la primera etapa del proceso de vinculación del cordero, lo cual toma probablemente algunos días para completarse.

SUMMARY

In mammals, some species do not show a strong and exclusive mother-young bond (e.g. rat mouse, rabbit), whereas others are very selective in their relationship, which excludes the possibility of interactions between non-related mothers and the young (e.g. domestic ruminants). This latter situation is found in sheep, and represents for this reason an excellent model for studying selective mother-young relationships. The ewe nurses only her own lamb, recognizing it from alien ones through the learning of its individual odour within the 2 first hours postpartum. In turn the lamb is able to discriminate between its own mother and an alien one within the first day of life. However, in the mother it is not known whether other exteroceptive cues also participate in the early recognition of the lamb. Also, the mechanisms that allow the lamb to choose correctly are far from being understood. Therefore, the general aim of this work was to investigate which processes are involved in the early recognition the mother and of the lamb by the other member of the dyad, independently of the participation of olfaction.

First, we studied the early ability of ewes to recognise their lamb during the first day postpartum in a double choice test in a triangular testing pen of 10m x 10m x 10m. The mother had to choose between her own lamb and an alien one of the same age, without the help of olfactory cues, since the lambs could not be approached at less than 1 m. Multiparous Rambouillet (R) and Préalpes du Sud x Lacaune (PSL) ewes were used. They were tested in independent groups at either 8, 12 or 24 hours postpartum (8 hr.: n=12; 12 hr.: n=10 and 24 hr.: n=9 for R ewes and 8 hr.: n=10; 12 hr.: n= 20 y 24 hr.: n=29 for PSL ewes). Already at 8 hours postpartum, the ewes were able to discriminate her lamb from an alien one, the time spent near their own being significantly higher than near the alien (118 vs. 40, sec, for R ewes and 30 vs 4 sec, for PSL ewes, Wilcoxon, $P < 0.05$). Similar results were found at 12 and 24 hr. In the three groups the mothers choose only after reaching the lambs. In a second study, the ability of intact ewes to select their lamb in the same testing situation (12 hr. Postpartum), was compared with that of ewes rendered anosmic before parturition with ZnSO₄ treatment (intact ewes: n=43 and anosmic ewes: n=39). In addition, it was checked that anosmic ewes had not developed maternal selective nursing at 4 hr postpartum. Also, to investigate its possible participation in the recognition process by the dam, during the 12 hr. test the vocal activity of the animals during the test was recorded. In both groups the mothers spent significantly more time next to their lamb than next to the alien (intact ewe: 105 vs. 36 sec. and anosmic: 96 vs 56 sec., Wilcoxon, $P < 0.05$). No significant differences were found between groups in any of the behaviours assessed during the test or in the proportion of mothers that did a correct choice. Finally, the analysis of vocal activity showed no indication of differences in the frequency of high or low pitch bleats between the own and the alien lambs, or between intact and anosmic mothers. Overall, high pitch bleats were the most frequent, both in the lambs and in the dams, thus confirming that this type of vocalization is characteristic of mother-young separation and seeking behaviour.

The general conclusion of this first phase of our work is that ewes are able to recognise their lamb through visual and/or acoustic cues as early as 8 hr postpartum, and without the help of olfactory cues. In addition, our results demonstrate that the establishment of an olfactory recognition and/or of selective nursing is not essential for the development of early maternal recognition through other sensory cues. Therefore, the possibility exists of this non-olfactory recognition being learnt as early as the olfactory one. Also our results confirm that visual and acoustic cues are not involved in the early regulation of selective nursing in the ewe.

The first experiment aimed at the evaluation of the early ability of Rambouillet lambs to discriminate their mother from an alien one during the first 2 days of their life. Three independent groups of lambs were tested at 12, 24 y 48 hr of age (n=17; n= 13 and n= 21 respectively), in a double choice test between two mothers in a triangular pen of 6m x 6m x 6m, and with a duration of 5 min. Already at 12 hr of life, Rambouillet lambs spent more time next to their own mother than next to the alien one (180 vs. 77 sec., Wilcoxon, $P < 0.05$). Results were similar in the groups tested at 24 or 48 hr. However, the first choice of the lambs did not differ from random. We conclude that lambs of that breed can choose correctly their mother at 12 hr of age, although they can do so only from a short distance. A second experiment was carried out to identify the cues used by the lamb to make its choice. The ability of lambs to choose between their own dam and an alien one was studied at 24 hr of age, both mothers being either intact and selective or anosmic and non selective. The comparison between these two situations made possible to determinate whether lambs used individual physical characteristics of the mother or her selective behaviour as a basis for their choice. In addition, the vocal activity of the animals was recorded during the test. As in the previous experiment, the lambs tested with intact mothers showed a clear preference for their mother. By contrast, the lambs tested with anosmic mothers were unable to show a preference for their own mother, given that the time spent with her did not differ significantly from that spent with the alien dam (150 vs. 90 sec., Wilcoxon, $P > 0.05$). In fact the lambs from this latter group spent significantly more time with the alien ewes than the lambs tested with

intact ewes (90 vs. 35 sec.; U Mann Whitney, $P < 0.05$). Regarding the vocal activity, in the group of anosmic mothers, and in contrast the intact group, the emission of bleats did not differ significantly between the mother and the alien ewe, both showing a vocal activity indicative of acceptance. In fact the alien anosmic mother behaved vocally in a way similar to that of the own intact mother. Therefore, in the group of anosmic ewes, both mothers showed acceptance behaviours towards the lamb, by contrast to what happened in the group of intact mothers, in which only the own mother showed signs of acceptance and the alien dam signs of rejection. To conclude, the fact that anosmia in the dams affected the choice of the lamb suggests that at least in our experimental conditions, the 24 hr old lamb is not able to recognise individual physical features of its mother, but that it is rather the general acceptance behaviour displayed by the mother that allows him to orientate its choice.

As a whole, and taking into account the evidence from the literature, one of the first functions of maternal selectivity in sheep seems to be to provide the neonate with the necessary basis to develop its initial ability to discriminate her from alien dams, ensuring thus the first step of the attachment process, which probably takes a few days to get fully established.

INTRODUCCION

INTRODUCCION

Una organización social tan compleja como la que se encuentra en varios mamíferos está asociada a una capacidad de reconocimiento entre los diferentes miembros del grupo (Thorpe, 1968). Dicha capacidad es también necesaria en algunas especies tanto de mamíferos como de aves, para que pueda operar con éxito el cuidado de la cría por parte de la madre e inclusive del padre en algunos casos (Gubernick, 1981; mamíferos: Michael y Yogman, 1990; Alberts y Gubernick, 1990; Snowdon, 1996; aves: Gowaty, 1996).

Además las relaciones madre-cría representan una etapa inicial importante para la integración del recién nacido con el grupo social. Por lo tanto, en los mamíferos como en muchos otros animales, la conducta maternal y el vínculo madre-cría son factores importantes para la perpetuación de la especie y el buen desarrollo conductual de la progenie.

La conducta maternal en mamíferos se caracteriza por un cuidado intensivo del recién nacido quien dispone de pocas reservas energéticas y una termorregulación limitada, de esta manera el rápido establecimiento de una vinculación madre-cría es necesario para el buen desarrollo inicial de la cría. De hecho la naturaleza de la conducta mostrada por la madre está estrechamente relacionada con el grado de desarrollo de sus crías al nacer. En mamíferos se pueden distinguir tres tipos principales de relaciones madre-cría principales, dependiendo del grado de desarrollo del recién nacido. En las especies altriciales, cuyas crías nacen poco desarrolladas (como los roedores y conejos) la conducta maternal está organizada en relación a la presencia de un nido y la madre generalmente cuida cualquier cría que se encuentre allí (Rosenblatt y Siegel, 1981). En primates, los infantes están poco desarrollados desde el punto de vista motriz, pero presentan por lo general una maduración sensorial mayor que las crías altriciales. La relación madre-infante (conocida como matricolia), se caracteriza en este caso por un contacto físico muy estrecho entre la madre y el recién nacido. Finalmente en las

especies precociales, los recién nacidos gozan de un buen desarrollo sensorial y motriz (por ejemplo los ungulados). En este tipo de organismos la pareja madre-cría es muy activa y se integra rápidamente al grupo social (Lent, 1974). La movilidad temprana en estas especies está asociada con procesos de reconocimiento entre la madre y la cría y el período inmediato después del parto representa una fase de intensa comunicación entre ambos, lo cual forma parte de un desarrollo de reconocimiento mutuo en el que intervienen diferentes modalidades sensoriales, como el olfato, el oído y la vista.

Finalmente, en especies de crías precoces la capacidad maternal de discriminar entre crías propias y ajenas permite orientar la conducta maternal selectivamente hacia una sola cría (s). Por ejemplo en roedores la mayoría de las madres pueden discriminar a su camada de una ajena. Sin embargo, no limitan el cuidado a sus crías y amamantan a crías extrañas que entren en el nido (Beach y Jaynes, 1956; Rosenblatt *et al.*, 1979). En cambio en mamíferos con crías precoces, como es el caso de los rumiantes domésticos, las madres establecen rápidamente una conducta maternal selectiva y rechazan cualquier cría ajena que intente amamantarse de ella. Ejemplos típicos y bien estudiados de este tipo de conducta maternal selectiva son la oveja y la cabra (Poindron *et al.*, 1993; Lévy *et al.*, 1996). En ambas especies, la madre desarrolla este tipo de vínculo con su cría dentro de las primeras 2 a 4 horas postparto (Poindron y Le Neindre, 1980; Romeyer y Poindron, 1992) e incluso antes (Smith *et al.*, 1966).

En ovinos el reconocimiento selectivo se basa al principio en el aprendizaje del olor del cordero por la madre, lo que permite distinguirlo de otras crías y condiciona su aceptación a la ubre (Bouissou, 1968; Poindron y Le Neindre, 1980; Lévy *et al.*, 1996). Se considera que el olfato está implicado en el reconocimiento cercano del cordero, a menos de 0.25 m (Alexander y Shillito, 1977 a; Alexander, 1978) lo cual condiciona totalmente la aceptación a la ubre. En cambio, las señales visuales y acústicas parecen ser útiles para la madre en el reconocimiento distal y aparentemente de manera tardía en la

vida del cordero, sin que éstas intervengan en la aceptación exclusiva a la ubre (Bouissou, 1968; Poindron y Le Neindre, 1980). Sin embargo, la dinámica temprana del reconocimiento del cordero por su madre a través de señales visuales y/o acústicas, no ha sido esclarecida. Tampoco se sabe si el establecimiento de un reconocimiento olfatorio es indispensable para que otras modalidades sensoriales puedan participar en el reconocimiento del cordero. Asimismo, no se sabe con exactitud cuál es la importancia de la intensa actividad vocal que despliegan tanto la madre como su cría en el periodo inmediatamente después del parto.

Por otro lado, un proceso similar de reconocimiento de la madre se desarrolla en el cordero, aunque parece establecerse de manera más lenta (Nowak *et al.*, 1987). Sin embargo, en comparación con lo que se conoce en las madres, el olfato del cordero no parece tener un papel central en la capacidad de discriminar entre su madre. No obstante, muchos de los factores que pueden influir sobre el desarrollo de esta capacidad temprana se desconocen.

En resumen, las relaciones madre-cría en especies precociales representan un modelo adecuado para la comprensión de los mecanismos involucrados en el reconocimiento interindividual, lo cual es la base para la formación de relaciones preferenciales. La presencia de un doble sistema de reconocimiento (olfatorio y visual/acústico) del cordero por su madre, representa una originalidad adicional que enriquece el interés de este modelo de estudio.

En consecuencia y de manera general los objetivos de este trabajo son: 1) precisar los procesos de desarrollo de reconocimiento mutuo madre-cría en ovinos durante los primeros días después del parto, 2) estudiar la importancia de la actividad vocal en dicho reconocimiento.

ANTECEDENTES

1.-Conducta maternal en mamíferos

Los estudios experimentales que han generado mucha de la información disponible sobre la conducta maternal en mamíferos están limitados a un número reducido de especies de laboratorio y animales domésticos, predominando sobre todo los estudios en ratas y ovinos. El comportamiento maternal cae dentro de la gran categoría de la conducta parental, la cual puede definirse como cualquier comportamiento de un miembro adulto de una especie hacia un organismo reproductivamente inmaduro de la misma especie y que permita su desarrollo y sobrevivencia.

En los mamíferos, la hembra es la que alimenta al recién nacido y por consiguiente es la principal responsable del cuidado parental. Sin embargo, en algunos mamíferos el padre provee importantes cuidados al recién nacido, lo cual se puede referir como comportamiento paterno (en roedores, Alberts y Gubernick, 1990).

El grado de desarrollo de la cría al nacimiento tiene influencias importantes sobre la variación del cuidado maternal entre mamíferos (Gubernick y Klopfer, 1981; Rosenblatt *et al.*, 1985). La cría puede ser precoz y móvil al nacimiento, altricial e inmóvil o estar entre estos dos extremos. Los roedores proveen un buen ejemplo de los patrones de cuidado maternal en especies con crías altricias (Elwood, 1983). Muchos roedores jóvenes requieren de ayuda ya que son básicamente inmóviles e incapaces de regular su temperatura al nacimiento. Las crías son mantenidas en un nido que la madre construye antes del parto. El nido se construye en una área aislada de otros organismos y sirve para proteger a las crías en ausencia de la madre, como cuando va en busca de alimento.

Cuando la madre se echa sobre las crías y expone su región mamaria, básicamente les transfiere calor corporal y permite el despliegue de conductas de amamantamiento. También en algunas

especies la madre lame a sus crías y estimula su micción y defecación; asimismo el consumo de orina por la madre provee, en algunos casos, una importante fuente de agua, lo cual permite compensar las pérdidas debidas a la lactancia (Baverstock y Green, 1975; Gubernick y Alberts, 1985). Si el nido es alterado o si alguna de las crías comienza a abandonarlo, la madre realizará conductas de transporte y recuperación, cargando a la cría en su boca hacia el nido o hacia un nido nuevo. Otro aspecto importante del cuidado maternal en roedores es la ocurrencia de conductas agresivas hacia intrusos en el lugar del nido, con lo cual las madres protegen a sus crías de depredadores y de adultos que podrían manifestar conductas de infanticidio. Las conductas que caracterizan el cuidado maternal en roedores pueden ser de dos tipos, aquellos contactos directos con las crías, como las recuperaciones, los lamidos y la lactación; y otros comportamientos que las favorecen de manera indirecta, como la construcción del nido y la agresión maternal, todo lo cual es importante para la supervivencia del recién nacido.

Por otro lado, los ovinos, caprinos y otros ungulados proveen buenos ejemplos del cuidado maternal en especies con crías precoces, quienes pueden seguir a la madre poco después de nacidas (Herscher *et al.*, 1963). En muchas de estas especies se forma un vínculo específico entre la madre y su hijo. La cría sigue y se mantiene cerca de su madre, quien a su vez la alimenta, la limpia y la protege de posibles depredadores. La madre también rechaza a cualquier cría extraña que intente amamantarse.

Finalmente los primates proveen un ejemplo del cuidado maternal de especies matricolias que tienen crías semi-altricias y semi-móviles (DeVore, 1965). Inicialmente la madre está en contacto continuo con su infante, quien depende de ella para transportarse. Como en los demás mamíferos, la madre primate alimenta, asea y protege a su infante. Durante los traslados, la madre carga a su infante ya sea en la parte ventral o dorsal de su cuerpo, dependiendo de la especie, o del estado de desarrollo

del infante. A medida que el infante crece, comienza a apartarse de su madre, pero en caso de algún peligro, ella inmediatamente lo recupera y lo pone en su parte dorsal o ventral.

El cuidado maternal es necesario para el crecimiento y desarrollo de todas las crías de mamíferos. A medida que la cría crece, el incremento de su independencia coincide con el descenso de la respuesta maternal. Estos factores, junto con el aumento del conflicto de intereses entre la madre y la cría, conducen al destete (Rheingold, 1963; Galef, 1981; Rosenblatt *et al.*, 1985).

El estudio temporal del comportamiento maternal muestra que se correlaciona con cambios fisiológicos que tienen impacto sobre la frecuencia y/o la calidad de dicho comportamiento. Los más ampliamente estudiados son los cambios endócrinos asociados al parto y la lactancia. Asimismo algunos estudios han demostrado la participación de otros factores en la regulación de la relación madre-cría, como la temperatura corporal de la madre (Leon *et al.*, 1985), la emisión de feromonas (Leon, 1983; Hudson y Distel, 1984; González-Mariscal *et al.*, 1994 a) y la respuesta del sistema hipofisiario-adrenal de la madre al estrés de la separación de la cría (Stern y Levine, 1974).

Las conductas de transporte, cuidado y alimentación, así como la construcción del nido pueden ser fácilmente entendidas como esenciales en la supervivencia de la cría, pero hay otros comportamientos asociados al estado maternal menos relacionados con la supervivencia del recién nacido. Roth y Rosenblatt (1967 y 1968) han demostrado que durante la gestación la rata cambia su autoaseo, incrementando la tendencia al aseo en la región mamaria, lo cual es importante para el desarrollo de la glándula mamaria. Las hembras lactantes también se vuelven hiperfágicas y pueden mostrar un incremento en su apetencia a la sal, lo cual parece ser importante para cubrir las demandas nutricionales asociadas con la lactancia (Denton y Nelson, 1980; Thiels *et al.*, 1990). En ciertas especies la hiperfagia ocurrida durante la lactancia puede promover la síntesis de feromonas maternas que funcionan para atraer a los recién nacidos hacia la madre (Leon, 1978).

2.- El reconocimiento parental y social

En los mamíferos la expresión de la conducta maternal es indispensable para la supervivencia de las crías. Asimismo se admite que el desarrollo de un reconocimiento parental favorece una mejor supervivencia, al menos en especies altamente sociables (Gubernick, 1981; Nowak y Lindsay, 1992). El tratamiento preferente a un individuo recién nacido se basa frecuentemente en la habilidad de los padres para discriminar entre su cría y una extraña. La discriminación de padres, de recién nacidos y de otros congéneres ocurre en varios grupos de animales y ha sido un tópico de intensa investigación (Fletcher y Michener, 1987; Sherman y Holmes, 1985; Waldman, 1988). El reconocimiento padres-cría y, más generalmente el reconocimiento de parientes redonda en un tratamiento diferencial entre congéneres que están relacionados genéticamente lo cual puede ser importante para asegurar la difusión preferente de sus genes.

Waldman, *et al.*, (1988) establecieron una diferencia entre la capacidad de discriminación de parientes y su reconocimiento, lo cual depende de eventos fisiológicos y psicológicos internos. Una ausencia de tratamiento diferencial puede significar: (1) que el organismo no pueda hacer discriminación o (2) que las condiciones sean inapropiadas para que una discriminación se traduzca en un trato diferente, aunque dicho organismo la pueda hacer. La habilidad para reconocer a parientes es frecuentemente inferida por el tratamiento preferente de congéneres, lo cual ocurre en muchas especies de monos que forman jerarquías. En estas especies, el rango está basado principalmente en apoyos agonistas de la matrilinea de parientes (Gouzoules y Gouzoules, 1987), aunque el reconocimiento como pariente no significa siempre que el individuo sea tratado favorablemente (Hoogland, 1985, 1986).

Tres requisitos deben estar presentes en el comportamiento discriminatorio de parientes (Waldman *et al.*, 1988). Primero, los individuos deben poseer características fenotípicas perceptibles

que los diferencien de otros sujetos o grupos. Beecher (1982) introdujo el término “firma parental”, referida a un complejo de características fenotípicas diferentes que permiten la discriminación de un congénere (o un grupo de ellos), de otros semejantes. Segundo, los individuos deben poseer un sistema sensorial adecuado para percibir la “firma parental”. Tercero, por lo general ellos deben desarrollar mecanismos de reconocimiento de sus parientes o reglas para tomar decisiones, frecuentemente basadas en la experiencia social y resultado del comportamiento diferencial parental (Holmes, 1990).

3.- La conducta maternal en ovinos

3.1.- Características generales de la conducta maternal en ovinos.

Numerosas contribuciones bibliográficas han demostrado que el comportamiento maternal presenta una amplia variación en los mamíferos. Estas manifestaciones dependen principalmente del grado de precocidad del recién nacido al parto, pero también dependen de la estructura social de cada especie y de su ecología.

Los ovinos son animales de reproducción estacional y su época de crianza ocurre normalmente a inicios de la primavera, durante un periodo relativamente corto de tiempo, lo cual permite al recién nacido un óptimo crecimiento y desarrollo. En ovinos salvajes, así como en los domésticos que viven en condiciones extensivas (pastoreo en campo abierto), las hembras adultas y sus crías pueden formar rebaños cuyos miembros comparten un ámbito hogareño común (Grubb y Jewel, 1966; Geist, 1971; Arnold y Dudzinski, 1978; Rowell, 1991; Lawrence, 1991; L’Heureux *et al.*, 1995). Este rebaño puede también incluir animales jóvenes como de un año y madres de ovejas adultas. Estos grupos sociales están en constante movimiento para buscar alimento, por lo que es vital que las crías se muevan pronto para que puedan seguir a sus madres. Se puede observar que los

corderos recién nacidos son altamente precoces en cuanto a su desarrollo sensorial y motriz. De este modo la demanda de cuidado maternal para los mamíferos con crías precoces es diferente de aquellas especies con crías altricias.

Debido a la coexistencia de corderos propios y extraños en el mismo rebaño durante la lactancia, ocurre el riesgo de “robos” de leche, y se limita el alimento disponible para la cría propia. Esto sería aún más grave si existieran camadas de partos múltiples y corderos de edad muy diferente, en el mismo grupo. La estrategia natural que ha sido desarrollada en ovinos para reducir este riesgo es el aprendizaje temprano de un reconocimiento mutuo entre la madre y el cordero. La madre muestra rápidamente un cuidado maternal exclusivo de su cría, permitiéndole amamantarse, mientras que rechaza a cualquier cordero ajeno que intente alcanzar la ubre. Asimismo el cordero desarrolla la capacidad de discriminar a su madre, aunque su conducta no es estrictamente selectiva (Poindron y Le Neindre, 1980; Nowak *et al.*, 1987). El establecimiento de un enlace maternal selectivo entre la oveja y su cordero dentro de las primeras horas postparto, representa una de las características esenciales del comportamiento maternal en estos mamíferos, el cual es diferente de la respuesta maternal o “maternalidad” (el interés hacia cualquier cordero recién nacido que ocurre inmediatamente al parto, Bouissou, 1968). Ambos aspectos son elementos conductuales que caracterizan el comportamiento maternal en ovinos, por lo que esta especie ofrece la posibilidad de estudiar en el adulto los mecanismos de un enlace interindividual que se renueva en cada parto. La activación del comportamiento maternal es altamente dependiente del proceso de parto, lo cual difiere de lo que se observa en roedores, en los cuales el comportamiento maternal puede ser despertado o producido por la presencia de un recién nacido (Noirot, 1972; Rosenblatt *et al.*, 1979; Bridges y Stern, 1996). La conducta maternal en ovinos se caracteriza por el despliegue de conductas típicas que aparecen poco antes e inmediatamente después del parto. Las ovejas no muestran un

comportamiento materno espontáneo y solamente exhiben interés por un cordero dentro de las 3 últimas horas antes del parto (Arnold y Morgan, 1975). Se ha demostrado que el parto es el factor fisiológico clave que dispara una cascada de mecanismos fisiológicos que permiten el cuidado materno. Estos eventos inducen un proceso de maduración neuronal en las estructuras olfatorias, que persiste y puede facilitar la emergencia del comportamiento materno durante partos subsiguientes (Kendrick *et al.*, 1992 d; Keverne *et al.*, 1993; Lévy *et al.*, 1993).

Otra característica interesante del comportamiento materno es la importancia primaria de las señales olfatorias provistas por el cordero. De hecho el olfateo está involucrado tanto en la atracción de cualquier neonato por una oveja parturienta (Lévy y Poindron, 1984 y 1987) como en el reconocimiento individual del cordero que permite la formación del vínculo exclusivo (Bouissou, 1968; Morgan *et al.*, 1975; Poindron y Le Neindre, 1980). Además, la discriminación olfatoria del cordero por la madre involucra mecanismos cuya primera etapa de procesamiento tiene lugar en el bulbo olfatorio. Esta estructura es el primer relevo de información olfatoria capaz de mostrar plasticidad durante el aprendizaje y además está integrada a circuitos cerebrales implicados en la memoria olfatoria (Lévy *et al.*, 1996, Figura 1).

3.2.- Las primeras horas postparto y el desarrollo del periodo sensible.

La capacidad de la hembra para mostrar una conducta materno adecuada y completa en presencia del recién nacido (receptividad materno) no es un estado permanente en los rumiantes, al contrario de lo que se observa en ratones o en ratas con experiencia materno. En experimentos de atracción al líquido amniótico se ha demostrado que dicha receptividad está presente sólo por unas horas alrededor del parto (Figura 2). En la oveja, la conducta materno se puede observar de 2 a 4

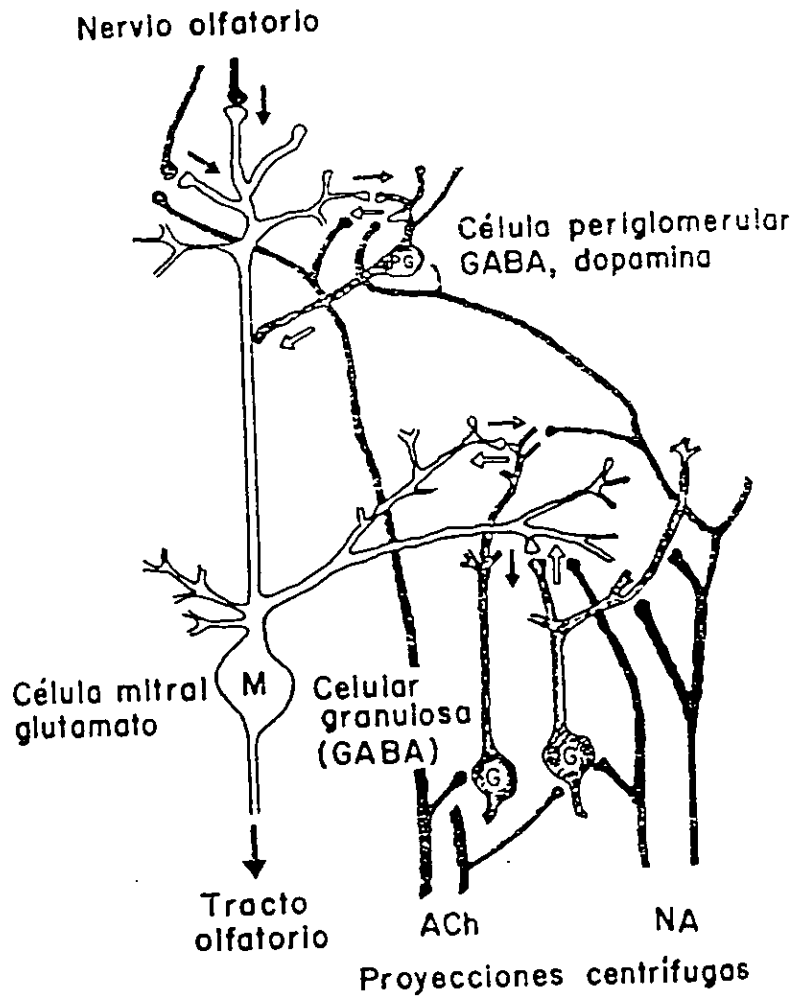


FIGURA 1.- REPRESENTACION ESQUEMATICA DEL BULBO OLFATORIO Y LA DISTRIBUCION CELULAR DE LOS POSIBLES NEUROTRANSMISORES INVOLUCRADOS. Las flechas llenas representan conexiones excitatorias y las vacías conexiones inhibitorias. GABA, ácido γ -aminobutírico; ACh, acetilcolina; NA, noradrenalina. (Tomado de Guevara-Guzman, 1995).

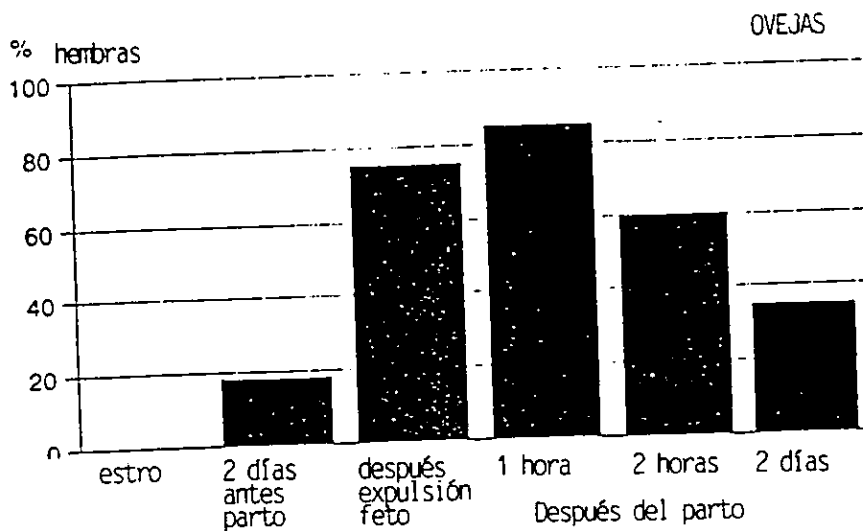
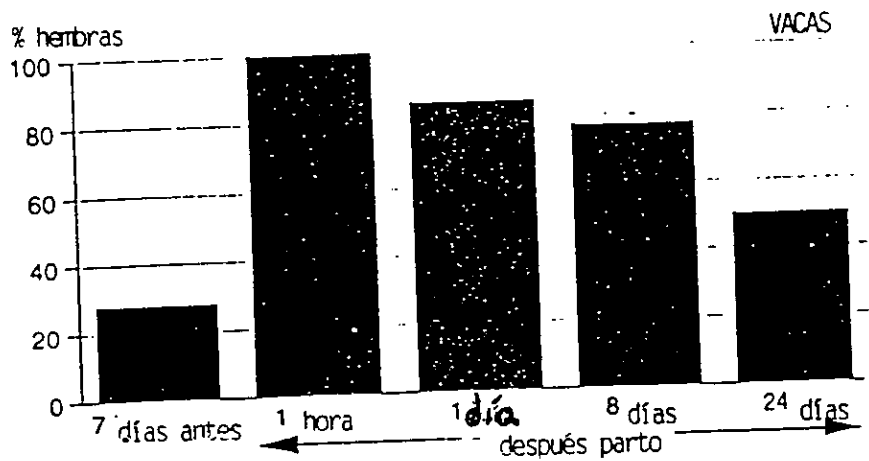


FIGURA 2.- EVOLUCION DE LA ATRACCION HACIA EL LIQUIDO AMNIOTICO DURANTE EL ESTRO Y ALREDEDOR DEL PARTO, EN OVEJAS Y VACAS. Los animales fueron expuestos a una situación de elección alimenticia, donde el alimento estaba contaminado con líquido amniótico o con agua; la atracción fue medida por la proporción de hembras que consumieron por mas de 5 segundos del contenedor con alimento contaminado de líquido amniótico (Lévy, 1985, Lévy, et al., 1993). (Tomado de Nowak, 1998).

horas antes del parto (Arnold y Morgan, 1975), y si la madre es privada de su cordero inmediatamente después del parto, la receptividad maternal desaparece dentro de 4 a 12 horas (Poindron *et al.*, 1979; Poindron y Le Neindre, 1980).

En condiciones normales el recién nacido se queda con su madre y eso permite el desencadenamiento completo y la consolidación de la motivación maternal después del período inmediato al parto. La importancia del contacto madre-cría durante ese período inicial de la relación fue demostrado comparando el mantenimiento de la conducta maternal en ovejas privadas de su cordero en varios momentos después del parto. Como se mencionó anteriormente, la separación madre-cordero en el momento mismo del parto por 12 horas conduce a la desaparición rápida de la conducta maternal. Al contrario, si esta separación se realiza 24 a 48 horas después del parto, la gran mayoría de las madres continúa siendo maternal al reunirse con su cordero, inclusive con una separación de 24 horas (Poindron *et al.*, 1979). Este efecto diferencial de la separación madre-cría en relación con el momento en el cual la separación ocurre, ha conducido a la denominación de “período sensible” o “período crítico” y es el momento inmediatamente postparto, durante el cual ocurre el establecimiento de la conducta maternal. La existencia de un período sensible parece ser un elemento constante de la conducta maternal en la mayoría de los mamíferos estudiados hasta la fecha (Rosenblatt y Siegel, 1981).

3.3. Factores fisiológicos involucrados en la facilitación de la conducta maternal en ovinos.

Fuera del período inmediato antes del parto y de la lactancia, la proporción de hembras que muestran una conducta maternal es muy baja. Por ejemplo, se encontró que durante el celo alrededor del 20% de las ovejas se muestran receptivas a corderos recién nacidos (Poindron y Le Neindre,

1980). Esta receptividad está ausente durante la mayor parte de la gestación y aumenta de nuevo a partir del día 135 de la misma. Pero solamente durante las últimas horas que preceden al parto una proporción significativamente alta de hembras muestran una conducta maternal hacia otros corderos (Arnold y Morgan, 1975). Estos resultados sugieren que determinados factores hormonales al final de la gestación, especialmente el estradiol, desempeñan un papel facilitador sobre la conducta maternal. Estudios posteriores confirmaron estos resultados, indicando también que no es el estado de lactancia asociado con la proximidad del parto, sino el estradiol mismo el que facilita la manifestación de dicha conducta (Le Neindre *et al.*, 1979; Poindron y Le Neindre, 1980, Figura 3). Por ejemplo, la activación de la conducta maternal en ovejas no gestantes requiere de un tratamiento con estradiol (Poindron *et al.*, 1988; Kendrick y Keverne, 1991).

Estas investigaciones mostraron también que los tratamientos hormonales utilizados para la inducción de la conducta maternal no la provocaron de manera completa y específica, indicando que otros factores adicionales están involucrados. Un factor clave para una activación total de esta conducta es la estimulación vaginocervical (EVC), causada por la expulsión del feto en el momento del parto. Por ejemplo, una EVC de 5 minutos aplicada a hembras vacías (no gestantes, ni lactantes) después de un pre-tratamiento con progesterona y estradiol conduce a una manifestación de la conducta maternal rápida y completa (Keverne *et al.*, 1983; Poindron *et al.*, 1988; Kendrick y Keverne, 1991; Kendrick *et al.*, 1992). Además, estos estudios mostraron que la EVC es solamente eficaz en presencia de estradiol. Paralelamente la supresión de la EVC durante el parto, por medio de la anestesia peridural, bloquea el despliegue de la conducta maternal, especialmente en hembras primíparas, es decir, sin previa experiencia maternal (Krehbiel *et al.*, 1987). Varios estudios han analizado el mecanismo de acción de la EVC. La expulsión del feto o la EVC artificial en el caso de un modelo de inducción de la conducta maternal en hembras vacías, provoca una liberación

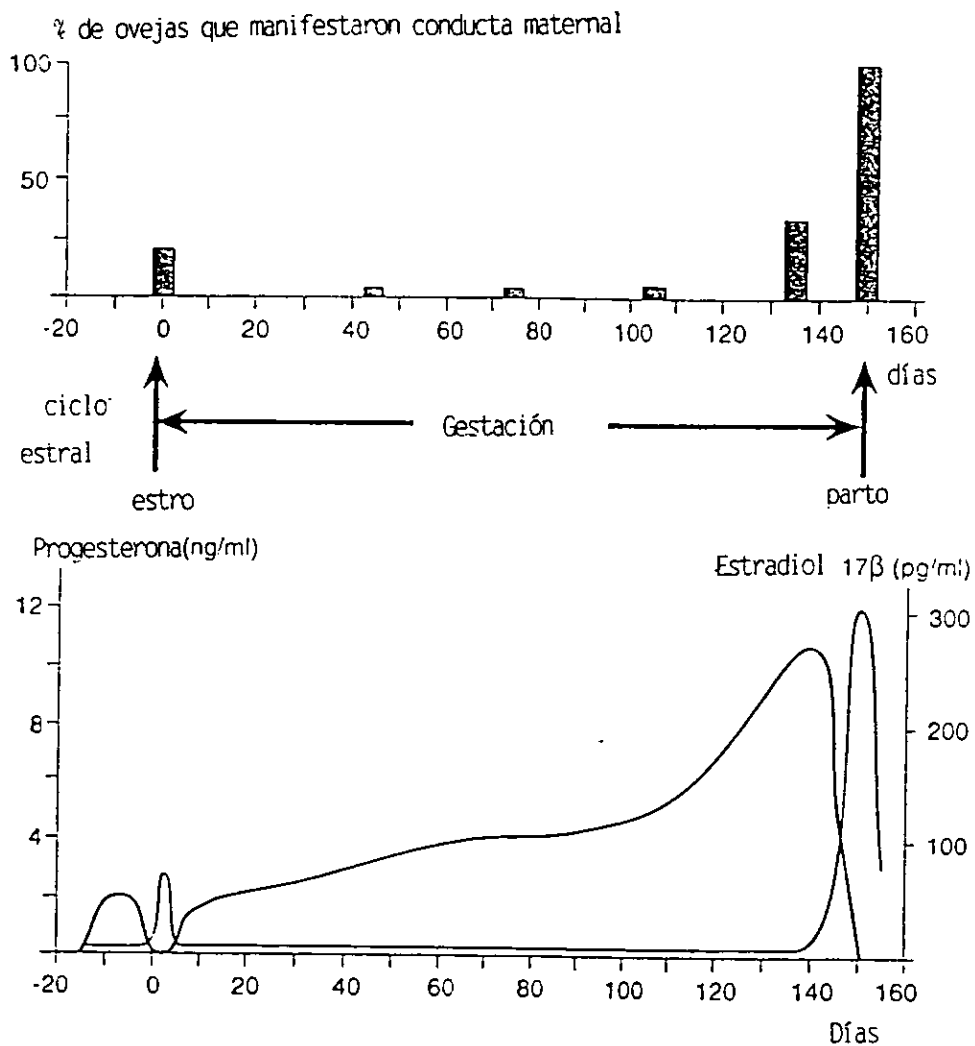


FIGURA 3.- MANIFESTACION DEL COMPORTAMIENTO MATERNAL EN DIFERENTES ETAPAS DEL CICLO REPRODUCTIVO EN LA OVEJA, EN RELACION CON LA CONCENTRACION PLASMATICA DE ESTRADIOL Y DE PROGESTERONA (Poindron y Le Neindre, 1980). Tomado de Nowak, 1998.

intracerebral de oxitocina, lo cual parece ser el factor determinante a nivel central. La oxitocina (OT) es un neuropéptido formado por 9 aminoácidos que incluyen 2 residuos de cisteína que se unen para formar un anillo de 6 aminoácidos; este anillo se conoce con el nombre de ácido tocinoico. Los núcleos cerebrales que primariamente sintetizan este péptido son el núcleo paraventricular, el núcleo supraóptico, el núcleo comisural anterior y el núcleo de la estria terminal (Insel, 1990; Kendrick *et al.*, 1986, 1992 d). Durante el parto ocurre una secreción importante de OT en el líquido cefalorraquídeo, y también durante la EVC artificial (Kendrick *et al.*, 1986). La infusión intracerebral de OT facilita la conducta maternal en ovejas no gestantes (Kendrick *et al.*, 1987) y también contrarresta el efecto inhibitorio de la anestesia peridural (Lévy *et al.*, 1992). Se ha encontrado además que la acción de la OT es facilitada por los opioides y la hormona liberadora de corticotropina (Kendrick y Keverne, 1989; Keverne y Kendrick, 1991), mientras que la administración del antagonista de los opioides naltrexona retrasa el inicio de la conducta maternal en ovejas parturientas primíparas (Caba *et al.*, 1995). Una probable vía de activación de esta liberación es el reflejo de Ferguson, en el cual la estimulación del cervix y de la vagina (y también del pezón) provoca una liberación de OT a la circulación general (Roberts y Share, 1968) y un incremento a nivel central (Kendrick *et al.*, 1988 a). El efecto de la anestesia peridural se puede explicar por una inhibición de dicho reflejo. Además, no se debe descartar la posibilidad de que las contracciones del útero participen por sí mismas en la liberación intracerebral de OT y de la activación de la conducta maternal. Por otra parte, existe la posibilidad de una participación vagal en la liberación intracerebral de OT. El útero es inervado por los nervios pélvico e hipogástrico los cuales, siendo nervios mixtos, llevan información tanto sensorial como motora. Por otra parte, el núcleo del tracto solitario mantiene estrechas conexiones con el núcleo paraventricular, uno de los núcleos que sintetizan la OT. Considerando estos resultados, cabría la posibilidad de que esta vía útero-tallo cerebral formará parte

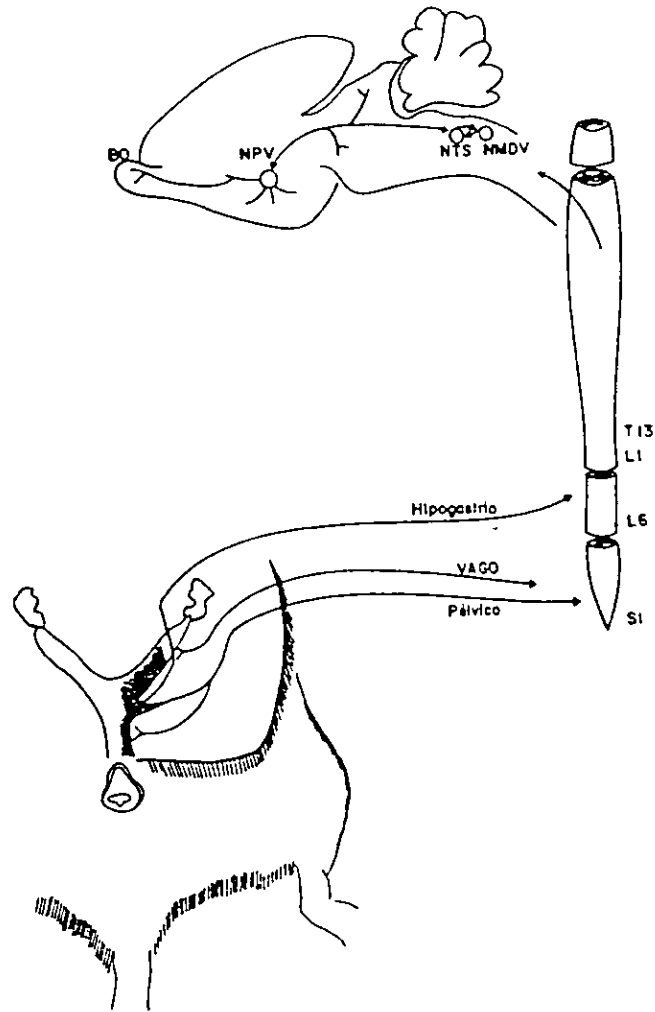


FIGURA 4.- DIBUJO QUE REPRESENTA LA INERVACION UTERINA A TRAVÉS DE LOS NERVIOS PELVICO E HIPOGASTRICO, LOS CUALES ENTRAN A LA MEDULA ESPINAL EN LOS SEGMENTOS LUMBAR A SACRO (L6-S1) Y TORACICO A LUMBAR (T13-L1) RESPECTIVAMENTE, Y LAS POSIBLES CONEXIONES DE ESTA VIA CON EL TALLO Y EL TELEENCEFALO. SE PROPONE QUE LA VIA DEL VAGO ALCANZA EL NUCLEO DEL TRACTO SOLITARIO (NTS) Y DE AHI PROYECTA AL BULBO OLFATORIO (BO), PROBABLEMENTE A TRAVES DEL NUCLEO PARAVENTRICULAR (NPV). NMDV-NUCLEO MOTOR DORSAL DEL VAGO. (Tomado de Guevara-Guzman, 1995).

de la vía refleja necesaria para la liberación de OT durante el parto (Figura 4). Esta vía podría tener cierta importancia, especialmente en especies como la cabra, en la cual la anestesia peridural a nivel caudal no tiene un efecto inhibitor tan marcado como en la oveja (Poindron *et al.*, 1998).

Estos factores fisiológicos también influyen sobre las modalidades sensoriales y la percepción de señales emitidas por el neonato, cuya presencia es importante para el despliegue completo de la conducta maternal (Figura 5).

3.4. Factores sensoriales involucrados en la conducta maternal en ovinos.

Los resultados mencionados demuestran claramente que la facilitación inicial de la conducta maternal en ovinos depende de factores fisiológicos asociados con el parto. Sin embargo, se debe enfatizar que dichos factores están presentes solamente de manera temporal, por lo que la intervención de otros mecanismos es necesaria para asegurar el mantenimiento de la motivación. Entonces, durante este período sensible la madre además adquiere información proporcionada por el cordero, lo que le permite consolidar su motivación de manera más durable.

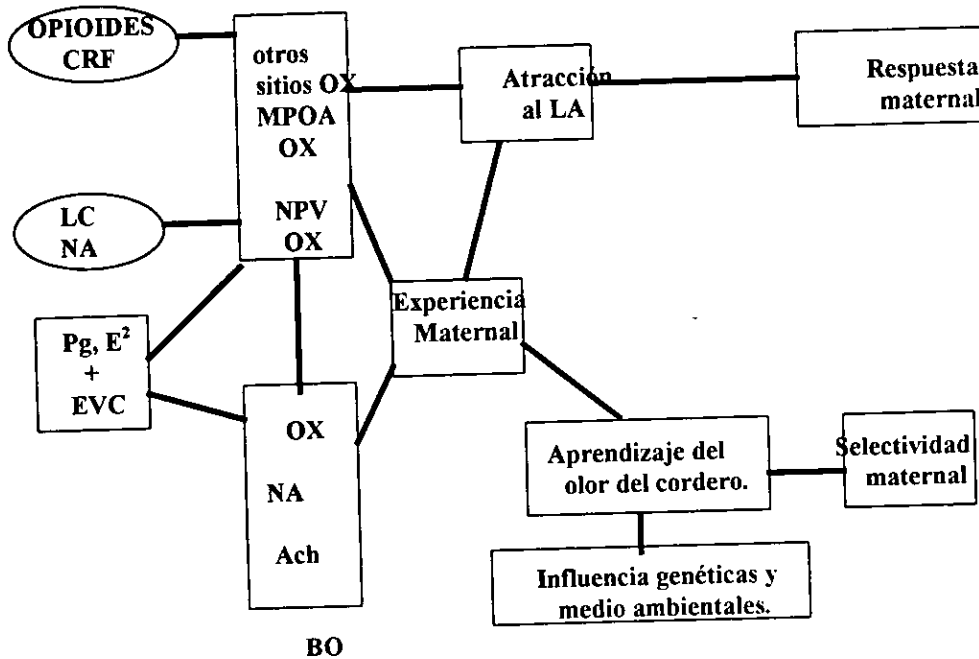
3.4.1.-Papel de las señales olfatorias en la capacidad de reconocimiento del cordero por su madre.

Las ovejas aprenden a reconocer a su cordero muy rápido después del parto (Smith *et al.*, 1966). Después de las 2-4 horas postparto casi todas rechazan a corderos extraños, ya sea agresivamente o impidiendo su acceso a la ubre (Poindron *et al.*, 1980; Lévy *et al.*, 1991). Una situación similar se encuentra en cabras y en vacas: cinco minutos del contacto madre-cría pueden ser suficientes para inducir el rechazo de crías extrañas (Klopfer *et al.*, 1964; Hudson y Mullord, 1977). Está bien documentado que en ovejas y cabras esta conducta selectiva depende de mecanismos

Factores fisiológicos

Factores sensoriales

Conducta



— Relaciones hipotéticas.

FIGURA 5.- ESQUEMA QUE ILUSTR A LOS FACTORES FISIOLÓGICOS Y SENSORIALES INVOLUCRADOS EN EL CONTROL DE LA RESPUESTA MATERNAL Y LA SELECTIVIDAD EN OVEJAS. ACH, ACETIL COLINA; BO, BULBO OLFATORIO, CRF, FACTOR LIBERADOR DE CORTICOTROPINA; EVC, ESTIMULACIÓN VAGINO-CERVICAL; E², ESTRADIOL; LC, LOCUS COERULEUS; LA, LÍQUIDO AMNIÓTICO; MPOA, ÁREA PREÓPTICA MEDIA; NA, NORADRENALINA; PG, PROGESTERONA; PVN, NÚCLEO PARAVENTRICULAR DEL HIPOTÁLAMO; OX, OXITOCINA. (TOMADO DE LÉVY *et al.*, 1996).

olfatorios, puesto que la supresión del sentido del olfato en la hembra antes del parto impide el establecimiento de dicha selectividad (Bouissou, 1968; Baldwin y Shillito, 1974; Morgan *et al.*, 1975; Poindron y Le Neindre, 1980). Así también se sabe que el olfato solamente está involucrado en el reconocimiento cercano y en la aceptación del cordero a la ubre (Poindron, 1976 a; Alexander y Shillito, 1977 a; Alexander, 1978).

El aprendizaje del olor del cordero por su madre está modulado por la EVC. En partos de mellizos, la aceptación de un cordero extraño se facilita si éste se presenta a la madre al mismo momento de la expulsión del segundo feto (Poindron *et al.*, 1980 b). Del mismo modo, la EVC realizada a 2 horas postparto en madres ya selectivas (que sólo aceptan a la ubre a su cordero y rechazan a corderos extraños), resulta en la aceptación del cordero ajeno en un 80 % de los casos (Keverne *et al.*, 1983). La EVC induce la activación del sistema noradrenérgico aferente a los bulbos olfatorios, lo cual es un elemento que facilita la memorización del olor del cordero (Pissonnier *et al.*, 1985; Lévy *et al.*, 1990). Algunos estudios indican que otros factores como la liberación de GABA y acetilcolina en el bulbo olfatorio influyen también sobre este proceso de memorización (Ferreira *et al.*, 1992; Lévy *et al.*, 1995; Ferreira *et al.*, 1999).

En relación a la naturaleza del olor memorizado por la madre, está bien documentado en las ovejas que se trata de un olor individual propio de cada crío (Porter *et al.*, 1991), el cual está determinado principalmente por factores genéticos (Romeyer *et al.*, 1994). La situación parece bastante similar en las cabras (Romeyer *et al.*, 1993). Sin embargo, en condiciones particulares (gemelos monocigóticos, contacto madre-cría de corta duración), el marcaje olfatorio de la cría por medio de la saliva maternal y/o del calostro puede proporcionar fuentes alternativas de discriminación (Gubernick, 1981, Romeyer *et al.*, 1994).

3.4.2.-Papel de las señales visuales y acústicas en la capacidad de reconocimiento del cordero por su madre.

Por otro lado, se ha comprobado que otros sistemas sensoriales están también involucrados en el reconocimiento del cordero por la madre. Se conoce que tanto las señales visuales como auditivas recibidas del cordero son útiles sobre todo en el reconocimiento a distancia, y el papel de cada una de esas señales aumenta a lo largo de la lactancia (Alexander y Shillito, 1977a, b). La oveja es capaz de reconocer a su cría a las tres semanas de nacida a través de las vocalizaciones y a una distancia de 10 m, como lo mostró en un estudio de discriminación de grabaciones de balidos de corderos propios y extraños (Poindron y Carrick, 1976). Eso indica que las señales acústicas son suficientes para el reconocimiento del cordero a distancia y a esa edad, en ausencia de señales olfatorias y visuales. Pero se ha encontrado que hay una variación en las vocalizaciones emitidas por el cordero, debido a la edad, y por lo tanto esto podría ocasionar que la oveja no sea capaz de distinguir adecuadamente a su cría cuando ésta se encuentra fuera del campo visual a una edad menor (Shillito-Walser, 1978).

De esta manera, la visión juega un papel importante en el reconocimiento del cordero por la madre y esta vía sensorial parece tener un papel mayor en corderos jóvenes. Este reconocimiento visual del cordero por su madre está aparentemente basado en señales provenientes de la cara y las patas delanteras (Alexander y Shillito, 1977 b).

Además de la interacción entre los distintos factores sensoriales que participan en el reconocimiento de la cría por su madre, hay otros factores de tipo ambiental que afectan dicho reconocimiento. Por ejemplo, los animales que pastorean en campo abierto, son más hábiles para reconocer a su congénere (madre o cría), que aquellos que han sido mantenidos bajo condiciones de encierro. De aquí se puede concluir que las condiciones del medio espacial pueden influir en la habilidad de los animales para discriminar a sus congéneres a distancia con la ayuda de la vista y el

oído, mientras que el reconocimiento olfatorio de la cría por su madre no parece alterarse (Poindron y Schmidt, 1985). Por lo tanto, existe la posibilidad que el aprendizaje olfatorio sea una etapa primaria esencial en el proceso de reconocimiento maternal y podría ayudar al desarrollo ulterior de un reconocimiento del cordero por otros sentidos, dependiendo de las condiciones ambientales (Poindron y Schmidt, 1985).

Sin embargo, no existen datos para excluir totalmente que la comunicación vocal pueda ser un elemento clave para el reconocimiento temprano del cordero. Por ejemplo, varios estudios han demostrado que la actividad vocal de la madre y el cordero es muy intensa durante las primeras horas que siguen al parto (Nowak, 1990 a, Dwyer *et al.*, 1998). Durante las primeras 2 horas después del parto tanto los balidos bajos como las altas aumentan, predominando más la emisión de los bajos. Posteriormente, la actividad vocal tanto de la oveja como del cordero disminuye, aunque las vocalizaciones altas emitidas por el cordero son mayores a las emitidas por la oveja en los siguientes 5 días después del parto. También se puede observar que la emisión de vocalizaciones de la oveja comienza a incrementarse con la aparición de los primeros signos de parto. Al parecer se sugiere que en esta etapa hay una estimulación vocal por parte de la oveja hacia el feto, lo cual podría más tarde permitirle reconocer las vocalizaciones de su madre. Esto sugiere que en la oveja, como en otros mamíferos, se puede inducir un aprendizaje temprano a nivel acústico en la cría (Nowak, 1995 b, información no publicada).

De manera general, se puede enfatizar que los diferentes estudios hechos sobre la evaluación del reconocimiento sensorial de la cría por su madre, han demostrado el papel tanto del olfato como la vista y el oído están implicados en este reconocimiento. Sin embargo, se debe mencionar también que dichos estudios no han aclarado del todo el papel de cada sentido por separado, ni se ha

investigado a partir de qué momento, después del parto, cada uno de ellos comienza a intervenir y tener un papel importante.

Por ejemplo, en el caso específico del reconocimiento acústico entre la madre y la cría, a pesar de que se ha demostrado una gran actividad vocal entre ellos, dentro de las primeras 2 horas después del parto, aún no se ha determinado con exactitud en qué momento ese reconocimiento queda establecido y tampoco se conoce la dinámica por la cual ocurre. Finalmente, aún no es muy claro si el establecimiento del reconocimiento olfatorio de la cría por su madre, que es una de las características más estables de la conducta maternal en ovejas, sea importante o no para el aprendizaje de otras características sensoriales del cordero (Figura 6).

3.5.- La conducta del recién nacido y el desarrollo del reconocimiento de la madre.

3.5.1.- Desarrollo del sistema sensorial del cordero antes y después del parto.

La necesidad de coordinar el sistema muscular y esquelético en el momento del nacimiento es obvia. Una necesidad similar existe para el sistema sensorial, el cual tiene que atravesar rápidamente la barrera a los estímulos nuevos del ambiente exterior durante el nacimiento.

Por una parte, el sentido del tacto está bien desarrollado y un ligero toque en la cara del animal es suficiente para iniciar el reflejo de búsqueda y levantamiento de la cabeza, el cual es necesario inmediatamente después del parto. Dentro de la primera media hora del nacimiento este ligero toque es también utilizado para iniciar una serie completamente diferente de comportamientos innatos, asociados con el reflejo de succión (Vince y Billing, 1986). El gusto también está ya desarrollado en el feto del cordero alrededor del día 100 y hay evidencias circunstanciales y experimentales con respecto al desarrollo olfatorio, el cual está asociado con el reconocimiento del

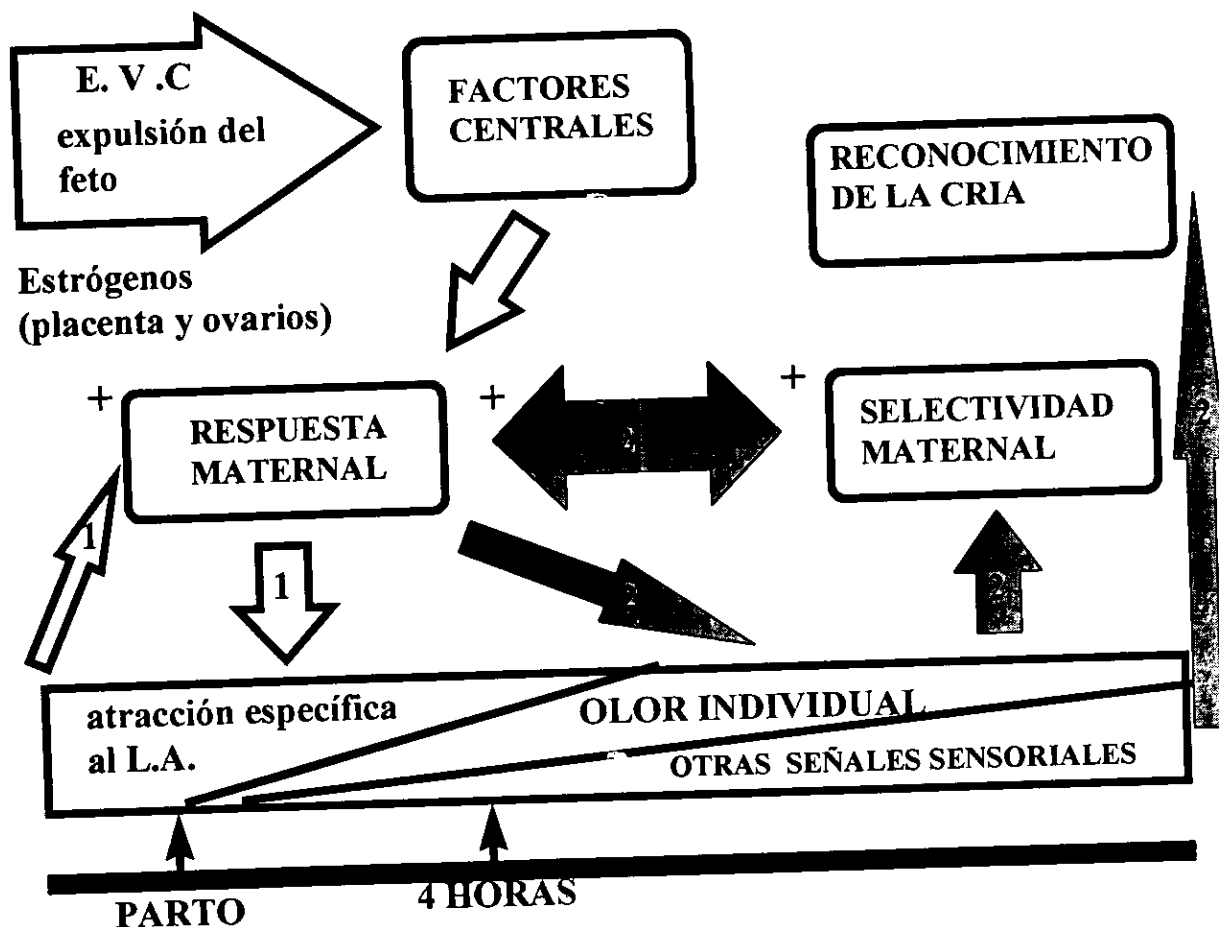


FIGURA 6.- ESQUEMA QUE ILUSTR A LA INTERACCION ENTRE LOS FACTORES FISIOLÓGICOS Y SENSORIALES EN EL CONTROL DE LA RESPUESTA MATERNAL INMEDIATAMENTE AL PARTO (1); Y DESPUES DEL ESTABLECIMIENTO DEL ENLACE MATERNAL SELECTIVO (2). L. A. = LIQUIDO AMNIOTICO; E.V.C.: ESTIMULACION VAGINOCERVICAL. (Adaptado de Le Neindre y Poindron, 1990). (Modificado de Poindron et al., 1993).

fluido amniótico (Vince, 1993). Por ejemplo, se ha demostrado que experiencias olfatorias *in útero* pueden modificar la conducta del cordero después del parto (Schaal *et al.*, 1991). Antes del nacimiento, la vía visual está casi con seguridad funcional, pero la experiencia visual es improbable (Bradley y Mistretta, 1975). El feto del cordero tiene un sistema auditivo funcional el cual, por ejemplo, recibe sonidos de la alimentación de la madre y movimientos del tracto alimentario. Han sido grabados algunos sonidos perceptibles dentro de la madre, como es el caso de los sonidos intestinales con 85 decibeles de intensidad y 900 Hz de frecuencia, los sonidos de ingestión de agua y los movimientos de la oveja. Asimismo, se ha reportado que el feto ovino es capaz de percibir algunos sonidos sencillos como el de una campana, lo cual podría además influir sobre su conducta postnatal (Vince *et al.*, 1982).

Las primeras horas de vida del cordero.- Una vez expulsado del útero, el recién nacido sacude su cabeza y da varios jadeos, inspirando antes de establecer una respiración regular. Dentro de los primeros minutos de nacimiento el cordero muestra pequeños movimientos de la cabeza, cuello y extremidades. El reflejo de levantar la cabeza ha sido demostrado existir *in útero* y después del parto se activa por los lamidos de la madre en la cara del cordero, lo cual a su vez estimula reflejos preceptivos en el cuello (Vince, 1993).

La frecuencia de estos movimientos coordinados se incrementa dramáticamente conforme avanza el tiempo, ya que usualmente dentro de los primeros 60 minutos el neonato se levanta y generalmente emprende en un proceso de búsqueda de la ubre, el cual está bien organizado y termina normalmente con un amamantamiento exitoso (Poindron *et al.*, 1996).

El tiempo necesario para levantarse y alcanzar la ubre varía gradualmente entre razas (Slee y Springbett, 1986). Por ejemplo, aunque los corderos de la raza Southdown y Merino se incorporan

más rápidamente, son lentos para localizar la ubre. Por otro lado, la rapidez y el éxito de localizar la ubre difieren de manera marcada entre las razas British Hill y Feral. En cambio, al comparar razas de climas menos fríos no se encontraron diferencias en el tiempo que tardaron los corderos para incorporarse, alcanzar la ubre y finalmente amamantarse. En conjunto, esto demuestra que existe variabilidad en las habilidades motrices de los corderos de distintas razas.

También la experiencia maternal afecta dichas habilidades en los corderos. Por ejemplo los corderos hijos de ovejas primíparas (sin partos anteriores), son más lentos en alcanzar la ubre, que aquellos corderos de madres múltiparas, en tanto que los corderos de parto doble son más lentos en ese aspecto que los corderos de parto sencillo (Poindron *et al.*, 1996).

Estimulación sensorial del neonato.- La presencia de la madre provee una amplia variedad de estímulos al recién nacido. Las investigaciones hechas por Vince *et al.*, (1985) han generado evidencias de que dichos estímulos están asociados con la incorporación del cordero y la búsqueda de la ubre; los estímulos obvios que la madre provee están relacionados con la visión, el oído, el tacto y el olfato.

La presencia de la madre o de un maniquí de una oveja, tiene un efecto regulador de la conducta del recién nacido. Por un lado, tiene una acción tranquilizante general sobre los corderos en cuanto a su emisión de balidos. Asimismo, la emisión de balidos bajos de parte de la madre ocasiona efectos similares sobre el cordero. También la presencia de la madre es un estímulo para el cordero que le ayuda a levantarse (Alexander y Williams, 1966, Nowak, 1990 a). La madre puede ser considerada como un modelo compuesto de varios estímulos para el recién nacido, ya que representa un gran objeto visual el cual puede ser estacionario o móvil y también provee estímulos táctiles y auditivos. Por ejemplo, cuando se evaluó la importancia de estas estimulaciones sensoriales por

separado, se observó que hubo diferentes efectos sobre los corderos. Los resultados sugieren que la oveja representa un gran objeto visual que inicialmente modula el progreso de incorporación del cordero, aún cuando se trate de un modelo estacionario, a través de estímulos táctiles y auditivos. La estimulación táctil por los lamidos maternos tiende a retrasar la actividad locomotriz en los corderos, mientras que las vocalizaciones la estimulan (Vince, 1993). Además, los lamidos en ciertas partes del cuerpo, como la región anal, pueden tener efectos muy específicos, puesto que la madre limpia el área perineal del cordero mucho más que otras áreas durante la primer hora de vida. Esto estimula al cordero e intensifica la actividad asociada con la búsqueda de la ubre, lo cual a su vez aumenta la actividad de la oveja.

Las diferencias de temperatura entre el vellón y la ubre, así como la textura de ésta, son señales adicionales importantes para la localización del pezón (Vince, 1993). Por otra parte, el rápido éxito de los primeros intentos de amamantamiento del cordero son sumamente importantes para el buen desarrollo de la conducta de amamantamiento. En efecto, los corderos que no logran tener acceso a la ubre en las primeras horas de su vida muestran rápidamente una reducción de su actividad de búsqueda (Alexander y Williams, 1966). Finalmente, se ha notado en la oveja una estrecha correlación entre la capacidad de los corderos a amamantarse con éxito y su temperatura rectal: los corderos con temperaturas rectales menores de 26 grados no localizan la ubre, mientras que los que lo logran, casi siempre tienen temperaturas de 37 grados ó más (Holmes, 1976; Slee y Springbett, 1986). En este sentido, la limpieza del líquido amniótico que cubre al recién nacido, por el lamido maternal, evita una pérdida importante de calor que puede ser crítica en condiciones ambientales adversas. Por consiguiente, esta conducta favorece también el éxito de los primeros intentos de amamantamiento.

Finalmente, varios factores que no están directamente relacionados con la conducta de la madre pueden también influir sobre el desarrollo del comportamiento del recién nacido, como son la facilidad del parto, la raza, el peso al nacer, el tamaño de la camada y las condiciones ambientales (Slee y Springbett, 1986; Poindron *et al.*, 1996). Los partos distócicos, pueden conducir a un estrés en el feto y a lesionar el cerebro, lo que retrasa el desarrollo conductual del recién nacido y puede estar asociado con un mayor nivel de mortalidad (Alexander, 1984). Diversos estudios de razas ovinas prolíficas han analizado la interacción entre el tamaño de la camada y el peso del cordero sobre la actividad locomotriz y la búsqueda de la ubre por parte del cordero (ver Poindron *et al.*, 1996).

3.5.2.- Capacidad de reconocimiento de la madre por su cordero.

Las primeras ingestiones de calostro representan una etapa importante para el desarrollo conductual de la cría, no solamente para asegurar su nutrición, sino también para el desarrollo de un vínculo con su madre. A pesar de que la madre establece una conducta maternal selectiva con bastante rapidez, la consolidación del vínculo depende también del cordero. Las estimulaciones visuales, táctiles, acústicas y olfatorias proporcionadas por la madre influyen no solamente sobre la actividad del cordero y la búsqueda de la ubre, sino también sobre su vinculación hacia la madre. Aunque por mucho tiempo se consideró que el cordero necesitaba varios días para aprender a reconocerla (Arnold *et al.*, 1975). Los resultados más recientes muestran que los corderos de 12 a 24 horas de edad ya pueden discriminar entre su madre y una madre extraña, aunque solamente de cerca (Nowak *et al.*, 1987; Nowak y Lindsay, 1990). Resultados similares han sido reportados en cabras (Lickliter y Heron, 1984). Además, las investigaciones en ovinos mostraron que el sexo, el genotipo

del cordero y el tamaño de la camada son factores que influyen de manera significativa sobre la rapidez con la cual el cordero aprende a reconocer a su madre (Nowak y Lindsay, 1990; Poindron *et al.*, 1993). Adicionalmente, la capacidad de discriminación del cordero se incrementa rápidamente en los primeros días de su vida (Nowak, 1990 b) y los resultados recientes sugieren que el proceso de amamantamiento desempeña un papel vital en el desencadenamiento del vínculo hacia la madre (Nowak, *et al.*, 1997).

Se sugiere que el oído juega un papel más importante a medida que el cordero crece, en tanto que la importancia de la vista disminuye. Pero cuando los animales son privados de ambos sentidos la proporción de reconocimiento es muy baja (Arnold *et al.*, 1975). Por ejemplo, se ha demostrado que el reconocimiento es más rápido cuando la oveja se encuentra a la vista del cordero y disminuye cuando está oculta (Shillito-Walser, 1975; Alexander, 1977). El cordero también es capaz de reconocer a su madre por la apariencia, cuando éste tiene 3 semanas de edad, pero dicho reconocimiento no es muy efectivo cuando el cordero es más joven (Alexander y Shillito, 1978 a, b). Se puede apreciar que los corderos pueden utilizar señales visuales y auditivas, provenientes de la madre para reconocerla, aunque sólo se ha demostrado cuando los corderos tienen varios días o semanas de edad. Por ejemplo, en un estudio se demostró que a la edad de 50 días, los corderos son capaces de reconocer las vocalizaciones de su madre, a pesar de que éstas no estaban visibles, y también se ha observado que dicha habilidad es más efectiva en algunas razas que en otras (Shillito-Walser, 1980). Este último resultado podría relacionarse con la existencia de una variación de las vocalizaciones entre individuos, que pudiese estar alterada por el genotipo del animal (Shillito-Walser *et al.*, 1982).

Quizás las características de las vocalizaciones de la madre determinen el éxito del reconocimiento acústico por el cordero, en vez de la habilidad que tenga el cordero de aprender a

escuchar, pero se necesitan estudios más profundos al respecto para probar con claridad esta hipótesis. Por otro lado, también se sugiere que la actitud de la oveja ante la respuesta a un balido de su cordero, podría en un momento dado ayudar al cordero a identificarla (Shillito *et al.*, 1982).

Estos estudios indican que el cordero aprende a reconocer su madre de manera progresiva, primero por la visión y luego por el oído. Sin embargo, estudios recientes dedicados al análisis de la capacidad temprana (< 24 horas) del cordero para reconocer a su madre, sugieren que ya a esta edad, el cordero puede discriminar a su madre y que este proceso depende en parte del sentido del oído. Los corderos con 12 a 24 horas de vida son capaces de reconocer a su madre a distancias cortas, pero no a una distancia de 6m (Nowak *et al.*, 1987). Estos resultados indican claramente que 12 horas después del nacimiento muchos corderos son atraídos por la oveja y pueden distinguir entre su madre y una extraña. Por lo tanto se puede inferir que el recién nacido tiene todos los mecanismos necesarios para un reconocimiento rápido de la madre, aunque los mecanismos por los cuales el cordero de esta edad distingue a su madre aún no han sido completamente determinados.

Si el cordero no elige adecuadamente a mayor distancia, entonces no discrimina sobre la base de emisión de las vocalizaciones de la madre cuando es separada de su cría, si bien el cordero es capaz de hacer dicho reconocimiento a una edad más avanzada (Nowak *et al.*, 1987; Nowak, 1991). Así también, si la oveja emite balidos bajos cuando el cordero la encuentra, esto puede proveer al cordero una señal que le indique elección correcta. El cordero ha sido expuesto previamente a una gran cantidad de balidos bajos y por lo tanto debería ser capaz de reconocerlos fácilmente cuando los escucha. El sentido del oído juega un papel importante en el reconocimiento de la madre. Por ejemplo, se encontró que los corderos con actividad vocal mayor durante los primeros 30 minutos de su vida, aprenden más rápido a reconocer a su madre. Además, los corderos del genotipo Border Leicester x Merino vocalizan más que los Merinos puros y también reconocen más rápido a su madre

(Nowak *et al.*, 1987, Nowak, 1990 b). Esto no excluye la participación del sentido de la vista en la localización de la madre, como se ha demostrado en otros resultados de privación de dichas señales (Nowak, 1991). Al igual que los cabritos (Lickliter y Heron, 1984), los corderos también parecen reconocer a su madre a temprana edad y pueden así desempeñar un papel importante en la formación de enlaces afiliativos la misma.

En conclusión tanto el sentido visual como el auditivo, están involucrados en la discriminación de la madre por el cordero, ambos en una situación de elección cercana, en los primeros días después del parto, y a distancia, cuando los corderos son más grandes (Nowak, 1991). Según estos mismos resultados, el olfato juega un papel muy limitado en estas condiciones, y la supresión del mismo no afectó la capacidad del cordero para elegir a su madre (Nowak, 1991). Sin embargo, no se puede excluir totalmente un reconocimiento por el sentido del olfato, lo cual sería además consistente con el hecho que los corderos eligen a su madre solamente de cerca en el primer día de vida. De igual forma el recién nacido tiene la capacidad de responder de manera diferente a olores de su madre y a los de madres ajenas (Vince, 1993), lo cual es también consistente con la posibilidad de un reconocimiento olfatorio en la situación experimental de Nowak. Pero no se puede excluir que la supresión del olfato en el cordero sea compensada por otros sentidos. En el estudio de Nowak (1991), es posible que la anosmia no haya sido completa y que la prueba para comprobar la presencia de la anosmia tradujo mas bien una anestesia del sistema trigeminal que de la mucosa olfatoria.

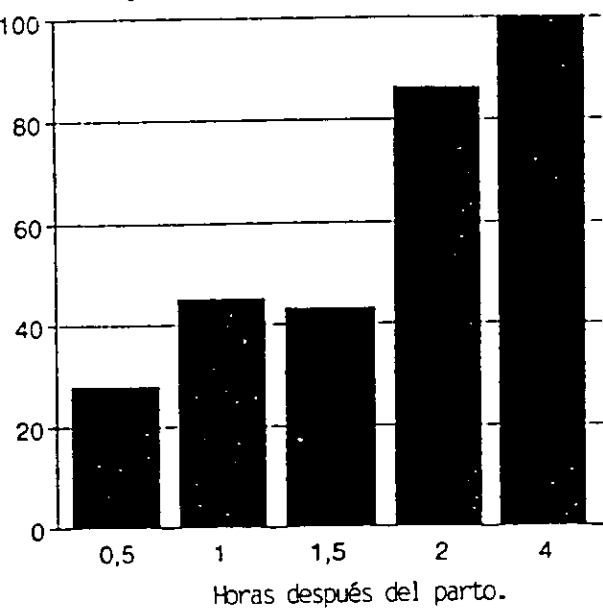
Tampoco se puede excluir que la capacidad de los corderos para elegir a su madre, en un sistema de prueba experimental como el desarrollado por Nowak *et al.*, (1987) sea en parte controlado por otros factores que no involucren un proceso de reconocimiento de la madre. Por ejemplo, la conducta de la madre propia puede ser diferente a la de la madre ajena y además puede cambiar al acercarse el cordero. En este momento la madre puede mostrar signos de aceptación poco

perceptibles por un humano (frecuencia de balidos bajos o cambios en el patrón de comunicación vocal, posición de la cabeza, poca agitación, etc.), los cuales pueden ser atractivos para el cordero sin necesidad de una identificación de las características individuales. Al contrario, la madre ajena puede mostrar signos de rechazo (balidos altos, amenazas, agitación), cuya manifestación podría reforzar la tendencia del cordero a dirigirse hacia su madre.

Algunos factores como el tamaño de la camada pueden influir sobre la habilidad del cordero para discriminar a su madre. Por ejemplo algunos estudios han demostrado que dicha habilidad en corderos de parto doble, a una edad de 12 horas, es menor que en corderos de parto sencillo. Sin embargo, estos resultados no pudieron ser replicados en otras condiciones (Nowak, comunicación personal). El desarrollo de un reconocimiento de la madre está relacionado con la sobrevivencia de dichos mellizos a los 7 días de vida y el comportamiento del recién nacido juega un papel importante en su sobrevivencia. Así, bajo condiciones espaciales extensivas, la unidad de cohesión madre-cría es una clave importante para el éxito reproductivo, especialmente en ovejas que tienen más de una cría. Sin embargo, hay poca información para explicar cómo el comportamiento y las condiciones nutricionales interactúan sobre la oveja y sus gemelos, durante las primeras horas después del parto para formar enlaces selectivos muy fuertes (Nowak y Lindsay, 1992). El tamaño de la camada puede influir en este tipo de reconocimiento ya que los corderos separados de sus madres y puestos en un corral de observación, junto con su hermano gemelo de la misma edad, redujeron su actividad vocal. Esto significa que la presencia de un congénito de la misma edad, dentro del lugar de prueba, constituye un contexto menos estresante para el cordero aislado de su madre, y la presencia de un gemelo tiene un efecto favorable sobre la reducción del número de balidos emitidos debido a la separación de la madre. (Nowak, 1995 b información no publicada).

En conjunto, la mayoría de los estudios realizados en corderos sobre el reconocimiento de su madre fueron hechos a edades muy posteriores al parto y a excepción de los trabajos de Nowak, existen pocos estudios a temprana edad. Una situación similar existe en cuanto a la madre, puesto que solamente el reconocimiento olfatorio del cordero ha sido estudiado en detalle en los primeros días postparto (Figura 7). Tomando en cuenta el posible papel de la comunicación vocal temprana en la formación del vínculo madre-cría y las interrogantes que aún quedan en cuanto a los mecanismos de elección de la madre por su cordero recién nacido, surge el interés de investigar más a fondo las aptitudes tempranas de reconocimiento tanto de la oveja como del cordero, así como la participación de la comunicación acústica temprana en aquellos procesos.

% de ovejas que reconocieron a su cordero a la ubre



% de corderos que reconocieron a su madre

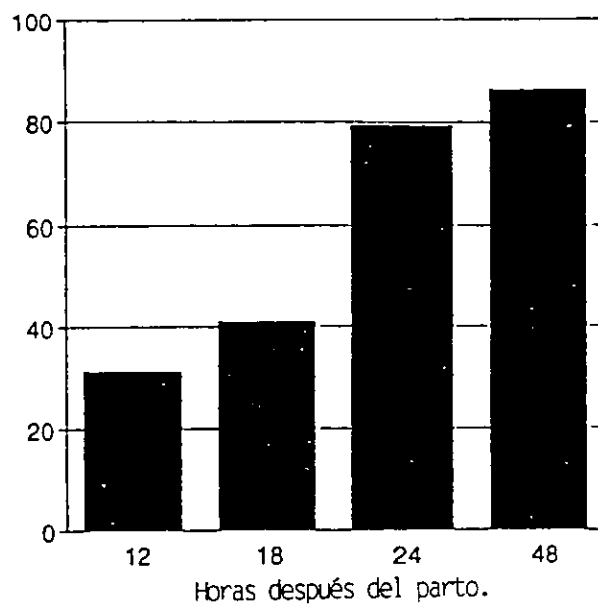


FIGURA 7.- DINAMICA DEL RECONOCIMIENTO MUTUO MADRE-CRIA EN LOS OVINOS.
A LA IZQUIERDA: PORCENTAJE DE OVEJAS QUE ACEPTARON A SU CORDERO DURANTE EL TRANCURSO DE UNA PRUEBA DE ACEPTACION A LA UBRE, (Poindron y Le Neindre, 1980).
A LA DERECHA: PORCENTAJE DE CORDEROS QUE HICIERON UNA ELECCION CORRECTA, EN UNA PRUEBA DE ELECCION DOBLE ENTRE SU MADRE Y UNA MADRE EXTRAÑA (Nowak et al., 1990). (Tomado de Nowak, 1998).

PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

OBJETIVOS

HIPOTESIS

PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

En la oveja, el sentido del olfato tiene un papel primordial en el desarrollo del reconocimiento del recién nacido (1). Sin embargo, no se conoce cómo otros elementos sensoriales tales como la visión y el oído pueden participar en dicho reconocimiento durante los primeros días postparto. En particular, no se conoce el papel de la actividad vocal de la madre y del cordero durante el proceso de elección entre dos corderos en etapas tempranas. Por consiguiente, se propone estudiar la capacidad de la oveja para elegir correctamente a su cordero en los primeros días postparto en la ausencia de señales olfatorias. Adicionalmente, nos proponemos investigar si la privación del aprendizaje olfatorio antes del parto, y por consiguiente la falta de selectividad a la ubre, afecta el desempeño del reconocimiento por los otros sentidos.

Por otra parte, en el cordero tampoco se conocen los mecanismos que le permiten discriminar a su madre de una ajena durante el primer día de vida. Por lo tanto, también se plantea investigar si la ausencia de una conducta maternal selectiva afecta la capacidad discriminatoria del cordero.

Tomando en cuenta lo anterior, se analizó la dinámica de reconocimiento mutuo entre la madre y el cordero durante los primeros días postparto, las posibles consecuencias de la anosmia maternal sobre dicho reconocimiento, así como el papel de la actividad vocal durante el proceso de reconocimiento.

(1) El significado del término "reconocimiento" puede variar ampliamente dependiendo del punto de vista considerado. Puede referirse a la capacidad de un animal a mostrar una preferencia adquirida, sin que se haga una referencia a un proceso mental particular subyacente, o al contrario referirse de manera mucho más restringida a procesos que involucran una representación mental. En el presente trabajo, nos limitaremos a la interpretación más amplia que es la de una preferencia adquirida, salvo si se especifica de otra manera.

OBJETIVOS

Objetivo general

Estudiar la capacidad temprana de reconocimiento mutuo en la oveja y su cría; evaluar los efectos de la anosmia maternal en dicha capacidad y evaluar el papel de la actividad vocal.

Objetivos específicos

- Estudiar la capacidad temprana de la madre para discriminar a su cordero sin la ayuda de señales olfatorias.
- Analizar los mecanismos implicados en el reconocimiento de la madre por el cordero durante el primer día de vida.
- Estudiar los efectos de la anosmia maternal sobre la capacidad de discriminación mutua en la madre y el cordero.
- Investigar el papel de la actividad vocal sobre el proceso de reconocimiento mutuo en la oveja y el cordero.

HIPOTESIS

- 1.- El reconocimiento de la cría por su madre intacta se puede dar sin la ayuda de señales olfatorias desde el primer día de vida del cordero (Fase I, primera parte).
- 2.- El establecimiento de una conducta maternal selectiva, por medio de un reconocimiento olfatorio del cordero, es una condición preliminar necesaria para el desarrollo posterior de un reconocimiento a través de señales visuales y/o acústicas (Fase I, segunda parte).
- 3.- En el cordero, la capacidad temprana de elección de la madre por su cría es debida al reconocimiento de características físicas individuales de la madre (Fase II).

OBJETIVOS

Objetivo general

Estudiar la capacidad temprana de reconocimiento mutuo en la oveja y su cría; evaluar los efectos de la anosmia maternal en dicha capacidad y evaluar el papel de la actividad vocal.

Objetivos específicos

- Estudiar la capacidad temprana de la madre para discriminar a su cordero sin la ayuda de señales olfatorias.
- Analizar los mecanismos implicados en el reconocimiento de la madre por el cordero durante el primer día de vida.
- Estudiar los efectos de la anosmia maternal sobre la capacidad de discriminación mutua en la madre y el cordero.
- Investigar el papel de la actividad vocal sobre el proceso de reconocimiento mutuo en la oveja y el cordero.

HIPOTESIS

- 1.- El reconocimiento de la cría por su madre intacta se puede dar sin la ayuda de señales olfatorias desde el primer día de vida del cordero (Fase I, primera parte).
- 2.- El establecimiento de una conducta maternal selectiva, por medio de un reconocimiento olfatorio del cordero, es una condición preliminar necesaria para el desarrollo posterior de un reconocimiento a través de señales visuales y/o acústicas (Fase I, segunda parte).
- 3.- En el cordero, la capacidad temprana de elección de la madre por su cría es debida al reconocimiento de características físicas individuales de la madre (Fase II).

FASE EXPERIMENTAL

**I.- ESTUDIO DE LA CAPACIDAD DE RECONOCIMIENTO DEL
CORDERO POR SU MADRE DURANTE EL PRIMER DIA
POSTPARTO Y SIN LA AYUDA DE SEÑALES OLFATORIAS.**

PRIMERA PARTE.- ESTUDIO DE LA CAPACIDAD DE RECONOCIMIENTO DEL CORDERO POR SU MADRE INTACTA, SIN LA AYUDA DE SEÑALES OLFATORIAS A 8, 12 Y 24 HORAS DESPUÉS DEL PARTO.

El objetivo de esta primera parte del trabajo fue determinar la capacidad de reconocimiento del cordero por su madre en ovejas intactas, durante el primer día después del parto, en una situación de prueba donde las señales olfatorias no podían ser utilizadas, (debido a que había al menos 1 metro de separación entre la oveja y los corderos). Se ha demostrado que el olor individual del cordero no difunde a más de 0.25 m., inclusive con una corriente de aire a una velocidad de 1 m. / seg. (Alexander y Shillito, 1977 a; Alexander, 1978). La hipótesis planteada es que las ovejas tempranamente después del parto deben ser capaces de reconocer a su cría sin ayuda de señales olfatorias.

Se llevaron a cabo dos experimentos simultáneos, uno en México y otro en Francia con el equipo del Dr. Nowak, Dr. Lévy y el M.C. Ferreira del Laboratorio de Comportamiento Animal (CNRS/INRA, Nouzilly). Estos trabajos se hicieron de manera conjunta.

Experimento 1.- Estudio realizado en México.

MATERIAL Y MÉTODOS

Animales y condiciones de mantenimiento

Esta fase se llevó a cabo en las instalaciones de la Facultad de Estudios Superiores Cuautitlán, U.N.A.M, Estado de México. Las condiciones climáticas fueron las que prevalecientes en esta zona en los meses de enero y febrero (invierno, con una temperatura que oscilaba entre los -3 a 25 grados centígrados). Se utilizaron ovejas Rambouillet multiparas (con más de un parto previo), de

aproximadamente 3 a 5 años de edad y en promedio 55 kg. de peso, así como sus corderos. Los animales pertenecían a un rebaño de 50 ovejas cuya reproducción había sido sincronizada con esponjas vaginales impregnadas con acetato de medroxiprogesterona (Depoprovera*, Laboratorios Upjohn, 50 mg. por animal), seguido por una inyección de gonadotropina sérica de yegua gestante (PMSG, Foligón*, Laboratorios Intervet, 400 u.i. por animal, al retirar la esponja) para inducir la ovulación. La duración promedio de gestación fue de 149 días \pm 3 días.

Durante y después de la gestación los animales fueron alimentados de acuerdo a sus requerimientos nutricionales según su estado fisiológico, de acuerdo a (NRC, 1981), con heno de alfalfa, alimento concentrado, minerales y agua a libre acceso.

A los 130 días de gestación, el rebaño fue colocado en un corral techado para los partos. A partir de este momento las ovejas estuvieron bajo un esquema de alimentación controlado, donde la disposición del alimento se limitaba a dos horas durante el día (12:00 a 14:00 hrs.), lo que ocasiona la concentración de partos durante las horas de luz del día (Gonyou y Cobbs, 1982; Soto comunicación personal). Aproximadamente tres días antes del primer parto previsto comenzó la supervisión del rebaño.

Manejo al parto

A los primeros signos de parto (contracciones regulares y/o ruptura de la bolsa amniótica), se armaba alrededor de la oveja un corral de 2m x 2m con paneles de metal de 1m de alto. La oveja permanecía en ese corral hasta 4 horas postparto interactuando libremente con su (s) cordero (s).

Grupos experimentales

Tres grupos fueron probados una sola vez en los siguientes periodos de tiempo después del parto: 8 hr (n=12); 12 hr (n=10) y 24 hr (n=9).

Corral y proceso de prueba

El corral de prueba (Figura 8) consistió en una área triangular de 10m x 10m x 10m, delimitada con paneles de metal de 1 metro de alto para reducir las corrientes de aire. En dos de las tres esquinas había un corral individual de 1 m² armado con paneles abiertos, en los cuales se colocaba un cordero (de la madre en prueba) y otro extraño de edad equivalente. Una barrera del mismo material fue colocada a un metro de distancia, por lo que la oveja podía ver y oír a los corderos pero no podía olfatearlos de cerca (Alexander y Shillito, 1977a; Alexander, 1978). En la tercera esquina se construyó un corral de espera (2m x 1m) en el cual se introducía a la oveja antes de la prueba. Las tres partes externas de este corral fueron cubiertas para evitar que la conducta de la oveja se viera influenciada por la presencia de los observadores, quienes estaban colocados detrás de ella y fuera del corral.

El área de prueba fue dividida en tres zonas principales: dos zonas de 1 metro de ancho alrededor del corral de los corderos, que era la zona de elección y una zona neutral (el resto del área accesible para la oveja, ver Figura 8).

Al momento de la prueba, la oveja fue introducida en el corral de espera, y al mismo tiempo, su cordero y uno extraño de una edad lo más cercana posible [13 hrs. (11.5, 18); 23.5 hrs. (18, 36) y 24 hrs. (20, 34) para los grupos 8, 12 y 24 hrs. respectivamente - mediana y (rango intercuartil)], fueron colocados en cada uno de los corrales individuales en las otras dos esquinas del área de prueba. El manejo de los animales desde el momento que iniciaba la preparación de la prueba y hasta su realización siempre ocurrió dentro de un lapso de 15 minutos, en cualquiera de los grupos. Se utilizaron hembras cuyos partos ocurrieron entre las 6 a.m. y 11 p.m., cada animal fue asignado aun grupo de manera aleatoria con la restricción de que la prueba tuviera lugar entre las 7 a.m. y las 9 p.m. Cuando las pruebas se realizaban de noche el corral estaba adecuadamente iluminado. En una

misma prueba cada cordero era manipulado por una persona diferente, sin ponerse en contacto con los paneles.

La posición (derecha o izquierda) del cordero propio cambiaba en cada prueba. En el caso de ovejas con mellizos, el cordero que no fue utilizado se colocaba 10 metros apartado del lugar de prueba y fuera de la vista de la madre, sin embargo, sus vocalizaciones no pudieron ser suprimidas. Antes de comenzar la prueba, la oveja fue colocada al menos 30 segundos en el corral de espera para que tuviera la oportunidad de ver y oír a ambos corderos antes de ser liberada.

Una vez liberada la oveja, las siguientes conductas fueron registradas por dos observadores (con alto grado de confiabilidad), durante 5 minutos utilizando hojas de registro preformateadas y cronómetros:

- 1.- Latencia de salida del corral de espera (en segundos).
- 2.- Latencia del primer cordero alcanzado (en segundos).
- 3.- Identidad del primer cordero alcanzado.
- 4.- Tiempo total de permanencia en la zona de elección con cada cordero (en segundos).
- 5.- Además, el comportamiento individual de la oveja fue dividido en dos clases: elección correcta, cuando la oveja permanecía más del 50 % del tiempo en las zonas de elección, cerca de su cordero, y elección incorrecta si este tiempo era menor o igual al 50 %. Este índice se calculó al dividir el tiempo con el cordero propio entre la suma del tiempo con el propio más el tiempo con el extraño. Así se pudo calcular la proporción de hembras que pasaron más tiempo con el cordero propio, para poder compararlo con una hipótesis nula de elección al azar, en cual caso la proporción de madres que pasaron más tiempo con su cría que con la extraña no debe diferir del 50% de los animales probados.

Análisis de los datos.

Debido a la falta de normalidad en los datos obtenidos, se utilizó para el análisis estadística no paramétrica (Siegel y Castellan, 1995). Para evaluar la capacidad de las madres en elegir a su cría, se compararon los tiempos de permanencia junto al cordero propio y al extraño, utilizando la prueba de Wilcoxon (nivel de significancia bilateral, $P \leq 0.05$).

Para comparar el efecto del tiempo después del parto (8, 12 y 24 horas) sobre las conductas registradas durante la prueba de reconocimiento, se utilizaron las pruebas de Kruskal Wallis (comparación de más de dos grupos) y U de Mann-Whitney (comparaciones entre dos grupos, cuando la prueba de Kruskal Wallis había sido significativa). Por razones prácticas, en los resultados sólo se muestran los valores de esta última prueba, (nivel de significancia bilateral, $P \leq 0.05$). Los resultados son presentados en valores de mediana y rangos intercuartiles.

Finalmente, para comparar la proporción de ovejas que eligieron correctamente en los distintos grupos con una elección al azar se utilizó la prueba Binomial ($P_b \leq 0.05$), y la prueba exacta de Fisher ($P_b \leq 0.05$) para comparar proporciones observadas entre los diferentes grupos (Siegel y Castellan, 1995).

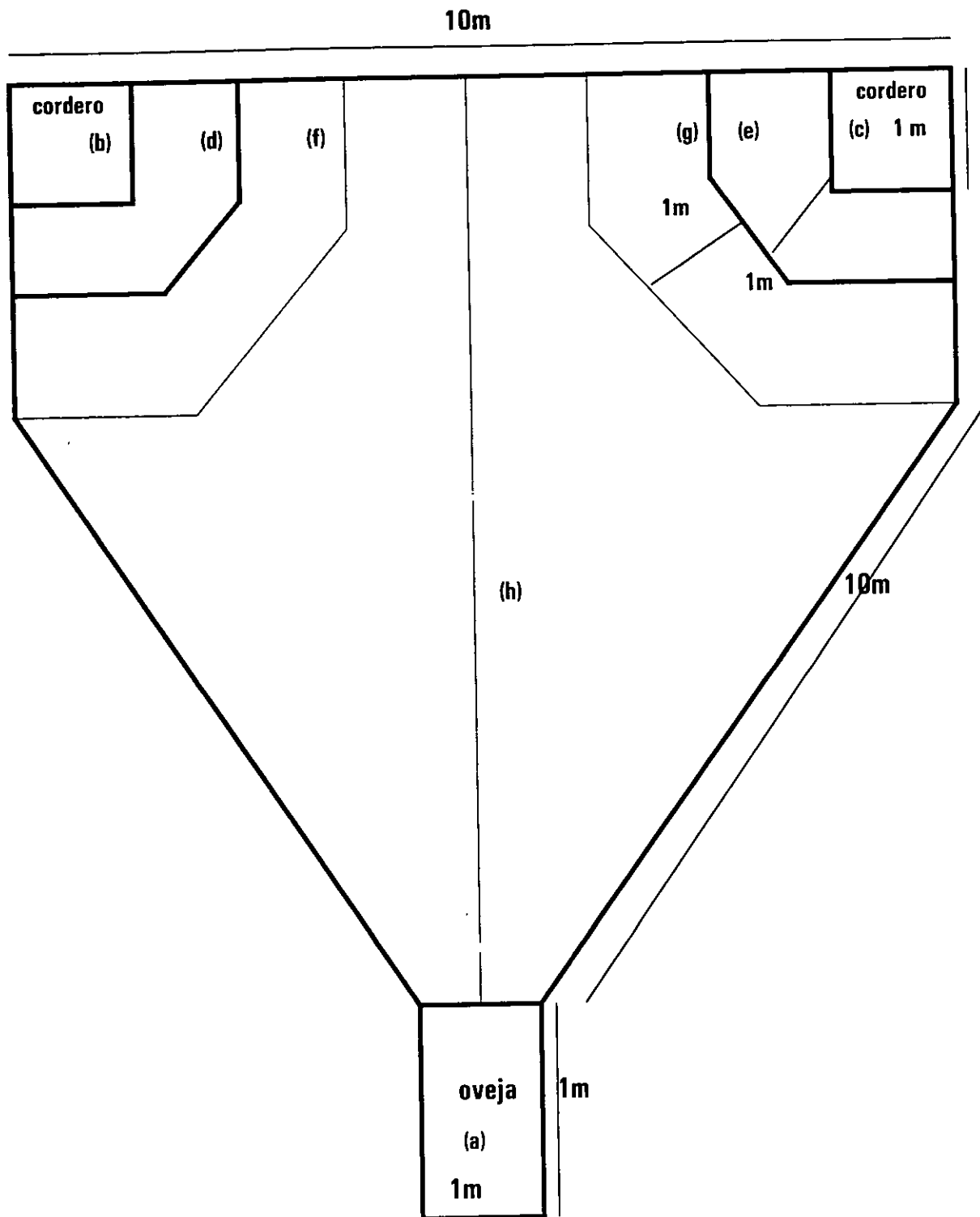


FIGURA 8.- PLANO QUE MUESTRA EL CORRAL UTILIZADO PARA LA PRUEBA DE RECONOCIMIENTO DEL CORDERO POR SU MADRE EN OVEJAS RAMBOUILLET. (a): corral de espera; (b) y (c): corrales para los corderos; (d) y (e): zonas inaccesibles para los animales; (f) y (g): zonas de elección de un cordero; (h): zona neutral.

RESULTADOS

Ninguna de las ovejas probadas tuvo problemas de parto, todas mostraron una conducta maternal completa y amamantaron a su cría en la primera hora de nacida.

En primer lugar, la latencia de salida del corral de prueba no difirió significativamente entre los tres grupos [8 hrs: 1 (1-1.5) seg; 12 hrs: 1 (1-2) seg y 24 hrs: 1 (1-2) seg, Kruskal Wallis, $P > 0.05$]. Lo mismo ocurrió con la latencia de alcance del primer cordero elegido [8 hrs: 6.5 (4-7), seg; 12 hrs: 6.5 (5-9) seg y 24 hrs: 6 (4-9) seg, Kruskal Wallis, $P > 0.05$]. De la misma manera, la proporción de madres que alcanzaron por primera vez a su cordero (8 hrs: 7/12; 12 hrs: 6/10 y 24 hrs: 7/9) no difirió de una elección al azar en ninguno de los grupos (prueba Binomial $P_b > 0.05$), ni entre grupos, prueba exacta de Fisher, $P > 0.05$).

Sin embargo, el tiempo total que pasaron las ovejas durante la prueba junto a su cordero fue mayor comparado con el que pasaron junto al cordero extraño (Wilcoxon, $P = 0.02$, $Z = -2.3$), y esto ocurrió en los tres grupos probados (Figura 9).

Por otro lado, la proporción de ovejas que hicieron una elección correcta ($> 50\%$ con el cordero propio) difirió de una elección al azar en los grupos a 8 (11/12, prueba Binomial $P_b = 0.006$) y 12 horas (9/10, prueba Binomial $P_b = 0.02$), en tanto que en el grupo a 24 horas sólo hubo una tendencia (8/9, prueba Binomial $P_b = 0.07$), mientras que no se encontraron diferencias entre grupos (prueba exacta de Fisher, $P > 0.05$, ver Figura 10).

Estos primeros resultados permiten concluir que ya desde las 8 horas postparto las ovejas de la raza Rambouillet son capaces de tener una preferencia por su cordero en una prueba de reconocimiento, a pesar de que no tuvieron contacto olfatorio con el mismo.

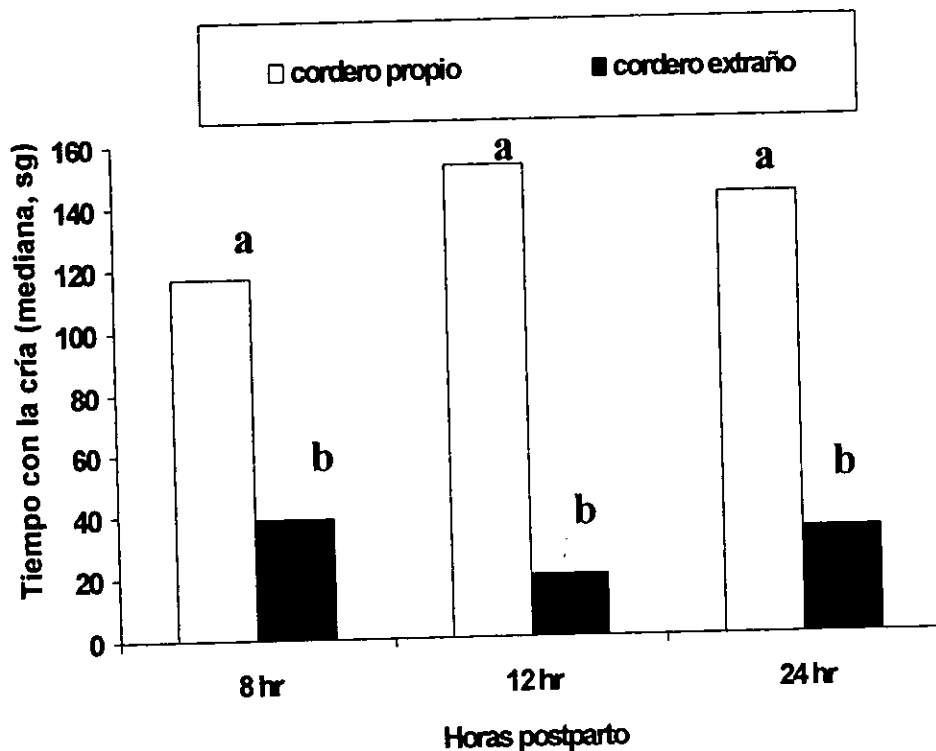


FIGURA 9.- CAPACIDAD DE ELECCIÓN DE LA CRÍA PROPIA, EN OVEJAS RAMBOUILLET, DURANTE UNA PRUEBA DE RECONOCIMIENTO DE 5 MINUTOS. 8 hrs: n=12; 12 hrs: n=10 y 24 hrs: n=9. Literales a y b indican diferencias dentro de un mismo grupo o periodo postparto, Wilcoxon, $P = 0.05$. No se encontraron diferencias significativas entre los 3 grupos (Kruskal Wallis, $P > 0.05$).

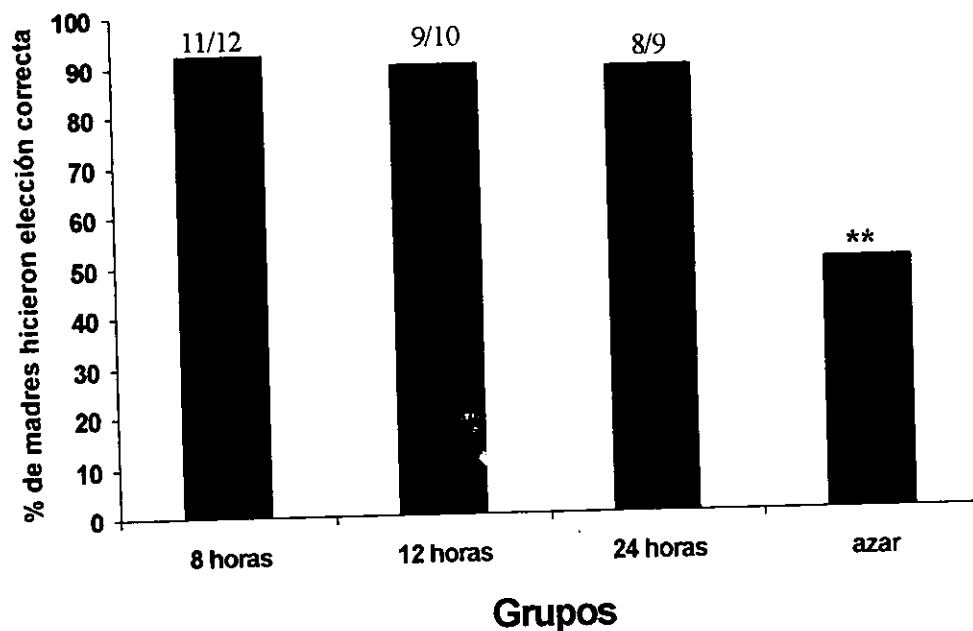


FIGURA 10.-PORCENTAJE DE OVEJAS QUE HICIERON UNA ELECCION CORRECTA DURANTE LA PRUEBA. Se consideró una elección correcta cuando la madre permanecía más del 50 % del tiempo con los corderos, cerca del suyo. Los asteriscos indican una diferencia significativa en la proporción de ovejas con una elección correcta, contra una elección al azar (prueba Binomial, $P_b < 0.07$), no hay diferencias entre grupos. (prueba exacta de Fisher, $P > 0.05$).

Experimento 2.- Estudio realizado en Francia.

MATERIAL Y MÉTODOS

Animales

Se utilizaron 55 ovejas multiparas de la cruce Préalpes-du-Sud x Lacaune. Este estudio se realizó en el rancho experimental de Brouessy-INRA (Yvelines, Francia).

Grupos experimentales

Los grupos fueron los siguientes: a 8 horas postparto (n=10); a 12 horas postparto (n=20) y a 24 horas postparto (n=29).

Proceso experimental

El manejo del rebaño antes del parto, el corral y el proceso de prueba utilizado fueron similares a los mencionados en el experimento anterior con algunas variaciones. La prueba tenía una duración de 3 minutos en lugar de 5. El corral de prueba era ligeramente en forma de "Y" más que triangular (ver Figura 11). En este estudio se hizo además una prueba de selectividad para evaluar la conducta maternal de la oveja a 4 horas después del parto y la cual se describe mas adelante.

Las conductas registradas durante la prueba de reconocimiento fueron:

- 1.- Latencia de salida del corral de prueba (en segundos).
- 2.- Latencia de alcance del primer cordero elegido (en segundos) e identidad del mismo.
- 3.- Tiempo total de permanencia cerca del cordero propio o extraño durante la prueba (en segundos).

4.- Tiempo total de mirar hacia cada uno de los corderos durante la prueba y desde cualquier punto del corral (en segundos). Se definió como “tiempo de mirar” al tiempo durante el cual la oveja tenía la cabeza dirigida fija y directamente hacia un cordero por lo menos un segundo. Esto puede considerarse como un buen índice de percepción visual, puesto que el campo de visión binocular en esta especie tiene un ángulo de 40 - 60° (Kendrick *et al.*, 1996).

5.- Elección correcta o incorrecta.

Prueba de selectividad maternal

La selectividad maternal en las ovejas se define como la capacidad de la oveja madre para aceptar solamente a su cordero a la ubre y rechazar a todo cordero ajeno que intente amamantarse. Dicha capacidad discriminatoria se establece dentro de las primeras 2 a 4 horas después del parto y no está afectada por el grado de parentesco, salvo para gemelos monocigotos (Romeyer *et al.*, 1994). La prueba fue aplicada a partir de que la oveja tenía 4 horas de parida y consistió en medir su conducta hacia su cordero y hacia un cordero extraño, en dos periodos de observación que tenían una duración de 2 minutos cada uno. Durante cada periodo se registraron las siguientes conductas en la madre:

- 1.- Frecuencia de emisión de balidos bajos (número de vocalizaciones emitidos por el animal con la boca cerrada) y balidos altos (número de vocalizaciones con la boca abierta).
- 2.- Número de aceptaciones a la ubre (cada vez que la oveja permitía al cordero acercarse a la ubre sin rechazo y/o amamantase por más de 10 segundos seguidos).
- 3.- Tiempo total de amamantamiento (en segundos).
- 4.- Número de rechazos a la ubre.

5.- Número de golpes y amenazas con la cabeza (movimientos bruscos de la cabeza dirigido hacia el cordero con o sin contacto).

Para el registro de todas estas conductas el coeficiente de correlación (Pearson o Spearman, dependiendo del tipo de variable) entre e intra observadores fue superior o igual a 0.9.

Se consideraba que una oveja mostraba selectividad cuando rechazaba los intentos de amamantamiento por parte de la cría extraña y/o mostraba conductas agresivas hacia ésta, mientras que no mostraba ningún signo de rechazo hacia su propia cría (Bouissou, 1968; Alexander et al., 1989; Porter *et al.*, 1994).

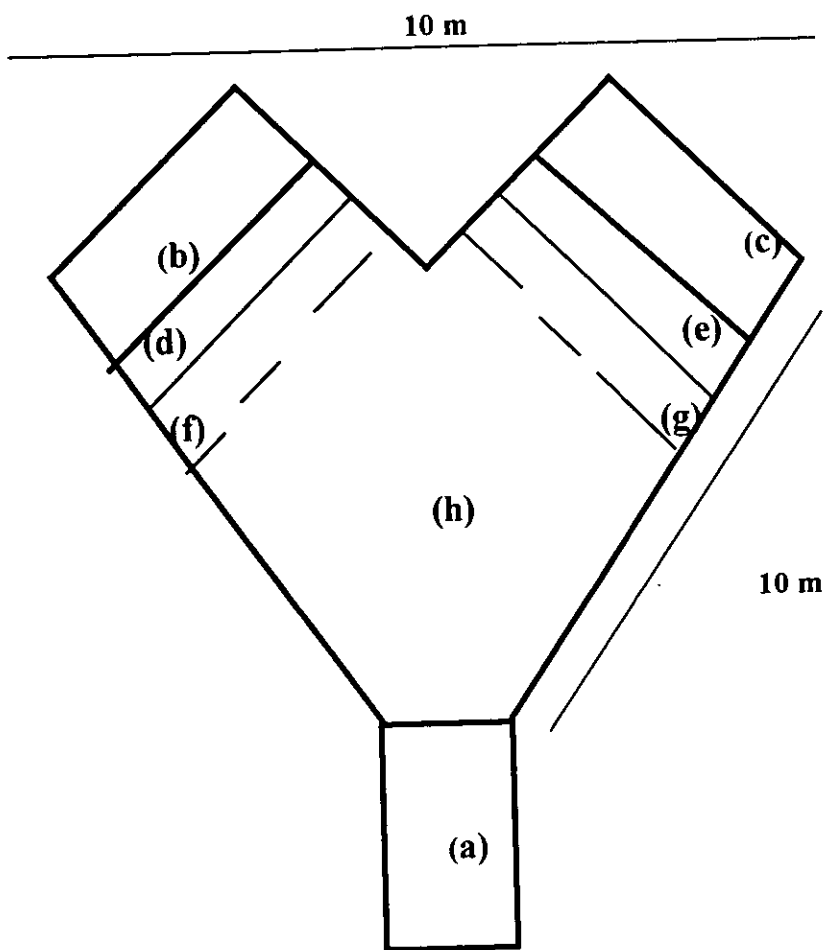


FIGURA 11.- PLANO DEL CORRAL UTILIZADO PARA LA PRUEBA DE RECONOCIMIENTO DEL CORDERO POR SU MADRE EN OVEJAS PREALPES DU SUD X LACAUNE. (a): corral de espera; (b) y (c): corrales para los corderos; (d) y (e): zonas inaccesibles para los animales; (f) y (g): zonas de elección de un cordero; (h): zona neutral.

RESULTADOS

Ninguna de las ovejas probadas tuvo problemas de parto. Todas mostraron una conducta maternal selectiva durante la prueba y amamantaron a su cría en las primeras horas de nacida. En las latencias de salida y de alcance no se encontraron diferencias significativas entre grupos; por ejemplo las latencias de alcance fueron a 8 hrs. 6.5 (4-11) seg, a 12 hrs. 7 (4-15.5) seg. y 24 hrs. 6 (4-8) seg. (Kruskal Wallis, $P > 0.05$). De la misma manera, la proporción de ovejas que alcanzaron primero al cordero propio (8 hrs.: 4/10; 12 hrs.; 11/20 y 24 hrs.: 14/29) no difirió ni de una elección al azar (prueba Binomial, $P_b > 0.05$), ni entre grupos (prueba exacta de Fisher $P > 0.05$).

Sin embargo, se pudo observar una vez más, que ya a las 8 horas postparto las ovejas fueron capaces de discriminar a su cordero de uno extraño a 1 metro de distancia, permaneciendo significativamente más tiempo cerca de su cordero que del extraño (Figura 12). Lo mismo ocurrió para los grupos de 12 y 24 horas (Wilcoxon, 8 hrs. $P = 0.017$, $Z = -2.3$; 12 hrs. $P = 0.002$, $Z = -3.1$ y 24 hr. $P = 0.008$, $Z = -2.6$). Además el tiempo pasado por la madre con su cría fue mayor a las 24 horas que a las 8 y 12 horas (U Mann Whitney, $P < 0.009$, $U < 180$). Las hembras miraron por más tiempo al cordero propio que al extraño, aunque la diferencia fue significativa solamente en los grupos a 12 y 24 horas (Wilcoxon, $P < 0.05$, Figura 13). Finalmente la proporción de ovejas que hicieron una elección correcta fue significativamente mayor que una elección al azar, en el grupo a 12 horas (17/20, prueba Binomial, $P_b = 0.002$) y a 24 horas (22/29, prueba Binomial, $P_b = 0.008$), lo cual no sucedió en el grupo a ocho horas (7/10, prueba Binomial $P_b = 0.34$). La comparación de esas proporciones entre grupos no reveló diferencias significativas (prueba exacta de Fisher, $P > 0.05$).

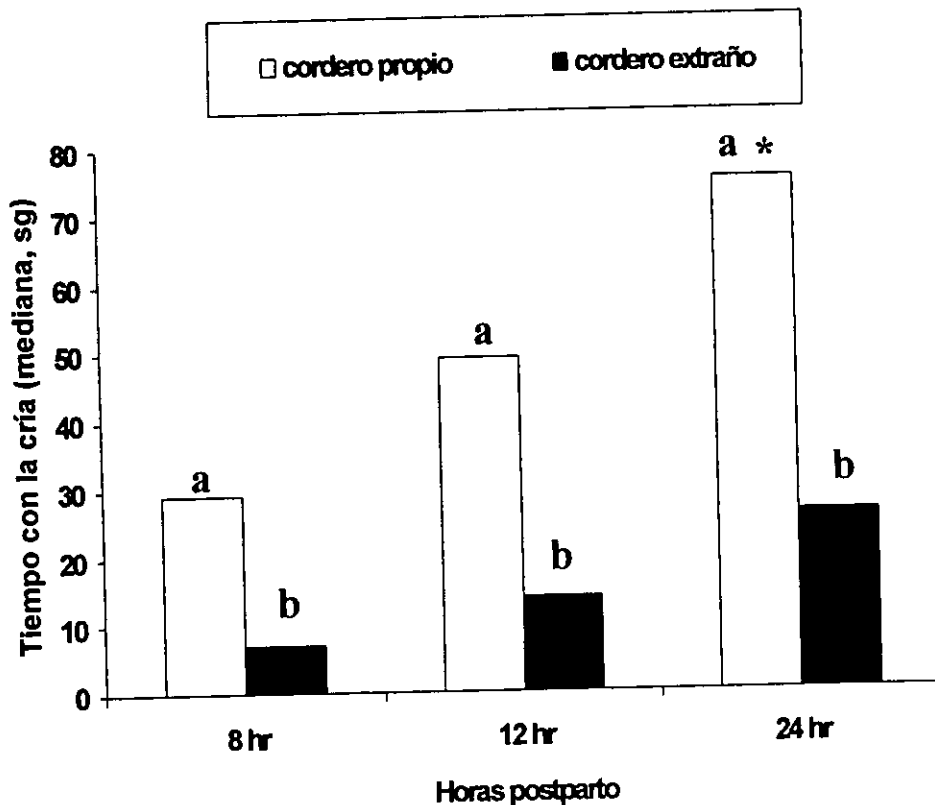


FIGURA 12.- CAPACIDAD DE ELECCION DE LA CRIA PROPIA EN OVEJAS PREALPES DU SUD X LACAUNE, DURANTE UNA PRUEBA DE ELECCION DOBLE DE 3 MINUTOS. 8 hrs: n=10; 12 hrs: n=20 y 24 hrs: n=25. Literales a y b indican diferencias significativas dentro de un mismo grupo o periodo postparto, (Wilcoxon, $P < 0.05$). * Indica diferencias significativas en cuanto al tiempo de permanencia con la cria propia entre los grupos 8 y 12 vs. 24 horas (U Mann Whitney, $P < 0.05$).

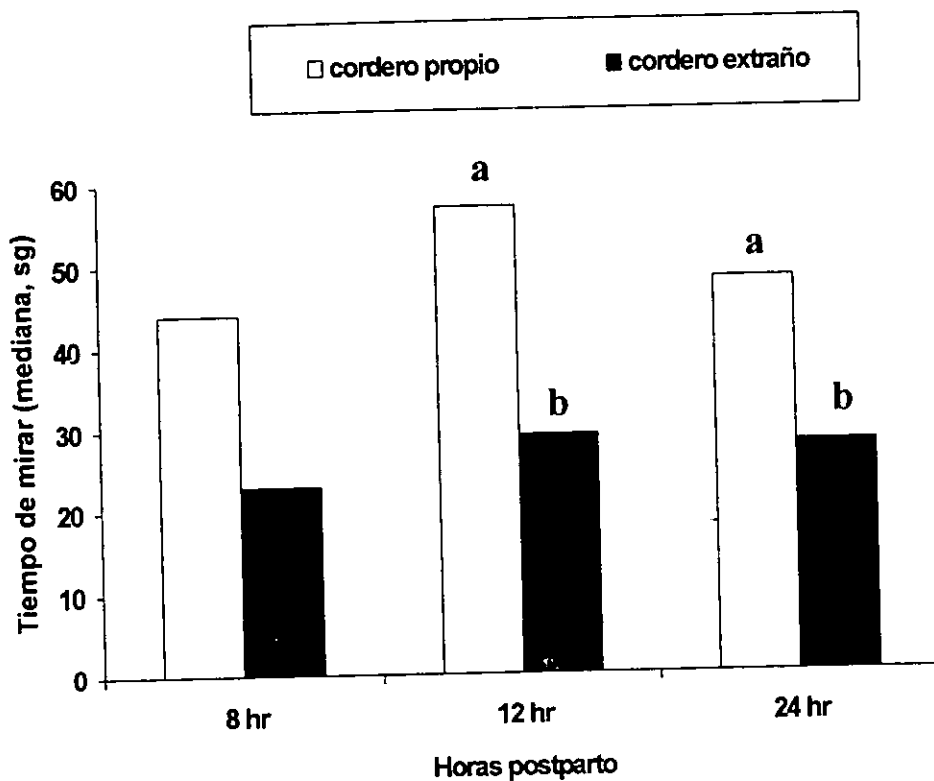


FIGURA 13.- MEDIANA DE LOS TIEMPOS DE MIRAR A LOS CORDEROS PROPIOS O EXTRAÑOS DURANTE LA PRUEBA DE RECONOCIMIENTO. 8 hrs: n=10; 12 hrs: n=20 y 24 hrs: n=25. Literales a y b indican diferencias significativas dentro de un mismo grupo o periodo postparto, (Wilcoxon, $P < 0.05$) a 12 y 24 horas. No hubo diferencias significativas entre grupos (U Mann Whitney, $P > 0.05$).

DISCUSION

Los resultados de estos dos experimentos muestran que las ovejas permanecieron significativamente más tiempo cerca de su cordero que del extraño en una prueba de elección doble, indicando que son capaces de discriminar entre ambos corderos. La preferencia está ya presente en el grupo de ovejas probadas a las 8 horas después del parto, en ambos estudios. Es la primera vez que se presentan evidencias de la existencia de una capacidad de discriminación muy temprana en la oveja post-parturienta, sin utilizar la selectividad a la ubre como parámetro de condición. También es la primera vez que se obtiene evidencia experimental de que una madre es capaz de discriminar a su cordero de uno extraño tan tempranamente y sin tener acceso a las señales olfatorias. Esto sugiere que las ovejas son capaces de reconocer a su cordero por señales visuales y/o auditivas muy pronto después del parto. Obviamente no se puede descartar la posibilidad de una percepción, de señales olfatorias provenientes de los corderos. En efecto, aunque es poco probable que dichos hallazgos puedan ser debidos a un reconocimiento olfatorio del cordero por la madre, pudo haber existido alguna difusión del olor individual del cordero que facilitara la elección de la oveja. Esto podría explicar el hecho de que las ovejas no fueron capaces de elegir correctamente a su cordero a distancia. Aunque esta posibilidad no puede ser completamente excluida en nuestra situación experimental, los resultados de la literatura indican que es poco probable que este sea el caso. Varios estudios demuestran que las ovejas perciben el olor individual del cordero solamente cuando hay un contacto muy cercano. Esto concuerda también con resultados de un estudio preliminar que hicimos, en el cual las madres que podían tener un contacto olfatorio directo con los corderos, se comportaron mejor que aquellas en donde los corderos eran mantenidos a más de 1 metro de distancia. Las madres con acceso directo a los corderos pasaron menos tiempo cerca del cordero extraño, que las hembras que no podían

acercarse a menos de 1 metro de ellos (12 seg. vs. 50 seg, $n = 4/\text{grupo}$, Mann-Whitney, $P = 0.04$; datos sin publicar).

Por otro lado, en un estudio de discriminación entre corderos colocados en cajas, Alexander y Shillito (1977 a), encontraron que las ovejas no pudieron discriminar a su cordero a través del olfato cuando éstos fueron colocados a 25-50 cm. de distancia del alcance de las madres, incluso con la ayuda de un ventilador que empujaba el aire de los corderos hacia el lugar de las madres, (a una velocidad de 1 m./seg.). Estos resultados fueron posteriormente confirmados en un segundo estudio, en el cual se probó un número mayor de animales (Alexander, 1978). Asimismo, los resultados obtenidos en madres anósmicas (ver segunda parte de esta fase) confirman que una discriminación visual y/o acústica es posible en el primer día postparto sin ayuda de señales olfatorias.

En otro estudio de reconocimiento mutuo, donde la apariencia visual del cordero había sido modificada, las ovejas en su mayoría rehusaron a aceptar inmediatamente a su cordero. Sin embargo, una inspección olfatoria minuciosa y muy cercana les permitió finalmente reconocerlo y aceptarlo a la ubre (Alexander, 1977), lo que fortalece la idea de que el olor del cordero no difunde más allá de unos pocos centímetros, aún en el exterior. Esto es también congruente con el comportamiento de ovejas y corderos al momento del amamantamiento. Por ejemplo, no es común que las ovejas permitan a sus corderos amamantarse sin antes haberlos inspeccionado cercana y minuciosamente con el olfato (< 2 cm.) y continuar haciéndolo durante el amamantamiento. Por consiguiente, la proporción de aceptaciones exitosas a la ubre es mucho mayor si la madre puede hacer esa inspección olfatoria previa a su cordero (Poindron y Signoret, 1977), la cual no tendría sentido si el olor del cordero difundiera a grandes distancias, dado que el cuerpo del cordero nunca está a más de 50 cm. de la nariz de la oveja cuando se amamanta. Sería

difícil explicar los diferentes patrones de amamantamiento que el cordero desarrolla cuando se alimentan de su madre o de una extraña y los efectos de la anosmia sobre dichos patrones (Poindron, 1976 b).

Considerando toda esta serie de evidencias, es poco probable en nuestro estudio que las madres pudieran haber discriminado a su cordero a través de la vía olfatoria. Nuestros resultados además de indicar que la oveja puede reconocer a su cordero sobre la base de señales visuales y/o acústicas, también muestran que lo pueden hacer mucho más temprano de lo que se había reportado en la literatura (Morgan *et al.*, 1975; Shillito y Alexander, 1975; Poindron y Carrick, 1976; Alexander y Shillito, 1977 a, b).

En este momento no es fácil aclarar cuál de las modalidades sensoriales visual o acústica está involucrada en dicho reconocimiento: no se sabe si una es preponderante sobre la otra, o si es la percepción conjunta de ambas modalidades sensoriales lo que permite hacer una elección en la oveja. Estudios en cabras (Ruiz-Miranda, 1992) y en vacas (Barfield *et al.*, 1994) sugieren que inicialmente en la vida de las crías ambas vías sensoriales pueden ser necesarias, mientras que en estados más tardíos después del parto, los animales pueden discriminar solamente sobre la base de alguna de ellas. También encontramos que tanto las madres como los corderos exhibieron una alta emisión de vocalizaciones durante la prueba, lo cual proporciona una posible base para la discriminación. Esta hipótesis también es compatible con el hecho de que una intensa actividad vocal existe tanto en la madre como en el neonato, en el periodo inmediatamente después del parto (Pollard, 1992; Dwyer *et al.*, 1998; Nowak, 1995 a, información no publicada). Dicha actividad temprana podría permitir a ambos animales de aprender a reconocerse por las vocalizaciones. También se ha demostrado ampliamente que las ovejas pueden reconocer a su cordero a través de las vocalizaciones en periodos tardíos (Smith, 1965; Poindron y Carrick,

1976; Alexander y Shillito, 1977 a; Shillito-Walser, 1978; Shillito-Walser *et al.*, 1981). Por otra parte las características vocales de la cría que permiten una discriminación temprana por la madre son aún desconocidas. Por ejemplo el único estudio en crías de ungulados domésticos a una edad tan temprana sugiere que en la especie caprina las características individuales de las vocalizaciones de los cabritos toman varios días en desarrollarse (Lenhardt, 1977). El hecho de que las madres no fueran capaces de elegir su cordero a distancia en nuestro estudio, puede sugerir que las señales acústicas no tuvieron un papel muy importante en el reconocimiento del cordero *per se*, aunque muy probablemente sirvieron para atraer la atención de la oveja.

Por otro lado, Alexander (1977) y Alexander y Shillito (1977 a, b), reportaron que la visión juega un papel predominante para la elección, durante la primera semana de vida del cordero, y está bien documentada su importancia general en el reconocimiento social en ovejas (Kendrick y Baldwin, 1987; Kendrick, 1994; Kendrick *et al.*, 1996).

El hecho de que en nuestro segundo estudio las madres hallan permanecido significativamente más tiempo mirando hacia su cordero que hacia el extraño, podría indicar que las señales visuales son importantes para este proceso de reconocimiento. Es posible también que las señales visuales, especialmente los movimientos, tengan una función general de atraer la atención y que el tiempo que empleó la oveja mirando hacia los corderos refleje una conducta de orientación visual hacia las señales acústicas (Alexander y Shillito, 1977 a; Shillito-Walser, 1978).

Kendrick *et al.*, (1996) encontraron que las ovejas no fueron capaces de discriminar entre la foto de su cordero y la de uno extraño en las dos primeras semanas postparto, a una distancia de 1.5 m, (posiblemente debido al tamaño reducido del rostro del los corderos). Esto podría explicar porque en nuestro estudio las madres fueron incapaces de elegir a su cordero a distancia (desde el corral de espera por ejemplo). Es posible que la capacidad de reconocimiento visual

mejore durante las primeras semanas de la lactancia, lo cual explicaría el hecho de que las madres necesiten estar cerca de su cordero para reconocerlo en etapas tempranas.

La agudeza visual óptima en la oveja es aproximadamente de 1.5 m. (Piggins, 1992, citado por Kendrick *et al.*, 1996), lo cual es mucho menos que los 10 metros de nuestras condiciones experimentales. También se debe tomar en cuenta que el sistema de doble panel, utilizado para evitar que la madre se acercara a menos de 1 metro de los corderos, pudo afectar la visibilidad de los corderos a distancia. Además las ovejas y sus corderos permanecieron juntos, sin ser molestados en sus corrales desde el nacimiento, lo que no les permitió experimentar una separación similar antes de la prueba. Esto podría también haber afectado su capacidad inicial para dar una respuesta óptima al momento de la prueba. Finalmente, el hecho que la primera elección de las madres no difirió del azar a las 24 horas, en el presente estudio, mientras que a varios días postparto las madres si son capaces de discriminar a más distancia (Poindron y Carrick, 1976; Shillito-Walser, 1978), podría indicar que los procesos involucrados en el reconocimiento del cordero en el primer día postparto y los involucrados varios días después son un poco diferentes. Es necesario llevar a cabo más experimentos para aclarar qué señales utiliza la madre en la discriminación de su cordero de uno extraño, a distancia, en un periodo muy temprano después del parto y cómo esto puede cambiar con el tiempo.

Cualquiera que sea el mecanismo, nuestros resultados en general concuerdan con los de Lindsay y Fletcher (1968) y de Alexander y Shillito (1976 a, b), sugiriendo que hay dos sistemas de reconocimiento del cordero, uno a través de las vías visual y auditiva, cuando el contacto directo no está involucrado y que implica la posibilidad de error, seguido por una confirmación olfatoria y la aceptación para amamantar. Sin embargo, el presente estudio indica fuertemente que el sistema de reconocimiento no olfatorio es funcional a una etapa mucho más temprana de lo que

se había pensado. De hecho la existencia de estos dos sistemas sucesivos (visual y/o acústico por una parte, y olfatorio por la otra) en la discriminación del cordero pudieron haber sido la causa principal por la que las madres no permanecieron la mayoría de tiempo con los corderos. El tiempo total de permanencia de las ovejas con los dos corderos nunca sobrepasó el 60% del total de la prueba en los estudios 1 y 2. Esto fue principalmente debido a frecuentes cambios de posición que la oveja realizaba durante la prueba y probablemente porque la madre fue incapaz de confirmar la identidad del cordero a través de la inspección olfatoria. Además la agitación inducida por la imposibilidad de la oveja en lograr un contacto físico con su cordero pudo haber amplificado este fenómeno. Este efecto fue reforzado probablemente por la emisión de balidos altos en ambos corderos, lo cual posiblemente incrementó el grado general de agitación en las ovejas debido a la falta de contacto físico con el cordero (Poindron *et al.*, 1994), e independientemente del posible papel de esta actividad vocal en el reconocimiento individual.

Los resultados obtenidos en estos dos estudios son congruentes con la hipótesis de que las ovejas son capaces de reconocer a su cordero tan pronto como a las 8 horas postparto sin la ayuda de señales olfatorias y pocas diferencias fueron encontradas entre los dos estudios. El comportamiento de las madres mejoró de las 8 a las 24 horas en el estudio 2, mientras que no se observó un cambio significativo similar en el estudio 1. Existen varias explicaciones posibles de estas diferencias. No se puede excluir que el tamaño de los grupos menor en el estudio 1 pudiera haber impedido observar la evolución encontrada en el estudio 2, aunque el porcentaje de tiempo que las madres pasaron con ambos corderos o con el cordero propio fue siempre mayor en el estudio 1. Hubo además pequeñas diferencias de técnica entre los dos estudios: mayor duración de la prueba en el estudio 1, ligeras diferencias en la forma del corral de prueba y mayores diferencias en la edad de los corderos en el estudio 1. Esto pudo haber ocasionado una mejor

aptitud conductual en las madres de este estudio con respecto al tiempo de permanencia con el cordero propio, por ejemplo. Estas diferencias podrían también reflejar una mejor aptitud discriminatoria en las ovejas Rambouillet que en las ovejas Prealpes du Sud x Lacaune. De hecho, se han reportado diferencias entre razas para varios aspectos de la conducta maternal en las ovejas, incluyendo el reconocimiento del cordero (Shillito y Alexander, 1975; Shillito-Walser *et al.*, 1981; Alexander *et al.*, 1983; Poindron *et al.*, 1984). No obstante, la mayoría de las madres fueron capaces de discriminar a su cordero a las 8 hrs. postparto, en ambos experimentos y a pesar de las diferencias entre las razas utilizadas (lana, en el experimento 1 y leche/carne en el experimento 2), lo que sugiere que esta habilidad es una característica común en la especie.

El hecho que las madres fueran capaces de reconocer a su cordero tan tempranamente sin el apoyo del olfato, incrementa la posibilidad de que existan relaciones entre el establecimiento rápido del amamantamiento selectivo a través del aprendizaje del olor individual del cordero, y el desarrollo del reconocimiento a través de señales visuales y/o acústicas. Se ha demostrado muy bien que la aceptación selectiva del neonato a la ubre se desarrolla dentro de las 4 horas posteriores al parto (Poindron y Le Neindre, 1980) y posiblemente aún más temprano (Smith *et al.*, 1966), dependiendo del aprendizaje de las características individuales del olor del cordero (Bouissou, 1968; Baldwin y Shillito, 1974; Poindron, 1976 a, b; Porter *et al.*, 1991; Romeyer *et al.*, 1993; Lévy *et al.*, 1996). Por lo tanto, existe la posibilidad de que el establecimiento temprano del aprendizaje olfatorio represente un paso inicial importante para el desarrollo posterior del reconocimiento del cordero a través de las vías visuales y auditivas. Sin embargo, nunca han sido investigadas las relaciones inter-sensoriales que son importantes para el desarrollo del reconocimiento del cordero. El hecho de que las madres hayan utilizado señales no olfatorias a las 8 horas postparto incrementa la posibilidad de que las ovejas aprendan mecanismos de

discriminación visual y auditiva tan pronto como ocurre con el aprendizaje olfatorio. Si este fuera el caso, podría indicar que la memorización de las características individuales del cordero no está limitada a la modalidad olfatoria, y que también aplica a otros canales sensoriales. Investigar este punto podría aclarar si el periodo sensible para el establecimiento de la conducta maternal en ovejas depende principalmente de una receptividad particular y del procesamiento de información olfatoria bajo la influencia de factores fisiológicos, como lo sugieren varios estudios (Lévy *et al.*, 1983; Poindron *et al.*, 1988; Kendrick, 1994; Lévy *et al.*, 1996) o si la acción de estos factores internos igualmente influye en el procesamiento de señales en todas las modalidades sensoriales. Estudiar estos aspectos del aprendizaje de reconocimiento madre-cria puede generar información original acerca de los procesos psicobiológicos que se activan durante el periodo sensible en un animal adulto.

SEGUNDA PARTE.- PAPEL DE LA SELECTIVIDAD MATERNAL EN EL DESARROLLO DEL RECONOCIMIENTO DEL CORDERO, EN OVEJAS A 12 HORAS POSTPARTO.

Antecedentes experimentales

Los estudios de la primera parte de este trabajo muestran que las ovejas son capaces de discriminar a su cría de una extraña a las 8 horas postparto, muy probablemente sin la ayuda de señales olfatorias. Esto supone la existencia de un mecanismo alternativo de reconocimiento del cordero por la madre, que implica la percepción de señales visuales y/o auditivas.

Por otro lado, el reconocimiento olfatorio del cordero por la madre siempre está presente y es muy efectivo (Lindsay y Fletcher, 1968; Alexander y Shillito, 1977 a; Poindron y Schmidt, 1985), mientras que el reconocimiento visual y auditivo parece ser menos preciso e inclusive puede estar ausente en condiciones particulares (Poindron y Schmidt, 1985). Esto podría sugerir que la discriminación de la cría a través del olor representa una etapa inicial indispensable en la vinculación, y que la conducta selectiva resultante quizás sirve de base para el desarrollo ulterior de un reconocimiento visual y/o acústico de la cría. Finalmente el hecho que las madres reconozcan a sus corderos solamente de cerca, a pesar de que los balidos de los corderos (cuyo rango de frecuencias se extiende de 500 Hz a 8000 Hz) son perfectamente audibles a una distancia de 10 metros (Shillito-Walser *et al.*, 1982) y que las señales olfatorias son supuestamente inaccesibles, sugiere que se trata de un reconocimiento visual cercano. Sin embargo, no se descarta la posibilidad de que ocurra algún proceso de comunicación acústica particular cuando los animales se encuentran cerca, y pueda contribuir a la discriminación. Por ejemplo se ha propuesto que la frecuencia de balidos emitidos podría ser un elemento importante para que las madres identifiquen a su cordero (Shillito-Walser *et al.*, 1981).

Se propuso entonces comprobar la hipótesis que el desarrollo del un reconocimiento olfatorio y de la selectividad maternal facilitan el establecimiento de una discriminación por otras vías sensoriales. Se planteó un estudio en donde se comparó la habilidad de discriminación temprana en madres intactas (selectivas) y sin acceso a señales olfatorias de las crías durante la prueba, con la de madres anósmicas (que perdieron la sensibilidad olfatoria antes del parto y que por lo tanto no tuvieron oportunidad de desarrollar un vínculo selectivo con su cría).. El objetivo de este experimento fue entonces estudiar si la ausencia de selectividad maternal a la ubre altera la capacidad de discriminación temprana (12 hrs.) visual y/o acústica en una situación de elección entre el cordero propio y un extraño, cuando el amamantamiento no es posible. Las ovejas fueron probadas en una situación similar a la empleada en la primera parte de este trabajo. Asimismo, en ambos grupos se registró también la actividad vocal de los animales durante la prueba para poder determinar si las frecuencias de vocalizaciones emitidas por los corderos podía servir de base a un reconocimiento acústico, como se ha sugerido por otros autores (Shillito-Walser *et al.*, 1981).

MATERIAL Y MÉTODOS

Esta fase se llevó a cabo en las instalaciones del Centro de Neurobiología en el rancho experimental de la Universidad Autónoma de Querétaro, ubicado en Amazcala, municipio del Marquez, Qro y en el rancho experimental de Brouessy - INRA (Yvelines, Francia). Se probaron los animales en las mismas condiciones que en la fase anterior y la información fue analizada en conjunto.

Animales

Se utilizaron 33 ovejas adultas multíparas de la raza Columbia (México) y 49 ovejas Prealpes du Sud x Lacaune (Francia). Los animales fueron mantenidos en encierro bajo condiciones intensivas de manejo. Se les alimentó con heno de alfalfa, grano y minerales, de acuerdo a sus requerimientos, además tuvieron libre acceso al agua. El estro se sincronizó de la misma manera en como se describió en la primera parte de este trabajo.

Método para producir la anosmia

La anosmia se indujo entre 1 mes y medio y un mes antes del parto. Se destruyó la mucosa olfatoria de las hembras del grupo experimental a través de una irrigación nasal con una solución de Sulfato de Zinc al 2.5% y Xilocaína al 2%. El proceso de anosmia utilizado aquí fue similar al descrito por Poindron, (1974). Las ovejas fueron anestesiadas con Tiopental sódico (i.v. 1 gr. /animal) e intubadas con una sonda endotraqueal con vejiga inflable para evitar broncoaspiración. La sonda se colocó con la ayuda de una barra guía, se sujetó a la boca del animal con cinta adhesiva. A continuación el animal fue colocado en decúbito dorsal para realizarle la irrigación, se le introdujo un catéter en el orificio nasal y se conectó a una jeringa con la solución. Se irrigó la mucosa, hasta que el líquido saliera por el otro orificio (se irrigaron entre 100 y 150 ml. de solución por animal).

Posteriormente se sacudió la cabeza, cerrando los orificios con la mano para evitar el derrame del líquido, y se llenó nuevamente la cavidad nasal. El animal permaneció con la solución durante 3 minutos y posteriormente se escurrió evitando dejar líquido en las cavidades. Finalmente la oveja fue llevada a un corral para que se recuperara de la anestesia, y poder retirar la sonda de la tráquea. Este tratamiento se repitió una semana después para asegurar su efectividad a largo plazo (> 1 año, Poindron, comunicación personal).

En el estudio realizado en Francia los animales control fueron tratados de manera igual a los animales experimentales, salvo que se realizó la irrigación con suero fisiológico). En el estudio realizado en México, los animales testigos no recibieron ningún tratamiento.

Verificación de la anosmia

Quince días después del tratamiento se llevó a cabo una prueba de verificación de la anosmia, descrita por Poindron (1976 a). Cada oveja fue probada individualmente en un corral donde había dos recipientes. En uno de ellos se colocaba en las paredes internas excremento fresco de perro, cuyo olor es muy repulsivo para las ovejas (Poindron, 1974). Dentro de este recipiente se colocaba alimento, sin que estuviera en contacto con el excremento. En el otro recipiente sólo se colocaba alimento.

Durante la prueba (duración 2 minutos), se cronometró el tiempo durante el cual la oveja consumía de cada recipiente. Si consumía por más de 10 segundos seguidos alimento del recipiente con excremento se consideraba anósmica. De hecho, ovejas intactas nunca consumen alimento asociado con olor de heces de perro en estas condiciones. Esta prueba se repitió a las 4 horas después del parto. Todas las ovejas tratadas resultaron anósmicas, según esta prueba, mientras que ninguna de las hembra control consumió alimento en el recipiente contaminado.

Prueba de selectividad

Una prueba de selectividad también se realizó en estos animales a las 4 horas postparto. La técnica empleada en esta prueba así como los parámetros conductuales registrados fueron los mismos que los ya descritos en el estudio 2 de esta fase (Francia). Esta prueba se practicó con la finalidad de evaluar si las ovejas intactas estaban selectivas y las anósmicas no.

Los criterios para determinar la selectividad de las ovejas, fueron los mismos que el experimento 2 de la primera parte de este trabajo. Las condiciones de manejo del rebaño antes

y después del parto fueron similares a las ya descritas en los estudios anteriores. Después de las pruebas a 4 horas (selectividad y alimentaria), tanto la oveja como su cría (s) fueron colocadas en corrales individuales, junto con otra oveja que hubo parido. Siempre se colocaban una oveja anósmica y una intacta con la finalidad de que los corderos pudieran adquirir experiencia en interactuar con su madre y una ajena, que fuera selectiva (hijos de madres anósmicas), o no selectiva (hijos de madres intactas). En la prueba de elección doble a 12 horas, el cordero ajeno siempre provenía de otro corral, y de una madre del mismo grupo que la madre probada.

Grupos experimentales

Veintisiete ovejas Préalpes du Sud x Lacaune y 16 ovejas Columbia permanecieron intactas y fueron utilizadas como grupo control, y 22 ovejas Préalpes du Sud x Lacaune y 17 Columbia fueron utilizadas en el grupo de anósmicas.

Prueba de reconocimiento

Las ovejas fueron probadas en su capacidad para discriminar a su cordero de uno extraño a 12 horas postparto (\pm 30 minutos). El proceso de prueba, el corral utilizado, las conductas registradas y el método de análisis de los datos fueron similares a los ya descritos en el estudio anterior. En esta prueba también se registró el tiempo de mirar al cordero propio o al extraño.

La información presentada en los resultados para las pruebas de selectividad y de reconocimiento es del análisis conjunto de los datos obtenidos en ambos tipos raciales de ovejas, a excepción de las vocalizaciones la cuales únicamente se registraron el experimento realizado con las ovejas Columbia.

El registro de vocalizaciones. Se registró la actividad vocal de los animales durante los 5 minutos de prueba. Se realizó a través de un equipo de sonido que contaba con micrófonos

individuales inalámbricos (micrófono inalámbrico GEMINI, PVX-85), cuya señal era recibida en un sistema de grabación (DECK doble W416-TEAC). La actividad vocal proveniente de cada micrófono se registraba en una grabadora diferente. Al inicio y al final de la prueba también se registró la identidad del animal probado, la hora y fecha de prueba, y en el caso de los corderos si era el propio o el extraño. Todas las pruebas también se filmaron (video - cámara HITACHI-VHS) para poder identificar el lugar en donde se encontraba la oveja durante la prueba.

La información fue analizada una vez que se había depurado la grabación de las cintas en un sistema de códigos en computadora (DATAMYTE - GWBASIC). La vocalizaciones fueron divididas en Balidos Bajos (vocalizaciones emitidas con la boca cerrada) y Balidos Altos (vocalizaciones emitidas con la boca abierta). Cada tipo de balido contaba con un código numérico, además de que se registraba simultáneamente (de acuerdo a la filmación) el área en donde se emitía el balido (s). Las áreas identificadas podían ser la zona neutral o la zona de contacto cerca de los corderos. Posteriormente se calculó la frecuencia de balidos por minuto en cada área y durante el total de la prueba.

RESULTADOS

Prueba de selectividad a las 4 horas postparto.

En la tabla I se muestran los valores de aceptaciones y rechazos hacia el cordero propio y el extraño. En el grupo de intactas todos los parámetros conductuales registrados difirieron en la comparación del cordero propio contra el extraño, mientras que en el grupo de ovejas anósmicas sólo dos conductas difirieron en esa misma comparación (No. de golpes y amenazas, Wilcoxon, $P < 0.05$ y No. de balidos altos Wilcoxon, $P < 0.05$). Estas diferencias fueron

debidas a que 8 ovejas anósmicas de las 39, agredieron al cordero extraño después de haberlo aceptado al principio. No hubo diferencias entre los grupos de anósmicas e intactas cuando la oveja estaba en presencia del cordero propio. Por otro lado, las ovejas anósmicas mostraron significativamente más conductas de aceptación y menos de rechazo al cordero extraño que las ovejas intactas (U Mann Whitney, $P < 0.01$).

TABLA I.- EFECTO DE LA ANOSMIA MATERNAL SOBRE LAS CONDUCTAS DE ACEPTACIÓN Y DE RECHAZO DURANTE LA PRUEBA DE SELECTIVIDAD A 4 HORAS POSTPARTO.

<i>Conductas registradas</i>	INTACTAS		ANOSMICAS	
	(n = 43)		(n = 39)	
	con cordero propio	con cordero extraño	con cordero propio	con cordero extraño
No. de balidos bajos.	4.4±0.6**	1.5±0.4a	5.7±0.9	7.1±1b
No. de aceptaciones a la ubre.	1.7±0.1**	0.1±0a	1.5±0.2	1.4±0.2b
Duración del amamantamiento (seg.)	39±4.7**	2±1a	36±5.4	25±4.9b
No. de rechazos a la ubre.	0.02±0.02**	1±0.2a	0.08±0.06	0.09±0.06b
No. de golpes y amenazas.	0.02±0.02**	7.3±0.9a	0*	0.3±0.2b
No. de balidos altos.	4.5±1.2**	22±1a	2.8±0.5*	4.9±0.8b

Valores de media y error. Dentro de cada conducta: comparación de propio contra extraño, *: P<0.05, **: P< 0.001. Comparación de intactas, contra anósmicas con los corderos extraños, a vs. b: P< 0.001.

Prueba de reconocimiento a 12 horas postparto

La latencia de alcance no difirió entre el grupo de intactas y el de anósmicas (U Mann Whitney, P > 0.05). Veintiseis de 43 ovejas alcanzaron primero a su cordero en el grupo de intactas y 23 de 39 en el grupo de anósmicas. Ninguna de esas proporciones difirió con una elección al azar (prueba Binomial $P_b \geq 0.22$) o entre grupos (prueba exacta de Fisher, P > 0.05). Sin embargo, las ovejas permanecieron significativamente más tiempo cerca de su

cordero que del extraño en ambos grupos (Wilcoxon $P < 0.05$, Figura 14). El tiempo de permanencia cerca del cordero propio o del extraño no difirió entre grupos al momento de la prueba (Mann Whitney, $P > 0.05$).

Tanto las ovejas anósmicas, como las intactas emplearon significativamente más tiempo mirando a su cordero que al cordero extraño (Wilcoxon, $P < 0.05$, Figura 15). El tiempo de mirar tanto al cordero propio, como al extraño no difirió entre grupos (U Mann Whitney, $P > 0.05$).

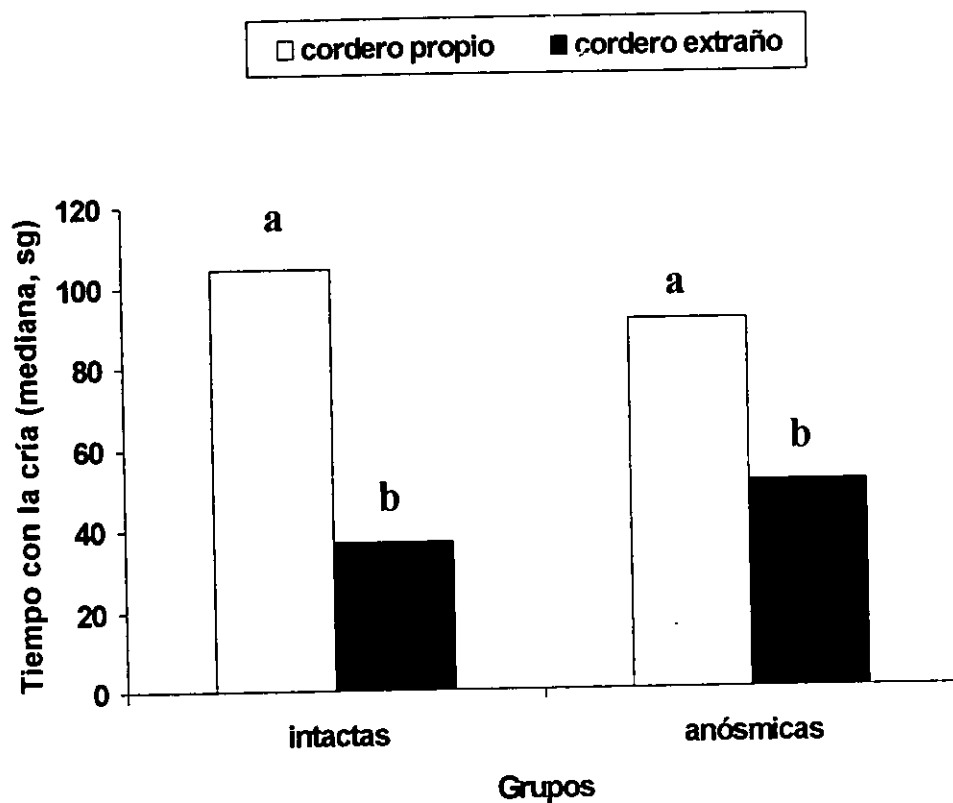


FIGURA 14.- CONDUCTA DE ELECCIÓN DE LA CRÍA PROPIA POR OVEJAS INTACTAS Y ANÓSMICAS A 12 HORAS POSTPARTO, DURANTE UNA PRUEBA DE 5 MINUTOS. Intactas, n=43 y anósmicas, n=39. Literales a y b indican diferencias significativas dentro de un mismo grupo, (Wilcoxon, $P < 0.05$). No hubo diferencias significativas entre grupos, (U Mann Whitney, $P > 0.05$)

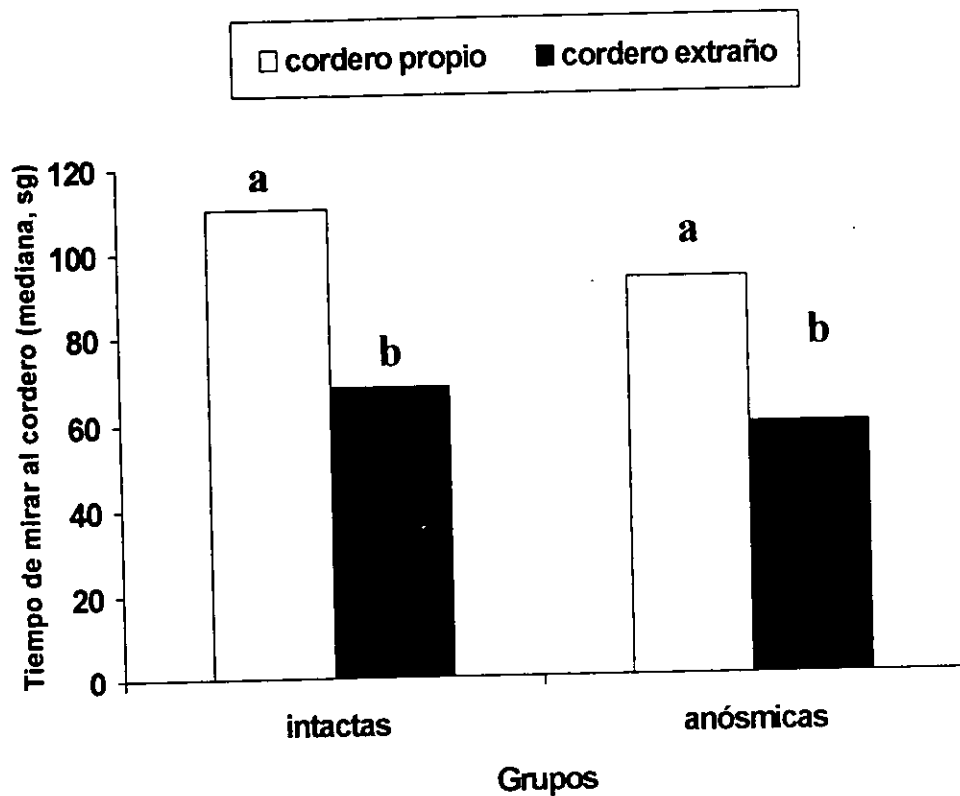


FIGURA 15.- COMPARACIÓN DEL TIEMPO TOTAL DE MIRAR AL CORDERO PROPIO O AL EXTRAÑO EN LA PRUEBA DE RECONOCIMIENTO EN OVEJAS INTACTAS Y ANÓSMICAS A 12 HORAS POSTPARTO. Intactas, n=43 y anósmicas, n=39. Literales a y b indican diferencias significativas dentro de un mismo grupo, (Wilcoxon, $P < 0.05$). No hubo diferencias significativas entre grupos, (U Mann Whitney, $P > 0.05$)

Actividad vocal de las madres y de los corderos durante la prueba de reconocimiento a 12 horas postparto.

Las tablas II y III muestran que en el análisis de la actividad vocal, tanto en el grupo de intactas, como en el de anósmicas, predominó claramente la emisión de balidos altos (BA), en tanto la emisión de balidos bajos (BB) de madres y corderos fue prácticamente nula en cualquiera de las zonas del corral de prueba analizadas (Wilcoxon $P < 0.05$). Por lo tanto, las comparaciones que se presentan a continuación sólo muestran las frecuencias de balidos altos. Todos los datos están expresados en valores de mediana y rangos intercuartiles por minuto.

No se encontraron diferencias significativas en las comparaciones en ningún grupo entre la emisión de balidos de los corderos propios o extraños en cualquiera de las situaciones analizadas (Wilcoxon $P > 0.05$, tablas II y III). Tampoco se encontraron diferencias significativas entre grupos en las mismas situaciones de prueba en madres y corderos (Mann Whitney, $P > 0.05$, tablas II y III).

TABLA II.- ACTIVIDAD VOCAL DE LAS OVEJAS (BALIDOS ALTOS) DURANTE LA PRUEBA DE RECONOCIMIENTO DE SUS CRIAS A 12 HORAS POSTPARTO, SIN LA AYUDA DE SEÑALES OLFATORIAS (RAZA COLUMBIA). FRECUENCIA POR MINUTO.

ZONA DEL CORRAL DE PRUEBA	INTACTAS	ANOSMICAS
NEUTRAL	15 (12-20)	14 (11-20)
CERCA DEL CORDERO PROPIO	17 (15- 19)	16 (9-19)
CERCA DEL CORDERO EXTRAÑO	17 (13-25)	20 (16-23)
ACTIVIDAD TOTAL	16 (14-20)	16 (11-19)

Valores de mediana y rangos intercuartiles entre paréntesis, por minuto. No se encontraron diferencias significativas entre grupos o dentro de un mismo grupo. No se registró emisión alguna de balidos bajos por parte de las madres o de los corderos. Para la definición de las zonas ver Figura 15.

TABLA III.- ACTIVIDAD VOCAL DE LOS CORDEROS (BALIDOS ALTOS) DURANTE LA PRUEBA DE RECONOCIMIENTO A 12 HORAS POSTPARTO, (RAZA COLUMBIA) .FRECUENCIA POR MINUTO.

ZONA DEL CORRAL DE PRUEBA	INTACTAS	ANOSMICAS
NEUTRAL CORDERO PROPIO	10 (6-22)	17 (13-27)
NEUTRAL CORDERO EXTRAÑO	13 (7-19)	15 (7-18)
MADRE CERCA DEL CORDERO PROPIO	18 (9-23)	15 (10-27)
MADRE CERCA DEL CORDERO EXTRAÑO	16 (12-19)	20 (14-23)
ACTIVIDAD TOTAL DEL PROPIO	11 (9-24)	21 (13-24)
ACTIVIDAD TOTAL DEL EXTRAÑO	14 (8-20)	13 (10-19)

Valores de mediana y rangos intercuartiles entre paréntesis, por minuto. No se encontraron diferencias significativas entre grupos o dentro de un mismo grupo. No se registró emisión alguna de balidos bajos por parte de las madres o de los corderos. Para la definición de las zonas ver Figura 15.

DISCUSIÓN

Tres hechos importantes emergen del presente estudio. Primero, las ovejas anósmicas son capaces de discriminar entre su cordero y uno extraño ya a las 12 horas postparto en una situación en la cual ellas no pudieron estar a menos de 1 metro de distancia de los corderos, aún si su elección inicial no difirió de una elección al azar. Este resultado no puede ser atribuido a alguna percepción olfatoria del cordero, ya que las ovejas anósmicas probadas fueron incapaces de discriminar la aceptación a la ubre de su cordero y de uno extraño a las 4 horas postparto. El hecho de que las ovejas anósmicas fueran tan eficientes en la prueba de reconocimiento como las intactas, demuestra que las señales olfatorias no están involucradas en este tipo de prueba, como lo habíamos sugerido en la primera fase de este trabajo. Si las ovejas intactas pudieron haber percibido alguna señal olfatoria de su cordero, uno podría esperar una mejor discriminación que en las anósmicas, como fue el caso en el estudio preliminar en el cual se comparó la conducta de madres que podían olfatear de cerca de los corderos con la de madres que no podían acercarse a menos de un metro (ver discusión de la primera parte).

Por consiguiente, los presentes resultados están en acuerdo con las conclusiones de la primera parte de nuestro trabajo. Más aún, dichos resultados fueron obtenidos en otra raza, (Columbia), lo que sugiere que la habilidad de reconocimiento visual y/o auditivo temprano es una característica conductal común de esta especie. El hecho no es sorprendente considerando la importancia biológica que tiene dicho proceso de reconocimiento, pues permite que la madre y su cordero se mantengan en contacto uno del otro sobre todo en condiciones de pastoreo, donde forman grandes grupos sociales y están constantemente en movimiento para buscar alimento.

La segunda conclusión de este estudio es que el desarrollo de un reconocimiento olfatorio en la oveja no es un requisito necesario para el establecimiento de un reconocimiento visual y

acústico de su cordero. En otras palabras aparentemente el aprendizaje de las señales visuales y/o acústicas, del cordero por la madre, no depende del aprendizaje del olor individual del cordero. Estos resultados contradicen los hallazgos del trabajo de Morgan *et al.*, (1975), quienes concluyeron que la alteración del sentido del olfato en las ovejas afecta la capacidad de reconocimiento del cordero a distancia. Diferencias en las metodologías utilizadas pueden ser tomadas en cuenta para explicar las aparentes discrepancias con los resultados de Morgan *et al.*, (1975). En su estudio las madres fueron probadas una vez diariamente durante tres a ocho días, mientras que en nuestro estudio los animales fueron probados solamente una vez, debido a que como lo demostramos en un estudio piloto, la repetición de pruebas ocasiona una habituación y por ende un menor interés en la búsqueda de los corderos, cuando el animal ha sido probado más de tres veces. Nuestros resultados también confirman la hipótesis de que hay dos sistemas de reconocimiento del cordero por su madre: 1) al momento de la aceptación a la ubre, cuando la madre utiliza principalmente su olfato para discriminar a su cordero de uno extraño (reconocimiento cercano), 2) cuando los animales no están en contacto físico, la madre utiliza principalmente la vista y/o el oído para localizar a su cordero (reconocimiento a distancia) (Bouissou, 1968; Lindsay y Fletcher, 1968; Poindron y Carrick, 1976; Alexander y Shillito, 1977 a, b). Consecuentemente los procesos responsables de la memorización de las señales visuales y auditivas del cordero, pueden ser activados independientemente de aquellos involucrados en la memorización del olor del cordero y que permiten el establecimiento de la selectividad maternal. Sin embargo, mientras que ha sido dilucidado el mecanismo por medio del cual la información olfatoria es procesada durante el periodo periparto en la oveja (Lévy *et al.*, 1996), no existe información concerniente a las modalidades visuales y auditivas, las cuales continúan sin explorar. La activación específica de los procesos de memoria que tienen lugar con respecto a las

señales olfatorias del cordero, bajo la influencia de la expulsión del feto (Keverne *et al.*, 1983; Lévy *et al.*, 1996), puede no estar limitada a una sola modalidad y puede también implicar las modalidades visuales y auditivas.

Por otra parte, los resultados obtenidos en el análisis de la frecuencia de emisión de vocalizaciones durante la prueba, muestran que no hay efecto aparente de la anosmia sobre la emisión de vocalizaciones por parte de la madre. Sin embargo, la alta incidencia de balidos altos podría sugerir que estas vocalizaciones son típicas de una respuesta a la separación del cordero propio, como la han sugerido estudios previos (Poindron, *et al.*, 1994). Pero también podría ser un mecanismo de comunicación entre el cordero y su madre, que pudiera estimular las vocalizaciones en el cordero y así guiar la oveja en su elección, junto con la ayuda de las señales visuales. Varios autores han sugerido que la congruencia entre las modalidades visual y auditiva, cuya importancia ha sido demostrada en otras especies es importante para una discriminación correcta, tanto en la madre como en el cordero (Lickliter y Bahrick, 1998). A pesar que ni la frecuencia de emisión de balidos, ni el tipo de balidos emitidos (altos vs. bajos) parecen variar entre ambos corderos (propio y extraño), no se puede descartar la posibilidad de que la madre reconozca algunas de las características físicas de dichas vocalizaciones que le pudiera permitir reconocerlo. El hecho que la madre elige solamente después de haber alcanzado a los corderos podría significar que puede distinguir las características individuales de los balidos de su cría solamente de cerca. También es posible que el cordero emita balidos diferentes cuando se acerca su madre, cuyas características no son discernible para la audición humana. Finalmente el hecho de que los balidos bajos hayan estado ausentes en la prueba, implica que estos sólo se presentan cuando hay un contacto muy cercano entre la madre y su cordero (ver también sección II, segunda parte) y confirma que dichos balidos son característicos no solamente de la conducta

maternal al parto, pero también de la aceptación selectiva a la ubre. En conclusión, nuestros estudios conductuales, sostienen la hipótesis de que el aprendizaje de las señales olfatorias no es un requisito para el reconocimiento del cordero propio y que existen mecanismos en otras modalidades sensoriales que permiten que se mantenga este reconocimiento. Sin embargo, no es claro en este momento si se trata realmente de un solo sistema de reconocimiento a distancia, en el cual participan de manera conjunta las señales visuales y acústicas, como se considera generalmente en la literatura, o si estas dos modalidades sensoriales funcionan también de manera independiente.

**ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA**

**II.- CAPACIDAD DE RECONOCIMIENTO DE LA MADRE
POR SU CORDERO EN LOS PRIMEROS DIAS
POSTPARTO.**

PRIMERA PARTE.- EVALUACIÓN DE LA CAPACIDAD DE RECONOCIMIENTO DE LA MADRE POR SU CORDERO A 12, 24 Y 48 HORAS DE EDAD

El objetivo de esta parte del estudio fue investigar qué mecanismos utiliza el cordero para discriminar a su madre. Generalmente se admite que el cordero es capaz de elegir correctamente en una situación de elección doble a las 12 horas, aunque esta capacidad puede variar de acuerdo a diferentes factores, como son la raza o el tamaño de la camada (Nowak *et al.*, 1987). Por consiguiente, nos pareció importante en una etapa preliminar, verificar cuáles son las capacidades de discriminación del cordero en nuestras condiciones experimentales.

La hipótesis es que los corderos de la raza Rambouillet, en nuestras condiciones experimentales, son capaces de discriminar a su madre de una extraña a las 12 horas de vida, como lo han demostrado los estudios de Nowak *et al.*, (1987) con corderos de la cruce Merino x Border Leicester.

MATERIAL Y MÉTODOS

Animales

Este experimento se realizó simultáneamente al de las ovejas, utilizando los corderos de las madres probadas en el experimento de la primera parte de la fase I, (realizado en México). El manejo de los animales (corderos y ovejas) antes del parto y hasta el momento de la prueba fue similar al de las madres.

Proceso de prueba

Para estudiar la capacidad temprana de reconocimiento de los corderos se utilizó una prueba de elección entre dos madres, según el mismo principio utilizado en la prueba de ovejas. En la prueba de reconocimiento, el cordero tenía la posibilidad de elegir entre dos madres, con fechas de parto lo más cercana posible, según el método descrito por Nowak *et al.*, (1987). Las condiciones generales de prueba (climáticas y horarios), así como los animales utilizados fueron los mismos que en el experimento 1 de la primera parte.

Corral de prueba

La prueba se realizó en un corral triangular de 6m x 6m x 6m (Figura 16). En la base de esta área había dos corrales individuales (3m x 1m) armados para contener a las madres, mientras que en la parte opuesta había un corral de 1m x 1m que contenía al cordero a probar. Al momento de realizar una prueba, las dos madres y sus crías fueron llevadas al corral de prueba, cada madre fue colocada en uno de los corrales de la base del triángulo, mientras que el cordero a probar era colocado en el corral de 1m x 1m, y el cordero de la madre ajena fue separado de la vista, a 30 metros de distancia. La duración total de la separación entre las madres y sus corderos antes del inicio de la prueba nunca fue más de 10 minutos. El cordero a probar se quedaba treinta segundos antes de que comenzará la prueba; posteriormente se abrió la puerta y las conductas del cordero se registraban por 5 minutos. A diferencia de las pruebas de las madres, el cordero tenía acceso a la mayoría de las informaciones sensoriales, aunque una barrera le impedía amamantarse. Los tres lados del corral de espera, al igual que el de las madres, estaban cubiertos para evitar distracciones. El área del triángulo estaba dividida en 4 zonas: zona 1: corral de espera; zona 2: zona neutral; zona 3 y 4: zonas de elección (Figura 16).

Grupos experimentales

Tres grupos independientes fueron probados solamente una vez en los siguientes periodos de tiempo después del parto (± 30 min. en todos los casos): 12 hr (n=17); 24 hr (n=13) y 48 hr (n=21). En las madres ajenas utilizadas en la prueba, los intervalos entre el parto y su utilización durante la prueba fueron 18.5 hrs. (13, 36), 26 hrs. (20, 34) y 50 hrs (44, 56) para los grupos 12, 24 hrs. y 48 hrs respectivamente.

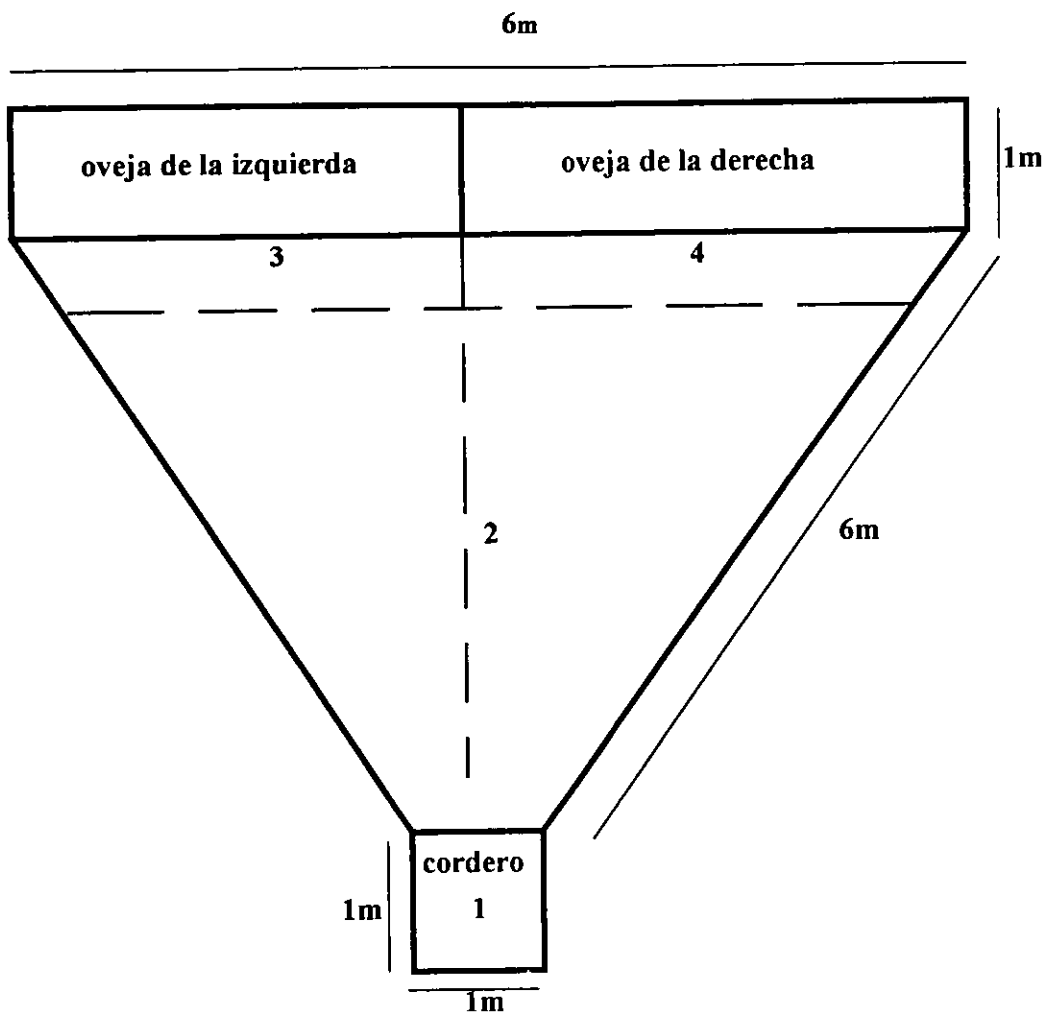


FIGURA 16.- PLANO DEL CORRAL UTILIZADO EN LA PRUEBA DE DISCRIMINACIÓN DE LA MADRE POR SU CORDERO A 12, 24 Y 48 HORAS DE EDAD. 1: Corral de espera; 2: Zona neutral; 3 y 4: Zonas de elección.

Conductas registradas

Las conductas evaluadas fueron:

- 1.- Latencia de salida del corral de espera (en segundos).
- 2.- Latencia de alcance (en segundos) de la primera hembra elegida e identidad de la misma.
- 3.- Tiempo acumulado cerca de cada oveja a los 2 y 5 minutos de prueba (en segundos).
- 4.- Elección correcta. La proporción de corderos que elegían correctamente se calculó con base en el tiempo de permanencia junto a su madre, considerando como elección correcta cuando un cordero pasaba más del 50 % del tiempo total con las madres, junto a la suya.

Análisis de la información

Nuevamente, debido a la falta de normalidad de las variables medidas se utilizó estadística no paramétrica. Para comparar el efecto de la edad del cordero al momento de la prueba se utilizaron las pruebas de Kruskal Wallis y U de Mann Whitney con un nivel de significancia de $P \leq 0.05$. En los resultados sólo se muestran los valores de U Mann Whitney, cuando la prueba de Kruskal Wallis resultó significativa. Para comparar dentro de cada grupo las variables dependientes, se utilizó la prueba de Wilcoxon, ($P \leq 0.05$). Para comparar las proporciones de corderos que hicieron la elección correcta contra la hipótesis nula de una elección al azar, se utilizó la prueba Binomial ($P_b \leq 0.05$), y para comparar estas proporciones entre los diferentes grupos, se utilizó la prueba exacta de Fisher, ($P_b \leq 0.05$). Los datos que se muestran son valores de mediana y rangos intercuartiles.

RESULTADOS

Los resultados, presentados en las Figuras 17, 18 y 19, muestran que en nuestras condiciones experimentales, los corderos Rambouillet también son capaces de discriminar a su madre de una extraña desde las 12 horas de vida, lo cual concuerda con lo demostrado por Nowak *et al.*, (1987) con corderos Merino x Border Leicester.

En los tres grupos probados, los corderos permanecieron significativamente más tiempo cerca de su madre que de la madre extraña, durante los cinco minutos de la prueba (Wilcoxon, $P < 0.05$, ver Figura 17).

Sin embargo, a los 2 minutos de la prueba (Figura 18), la diferencia fue significativa solamente en el grupo probado a 48 horas (Wilcoxon $P < 0.05$), lo cual sugiere que la aptitud para elegir a su madre aumenta con la edad del cordero. Esto coincide también con el hecho que la habilidad motriz o la respuesta a la atracción por la madre es mayor en los corderos de más edad, considerando los resultados de latencia de salida y latencia de alcance. Los corderos con 48 horas de edad tuvieron una latencia de salida y de alcance significativamente menor que los corderos de 12 y 24 horas (U Mann Whitney, $P = 0.02$ a las 12 horas y $P = 0.001$ a las 24 horas, respectivamente, ver Figura 19).

Al comparar la proporción de corderos que hicieron una elección correcta contra una elección al azar en cada grupo, no se encontraron diferencias significativas en la proporción a 12 horas (12/17, prueba Binomial $P_b = 0.14$), mientras que estas proporciones difirieron significativamente de una elección al azar en los grupos a 24 hrs. (11/13, prueba Binomial $P_b = 0.02$) y 48 hrs. (18/21, prueba Binomial, $P_b = 0.002$). Por otra parte, estas proporciones no difirieron significativamente entre grupos (prueba exacta de Fisher, $P > 0.05$).

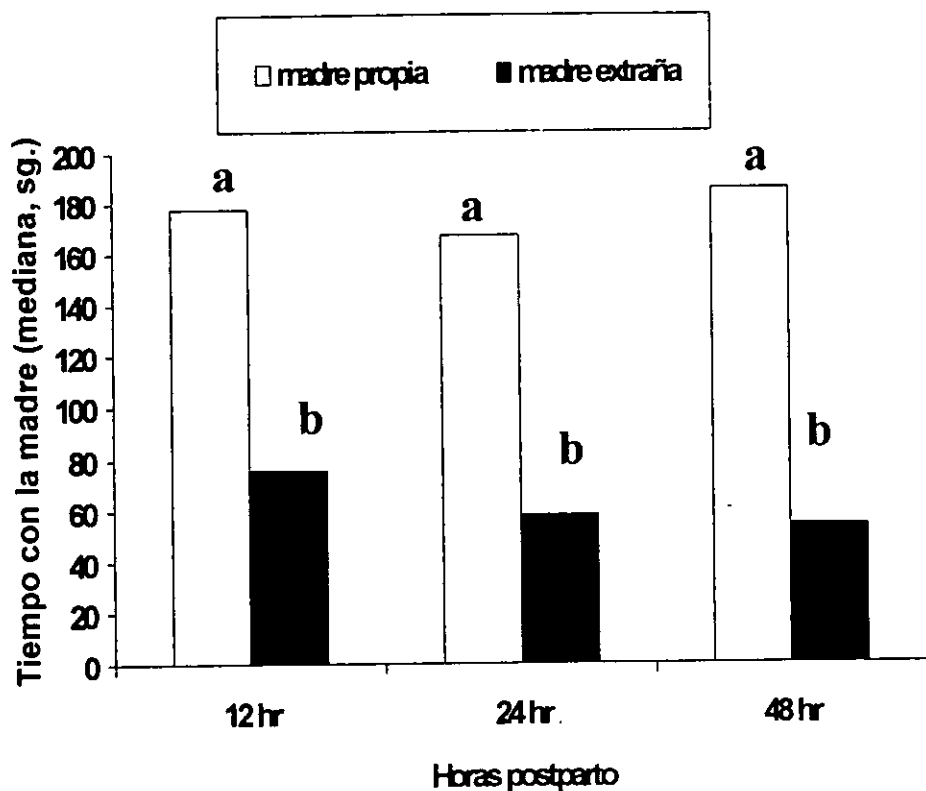


FIGURA 17 - CAPACIDAD DE ELECCION DE LA MADRE PROPIA, POR CORDEROS RAMBOUILLET, DURANTE UNA PRUEBA DE RECONOCIMIENTO DE 5 MINUTOS. 12 hrs: n=17; 24 hrs: n=13 y 48 hrs: n=21. Literales a y b indican diferencias significativas dentro de un mismo grupo o mismo periodo postparto, (Wilcoxon, $P < 0.05$). No se encontraron diferencias significativas entre grupos, (Kruskal Wallis, $P > 0.05$)

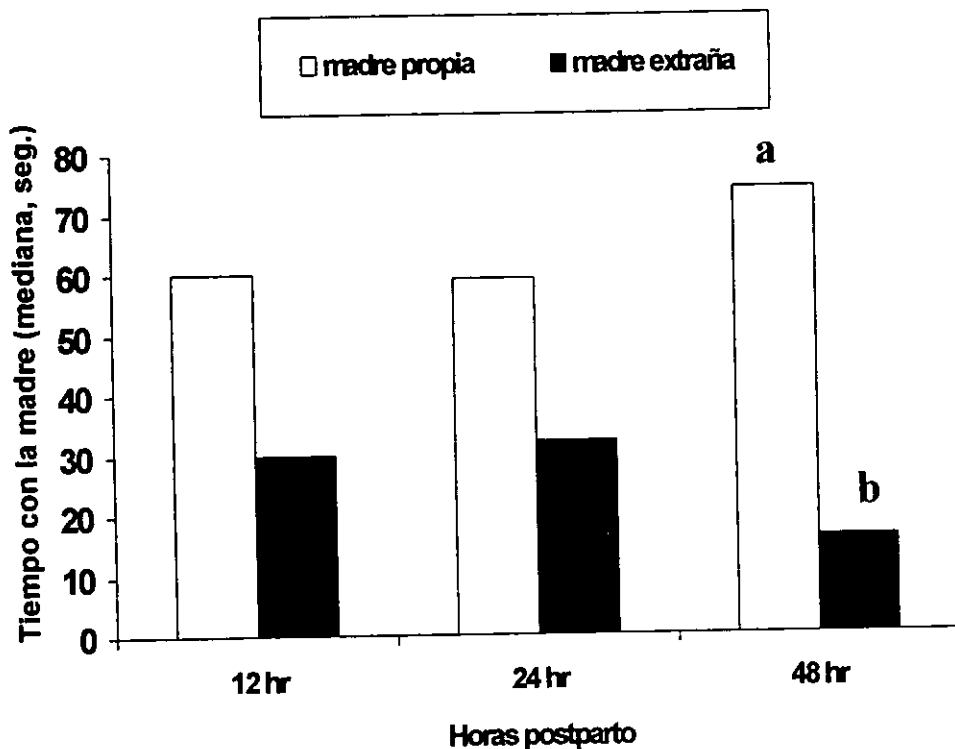


FIGURA 18 - CAPACIDAD DE ELECCION DE LA MADRE PROPIA, POR CORDEROS RAMBOUILLET, DURANTE LOS DOS PRIMEROS MINUTOS DE UNA PRUEBA DE RECONOCIMIENTO. 12 hrs: n=17; 24 hrs: n=13 y 48 hrs: n=21. Literales a y b indican diferencias significativas dentro de un mismo grupo o período postparto, (Wilcoxon, $P < 0.001$). No se encontraron diferencias significativas entre grupos, (Kruskal Wallis, $P > 0.05$)

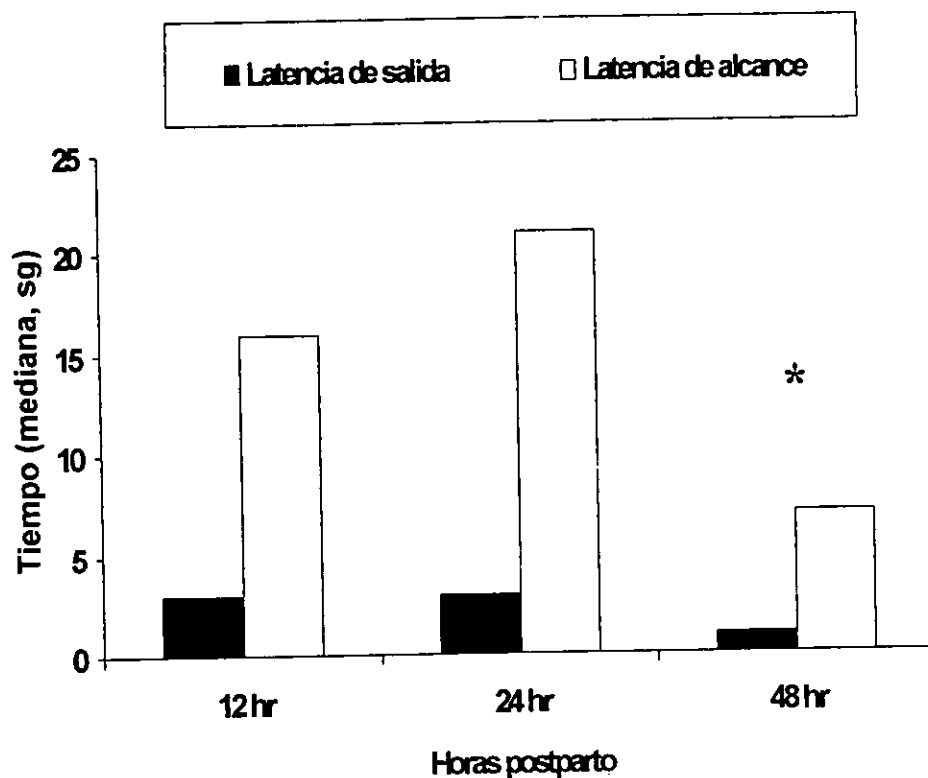


FIGURA 19.- TIEMPO QUE TOMARON LOS CORDEROS PARA SALIR DEL CORRAL DE ESPERA Y ALCANZAR POR PRIMERA VEZ EL AREA DE ELECCION, DURANTE UNA PRUEBA DE RECONOCIMIENTO. 12 hrs: n=17; 24 hrs: n=13 y 48 hrs: n=21. * indica diferencias significativas entre el grupo de 48 horas con respecto a 12 y 24 horas, para ambas variables, (U Mann Whitney, $P < 0.05$).

DISCUSION

Nuestros resultados son congruentes con los presentados por Nowak *et al.*, (1987), mostrando que los corderos son capaces de elegir a su madre a una edad mucho más temprana de lo que se suponía (Arnold y Morgan, 1975), siempre y cuando se encuentren cerca de ella. Además, es la primera vez que se reporta una capacidad de elección tan temprana en corderos de la raza Rambouillet, lo cual podría estar relacionado con diferencias en las condiciones de mantenimiento de los animales (por ejemplo alimentación limitada, asociada a un pastoreo en campo abierto en el estudio de Nowak *et al.*, 1987 vs alimentación óptima en nuestras condiciones), y posibles diferencias entre la cepa Merinos Rambouillet y las cepas de Merinos australianas utilizadas por Nowak.

El reconocimiento de la madre por su cordero durante el primer día de vida fue por primera vez sugerido por Shillito, (1975); sin embargo, su estudio demostró que las señales visuales y acústicas son más importantes en un reconocimiento a distancia cuando el cordero cuenta con más de 3 días de nacido. Nuestros resultados no permiten identificar los mecanismos utilizados por los corderos para discriminar a su madre. Por ejemplo, aunque estudios hechos por Nowak, (1991) descartaron la participación del olfato en el reconocimiento temprano de la madre, es necesario tomar en cuenta la metodología utilizada en esos estudios, como podría ser que la técnica de anosmia no haya sido la más efectiva.

Si se descartara la participación del olfato en el reconocimiento maternal en el cordero, implicaría que la visión y/o el oído estarían involucrados ya que ambos sentidos pueden permitir la percepción de características físicas de la madre. El hecho de que los corderos a 48 horas de edad mostraron mejor discriminación de su madre, concuerda con estudios previos que muestran que la habilidad de la cría mejora con la edad, especialmente a partir del tercer día de

vida (Shillito, 1975, Nowak, 1990 b y 1991). Sin embargo, no se ha estudiado si este cambio corresponde a una mejor percepción en el cordero debido a su desarrollo, o a cambios en los procesos de reconocimiento.

También existe la posibilidad de que la conducta de aceptación desplegada por la madre propia durante la prueba, y la conducta de rechazo de la madre ajena, puedan ser señales que guíen al cordero en su elección. Por ejemplo Shillito -Walser *et al.*, 1982 han sugerido que algunas conductas mostradas por la madre podrían influir en la elección del cordero, lo cual también es congruente con los resultados de Nowak, 1991, mostrando que la supresión de las señales visuales o acústicas de la madre, afectan la capacidad de elección en el cordero.

El análisis preciso de la conducta de la madre, así como el estudio de las capacidades de reconocimiento de los corderos cuyas madres no sean selectivas (por anosmia) permitirá aclarar estos puntos.

SEGUNDA PARTE.- PAPEL DE LA SELECTIVIDAD MATERNAL SOBRE LA CAPACIDAD DE RECONOCIMIENTO DE LA MADRE POR SU CORDERO A 24 HORAS DE EDAD.

Antecedentes experimentales

La capacidad de los corderos para elegir correctamente entre su madre y una ajena puede ocurrir desde las 12 horas de edad, y puede estar regulada por varios factores. Por ejemplo, un mecanismo que podría estar involucrado sería que el cordero es capaz de aprender a reconocer alguna o varias características físicas de la madre y que al parecer existe en crías de ratas (León *et al.*, 1986). De hecho, se sabe que el cordero tiene que adquirir esta capacidad discriminatoria (Nowak *et al.*, 1997), lo cual indica que no se trata de un reconocimiento congénito. Pero existe también la posibilidad que sea la madre quien oriente la elección del cordero. Es posible que durante la prueba, cuando el cordero se acerca a las ovejas, la madre propia muestre signos de aceptación, mientras que la madre extraña muestre signos de rechazo, debido a la presencia de una conducta maternal selectiva.

El objetivo de este estudio fue, entonces, investigar la importancia de la selectividad maternal sobre la capacidad del cordero para discriminar a su madre de una extraña a 24 horas de edad. Se estudió la capacidad de corderos a elegir correctamente a su madre, cuando ésta y la madre ajena eran intactas y selectivas, o cuando ambas madres eran anósmicas y no selectivas. En la primera situación se supone que la madre propia mostraría signos de aceptación y la extraña signos de rechazo, mientras que en la segunda situación, ambas madres deberían mostrar signos de aceptación, debido a la ausencia de conducta selectiva.

Si los corderos hacen una elección de su madre sobre la base de señales físicas individuales únicamente, no deberíamos encontrar diferencias entre los 2 grupos. Al contrario, en caso de una

elección en base a criterios conductuales deberíamos encontrar una menor capacidad a elegir correctamente en las crías de madres anósmicas.

MATERIAL Y MÉTODOS

Este experimento se realizó simultáneamente al estudio de reconocimiento de las ovejas con las mismas madres de la segunda parte de la fase I.

Proceso de prueba

Los corderos fueron probados a las 24 horas de edad. Además, en un estudio adicional, se investigaron los efectos a largo plazo de la ausencia de la conducta maternal selectiva sobre la preferencia del cordero por su madre a 1 mes postparto.

El manejo y el proceso experimental de los corderos fue similar al de la primer parte de esta segunda fase. El análisis de la actividad vocal de los animales durante la prueba a 24 horas fue similar al descrito en el experimento de madres anósmicas (Fase 1, segunda parte).

Entre las 24 horas y un mes postparto, las madres intactas y sus crías fueron mantenidas en un solo grupo, y las madres anósmicas y sus crías en otro grupo, en corrales de aproximadamente 200 m². Durante ese tiempo los animales fueron alimentados con heno de alfalfa, grano de sorgo, agua y minerales, según sus requerimientos, hasta el final del estudio.

Grupos experimentales

- Grupo de corderos probados con madres intactas (n=19)
- Grupo de corderos probados con madres anósmicas (n=24).

RESULTADOS

A).- RESULTADOS A 24 HORAS.

a).- Prueba de reconocimiento.

Los corderos de madres intactas fueron capaces de mostrar una preferencia por su madre, tanto a los dos minutos como a los cinco minutos de prueba, (Wilcoxon, $P = 0.012$ y $P = 0.002$, para 2 y 5 minutos respectivamente, ver Figuras 20 y 21), lo cual es congruente con los resultados del estudio anterior de corderos.

Además, los corderos del grupo de ovejas intactas pasaron significativamente más tiempo con la madre propia a los 2 minutos de la prueba, comparado con los corderos de madres anósmicas, (U Mann Whitney, $P = 0.03$, Figura 20), en contraste hubo una tendencia de los corderos del grupo de anósmicas, a permanecer significativamente más tiempo con la madre extraña comparado con los corderos del grupo de intactas (U Mann Whitney, $P = 0.07$, Figura 20)

Por otro lado los corderos hijos de madres anósmicas no pasaron significativamente más tiempo cerca de su madre que cerca de la madre extraña (Wilcoxon, $P > 0.05$, ver Figuras 20 y 21). Además, los corderos de madres anósmicas permanecieron significativamente más tiempo con la madre extraña que los corderos de intactas a los 5 minutos de la prueba, (U Mann Whitney $P = 0.01$, Figura 21).

Asimismo, la proporción de elecciones correctas hechas por los corderos del grupo de anósmicas no difirió de una elección al azar (16/24, prueba Binomial, $P_b = 0.15$). En cambio, esta proporción sí fue mayor que una elección al azar en los corderos del grupo de intactas (16/19, prueba Binomial, $P_b = 0.004$, Figura 22). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre grupos (prueba exacta de Fisher, $P = 0.3$)

No se encontraron diferencias significativas en las latencias de salida y de alcance entre grupos (U Mann Whitney, $P > 0.05$), (poner proporciones) y tampoco se encontraron diferencias entre la proporción de corderos que alcanzaron primero a su madre y una elección a la azar (Intactas: 11/19, Anósmicas: 16/24, prueba Binomial, $P_b > 0.05$), ni entre grupos (prueba exacta de Fisher, $P > 0.05$).

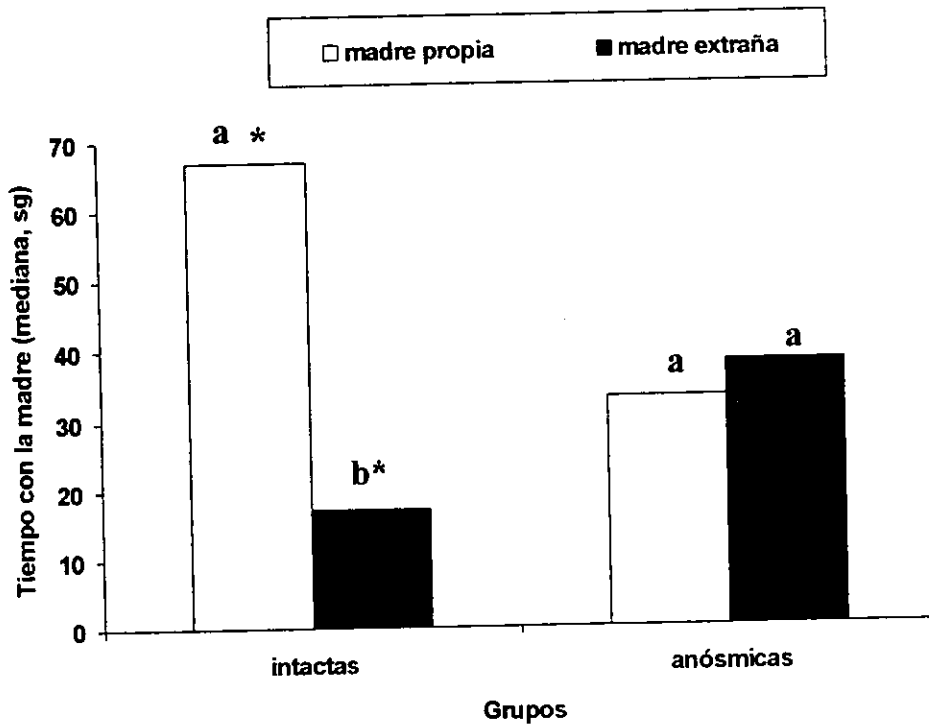


FIGURA 20.- CAPACIDAD DE ELECCION DE LA MADRE PROPIA, POR CORDEROS A 24 HORAS DE EDAD, DURANTE LOS DOS PRIMEROS MINUTOS DE UNA PRUEBA DE RECONOCIMIENTO. Intactas: $n=19$ y anósmicas: $n=24$. Literales a y b indican diferencias significativas dentro de un mismo grupo, (Wilcoxon, $P < 0.05$). * indica diferencia significativa entre grupos para el tiempo con la propia y una tendencia para el tiempo con la extraña (U Mann Whitney, $P < 0.07$).

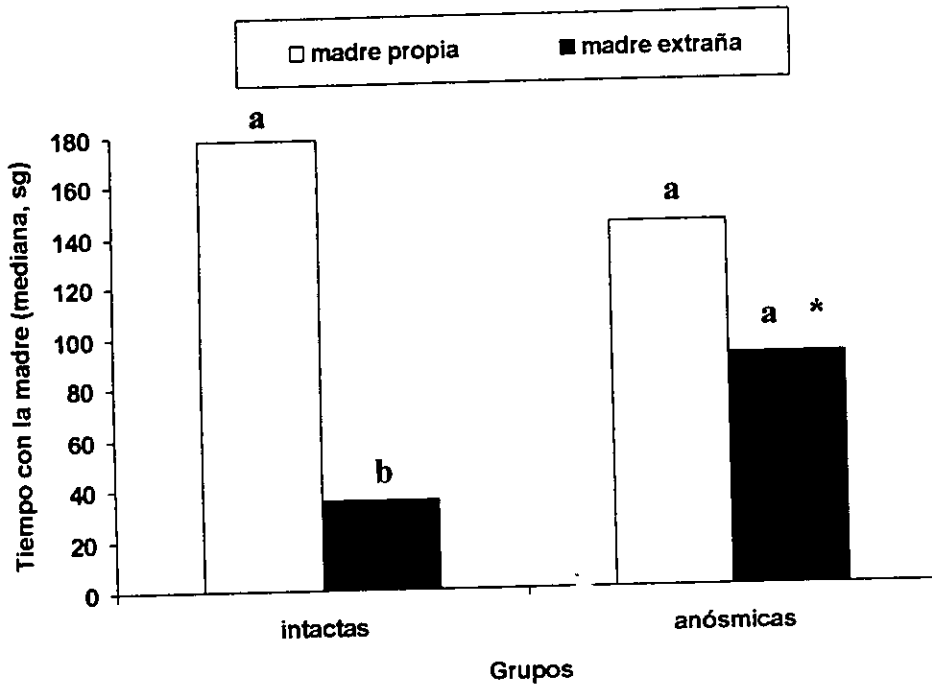


FIGURA 21.- CAPACIDAD DE ELECCION DE LA MADRE PROPIA, POR CORDEROS A 24 HORAS DE EDAD, DURANTE UNA PRUEBA DE RECONOCIMIENTO DE 5 MINUTOS. Intactas: n=19 y anósmicas: n=24. Literales a y b indican diferencias significativas dentro de un mismo grupo, (Wilcoxon, $P < 0.05$). * indica una diferencia significativa entre grupos, en la variable de tiempo con la madre extraña, (U Mann Whitney, $P < 0.05$).

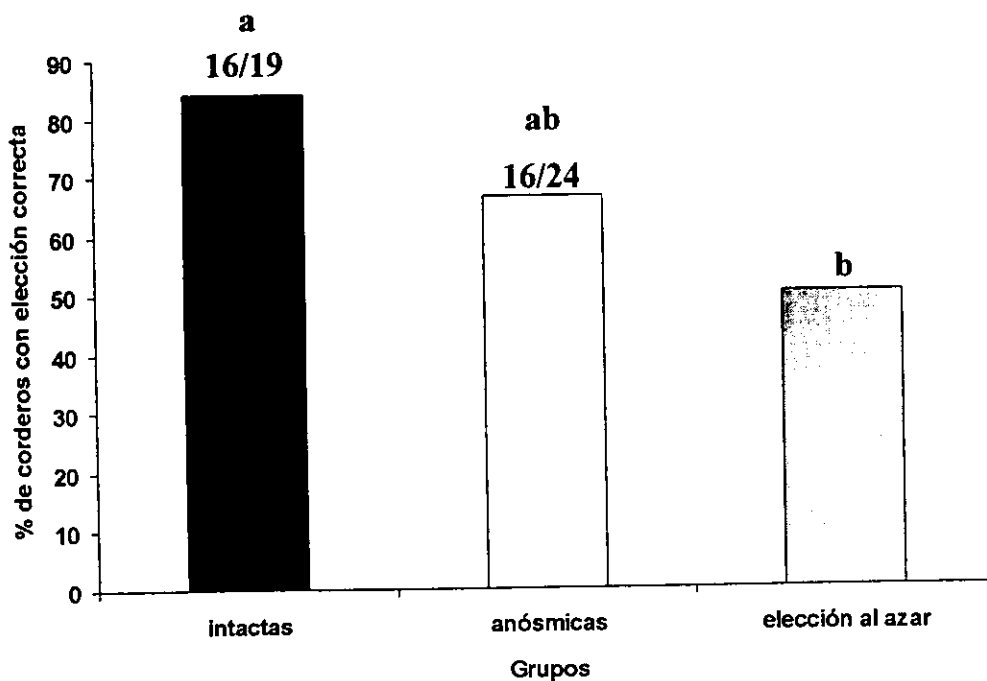


FIGURA 22.- COMPARACION DE LAS PROPORCIONES DE CORDEROS HIJOS DE MADRES INTACTAS Y ANOSMICAS, QUE HICIERON UNA ELECCION CORRECTA A 24 HORAS DE EDAD. Intactas: n=19 y anósmicas: n=24. Literales diferentes indican diferencias entre grupos ($P < 0.05$, Intactas vs. anósmicas, prueba exacta de Fisher. Intactas o anósmicas vs una elección al azar, prueba Binomial)

b).- Actividad vocal de los corderos y las madres, durante la prueba de reconocimiento.

1)- Actividad vocal durante el tiempo total de la prueba.

1.1. Actividad vocal de los corderos.

Durante el total de la prueba (tabla IV) predominó la emisión de balidos altos en los corderos. Se observa que en el grupo de anósmicas, los corderos emitieron significativamente más balidos altos (BA) que balidos bajos (BB), (Wilcoxon, $P = 0.005$), lo cual no sucedió en los corderos del grupo de intactas, a pesar de que se observa también una tendencia a tener una frecuencia de BA mayor (Wilcoxon, $P = 0.14$, ver tabla IV). Tampoco se observaron diferencias significativas dentro de cada tipo de balido entre los dos grupos (U Mann Whitney, $P = 0.2$, (BA) y $P = 0.5$ (BB), tabla IV).

TABLA IV.- ACTIVIDAD VOCAL DEL LOS CORDEROS DURANTE EL PERIODO TOTAL DE LA PRUEBA DE ELECCION A 24 HORAS DE EDAD. (FRECUENCIA POR MINUTO)

Grupos	BA	BB
INTACTAS	23 (11-52)	5 (0-15)
ANOSMICAS	40 (27-54) a	7 (3-20) b

BA = Balidos altos; BB = Balidos bajos. Literales diferentes indican diferencias significativas dentro del mismo grupo (Wilcoxon, $P < 0.05$).

1.2.- Actividad vocal de las madres.

En ambos grupos, en las madres propias, no se encontraron diferencias significativas entre las frecuencias de BA y de BB, a pesar de que se observa una tendencia a una frecuencia más alta en la emisión de BA (Wilcoxon $P = 0.1$ (intactas) y $P = 0.2$ (anósmicas), tabla V). En cambio en las madres extrañas, en ambos grupos (anósmicas e intactas), emitieron significativamente más balidos altos que balidos bajos (Wilcoxon $P = 0.008$ para ambos grupos, tabla V). Además en las

madres extrañas, se observó tanto en los BA como en los BB una diferencia significativa entre grupos, siendo mayor la emisión de BA en las madres extrañas intactas comparado con la de las anósmicas (U Mann Whitney, $P = 0.001$). Mientras que los BB fueron mayores en las anósmicas que en las intactas (U Mann Whitney, $P = 0.04$, tabla V). Estas diferencias entre grupos no se encontraron en las madres propias.

TABLA V.- ACTIVIDAD VOCAL DE LAS MADRES DURANTE EL PERIODO TOTAL DE LA PRUEBA DE ELECCION A 24 HORAS DE EDAD. (FRECUENCIA POR MINUTO).

Grupos	MADRE PROPIA		MADRE EXTRAÑA	
	BA	BB	BA	BB
INTACTAS	38 (18-61)	10 (5-24)	75 (66-94) a *	0 b *
ANOSMICAS	22 (11-41)	13 (1-17)	19 (10-32) a	1 (0-11) b

BA = Balidos altos; BB = Balidos bajos. Literales a y b indican diferencias significativas entre los BA contra BB, dentro de grupos, en las madres extrañas (Wilcoxon $P < 0.05$). * indica diferencias significativas entre grupos en los BA y los BB, (U Mann Whitney, $P < 0.05$).

2). Actividad vocal antes de que los corderos alcanzaran por primera vez la zona de elección

2.1.- Actividad vocal de los corderos.

En el periodo inmediatamente antes de alcanzar por primera vez la zona de elección, los corderos de ambos grupos emitieron solamente BA (Wilcoxon $P < 0.05$, tabla VI). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre grupos (U Mann Whitney, $P > 0.05$, tabla VI).

TABLA VI.- ACTIVIDAD VOCAL DE LOS CORDEROS EN EL PERIODO PREVIO A ALCANZAR LA ZONA DE ELECCION, DURANTE LA PRUEBA A 24 HORAS DE EDAD (FRECUENCIA POR MINUTO).

Grupos	BA	BB
INTACTAS	20 (14-29) a	0 b
ANOSMICAS	23 (16-26) a	0 b

BA = Balidos altos; BB = Balidos bajos. Literales diferentes indican diferencias significativas dentro de un mismo grupo (Wilcoxon, $P < 0.05$).

2.2.- Actividad vocal de las madres.

Durante el tiempo que estuvieron en la zona neutral, en ambos grupos las madres emitieron significativamente mayor cantidad de BA que de BB (Wilcoxon $P < 0.01$, Figura 23). Además, se encontraron también diferencias significativas entre grupos, ya que la emisión de BA en las madres propias del grupo intactas fue significativamente mayor que en las madres propias del grupo de anósmicas (U Mann Whitney, $P = 0.03$, Figura 23). Dicha diferencia no se encontró en la emisión de BB, cuya frecuencia fue de hecho muy baja en ambos grupos.

Una tendencia similar se observó para las madres extrañas, donde las ovejas del grupo de intactas emitieron más BA que las madres extrañas del grupo de anósmicas (U Mann Whitney, $P = 0.08$, Figura 23).

Finalmente, no se encontraron diferencias significativas dentro de cada grupo, en cada tipo de balido, entre las madres propias y extrañas (Wilcoxon, $P > 0.05$, Figura 23). En resumen estos resultados muestran que la frecuencia de balidos altos, antes de que los corderos alcanzaran a las ovejas, fue mayor en las intactas que en las anósmicas, tanto en las madres propias, como en las madres extrañas.

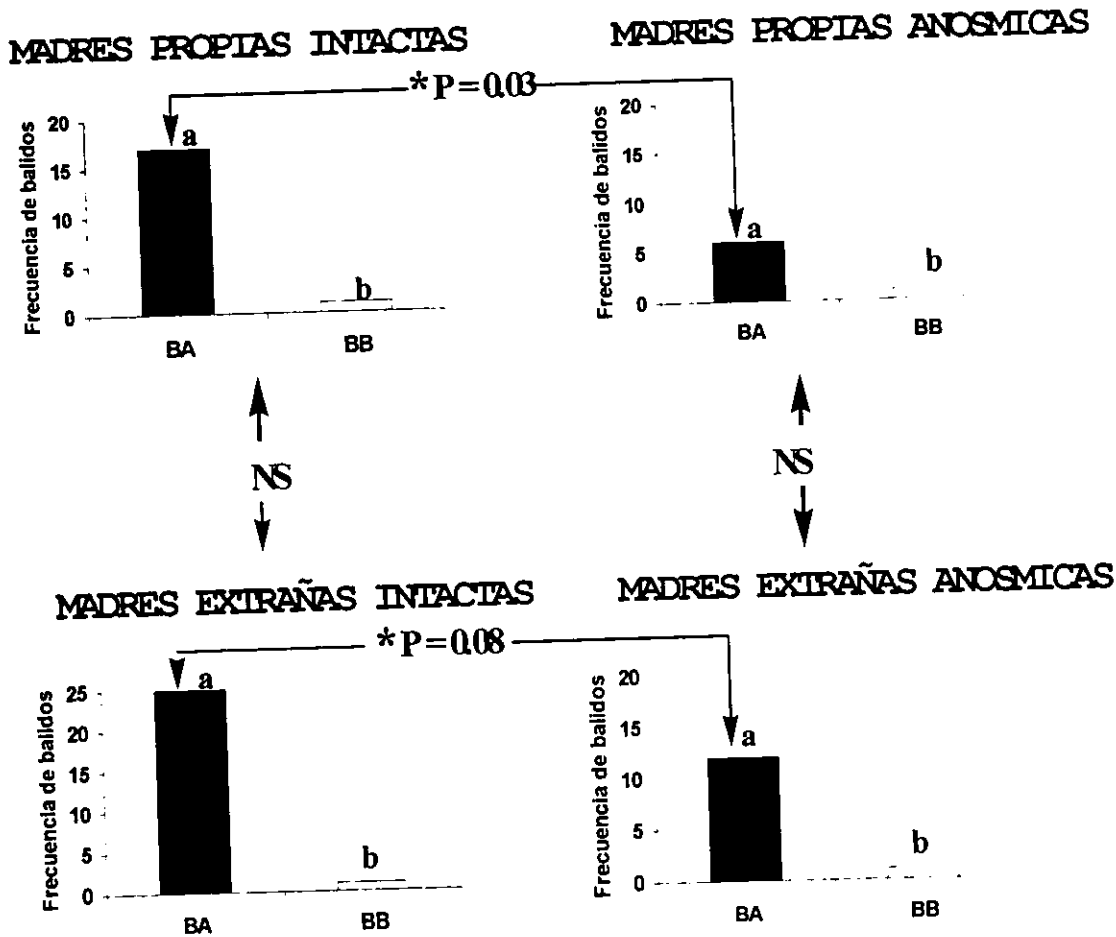


FIGURA 23.- ACTIVIDAD VOCAL DE LAS MADRES PROPIAS Y EXTRAÑAS EN EL PERIODO PREVIO A QUE LOS CORDEROS ALCANZARAN LA ZONA DE ELECCION. BA = balidos altos; BB = balidos bajos. Los valores son expresados en medianas de la frecuencia de vocalizaciones por minuto. Literales a y b indican diferencias significativas entre balidos alto y bajos en cada gráfico (Wilcoxon, $P < 0.05$). * indica diferencias significativas y tendencias, entre madres intactas y anósmicas en los BA (U Mann Whitney, $P < 0.05$).

3)- Actividad vocal cuando el cordero se encontraba en la zona de elección.

3.1. Actividad vocal de los corderos.

No se encontraron diferencias significativas entre las frecuencias de BA y de BB cuando los corderos estaban frente a la madre propia (Wilcoxon $P = 0.2$ para intactas y $P = 0.7$ para anósmicas, tabla VII), tanto en el grupo de madres intactas como en el de las anósmicas. Sin embargo, cuando los corderos del grupo de anósmicas se encontraban frente a la madre extraña emitieron significativamente más BA que BB, (Wilcoxon, $P = 0.013$, tabla VII). Una tendencia similar se encontró en los corderos del grupo de intactas, aunque la diferencia no alcanzó a ser significativa (Wilcoxon, $P = 0.16$). Finalmente, no se encontraron diferencias significativas entre los grupos de anósmicas e intactas en las situaciones mostradas en la tabla VII, (tabla VII).

En otros términos, el tipo de balido emitido por los corderos cambió cuando se encontraron cerca de las madres. La frecuencia total disminuyó, principalmente debido a una reducción de los BA. Por otra parte, la frecuencia de BA no fue mayor que la de los BB, siempre y cuando los corderos se encontrasen cerca de la madre propia. Pero cuando los corderos estaban cerca de la madre extraña, entonces sí tuvieron una tendencia mayor a emitir BA que BB.

TABLA VII.- ACTIVIDAD VOCAL DE LOS CORDEROS EN LA ZONA DE ELECCION, DURANTE LA PRUEBA DE RECONOCIMIENTO A 24 HORAS DE EDAD (FRECUENCIA POR MINUTO) .

Grupos	FRENTE MADRE PROPIA		FRENTE MADRE EXTRAÑA	
	BA	BB	BA	BB
INTACTAS	3 (1-8)	1 (0-2)	8 (0-14)	1 (0-5)
ANOSMICAS	2 (1-4)	1 (0-3)	7 (4-13) a	1 (0-2) b

BA = Balidos altos, BB = Balidos bajos. Literales diferentes indican diferencias significativas dentro de un mismo grupo (a, b, Wilcoxon $P < 0.05$).

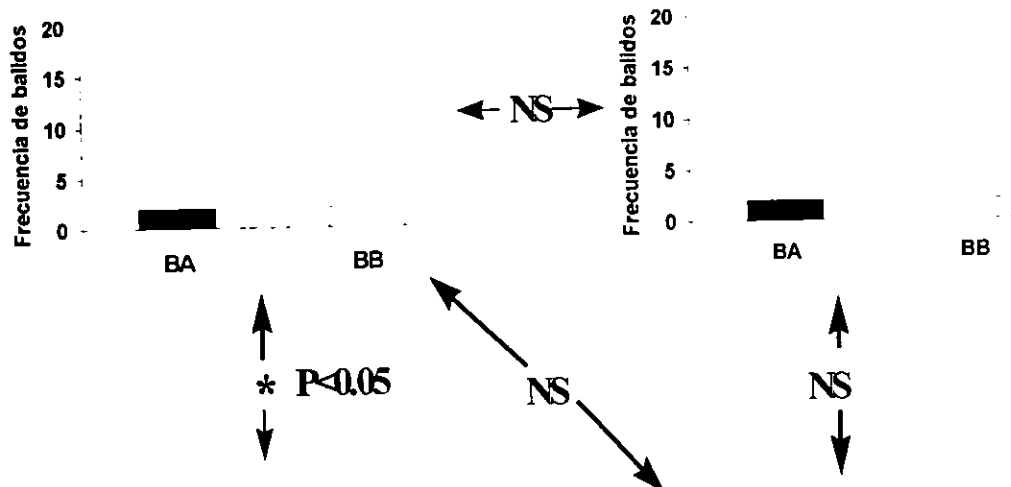
3.1.- Actividad vocal de las madres.

Cuando el cordero se encontraba en la zona de elección, se observó en ambos grupos que las madres propias no emitieron significativamente más BA que BB (Wilcoxon, $P = 0.8$ (intactas) y $P = 0.7$ (anósmicas), Figura 24). En el caso de las madres extrañas, se observó en el grupo de intactas una frecuencia significativamente mayor de BA que de BB (Wilcoxon, $P = 0.012$, Figura 24), mientras que en las madres extrañas anósmicas no se encontró diferencia significativa entre la emisión de BA y de BB (Wilcoxon, $P = 0.08$).

Esta diferencia de conducta entre los dos grupos, en las madres extrañas, resultó también en una emisión significativamente mayor de BA en las intactas que en las anósmicas (U Mann Whitney, $P = 0.013$, Figura 24). Además, la emisión de BB fue mayor en las madres extrañas anósmicas que en las madres extrañas intactas (U Mann Whitney, $P = 0.04$, Figura 24). De hecho la conducta vocal de las madres anósmicas extrañas no difirió significativamente de la de las madres propias intactas (Figura 24).

MADRES PROPIAS INTACTAS

MADRES PROPIAS ANOSMICAS



MADRES EXTRAÑAS INTACTAS

MADRES EXTRAÑAS ANOSMICAS

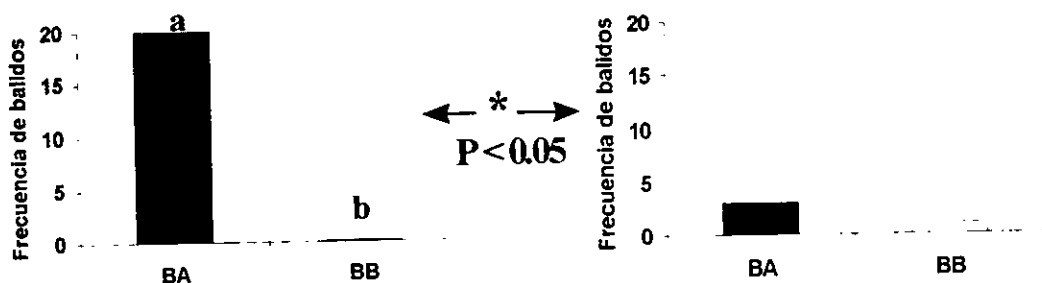


FIGURA 24.- ACTIVIDAD VOCAL DE MADRES INTACTAS Y ANOSMICAS CUANDO EL CORDERO SE ENCONTRABA FRENTE A LA MADRE PROPIA O A LA MADRE EXTRAÑA DURANTE UNA PRUEBA DE ELECCION A 24 HORAS DE EDAD. BA = balidos altos; BB = balidos bajos. Los valores son expresados en medianas de la frecuencia de vocalizaciones por minuto. Literales a y b indican diferencias significativas entre BA y BB en las madres extrañas intactas (Wilcoxon, $P < 0.05$). * indica diferencias significativas entre madres intactas y anósmicas en los BA y BB (U Mann Whitney, $P < 0.05$).

B).- RESULTADOS DEL ESTUDIO A UN MES POSTPARTO

Los resultados de la prueba de selectividad de las madres anósmicas a 1 mes postparto, mostró que éstas siguen siendo no selectivas ya que aceptaron indiscriminadamente el acceso a la ubre tanto al cordero propio, como al extraño (Wilcoxon $P > 0.05$), contrario a lo que ocurrió con las intactas, quienes sólo aceptaron a su cordero y rechazaron al extraño (Wilcoxon $P < 0.05$). De la misma manera, el tiempo de amamantamiento del cordero extraño en las ovejas anósmicas fue significativamente mayor que en las ovejas intactas (U Mann Whitney, $P < 0.05$).

En la prueba de elección entre la madre propia y una extraña por parte de los corderos, no se encontraron diferencias significativas entre grupos en la latencia de salida y de alcance (U Mann Whitney, $P > 0.05$). De la misma manera no se encontraron diferencias significativas en la proporción de corderos que alcanzaron primero a su madre contra una elección al azar en ambos grupos (12/24, para intactas y 15/25 para anósmicas, prueba Binomial $P_b > 0.4$), ni entre grupos (prueba exacta de Fisher, $P > 0.05$).

Sin embargo, y contrario a lo que se encontró en la prueba de reconocimiento a las 24 horas, los corderos de 1 mes de edad tanto de intactas, como de anósmicas pasaron significativamente más tiempo cerca de su madre que cerca de la madre extraña (Wilcoxon, $P = 0.005$ y $P = 0.001$, a 2 y 5 minutos respectivamente, Figuras 25 y 26).

Por otro lado, los corderos del grupo de intactas permanecieron significativamente más tiempo con la madre propia que los corderos de madres anósmicas, tanto a los 2 minutos como a los 5 minutos de la prueba, (U Mann Whitney, $P < 0.001$ en ambos casos) y menos tiempo con la madre extraña (U Mann Whitney, $P = 0.044$, Figuras 25 y 26).

Finalmente la proporción de corderos que hicieron una elección correcta (más del 50% del tiempo cerca de la madre propia), fue significativamente mayor que una elección al azar, tanto en

el grupo de anósmicas (22/25, prueba Binomial $P_b < 0.002$) que en el de intactas (24/24, prueba Binomial, $P_b < 0.002$). Estas proporciones no difirieron entre grupos (prueba exacta de Fisher, $P > 0.05$, Figura 27).

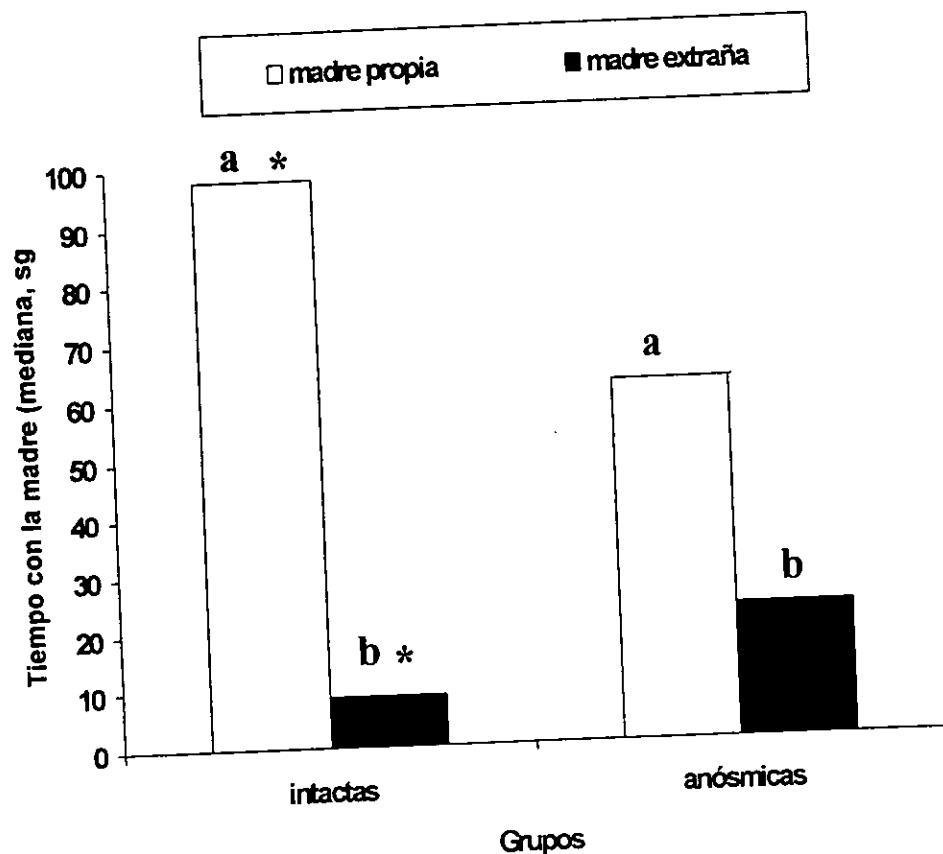


FIGURA 25.- CAPACIDAD DE ELECCION DE LA MADRE PROPIA, POR CORDEROS A 1 MES DE EDAD, DURANTE LOS DOS PRIMEROS MINUTOS DE UNA PRUEBA DE RECONOCIMIENTO. Intactas: $n=24$ y anósmicas: $n=25$. Literales a y b indican diferencias significativas dentro de un mismo grupo, (Wilcoxon, $P < 0.05$). * indica diferencias significativas entre grupos, en ambas variables, (U Mann Whitney, $P < 0.05$).

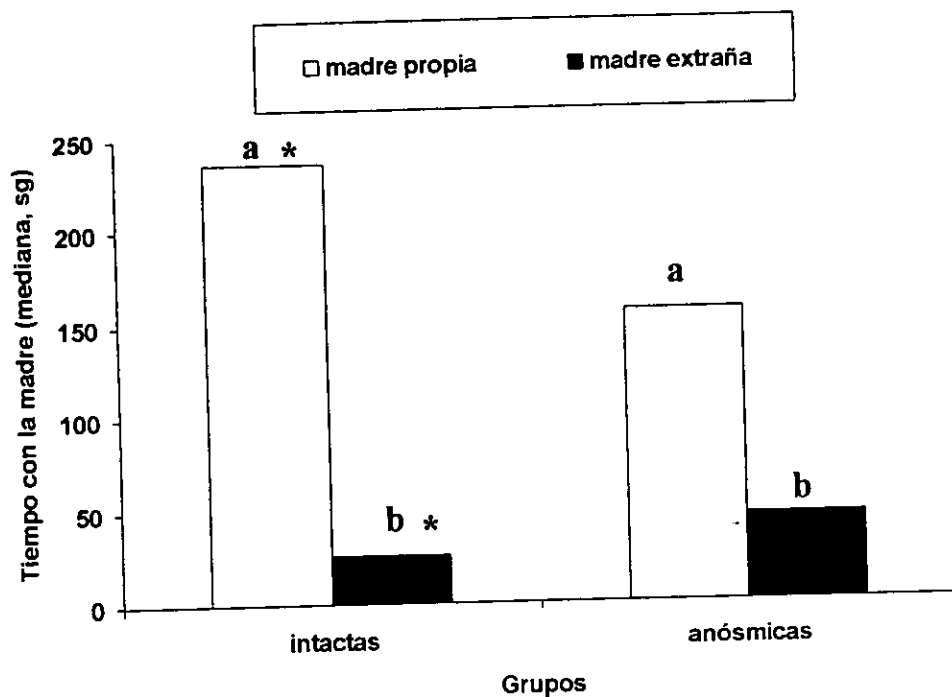


FIGURA 26.- CAPACIDAD DE ELECCION DE LA MADRE PROPIA, POR CORDEROS A 1 MES DE EDAD, DURANTE UNA PRUEBA DE RECONOCIMIENTO DE 5 MINUTOS. Intactas: n=24 y anósmicas: n=25. Literales a y b indican diferencias significativas dentro de un mismo grupo, (Wilcoxon, $P < 0.05$). * indica diferencias significativas entre grupos, en ambas variables, (U Mann Whitney, $P < 0.05$).

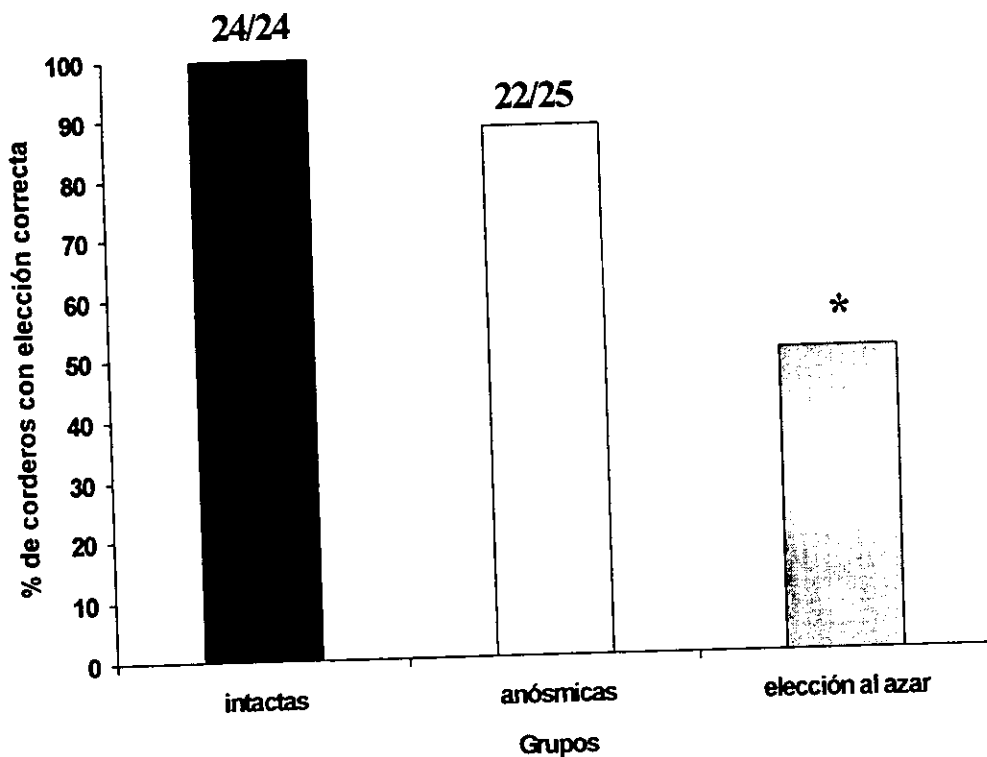


FIGURA 27.- COMPARACION DE LAS PROPORCIONES DE CORDEROS HIJOS DE MADRES INTACTAS Y ANOSMICAS, QUE HICIERON UNA ELECCION CORRECTA A 1 MES DE EDAD, CONTRA UNA ELECCION AL AZAR. Intactas: n=24 y anósmicas: n=25. * Indica una diferencia significativa entre la proporción de anósmicas o de intactas de una elección al azar, (prueba Binomial, $P < 0.002$).

DISCUSION

Dos hechos principales destacan en nuestros resultados. Primero y de manera congruente con el experimento anterior y la bibliografía, corderos de 24 horas de edad son capaces de discriminar entre su madre y una extraña, ambas intactas, ya que permanecen significativamente más tiempo cerca de ella que de la madre extraña. Sin embargo, no se observó evidencia que pudieran tener esa misma habilidad a distancia, dado que su primera elección no difirió de una elección al azar. Esto indica que a la edad de 24 horas, los corderos son capaces de discriminar a su madre sólo cuando se encuentran cerca y cuando ambas madres están intactas. Estos resultados concuerdan con los estudios de Nowak *et al.*, (1987) y Nowak (1991) en donde se observó que los corderos de esa edad, son capaces de mostrar una preferencia por su madre también solamente de cerca en un sistema de prueba similar

El segundo punto es que esta capacidad de elección no se observa en corderos que tienen que elegir entre su madre y una madre extraña, ambas anósmicas y no selectivas. A 24 horas de edad, dichos corderos no fueron capaces de discriminar a su madre de una ajena, cuando ambas eran anósmicas no selectivas. Adicionalmente, comparando los resultados entre los corderos de las anósmicas y los de las intactas, se pudo observar que estos últimos mostraron una mejor habilidad para reconocer a las madres. Entonces, estos corderos de madres anósmicas no parecen ser capaces de elegir a su madre solamente apoyándose en sus características morfológicas individuales, sino más bien reconocen la conducta que ella despliega, y que parece ser clave en la elección del cordero, por lo menos en nuestras condiciones experimentales. Estos resultados descartan que esta discriminación temprana del cordero pueda ser debida a un reconocimiento genético. Al contrario, son congruentes con los datos de la literatura que indican que se trata de un proceso de familiarización, lo cual parece ser el fenómeno más común en mamíferos. Este

hallazgo demuestra también que las señales olfatorias emitidas por la madre no juegan un papel importante en el reconocimiento por el cordero, ya que si fuera este el caso los corderos de las anósmicas hubieran hecho una elección correcta.

El hecho de que los corderos del grupo de anósmicas hayan fallado en su elección puede tener dos explicaciones. Una sería que efectivamente las conductas mostradas por las madres durante la prueba son importantes en la elección que hace el cordero. Otra posibilidad es que la habilidad de aprendizaje de las características maternas individuales a esta edad (24 horas) y en nuestras condiciones de experimentación, se encuentran poco desarrolladas en los corderos de anósmicas, debido a algunos efectos no específicos de la anosmia sobre la conducta maternal y el desarrollo del recién nacido. En el primer caso, y como varios estudios ya lo han demostrado, la habilidad de discriminación de la madre a distancia y a través de las vías visual y/o auditiva es más importante en el cordero a partir del tercer día de nacido (Arnold *et al.*, 1975; Shillito, 1975; Shillito-Walser *et al.*, 1982; Shillito-Walser y Eurof, 1987; Nowak, 1990 b; y 1991). Entonces es posible que el cordero recién nacido aprenda primero a discriminar a su madre sobre la base general de una conducta específica de aceptación o de rechazo. Las señales maternas individuales, ya sean visuales o auditivas, serían sólo útiles cuando el cordero ha alcanzado un grado de desarrollo sensorial mayor, después de algunos días. Pero no se puede excluir tampoco que el mejoramiento de la discriminación de la cría durante los primeros días postparto se deba a un mejoramiento de la percepción de la conducta de la madre a distancia.

Estos resultados concuerdan con otros estudios que sugieren que algunas conductas mostradas por las madres pueden influir en la elección del cordero (Shillito-Walser *et al.*, 1982). Por otro lado en un estudio de Nowak, (1991) se mostró que tanto las vías visuales, como auditivas están involucradas en el reconocimiento de la madre por su cordero, pero solamente

cuando el cordero tiene más de tres días de nacido. Este trabajo también sugiere que la elección de los corderos con menos de 24 horas de vida puede estar afectada por las conductas mostradas por la madre y la actitud que ella adopte durante la prueba. Entonces tanto la vía visual como auditiva son importantes tanto para un reconocimiento temprano, como para un reconocimiento a varios días de edad. Los trabajos de Shillito-Walser *et al.* (1982), Nowak *et al.* (1987) y Nowak (1991) sugieren que en el primer día de su vida, el cordero necesita ver y oír a su madre cuando ella muestra signos de aceptación para reconocerla, y esta discriminación ocurre sólo cuando el cordero se encuentra cerca. Dicha hipótesis está respaldada por nuestros resultados en cuanto a la capacidad de discriminación de los corderos de madres intactas y anósmicas, y también es congruente con los resultados de la actividad vocal.

Cuando los corderos se encontraban lejos de las madres durante la prueba, tanto madres, como crías emitieron principalmente balidos altos y muy pocos balidos bajos. El hecho que las madres intactas emitieron más balidos altos que las anósmicas antes de ser alcanzadas por el cordero podría sugerir que percibían el olor de aquellos de lejos. Aún si esta posibilidad no puede ser totalmente descartada, parece poco probable que sea la razón de la diferencia encontrada entre las madres intactas y anósmicas. En efecto, en la oveja la emisión de balidos altos está asociada a la separación social (Price y Thos, 1980; Lyons *et al.*, 1993; Vandenheede y Bouissou, 1993) o de la cría (Kendrick *et al.*, 1992 d; Poindron *et al.*, 1994), o al rechazo de una cría ajena (Poindron *et al.*, 1980; Keverne *et al.*, 1983; Romeyer *et al.*, 1994). Si la percepción de lejos del olor del cordero había sido la causa de la actividad vocal mayor en las madres intactas, la madre propia hubiera mostrado una actividad diferente de la madre ajena, lo cual no fue el caso. Una explicación alternativa más probable es que la frecuencia menor de balidos altos encontrada en las madres anósmicas se relacione con la ausencia de una vinculación tan fuerte como en las madres intactas.

De manera más general, esta alta actividad vocal probablemente representa una forma de comunicación que si bien facilita la búsqueda de la madre por el cordero, no tiene características suficientemente específicas para permitir su discriminación de lejos. Si esto último fuera el caso, los corderos inmediatamente hubiesen elegido a su madre, incluso en el grupo de anósmicas.

Solamente cuando el cordero se encontraba cerca de las madres, éstas emitieron balidos bajos. Un resultado singular se observó en las madres anósmicas: ambas, tanto la propia, como la extraña, emitieron este tipo de balidos, lo que no sucedió con las ovejas extrañas intactas, las cuales emitieron más balidos altos que bajos. En cambio, las madres propias intactas, al tener cerca a su cordero emitieron balidos bajos. Podemos concluir que la anosmia cambió el patrón de vocalizaciones en las madres, ya que tanto propias como extrañas emitieron balidos bajos, lo cual es una conducta indicadora de la aceptación de la cría.

En conjunto, el análisis de la actividad vocal confirmó dos hechos adicionales importantes. La emisión de balidos altos en los animales y especialmente en la madres es signo de agitación y de rechazo, como se ha sugerido (Porter *et al.*, 1991; Keverne, *et al.*, 1983; Romeyer *et al.*, 1993). La emisión de balidos bajos indica una comunicación cercana, receptividad maternal y por lo tanto aceptación. Por otra parte, eso no excluye que la emisión de balidos bajos o de una frecuencia menor corresponda a una comunicación que la madre puede entablar con su cordero tempranamente, asociada a restricciones de desarrollo sensorial que tiene a esta edad (24 horas), lo que quizás cambie posteriormente. En este mismo sentido, pudiera ser que el cordero con ese desarrollo, sólo sea capaz de reconocer balidos bajos debido a que estos son emitidos en baja frecuencia y se necesita de un contacto cercano para poder percibirlos. De hecho en condiciones naturales, es probable que a esta edad el cordero no haya tenido todavía la oportunidad de escuchar otros tipos de balidos, puesto que mantiene un contacto muy cercano con su madre.

Por otro lado, cuando el cordero cuenta con más de 3 días, los mecanismos de reconocimiento de su madre cambian hacia la discriminación quizás de una o varias características físicas individuales de la misma, como pueden ser las vocalizaciones y/o una apariencia específica. Aunque no se ha determinado cómo se llevan a cabo estos mecanismos de reconocimiento en el cordero, se ha demostrado que a partir de esa edad los corderos ya pueden hacer una elección de su madre a distancia, a través de la visión y/o el oído (Arnold *et al.*, 1975; Shillito, 1975; Shillito-Walser *et al.*, 1982; Shillito-Walser y Eurof, 1987; Nowak, 1990 b). Hallazgos similares se han encontrado en cabritos, (Lickliter y Heron, 1984; Ruiz-Miranda, 1992) y en becerros (Barfield *et al.*, 1994). En dichos estudios se ha demostrado, por ejemplo, que el color y apariencia del pelaje del las madres, en el caso de la especie caprina, es importante para el reconocimiento que hace el cabrito, mientras que el papel de las señales acústicas no se ha investigado. En los bovinos, en cambio, al igual que en ovejas, se ha demostrado que existen diferencias individuales en las características de las vocalizaciones de las madres, lo cual quizás permita elegir a la madre correctamente.

La existencia de un posible reconocimiento de las características individuales de la madre por el cordero con más de tres días es también congruente con la información que obtuvimos en el experimento realizado a 1 mes, donde se probaron los mismos grupos de corderos (madres intactas y madres anósmicas). Tanto los corderos del grupo de madres anósmicas, como de intactas mostraron una preferencia muy marcada por su madre, lo que sugiere que a esa edad los corderos ya han desarrollado un mecanismo que les permite discriminar a su madre de una extraña, aunque ambas mostraron conductas de aceptación durante la prueba en el grupo de las anósmicas. Posiblemente está operando un sistema de reconocimiento más específico cuando los corderos son mayores.

En conclusión, los hallazgos encontrados en este estudio muestran que, al menos en nuestra situación experimental de elección entre dos madres, la diferencia de conducta entre la madre propia y la extraña debida a la conducta maternal selectiva, es un factor necesario para la discriminación exitosa de parte del cordero de un día de edad. El cordero se orienta hacia conductas de aceptación que ha asociado con la succión durante las primeras horas de su vida (Nowak et al., 1997 a). Por otro lado, eso no excluye que inclusive a esta edad temprana, algunas características individuales de la madre puedan también contribuir en la discriminación.

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

1.- Este trabajo ha demostrado el establecimiento de un reconocimiento no olfatorio a menos de 24 horas postparto entre la oveja y su cría.

2.- Por primera vez en las ovejas se mostró la capacidad de discriminar entre su cordero y uno extraño, aún sin que puedan percibir señales olfatorias del mismo. También se demostró que dicha habilidad ya está presente a las 8 horas postparto, lo que indica que cuando la madre no puede percibir señales olfatorias de su cordero, es capaz de utilizar otro tipo de información sensorial, tal como la auditiva y/o la visual; para discriminarlo, aunque se trate siempre de reconocimiento a una distancia relativamente corta. Sin embargo, este reconocimiento no olfatorio no permite por sí solo el desarrollo temprano de una aceptación selectiva a la ubre. La ausencia de selectividad maternal en madres hechas anósmicas antes del parto es debido a la anosmia, y no a la ausencia de reconocimiento del cordero por otras modalidades sensoriales.

Dichos hallazgos van más allá de lo que la literatura había sugerido en cuanto a la capacidad de reconocimiento visual y/o acústico en la oveja postparturienta. Queda por aclarar como opera cada uno de esos mecanismos sensoriales y qué importancia puede tener la congruencia espacial y temporal entre las señales visuales y acústicas durante el reconocimiento no olfatorio del cordero, ya que por lo menos en nuestra situación experimental, es probable que las señales visuales tengan una importancia primordial, sobre las acústicas. Estas investigaciones permitirían además de aclarar si las modalidades visual y acústica forman una unidad sensorial conjunta en el reconocimiento a distancia, o si cada una de ellas funciona también de manera independiente.

3.- La capacidad de reconocimiento del cordero en madres anósmicas no selectivas, indica que el aprendizaje olfatorio en la oveja y la presencia de una conducta maternal selectiva, no son factores necesarios para que las madres aprendan a elegir a su cordero con la ayuda solamente de señales visuales y/o auditivas. Estos dos sistemas de reconocimiento (cercano y a distancia) parecen desarrollarse de manera independiente, y quizás se establecen en la oveja tan tempranamente como sucede con el reconocimiento olfatorio.

Se debe estudiar de manera más concreta el papel respectivo de las informaciones sensoriales visual y auditiva, e investigar cuando comienzan a participar en el reconocimiento del cordero. Sería relevante también, investigar la posible participación de algunos factores fisiológicos de la madre, sobre la facilitación del reconocimiento visual y acústico como se ha hecho con el aprendizaje del olor del cordero.

4.- Con respecto a la habilidad del cordero Rambouillet a reconocer a su madre, se demostró que es ya capaz de discriminarla de una extraña, cuando se encuentra cerca de ella, a las 12 horas de vida. También se demostró que dicha habilidad mejora con la edad, ya que los corderos de 48 horas de vida fueron más rápidos en alcanzar y reconocer a su madre, que los corderos a 12 y 24 horas, lo cual concuerda con estudios previos.

5.- Más importante, se demostró que también, al menos en nuestras condiciones experimentales, el reconocimiento temprano de la madre por su cordero a las 24 horas postparto, parece deberse principalmente a la discriminación entre conductas de aceptación y conductas de rechazo mostradas por las madres. A dicha edad los corderos no son capaces de discriminar entre su madre y una extraña, cuando ambas son anósmicas y no selectivas. La modificación de la

actividad vocal de la madre extraña por la anosmia, podría ser uno de los elementos que alteró la elección del cordero. Esto sugiere que la conducta maternal selectiva sirve de base para determinar la habilidad discriminatoria de los corderos a una edad temprana. Sin embargo, esto no sucedió cuando los corderos tenían un mes de nacidos, lo cual muestra que a una edad posterior la selectividad maternal ya no es un factor determinante para el reconocimiento en la cría. Al contrario, tanto nuestros resultados, como los de la bibliografía, sugieren que a partir de aproximadamente 3 días de edad, el cordero reconoce características físicas individuales de la madre. También, para confirmar que el efecto de la anosmia maternal en la discriminación temprana del cordero es debido a la ausencia de selectividad de las madres al momento de la prueba, quedaría por estudiar si la ausencia de la conducta maternal selectiva, tiene algún efecto general desconocido sobre el cuidado del recién nacido, que pueda afectar sus capacidades de aprendizaje.

6.- En resumen, nuestro trabajo indica que no se debe descartar un papel importante de las modalidades visuales y acústicas en la regulación temprana de la vinculación del cordero a su madre, y de la oveja al recién nacido. Al contrario, todo sugiere que estas modalidades sensoriales participan de manera importante en el desarrollo normal de la relación madre cría. En particular existen muy pocos estudios experimentales en cuanto al análisis de la actividad vocal y la comunicación acústica madre-cría en esta especie, e investigaciones al respecto permitirían aclarar cuál es su importancia en el reconocimiento mutuo desde que empieza la relación y a lo largo de la lactancia.

REFERENCIAS

- Alberts, J. R. and Gubernick, D. J., (1990). Functional organization of dyadic and triadic parent-offspring systems. In: Krasnegor, N. A. and Bridges, R. S. (eds). **Mammalian parenting. Biochemical, Neurobiological, and behavioral determinants**. Oxford University Press, New York. pp. 416-440.
- 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., (1978). Odour, and the recognition of lambs by Merino ewes. **Appl. Anim. Ethol.**, **4**: 153-158.
- Alexander, G. (1984). Constraints to lamb survival. In: Lindsay, D.R., Pearce, D. T. (eds) **Reproduction in sheep**. Australian Wool Corporation, Canberra (Australia). pp. 199-209.
- Alexander, G. and Williams, D., (1966). Teat-seeking activity in lambs during the first hours of life. **Anim. Behav.**, **14**: 166-176.
- Alexander, G. and Shillito, E. E., (1977 a). The importance of odour, appearance and voice in maternal recognition of the young in Merino sheep (*Ovis aries*). **Appl. Anim. Ethol.**, **3**: 127-135.
- Alexander, G. and Shillito, E.E., (1977 b). Importance of visual clues from various body regions in maternal recognition of the young in Merino sheep (*Ovis aries*). **Appl. Anim. Ethol.**, **3**: 137-143.
- Alexander, G., Stevens, D., Kilgour, R., De Langen, H., Mottershead, B.E and Lynch, J.J., (1983). Separation of ewes from twin lambs: incidence in several sheep breeds. **Appl. Anim. Ethol.**, **10**: 301-317.
- Arnold, G.W., and Morgan, P. D., (1975). Behaviour of the ewe and lamb at lambing and its relationship to lamb mortality. **Appl. Anim. Ethol.**, **2**: 24-46.
- Arnold, G. W. and Dudzinski, M. L., (1978). Ethology of free-ranging domestic animals. Elsevier.
- Arnold, G. W., Boundy, C. A. P., Morgan, P. D. and Bartle, G., (1975). The role of sight and hearing in the lamb in the location and discrimination between ewes. **Appl. Anim. Ethol.**, **1**: 167-176.
- Baverstock, P. and Green, B., (1975). Water recycling in lactation. **Science**; **187**:657-658.
- Baldwin, B. A. and Shillito, E. E., (1974). The effects of ablation of the olfactory bulbs on parturition and maternal behaviour in Soay sheep. **Anim. Behav.**, **22**: 220-223.
- Barfield, C. H., Tang-Martínez, Z. and Trainer, J. M., (1994). Domestic calves (*Bos taurus*) recognize their own mothers by auditory cues. **Ethology**, **97**: 257-264.
- Beach, F. A. and Jaynes, J., (1956). Studies on maternal retrieving in rats. III Sensory cues involved in the lactating female's response to her young. **Behaviour**, **10**: 104-125.

- Beecher, M. D., (1982). Signature systems and kin recognition. **Amer. Zool.**, **22**: 477-490.
- Bouissou, M. F., (1968). Effet de l'ablation des bulbes olfactifs sur la reconnaissance du jeune par sa mère chez les Ovins. **Revue de Comportement Animal**, **2**: 77-83.
- Bradley, R. M. and Mistretta, C. M., (1975). Fetal sensory receptors. **Phys. Rev.**, **55**: 352-375.
- Bridges, R. S. and Stern, S., (1996). Biochemical basis of parental behavior in the rat. In: Rosenblatt, J. S., Snowdon, C. T., (eds). **Parenteral Care, Evolution, Mechanism and Adaptive Significance**. Academic Press, USA. pp. 215-242.
- Caba, M., Poindron, P., Krehbiel, D., Lévy, F., Romeyer, A. and Vernier, G., (1995). Naltrexone delays the onset of maternal behavior in primiparous parturient ewes. **Pharmacol. Biochem. and Behav.**, **52**: 743-748.
- De Vore, I. De., (1965). **Primate Behavior**. New York: Holt, Rinehart and Winston.
- Denton, D. A. and Nelson, J. F., (1980). The influence of reproductive processes on salt appetite. In: Kare, M. R., (eds). **Biological and Behavioral Aspects of Salt Intake**. New York: Academic Press: pp. 229-246.
- Dwyer, C. M., McLean, K. A., Deans, L. A., Chirnside, J., Calvert, S. K. and Lawrence, A. B., (1998). Vocalisations between mother and young in sheep: Effects of breed and maternal experience. **Appl. Ani. Behav. Sci.**
- Elwood, R. W., (1983). Paternal care in rodents. In: Elwood, R.W. (eds). **Parental Behaviour of Rodents**. Chichester: John Wiley and Sons; pp. 235-257.
- Ferreira, A., Carrau, A., Rodas, E., Rubianes, E. and Benech, A. (1992). Diazepam facilitates acceptance of alien lambs by postparturient ewes. **Physiol. and Behav.**, **51**: 1117-1121.
- Ferreira, G., Gervais, R., Durkin, T. and Lévy, F., (1999). Postacquisition scopolamine treatments reveal the time course for the formation of lamb odor recognition memory in parturient ewes. **Behav. Neurosc.**, **113**: 136-142.
- Fletcher, D. J. C. and Michener, C. D., (1987). **Kin recognition in animals**. London: Wiley.
- Fobes, J. L. and King, J. E., (1982). **Primate behavior**. Academic Press. New York. Pag. 15.
- Galef, B., (1981). The ecology of weaning: parasitism and the achievement of independence by altricial mammals. In: Gubernick, D., and Klopfer, P. (eds). **Parental Care in Mammals**. Plenum Press, pp.211-237.
- Geist, V., (1971). **Mountain Sheep**. Univ. of Chicago Press, Chicago.
- Gonyou, H. W. and Cobbs, A. R., (1982). Can time of lambing be influenced by time of feeding?. In: **Sheep Research Expo-82**. Dixon Springs Agr. Center. Univ. of Illinois.

- González-Mariscal, G., Chirino, R. and Hudson, R., (1994 a). Prolactin stimulates emission of nipple pheromone in ovariectomized New Zealand white rabbits. **Biol. Rep.**, **50**, 373-376.
- Gouzoules, S. and Gouzoules, H., (1987). Kinship. In: Smuts, B. B., Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., Wrangham, R. W., Struhsaker, T. T. (eds). **Primate societies**. Chicago: University of Chicago Press, pp. 299-305.
- Gowaty, P. A., (1996). Functional, ecological, and adaptative aspects of parental care. In: Rosenblatt, J. S. and Snowdon, C. T. (eds). **Parenteral Care**. Evolution, Mechanism and Adaptative Significance. Academic Press, USA. pp. 477-523.
- Grubb, P. and Jewel, P.A., (1966). Social grouping and home range in feral Soay sheep. **Symp. Zool. Soc. London**, **18**: 179-210.
- Gubernick, D. J., (1981). Mechanisms of maternal "labelling" in goats. **Anim. Behav.**, **29**: 305-306.
- Gubernick, D. J., (1981). Parent and infant attachment in mammals. In: Gubernick, D. J. and Klopfer, P. H. (eds). **Parental Care in Mammals**. New York: Plenum Press. pp. 243-289.
- Gubernick, D. J. and Klopfer, P. H., (1981). **Parental Care in Mammals**. New York: Plenum Press.
- Gubernick, D. J. and Alberts, J. R., (1985). Maternal licking by virgin and lactating rats: Water transfer from pups. **Physiol. Behav.**, **34**: 501-506.
- Guevara-Guzmán, R. (1995). Participación del bulbo olfatorio en la modulación de las conductas reproductiva y maternal. En: Meza, E. G. (ed). **Neurobiología de los sistemas sensoriales**. Coordinación de Investigación Científica. U.N.A.M., México. pp. 135-
- Herscher, L., Richmond, J. B. and Moore, A. U., (1963). Maternal Behavior in sheep and goats. In: Rheingold, H. L. (eds). **Maternal Behavior in Mammals**. John Wiley and Sons Inc., New -York. pp. 203-232.
- Holmes, R. J., (1976). Relationship of parturient behaviour to reproductive efficiency of Finnsheep. **Proceeding of the New Zealand Society of Animal Production**, **36**: 253-257.
- Holmes, W. G., (1990). Parent-Offspring recognition in mammals: A proximate and ultimate perspective. In: Krasnegor, N. A., Bridges, R. S., (eds). **Mammalian Parenting**. Biochemical, Neurobiological and Behavioral Determinants, Oxford University Press, New York. pp. 441-460.
- Hoogland, J. L., (1985). Infanticide in prairie dogs: Lactating females kill offspring of close kin. **Science**, **230**:1037-1040.
- Hoogland, J. L., (1986). Nepotism in prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*) varies with competition but not with kinship. **Anim. Behav.**, **34**: 263-270.
- Hudson, S. J. and Mullord, M. M., (1977). Investigations on maternal bonding in dairy cattle. **Appl. Anim. Ethol.**, **3**: 271-276.

- Hudson, R. and Distel, (1984). Nipple search pheromone in rabbits: Dependence on season and reproductive state. **J. Comp.Physiol., Sect [A], 155: 13-17.**
- Jouventin, P., Guillotin, M. and Cornet, A., (1979). Le chant du manchot empereur et sa signification adaptative. **Behavior. 70: 231-250.**
- Kendrick, K. M., (1994). Neurobiological correlates of visual and olfactory recognition in sheep. **Behav. Proc., 33: 89-111.**
- Kendrick, K. M. and Baldwin, B. A., (1987). Cells in temporal cortex on conscious sheep can respond preferentially to the sight of faces. **Science. 236: 448-450.**
- Kendrick, K. M. and Keverne, E. B., (1989). Effects of intracerebroventricular infusions of naltrexone and phentolamine on central and peripheral oxytocin release and on maternal behaviour induced by vaginocervical stimulation in the ewe. **Brain Res., 505: 329-332.**
- Kendrick, K. M. and Keverne, E. B., (1991). Importance of progesterone and estrogen priming for the induction of maternal behavior by vaginocervical stimulation in sheep: effects of maternal experience. **Physiol. and Behav., 49: 745-750.**
- Kendrick, K. M., Keverne, E. B., Baldwin, B. A. and Sharman, D. F., (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, K. M., Keverne, E. B. and Baldwin, B. A., (1987). Intracerebroventricular oxytocin stimulates maternal behaviour in the sheep. **Neuroendocrinology, 46: 56-61.**
- Kendrick, K. M., Keverne, E. B., Chapman, C. and Baldwin, B. A., (1988 a). Intracranial dialysis measurement of oxytocin and uric acid release from the olfactory bulb and substantia nigra of sheep during parturition, suckling, separation from lambs and eating. **Brain. Resch., 439: 1-10.**
- Kendrick, K. M., Da Costa, A. P., Hinton, M. R. and Keverne, E. B., (1992). 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. M., Lévy, F., and Keverne, E.B. (1992 d). Changes in the sensory processing of olfactory signals induced by birth in sheep. **Science. 256: 833-836.**
- Kendrick, K. M., Atkins, K., Hinton, M.R., Heavens, P. and Keverne, B., (1996). Are faces special for sheeps?. Evidence from facial and object discrimination learning tests showing effects of inversion and social familiarity. **Behav. Proc., 38: 19-36.**
- Keverne, E. B. and Kendrick, K. M., (1991). Morphine and corticotrophin-releasing factor potentiate maternal acceptance in multiparous ewes after vaginocervical stimulation. **Brain Res., 540: 55-62.**
- Keverne, E. B., Lévy, F., Poindron, P. and Lindsay, D. R., (1983). Vaginal stimulation: an important determinant of maternal bonding in sheep. **Science, 219: 81-83.**

- Keverne, E.B., Lévy, F., Guevara-Guzman, R., and Kendrick, K.M., (1993). Influence of birth and maternal experience on olfactory bulb neurotransmitter release. **Neuroscience**, **56**: 557-565.
- Klopfer, P. H., Adams, D. K. and Klopfer, M. S., (1964). Maternal imprinting in goats. **Proceeding of the National Academy of Sciences**.
- Krehbiel, D., Poindron, P., Lévy, F. and Prud'homme, M. J., (1987). Effects of peridural anesthesia on maternal behavior in primiparous and multiparous parturient ewes. **Physiol. and Behav.**, **40**: 463-472.
- Lawrence, A. B., (1991). Mother-daughter bonds in sheep. **Anim. Behav.**, **42** :683-685.
- Lent, P., (1974). Mother-Infant relationships in ungulates. In: Geist, V. and Walther, F. (eds). **The behaviour of ungulates and its relation to management**. IUCNNR. Morges, Switzerland. Vol. 1. pp.14-54.
- L'Heureux, N., Lucherini, M., Festa-Bianchet, M., Jorgenson, J.T., (1995). Density-dependent mother learning association in bighorn sheep. **Anim. Behav.**, **49** : 901-910.
- Le Neindre, P., Poindron, P and Delouis, C., (1979). Hormonal induction of maternal behavior in non-pregnant ewes. **Physiol. and Behav.**, **22**: 731-734.
- Le Neindre, P. and Poindron, P., (1990). Physiological and sensory basis of the mother-young relationship in sheep. In: Oldham, C.M, Martin, G. B. and Purvis. I. W. (eds). **Reproductive physiology of Merino sheep, concepts and consequences**. University of Western Australia, Perth. pp. 179-190.
- Lenhardt, M. L., (1977). Vocal contour cues in maternal recognition of goat kids. **Appl. Anim. Ethol.**, **3**: 211-220.
- Leon, M., (1978). Filial responsiveness to olfactory cues in the laboratory rat. In: Rosenblatt, J. S. Hinde, R. A., Beer, C., Busnel, M-C., (eds). **Advances in the Study of Behavior**. Vol. 8. New York: Academic Press, pp. 117-153.
- Leon, M., (1983). Chemical communication in mother-young interactions. In: Vandenberg, J. (ed). **Pheromones and Mammalian Communication**. New York: Academic Press, pp 39-77.
- Leon, M., Adels, L. and Coopersmith, R., (1985). Thermal limitation of mother-young contact in Norway rats. **Dev. Psychobiol.**, **18**: 85-105.
- Leon, M., Coopersmith, R., Lee, S., Sullivan, R. M., Wilson, D. A. and Woo, C. C., (1987). Neural and behavioral plasticity induced by early olfactory learning. In: Krasnegor, N. A., Blass, E. M., Hofer, M. A. and Smotherman, W. P. (eds). **Perinatal Development: A psychobiological perspectives**. Orlando., Academic Press. pp. 145-167.
- Lévy, F., (1985). Contribution à l'analyse des mécanismes de mise en place du comportement maternel chez la brebis (*Ovis aries* L.) étude de la repulsion et l'attraction vis-à-vis du liquide

amniotique, mise en évidence, déterminisme, rôle. **Thèse de doctorat d'état, Université de Paris VI.**

Lévy, F. and Poindron, P., (1984). Influence du liquide amniotique sur la manifestation du comportement maternel chez la brebis parturiente. **Biology of Behaviour**, 9: 65-88.

Lévy, F. and Poindron, P., (1987). The importance of amniotic fluids for the establishment of maternal behaviour in experienced ewes. **Anim. Behav.**, 35: 1188-1192.

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

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

Lévy, F., Gervais, R., Kindermann, U., Litterio, M., Poindron, P. and Porter, R. H., (1991). Effects of early post-partum separation on maintenance of maternal responsiveness and selectivity in parturient ewes. **Appl. Anim. Behav. Sci.**, 31: 101-110.

Lévy, F., Kendrick, K. M., Keverne, E. B., Piketty, V. and Poindron, P., (1992). Intracerebral oxytocin is important for the onset of maternal behavior in inexperienced ewes delivered under peridural anesthesia. **Behav. Neurosci.**, 106: 1-6.

Lévy, F., Guevara-Guzman, R., Hinton, M.R., Kendrick, K.M. and Keverne, E. B., (1993). Effects of parturition and maternal experience on noradrenaline and acetylcholine release in the olfactory bulb of sheep. **Behav. Neurosci.**, 107: 662-668.

Lévy, F., Kendrick, K. M., Keverne, E. B., Porter, R. H. and Romeyer, A., (1995). Physiological, sensory and experiential factors of parental care in sheep. **Advances in the Study of Behaviour**.

Lévy, F., Porter, R. H., Kendrick, K. M., Keverne, E.B. and Romeyer, A., (1996). Physiological, sensory and experimental factors of parental care in sheep. In: Rosenblatt, J. S., Snowdon, C. T. (eds). **Parenteral Care. Evolution, Mechanism and Adaptive Significance**. Academic Press, USA. pp. 385-416.

Lickliter, R. E. and Heron, J. R., (1984). Recognition of mother by newborn goats. **Appl. Anim. Behav. Sci.**, 12: 187-192.

Lickliter, R. E. and Bahrck, L., (1998). Effects of augmented unimodal sensory experience on Bobwhite quail chick's preference for spatially co-located maternal stimulation. International Society for Developmental Psychobiology Reunion. Orléans France, July 3-6.

Lindsay, D. R. and Fletcher, Y. C., (1968). Sensory involvement in the recognition of lambs by their dams. **Anim. Behav.**, 16: 415-417.

- Lynch, J. J., Hinch, G. N. and Adams, D. B., (1992). **The behaviour of sheep**. Biological principles and implications for production. CSIRO, Australia, CAB. International.
- Lyons, D. M., Price, E. O., Moberg, G., (1993). Social grouping tendencies and separation-induced distress in juvenile sheep and goats. **Develop. Psychobiol.** **26**: 251-259.
- Michael, W. and Yogman, M. V., (1990). Male parental behaviour in humans and non humans primates. In: Kragnegor, N.A., Bridges, R. S. (eds.) **Mammalian Parenting**. Pp. 461- 481.
- Morgan, P. D., Boundy, C. A. P., Arnold, G. W. and Lindsay, D. R., (1975). The roles played by the senses of the ewe in the location and recognition of lambs. **Appl. Anim. Ethol.**, **1**: 139-150.
- Noirot, E., (1972). The onset of maternal behavior in rats, hamsters, and mice: A selective review. In: Lehrman, D. S., Hinde, R. A. and Shaw, E. (eds). **Advances in the study of behavior**. Vol. 4. New York: Academic Press. Pp. 106.145.
- Nowak, R., (1990 a). Lamb's bleats: important for the establishment of the mother-young bond?. **Behaviour**, **115**: 14-29.
- Nowak, R., (1990 b). Mother and sibling discrimination at a distance by three-to-seven day old lambs. **Develop. Psychobiol.**, **23**: 285-295.
- Nowak, R., (1991). Senses involved in discrimination of merino ewes at close contact and from a distance by their newborn lambs. **Anim. Behav.**, **42**: 357-366.
- Nowak, R., (1995 a). Reconnaissance precoce des belements de la mere par l'agneau nouveau-ne. **(no publicada)**.
- Nowak, R., (1995 b). Activite vocale de l'agneau isole de sa mere: effet de la presence du jumeau ou d'un congènere du meme age. **(no publicada)**
- Nowak, R., (1998). Développement de la relation mère-jeune chez les Ruminants. **INRA - Prod. Anim.**, **11**: 115-124.
- Nowak, R. and Lindsay, D. R., (1990). Effect of breed and litter size on mother discrimination by 12-h-old lambs. **Behaviour**, **115**: 1-13.
- Nowak, R. F. and Lindsay, D.R., (1992). Discrimination of Merino ewes by their newborn lambs: important for survival ?. **Appl. Anim. Behav. Sci.**, **34**: 61-74.
- Nowak, R., Poindron, P., Le Neindre, P. and Putu, I. G., (1987). Ability of 12-hour-old Merino and crossbred lambs to recognise their mothers. **Appl. Anim. Behav. Sci.**, **17**: 263-271.
- Nowak, R., Murphy, T. M., Lindsay, D. R., Alster, P., Anderson, R. and Uvanas-Moberg, K., (1997). Development of preferential relationship with the mother by newborn lamb: Importance of sucking activity. **Physiol. Behav.**, **62**: 681-688.

- NRC. (1981). Nutrient requirements of goats: Dairy and meat goats in temperate and tropical countries. National Academy Press. Washington.
- Piggins, D., (1992). Visual perception. In: Phillips, C. and Piggins, D. (eds). **Farm animals and the Environment**. C. A. B. International Wallingford. pp. 131-158.
- Pissonnier, D., Thiéry, J. C., Fabre-Nys, C., Poindron, P. and Keverne, E. B., (1985). The importance of olfactory bulb noradrenalin for maternal recognition in sheep. **Physiol. and Behav.**, **35**: 361-364.
- Poindron, P., (1974). Etude de la relation mere-jeune chez les brebis *Ovis aries*, lors de l'allaitement. **C. R. Acad. Sci. Paris**. **278**: 2691-2694.
- Poindron, P., (1976 a). Effets de la suppression de l'odorant, sans lésion des bulbes olfactifs, sur la sélectivité du comportement maternel de la brebis. **C. R. Acad. Sci. Paris**, **282**: 489-491.
- Poindron, P. (1976 b). Mother-young relationships in intact or anosmic ewes at the time of suckling. **Biol. of Behav.**, **2**: 161-177.
- Poindron, P. and Carrick, M. J., (1976). Hearing recognition of the lamb by its mother. **Anim. Behav.**, **24**: 600-602.
- Poindron, P. and Signoret, J.P., (1977). Etude 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. and Le Neindre, P., (1980). Endocrine and sensory regulation of maternal behavior in the ewe. **Advances in the Study of Behavior**, **11**: 75-119.
- Poindron, P. and Schmidt, P., (1985). Distance recognition in ewes and lambs kept permanently indoors or at pasture. **Appl. Anim. Behav. Sci.**, **13**: 267-273.
- Poindron, P., Martin, G. B. and Hooley, R. D., (1979). Effects of lambing induction on the sensitive period for the establishment of maternal behavior in sheep. **Physiol. and Behav.**, **23**: 1081-1087.
- Poindron, P., Le Neindre, P., Raksanyi, I., Trillat, G. and Orgeur, P., (1980 b). Importance of the characteristics of the young in the manifestation and establishment of maternal behaviour in sheep. **Reprod. Nut. Develop.**, **20**: 817-826.
- Poindron, P., Raksanyi, Y., Orgeur, P. and Le Neindre, P., (1984). Comparaison du comportement maternel en bergerie à la parturition chez des brebis primipares ou multipares de race Romanov, Préalpes du Sud et Ile-de France. **Génétique, Sélection, Evolution**, **16**: 503-522.
- Poindron, P., Lévy, F. and Krehbiel, D., (1988). Genital, olfactory and endocrine interactions in the development of maternal behaviour in the parturient ewe. **Psychoneuroendocrinology**, **13**: 99-125.
- Poindron, P., Nowak, R., Lévy, F., Porter, R. H. and Schaal, B., (1993). Development of exclusive mother-young bonding in sheep and goats. **Oxford Reviews of Reproductive Biology**, **15**: 311-364.

- Poindron, P., Caba, M., Gomora Arrati, P., Krehbiel, D. and Beyer, C., (1994). Responses of maternal and non-maternal ewes to social and mother-young separation. **Behav. Proc.**, **31**: 97-110.
- Poindron, P., Nowak, R., Oldham, C. M. and Lyndsay, D. R., (1996). The reproductive behaviour of prolific sheep. In: Fahmy, M. H. (ed). **Prolific Sheep**. C.A.B. International, Oxon, G.B. pp. 471-483.
- Poindron, P., Hernández, H., Navarro, M. L., González, F., Delgadillo, J. A. y García, S., (1998). Relaciones madre-cría en cabras. Memorias del XIII Reunión Nacional de Caprinocultura. San Luis Potosí, S.L.P., 21-23 de octubre de 1998, pp. 48-66.
- Pollard, J. C., (1992). Effects of litter size on the vocal behaviour of ewes. **Appl. Anim. Behav. Sci.**, **34**: 75-84.
- Porter, R. H., Lévy, F., Poindron, P., Litterio, M., Schaal, B and Beyer, C., (1991). Individual olfactory signatures as major determinants of early maternal discrimination in sheep. **Develop. Psychobiol.**, **24**: 151-158.
- Price, E. G. and Thos, J., (1980). Behavioral responses to short-term social isolation in sheep and goats. **Appl. Anim. Ethol.**, **6**: 331-339.
- Rheingold, H. L. De., (1963). **Maternal behavior in Mammals**. New York: John Wiley and Sons.
- Roberts, J. S. and Share, L., (1968). Oxytocin in plasma of pregnant, lactating and cycling ewes during vaginal stimulation. **Endocrinology**, **83**: 272-278.
- Romeyer, A. and Poindron, P., (1992). Early discrimination of alien kids by post-parturient goats. **Behav. Proc.**, **26**: 103-112.
- Romeyer, A., Porter, R. H., Lévy, F., Nowak R., Orgeur, P. and 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., Porter, R. H., Poindron, P., Orgeur, P., Chesné, P. and Poulain, N., (1994). Recognition of dizygotic and monozygotic twin lambs by ewes. **Behaviour**, **127**: 119-139.
- Rosenblatt, J. S. and Siegel, H. I., (1981). Factors governing the onset and maintenance of maternal behavior among nonprimate Mammals. In: Gubernick, D. J., Klopfer, P. H., (eds). **Parenteral Care in Mammals**. Plenum Press, New-York. pp. 13-76.
- Rosenblatt, J. S., Siegel, H. Y. and Mayer, A. D., (1979). Progress in the study of maternal behavior in the rat: Hormonal, nonhormonal, sensory and developmental aspects. In: J. S. Rosenblatt, R. A. Hinde, C. Beer, M. C. Busnel, (eds). **Advances in the study of behavior**. Vol. 10, Academic Press, New York. pp. 225-311,
- Rosenblatt, J. S., Mayer, A. D. and Siegel, H. Y., (1985). Maternal Behavior among the nonprimate mammals. In: Adler, N., Pfaff, D., Goy, R. W. (eds). **Handbook of Behavioral Neurobiology**. Vol 7, Reproduction. New York: Plenum Press; pp. 229-298.

- Roth, L. L. and Rosenblatt, J. S., (1967). Changes in self-licking during pregnancy in the rat. **J. Comp. Physiol. Psychol.**, **63**: 397-400.
- Roth, L. L. and Rosenblatt, J. S., (1968). Self-licking and mammary development during pregnancy in the rat. **J. Comp. Physiol. Psychol.**, **42**: 363-378.
- Rowell, T. E., (1991). Till death us do part long-lasting bonds between ewes and their daughters. **Anim. Behav.**, **42**: 681-682.
- Ruiz-Miranda, C. R., (1992). The use of pelage pigmentation in the recognition of mothers by domestic goat kids (*Capra hircus*). **Behaviour**, **123**:121-143.
- Shaal, B., Orgeur, P., Lecanuet, J-P., Locatelli, A., Granier-Deferre, C. et Poindron, P., (1991). Chimioréception nasale *in utero*: expériences préliminaires chez le fœtus ovin. **C. R. Acad. Sci. Paris**, **313**: 319-325.
- Sherman, P. W. and Holmes, W. G., (1985). Kin recognition: Issues and evidence. In: Holldobler, B., Lindauer, M., (eds). **Experimental behavioral ecology and sociobiology**. Stuggart: Fischer, pp. 437-460.
- Shillito-Walser, E., (1975). A comparison of the role of vision and hearing in lambs finding their dams. **Appl. Anim. Ethol.**, **1**: 369-377.
- Shillito-Walser, E., (1978). A comparison of the role of vision and hearing in ewes finding their own lambs. **Appl. Anim. Ethol.**, **4**: 71-79.
- Shillito-Walser, E., (1980). Maternal recognition and breed identity in lambs living in a mixed flock of Jacob, Clun Forest and Dalesbred sheep. **Appl. Anim. Ethol.**, **6**: 221-231.
- Shillito-Walser, E. and Alexander, G., (1975). Mutual recognition amongst ewes and lambs of four breeds of sheep (*Ovis aries*). **Appl. Anim. Ethol.**, **1**: 151-165.
- Shillito-Walser, E., Hage, P. and Walters, E., (1981). Vocal recognition of recorded lambs voices by ewes of three breed of sheep. **Behaviour**, **78**: 261-272.
- Shillito-Walser, E., Willadsen, S. and Hague, P., (1982). Maternal vocal recognition in lambs born to Jacob and Dalesbred ewes after embryo transplantation between breeds. **Appl. Anim. Ethol.**, **8**: 479-486.
- Siegel, S. and Castellan, N. J., (1995). **Estadística no paramétrica. Aplicada a las ciencias de la conducta**. Ed. Trillas. México.
- Slee, J. and Springbett, A., (1986). Early post-natal behaviour in lambs of ten breeds. **Appl. Anim. Behav. Sci.**, **15**: 229-240.
- Smith, F. V., (1965). Instinct and learning in the attachment of lamb and ewe. **Anim. Behav.**, **13**: 84-86.

- Smith, F. V., Van Toller, C. and Boyes, T., (1966). The "critical period" in the attachment of lambs and ewes. **Anim. Behav.**, **14**: 120-125.
- Snowdon, C.T., (1996). Infant care in cooperative breeding species. In: Rosenblatt, J. S., Snowdon, C. T. (eds). **Parenteral Care**. Evolution, Mechanism and Adaptative Significance. Academic Press, USA. pp. 643-683.
- Stern, J. M. (1996). Somatosensation and maternal care in Norway rats. In: Rosenblatt, J. S., Snowdon, C. T. (eds). **Parenteral Care**. Evolution, Mechanism and Adaptative Significance. Academic Press, USA. pp. 385-416.
- Stern, J. M. and Levine, S., (1974). Psychobiological aspects of lactation in rats. **Prog. Brain. Res.**, **41**: 433-444.
- Thiels, E., Verbalis, J. G. and Stricker, E. M., (1990). Sodium appetite in lactating rats. **Behav Neurosci.**, **104**: 742-750.
- Thorpe, W.H., (1968). Perceptual basis group organization in social vertebrates, especially birds. **Nature**, **220**: 124-128.
- Vandenteed, M. and Bouissou, M. F., (1993). Effect of androgen treatment of fear reaction in ewes. **Hormon. and Behav.**, **27**: 435-448.
- Vince, M. A., (1993). Newborn lambs and their dams: The interaction that leads to sucking. **Advances in the study of behavior**, **22**: 239-268.
- Vince, M. A. and Billing, A. E., (1986). Infancy in the sheep: the part played by sensory stimulation in bonding between the ewe and the lamb. In: Lipsitt, L. P., Rovee-Collier, C. (eds). **Advances in Infancy Research**. Vol. IV. Ablex Norwood, New Jersey, pp. 1-37.
- Vince, M. A., Armitage, S. E., Baldwin, B. A., Toner, J. And Moore, B.C.J., (1982). The sound environment of the foetal sheep. **Behaviour**. **81**: 296-315.
- Waldman, B., (1988). The ecology of kin recognition. **Annual review of Ecology and Systematics**. **19**: 543-571.
- Waldman, B., Frumhoff, P. C. and Sherman, P. W., (1988). Problems of kin recognition. **Trends in Ecology and Evolution**, **3**: 8-13.
- Yogman, M. W., (1990). Male parental behavior in humans and nonhuman primates. In: Krasnegor, N. A. and Bridges, R. S. (eds). **Mammalian parenting. Biochemical, Neurobiological, and behavioral determinants**. Oxford University Press, New York. pp. 461-481.