

01621
65



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE MEDICINA VETERINARIA Y ZOOTECNIA

CARACTERIZACION DE LAS VOCALIZACIONES EMITIDAS
POR EL MACHO CABRIO DURANTE EL CORTEJO SEXUAL
Y SU PARTICIPACION EN EL "EFECTO MACHO"

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

MEDICO VETERINARIO ZOOTECNISTA

P R E S E N T A :

EDMEE ANDREA (PAREDES TECUATL)

ASESORES:

DRA. ANGELICA TERRAZAS GARCIA

DR. PASCAL POINDRON MASSOT

DR. JOSE ALBERTO DELGADILLO SANCHEZ

DR. FRANCISCO GALINDO MALDONADO

MEXICO, D.F.

2003.

F



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

PAGINACION DISCONTINUA

Journal of Management Studies
Volume 45, Number 1, February 2012, 1–12

DEDICATORIA

AGRAZOS A LA DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS DE LA
UNAM A DONDE SE DIFUNDE EN FORMATO ELECTRÓNICO O IMPRESO EL
CONTENIDO DE MI TRABAJO ACADÉMICO.

NOMBRE: Edmundo Andrea
Paredes Tecuatl

FECHA: 20/ septiembre 2003

FIRMA: [Firma manuscrita]

Deo omnis gloria!

AGRADECIMIENTOS

A mis padres, quienes me han dado la libertad de seguir mi espíritu independiente, brindándome su amor y apoyo en todo momento.

A ti, por todo el apoyo en las cuestiones burocráticas y científicas que conlleva la elaboración de una tesis; por tu gran paciencia para conmigo y sobretodo por tu amor.

A mis asesores, Dra. Angélica Terrazas G. (Instituto de Neurobiología, UNAM), Dr. Pascal Poindrón M. (Instituto de Neurobiología, UNAM), José Alberto Delgadillo S. (Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro) y Dr. Francisco Galindo M. (Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, UNAM) por la buena colaboración realizada.

Quiero agradecer de forma especial a Pascal y a Angélica por su interés en mi y sus enseñanzas en la realización de este trabajo.

A toda la familia Vera Urquiza, en especial a Marivi y Gonzálo por la lucha de un hogar alegre y luminoso.

A Norma y Alonso, por su valiosa amistad.

A todo el cuartel norteño, ustedes saben!!!

Horacio, Alfredo, Véliz, Lupe, Duarte, Vielma, Alberto, Ivan, Ivette y tantos que ayudaron en las serenatas caprinas.

Al laboratorio "Laboratoire de dosages hormonaux" del Institut National de la Recherche Agronomique (INRA), Nouzilly, Francia; por las facilidades proporcionadas para el análisis de las muestras sanguíneas.

CONTENIDO

	<u>Página</u>
RESUMEN.....	1
INTRODUCCIÓN.....	3
ANTECEDENTES.....	7
GENERALIDADES DEL SONIDO.....	7
DEFINICIÓN Y ESTRUCTURA FÍSICA DEL SONIDO.....	7
MECANISMOS DE PERCEPCIÓN.....	8
MECANISMOS DE SEÑALIZACIÓN.....	8
BIOACUSTICA.....	10
COMUNICACIÓN BIOACUSTICA EN EL ÁMBITO SEXUAL.....	10
PAPEL DE LA ACTIVIDAD VOCAL SOBRE LA REPRODUCCIÓN.....	10
ACTIVIDAD REPRODUCTIVA EN CAPRINOS.....	13
ESTACIONALIDAD REPRODUCTIVA.....	13
CICLO ESTRAL Y EFECTO DEL FOTOPERIODO.....	16
CONDUCTA SEXUAL DE LOS CAPRINOS.....	17
EFECTO MACHO.....	19
CAMBIOS ENDOCRINOS EN LA HEMBRA POR	
EL EFECTO MACHO.....	19
VARIACIÓN EN LA RESPUESTA AL EFECTO MACHO.....	20
CONTROL SENSORIAL DEL EFECTO MACHO.....	23
OBJETIVOS.....	27

HIPÓTESIS.....	27
MATERIAL Y METODOS.....	28
PRIMERA FASE EXPERIMENTAL.....	28
SEGUNDA FASE EXPERIMENTAL.....	34
RESULTADOS.....	38
CARACTERIZACIÓN Y COMPARACION DE LAS VOCALIZACIONES EMITIDAS POR EL MACHO	
CABRÍO DURANTE EL CORTEJO SEXUAL.....	38
DESCRIPCIÓN DE LAS VOCALIZACIONES.....	38
DIFERENCIAS INTERINDIVIDUALES.....	43
DESCRIPCIÓN DE LA ACTIVIDAD VOCAL DE DOS MACHOS CABRÍOS DENTRO DE LA ESTACIÓN REPRODUCTIVA EN UN PERIODO DE 24 HORAS.....	44
ANÁLISIS DE LA ACTIVIDAD GLOBAL DE VOCALIZACIÓN.....	44
ANÁLISIS POR TIPO DE VOCALIZACIÓN.....	46
EFECTO DE LAS VOCALIZACIONES SOBRE LA INDUCCIÓN DE LA ACTIVIDAD SEXUAL EN LA HEMBRA EN ANESTRO.....	50
LH.....	50
P4.....	56
DISCUSIÓN.....	57
CONCLUSIONES.....	70
BIBLIOGRAFÍA.....	71

RESUMEN

PAREDES TÉCUATL EDMÉE ANDREA. CARACTERIZACIÓN DE LAS VOCALIZACIONES EMITIDAS POR EL MACHO CABRÍO DURANTE EL CORTEJO SEXUAL Y SU PARTICIPACIÓN EN EL "EFECTO MACHO". (Bajo la dirección de: Dra. Angélica Terrazas García, Dr. Pascal Poindron Massot, Dr. José Alberto Delgadillo Sánchez y Dr. Francisco Galindo Maldonado).

Con el objetivo de caracterizar las vocalizaciones de 14 machos cabríos sexualmente activos durante el cortejo sexual con hembras receptivas, se realizaron sonogramas para medir: duración (D), frecuencia fundamental (FF), frecuencia máxima (FM), frecuencia pico (FP) y número de segmentos (No.S). Tres tipos de vocalizaciones fueron identificados: estornudo, gemido y lengüeteo. La FF de gemidos y lengüeteos difirió entre machos ($p < 0.001$) y la FM difirió entre las tres vocalizaciones ($p < 0.001$). Dos machos se grabaron durante 24 horas para conocer el patrón de emisión; que fue similar en ambos, concentrándose la actividad durante el día (80% $p < 0.001$); sin embargo, el chivo 611 emitió más gemidos que el 801 (38% vs 8%, $p < 0.001$), mientras que el 801 produjo más lengüeteos (47% vs 23%, $p < 0.001$). Posteriormente, con el objetivo de investigar el papel de las vocalizaciones en el inicio de la actividad sexual por efecto macho, cabras en anestro fueron expuestas a grabaciones de vocalizaciones de machos. Mientras hembras expuestas a machos sexualmente activos mostraron actividad sexual, las hembras sometidas a vocalizaciones no mostraron evidencia de actividad sexual u ovárica. En conclusión, las

señales acústicas emitidas por el macho parecen no tener una función directa sobre la actividad ovárica de la hembra durante el efecto macho.

INTRODUCCIÓN

El comportamiento animal es un área que despierta inevitablemente el interés de los humanos y la creciente inquietud por conocer cada uno de los comportamientos y los elementos que los conforman (sonidos, vocalizaciones, posturas, gestos, etc.) ha llevado al estudio profundo y científico de la conducta animal. En los principios de la etología, los estudios se limitaban únicamente a la observación y registro de la conducta de la especie en cuestión, permitiendo conocer su biología y ampliar el conocimiento al respecto a través de la definición de su etograma. Esta tendencia sigue siendo necesaria en muchas especies silvestres y aún en las domésticas, donde se desconocen particularidades de los diferentes elementos que conforman un comportamiento. De hecho, la observación y la descripción de la conducta representan la etapa inicial indispensable de cualquier estudio con enfoque etológico. En las especies domésticas, el conocer cada uno de los diferentes comportamientos que integran la conducta del animal, permite ajustar el manejo para modificar lo menos posible la expresión de la conducta natural, logrando un bienestar elevado y una incidencia de enfermedades mínima con parámetros productivos altos. Desde hace ya varias décadas, se ha estado estudiando la comunicación animal, comportamiento integrado por los sentidos del olfato, de la vista, del oído, del tacto y del gusto, para transferir información entre dos o más individuos. Los primeros estudios realizados en comunicación acústica, relativamente sencillos, fueron en aves¹⁻⁵. Posteriormente, se realizaron estudios más completos, en algunos comportamientos como el materno y social, en diferentes especies (borregos⁶, cabras⁷, venados⁸, vacas⁹, murciélagos^{10,11}, pingüinos¹², primates¹³, aves¹⁴). Uno de los aspectos más interesantes y de vital importancia es el reproductivo, ya que la función primaria de la reproducción es la difusión de los genes de un animal en las generaciones futuras.

Se sabe que las interacciones sociales tienen efectos sobre la endocrinología reproductiva en varios vertebrados¹⁵. Algunos de los mejores ejemplos de estos fenómenos han sido documentados en aves, empezando con los estudios clásicos de Lehrman¹⁶ y Hinde¹⁷ en palomas (*Streptopelia risoria*) y canarios con respecto a la comunicación acústica. Dentro de las señales sensoriales que modulan la respuesta endocrina, las vocalizaciones juegan un papel importante para facilitar la localización de la pareja, así que también se ha conjuntado la bioacústica al estudio del comportamiento reproductivo en diferentes especies: palomas¹⁸, sapos¹⁹, cerdos²⁰, ciervos²¹⁻²³, primates^{24, 25}, entre otras. En lo que se refiere a conducta sexual, se ha mostrado que en ciertas especies algunas secuencias vocales tienen efecto sobre la competencia macho-macho^{26, 27}, la elección de la pareja^{22, 28}, receptividad de la hembra a la cópula^{23, 28}, facilitación y mantenimiento de la ovoposición¹⁹, desarrollo folicular²⁹ y ovulación^{29, 30}. Por ejemplo, los sonidos emitidos por el ciervo rojo afectan la competencia entre éstos³¹ y de forma directa la ovulación en las hembras³⁰. En aves, específicamente en palomas, Lehrman y col³² demostraron que la presencia del macho, así como la de objetos útiles para la construcción del nido, tiene un efecto directo en la actividad ovárica de la hembra. Posteriormente se realizaron estudios para demostrar que los sonidos emitidos durante el cortejo sexual por el macho inducen a la hembra a vocalizar, lo cual provee una autoestimulación resultando en el crecimiento folicular¹⁸.

Uno de los beneficios de conocer y establecer cómo el macho influye en la conducta reproductiva de la hembra es poder manipular esta conducta y lograr un alargamiento de la época reproductiva o estimularla durante los periodos de anestro, particularmente en hembras caprinas y ovinas de las razas originarias de las zonas templadas y algunas adaptadas a las latitudes subtropicales³³⁻³⁶. Uno de los recursos más económicos y efectivos

para inducir una actividad sexual en ovejas y cabras en reposo sexual estacional, es el llamado "efecto macho", el cual consiste en introducir un macho a un grupo de hembras previamente separadas de cualquier macho. Este fenómeno fue documentado por primera vez en ovinos de la raza Merino en el oeste de Australia, siendo el resultado un adelanto en la estación reproductiva: las ovejas mostraban ciclos estrales regulares y podía entonces realizarse el empadre³⁷. Desde entonces el efecto macho ha sido ampliamente estudiado en ovinos³⁸⁻⁴⁰ y en caprinos⁴¹⁻⁴⁴. En la oveja, las feromonas producidas por las glándulas sebáceas del macho por sí solas, estimulan a la hembra a través del olfato⁴⁴; sin embargo, las ovejas en anestro, a las cuales se les ha eliminado los bulbos olfatorios, también presentan respuesta endocrina y probablemente ovárica a la introducción de los machos⁴⁵. En las cabras, el olor de los machos también es un estímulo importante para la percepción de éste^{46, 47}, pero en esta especie, la respuesta ovulatoria máxima de las hembras se obtiene cuando existe un contacto directo entre ambos sexos⁴⁷.

Por consiguiente en ambas especies parece que aunque el olfato juega un papel importante en el efecto macho, otras señales sensoriales pueden también participar en dicho efecto. En el ciervo rojo, en un trabajo relacionado con el efecto macho, donde un grupo de hembras anéstricas fue expuesto a vocalizaciones pre-grabadas de machos sexualmente activos, se presentaron los nacimientos antes de la fecha esperada en comparación con el grupo de hembras que no fueron expuestas a este estímulo auditivo³⁰.

Estas observaciones generales sugieren que las señales olfatorias, visuales y acústicas (somatosensoriales) son integradas por las hembras para lograr la estimulación de la actividad ovárica⁴⁸. Es posible que en la especie caprina, así como en el ciervo rojo, las señales acústicas estén también involucradas en la respuesta de las hembras al efecto macho. Se sabe que los machos vocalizan, pero no hay estudios detallados sobre dicha

actividad. Tampoco hay estudios que hayan investigado específicamente el papel del sentido acústico en el efecto macho en caprinos.

ANTECEDENTES

GENERALIDADES DEL SONIDO

DEFINICIÓN Y ESTRUCTURA FÍSICA DEL SONIDO

El sonido se define como cualquier disturbio que se propaga a través de un medio elástico, tal como el aire, el suelo o el agua y que es percibido por el oído. Cuando un objeto vibra o se mueve, la oscilación causa un disturbio periódico del aire o medio circundante expresado en líneas delgadas que corresponden a ondas de presión; el efecto que estas ondas producen en el oído es percibido como un sonido⁴⁹. Desde el punto de vista físico, el sonido es una onda mecánica sinusoidal producida por la vibración de un cuerpo que se propaga mediante una serie de ondas vibratorias que pueden o no ser percibidas por el oído humano⁵⁰.

Hay muchas maneras de analizar el sonido, sin embargo cada vocalización, ya sea de origen humano o animal se describe por su frecuencia, amplitud y tiempo.

Frecuencia.- La frecuencia de un sonido o vocalización es el tono de éste y es el número de vibraciones por segundo, se expresa en Hertz (Hz)⁵⁰.

Amplitud.- La amplitud de un sonido o vocalización es su intensidad, normalmente se expresa en decibeles (db). Amplitudes de 20 a 60 db son consideradas normales para conversaciones humanas, pero muchos animales usan sonidos más fuertes o bajos⁵⁰.

Los sonidos sónicos están dentro del rango de audición del humano, técnicamente de 20 a 20,000 Hz, aunque para la mayoría de los adultos este rango va de 40 a 15,000 Hz. Muchos animales se comunican también dentro de este rango sónico, aunque existen especies que utilizan principalmente ultrasonidos, que son sonidos que están por arriba del rango de audición del humano, o mayores a 20,000 Hz. Son ondas cortas de sonido que rebotan con las rocas, árboles y otros objetos y es por esto que los delfines y murciélagos

utilizan estas señales para ecolocalización, de hecho perciben cómo regresan las ondas de sonido a ellos⁵¹.

Los infrasonidos son sonidos por debajo del rango de audición del ser humano, técnicamente 20 Hz, pero la mayoría de los adultos difícilmente escuchan algo por debajo de 40 Hz. El infrasonido es una onda larga, puede atravesar vegetaciones abundantes en la selva, edificios e incluso montañas⁵². Cuando los sonidos tienen una amplitud muy alta es posible sentir el infrasonido, como cuando al despegar un cohete espacial vibran los cristales cercanos al lugar y el suelo también.

Algunos de los animales que producen infrasonidos son los elefantes, las ballenas, los cocodrilos, los rinocerontes, las jirafas, los leones e hipopótamos⁵¹.

El sonido se representa gráficamente con una línea horizontal en forma de onda, la parte superior de la onda (cresta) indica una condensación y la parte inferior (valle) indica una rarefacción. Esta gráfica es una mera representación y no un reflejo verdadero de un sonido⁵².

MECANISMOS DE PERCEPCIÓN

Mecanismos de señalización

Emisión: creando una señal

En la mayoría de los casos, las particularidades de las señales de sonido derivan de los caracteres filogenéticos del grupo en cuestión. Por ejemplo los artrópodos se caracterizan por tener un exoesqueleto, lo cual ha canalizado fuertemente la evolución de la generación de sonido. Usan principalmente la fricción de dos partes de su esqueleto, pero al encontrarse todo el cuerpo cubierto por este exoesqueleto, la generación de sonido alcanza todo éste. Del mismo modo no es raro que la generación de sonidos en vertebrados como

ranas, aves y murciélagos involucren la ubicación de estructuras vibrantes bajo control muscular en la vía aérea⁵².

Las consecuencias adaptativas de producir una señal acústica pueden ser que el emisor sea localizado por una pareja, o que los emisores se reúnan para defenderse de un gran predador. La función básica de la emisión de sonidos es la de transmitir información entre un emisor y un receptor, ya sea para beneficio de ambos o de uno solo o de una comunidad entera⁵².

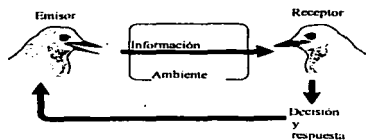
Ritualización

Es el proceso mediante el cual algo que inicialmente no es una señal, adquiere esa función, es seleccionada por su utilidad para transferir información valiosa. Mientras los vertebrados se mueven al realizar sus actividades, inevitablemente aumenta su actividad respiratoria y esto produce sonidos que acompañan a cada una de las actividades realizadas. Se supone que estos sonidos empezaron sin tener realmente la función o el valor de una señal, sin afectar la sobrevivencia o el éxito reproductivo, pero con el tiempo se convierten en un proceso ritualizado que es ya una señal⁵².

El repertorio de señales es un complejo de caracteres estructurales y comportamentales resultado de sus características adaptativas en generaciones antecesoras.

Recepción

Finalmente un receptor recibe la señal que contiene información que puede o no serle de utilidad.



Adaptado de Principles of Animal Communication¹

BIOACÚSTICA

La bioacústica es una rama de la ciencia que consiste en el estudio de la producción de sonidos por animales, así como de su función y sus efectos. En particular la comunicación animal estudia la producción, significado y los efectos de los sonidos generados por animales. Hay diferentes formas en las que los animales pueden comunicarse, incluyendo olores (feromonas entre otros) y mediante el lenguaje corporal (señales visuales); sin embargo, el sonido es uno de los modos más efectivos de comunicarse en la mayoría de las especies, especialmente a largas distancias y en ambientes donde la comunicación visual es limitada. Dentro de la comunicación acústica animal de lo más estudiado ha sido el canto de las aves y sonidos emitidos por insectos. El estudio de la emisión y transmisión de sonidos ha provocado muchas preguntas, por ejemplo cómo es producido el sonido y cómo es percibido y procesado por el sistema nervioso que lo recibe.

Las diferentes especialidades de estudio de la comunicación acústica animal han propuesto posibles codificaciones de la información generada en diferentes especies, también han buscado determinar la existencia de firmas acústicas y la posible función de éstas. La bioacústica también investiga las consecuencias adaptativas que conlleva la producción de sonidos⁵³.

COMUNICACIÓN BIOACUSTICA EN EL ÁMBITO SEXUAL

Papel de la actividad vocal sobre la reproducción

Desde hace muchos años se ha considerado que la información acústica juega un papel importante en la estimulación reproductiva de la pareja, ejerciendo un efecto importante sobre la fisiología reproductiva y endocrina en varias especies de vertebrados¹⁵, sin embargo la mayoría de los trabajos hasta ahora publicados no han separado totalmente las interacciones sociales de otras conductas.

Parte importante de estas conductas es la vocal, interviniendo el sentido auditivo: se sabe que la emisión de vocalizaciones por parte del macho es un componente común en el proceso de apareamiento de muchas especies⁵⁴, pero se desconoce la información exacta que contienen estas vocalizaciones y el modo en el que los machos y hembras interpretan el sonido emitido.

Por otro lado, en mamíferos es sabido que durante interacciones agonísticas entre machos hay una gran actividad, éstos vocalizan continuamente y es considerado de importancia⁵⁵; es posible que las características acústicas de las vocalizaciones reflejen la condición corporal y jerarquía del macho dentro de un grupo de varios animales⁵⁶. Hingston⁵⁷, Tinbergen⁵⁸ y Guthrie⁵⁹ relacionan esto con la intimidación del oponente o con la autoevaluación de la posibilidad de éxito que el sujeto puede tener de acuerdo a las vocalizaciones emitidas por el otro macho⁶⁰ · ⁶¹. A las hembras estas características les permiten detectar posibles riesgos de cruzamientos consanguíneos, valorar la calidad reproductora del macho y asistirles en la selección de la pareja, dando como resultado el éxito o fracaso de apareamiento para el macho⁶⁰ · ⁶¹. No se ha medido el gasto energético relacionado con la reproducción en mamíferos, sin embargo se sabe que en otros animales como pájaros, ranas e insectos ese costo es elevado⁶² · ⁶³, lo que permite deducir que aquellos machos que emiten vocalizaciones de larga duración de forma continua, cuentan con una condición corporal óptima y podrían ser más fuertes que aquellos machos que vocalizan menos⁶⁴. Así mismo, en algunas especies de pájaros, unas canciones efectivas son esenciales para tener éxito en el cortejo sexual⁶⁵⁻⁶⁷.

La actividad vocal actúa a diferentes niveles de la actividad reproductiva de las hembras, del efecto resultante se puede decir que las vocalizaciones emitidas por el macho de diferentes especies de mamíferos, aves e insectos: a) atraen y estimulan a la hembra

sexualmente, b) aumentan las probabilidades de apareamiento, c) inducen la actividad ovárica y d) mantienen la condición reproductiva en la hembra.

a) Atracción y estimulación de la hembra.

El macho del ciervo rojo al inicio y durante la época reproductiva vocaliza fuerte y repetidamente, sobretodo cuando está reuniendo a las hembras, como consecuencia las hembras deciden a qué harem unirse^{22,21}.

b) Aumento de las probabilidades de apareamiento.

En el cerdo, las vocalizaciones del macho inmovilizan a la hembra y facilitan el apareamiento⁶⁸.

En el gamo (*Dama dama*) la proporción de tiempo vocalizando durante el celo de las hembras es el factor más altamente relacionado con el éxito de apareamiento. Esa actividad depende también de la edad de los animales, siendo los machos maduros (mayores de 4 años) los más activos, a diferencia de los menores de 3 años, que prácticamente no vocalizan²³.

Las vocalizaciones emitidas por el macho rata (*Rattus norvegicus*) sobre la hembra resultan en la inmovilidad física de ésta, aumentando la receptividad y facilitando la cópula. Además mejora el transporte de esperma. Un detalle interesante es que las vocalizaciones pre-eyaculatorias son más efectivas que aquellas emitidas en la intromisión. Los autores hipotetizan que estas vocalizaciones podrían proveer información a la hembra que le indicará si el macho es capaz de lograr una eyaculación o no⁶⁹.

c) Inducción de la actividad ovárica.

Uno de los primeros trabajos fue realizado en palomas (*Streptopelia risoria*). El grupo de hembras que recibió el estímulo auditivo del macho presentó aumento en el tamaño folicular, y el grupo sin estímulo simplemente no tuvo aumento alguno¹⁸. La estimulación

auditiva producida por los machos también estimula la actividad ovárica en pericos⁷⁰ y en canarios⁷¹. En mamíferos el único reporte sobre el efecto de las vocalizaciones producidas por el macho sobre la actividad ovárica es en el ciervo rojo³⁰. Durante la época reproductiva los machos vocalizan en presencia o ausencia de otros machos a una frecuencia de 2 vocalizaciones por minuto durante las 24 horas, especialmente cuando acaban de perseguir y agrupar a varias hembras; llegan a ser hasta 9 por minuto cuando pelean con otro macho por un grupo de hembras. En ocasiones, a pesar de no estar peleando, el macho continúa vocalizando en presencia de hembras, sugiriendo una función específica en el cortejo.

d) Mantenimiento de la condición reproductiva en la hembra.

En algunas especies ya se ha demostrado que las vocalizaciones producidas por el macho tienen la función de mantener la actividad reproductiva en la hembra, como sucede en los sapos Mallorca (*Alytes muletensis*), especie endémica de Mallorca y en peligro de extinción.

La época reproductiva se caracteriza por ser muy larga, de abril a septiembre; además hembra y macho están asincronizados reproductivamente; en esta especie el macho es el encargado de anidar durante un mes los huevos fertilizados, quien queda con una pobre condición física. Es posible que por estas dos razones el macho vocalice y así haga saber a las hembras que está listo para aparearse y éstas a su vez mantengan viables los huevos a fertilizar¹⁹.

ACTIVIDAD REPRODUCTIVA EN CAPRINOS

ESTACIONALIDAD REPRODUCTIVA

La cabra doméstica (*Capra hircus*) es una especie de la familia *Bovidae* y varias razas se caracterizan por ser estacionales en cuanto a su reproducción, de manera semejante al caso de los ovinos. Estas razas caprinas (por ejemplo Saanen, Alpino Francés, Anglo

Nubia), son sexualmente activas durante el otoño, por lo cual se les ha clasificado como animales de días cortos⁷². En las hembras, el periodo de reposo sexual o anestro está asociado con la ausencia de ovulaciones. En los machos, la libido, el peso testicular y la producción espermática varían igualmente a lo largo del año; en los machos Alpinos y Criollos del norte de México, la producción diaria de espermatozoides es más elevada en otoño⁷³⁻⁷⁵. La estacionalidad reproductiva depende también de la raza y la nutrición⁷⁶.

Esta estacionalidad permite que los nacimientos se produzcan en la fase del año con clima apropiado en cuanto a temperatura y disponibilidad de alimento, por lo que varían de una latitud a otra³⁶. En el subtrópico mexicano, particularmente en la Comarca Lagunera (26°N), las hembras inician su actividad sexual en agosto y la terminan en febrero, mientras que el periodo de anestro comprende de marzo a julio⁷⁷. Los machos inician su actividad sexual en mayo y la concluyen en diciembre, observándose el reposo sexual de enero a abril⁷⁸. El inicio de la estación sexual, que se produce en la mayoría de las razas en agosto-septiembre parece ser el resultado de la acción estimulante de los días decrecientes percibidos después del solsticio de verano. En cambio, el cese de esta actividad entre enero y abril, parece ser provocado por el incremento de la duración del día después del solsticio de invierno.

Actualmente se sabe que la regulación del ciclo anual de reproducción es más compleja, debido a la existencia del fenómeno de la fotorretractividad. De hecho, en la oveja, la disminución de la duración del día después del solsticio de verano, no parece ser responsable del inicio de la actividad sexual, dado que los animales mantenidos bajo un fotoperiodo constante de días largos a partir del solsticio de verano, inician su actividad al mismo tiempo que los animales testigo mantenidos en fotoperiodo natural^{79, 80}. El inicio de la estación sexual se debe a la aparición de un "estado refractario" (insensibilidad) a la

acción inhibitoria de los días largos. El mismo fenómeno se observa al final de la estación sexual, las ovejas se hacen insensibles a los efectos estimulantes de los días cortos. De hecho, las hembras mantenidas en días cortos a partir del solsticio de invierno y expuestas a un fotoperiodo continuamente decreciente a partir del equinoccio del otoño, cesan su actividad sexual o gonadotropa al mismo tiempo que las testigo^{81, 82}.

Existe un ritmo endógeno de la reproducción que se expresa aún en animales mantenidos continuamente en días cortos o largos⁸³⁻⁸⁵; sin embargo, estos periodos están desincronizados; por tanto, el papel del fotoperiodo en condiciones naturales, sería posiblemente, el de sincronizar el ritmo endógeno de reproducción, ajustándolo a un año⁷⁸.

De los factores externos del ambiente que pueden influir sobre la estacionalidad, el fotoperiodo es el factor principal que regula la actividad sexual de los caprinos y ovinos de las razas originarias de las regiones templadas y de algunas razas originarias o adaptadas a las regiones subtropicales^{33, 35, 36, 86, 87}.

El papel del fotoperiodo se ha demostrado a través de una serie de experimentos, demostrando que la inversión del ciclo fotoperiódico anual produce un desplazamiento de 6 meses de la estación sexual, mientras que la reducción a 6 meses del ciclo fotoperiódico anual provoca la aparición de 2 estaciones sexuales por año^{35, 88}. Asimismo, la alternancia de días largos y días cortos constantes, demostró que la actividad sexual era estimulada o inhibida cuando los animales pasaban a días cortos o días largos, respectivamente. Sin embargo, la respuesta a los cambios fotoperiódicos no es inmediata. En las cabras criollas del norte de México, la actividad ovulatoria inicia alrededor de los 60 días después de pasar de días largos a cortos y termina alrededor de los 40 días después de pasar de días cortos a días largos⁸⁹.

Ciclo estral y efecto del fotoperiodo

La duración del ciclo estral en la cabra es de 21 días, aunque existen diferencias debidas al efecto de raza, etapa de la estación reproductiva y estrés ambiental. El estro dura 24 a 48 horas, éste es más corto al principio y al final de la temporada reproductiva, en presencia del macho y en la primera temporada de apareamiento de las hembras jóvenes. Una cabra en estro está inquieta, vocaliza con frecuencia y agita la cola de manera constante y rápida, en ocasiones alguna cabra muestra comportamiento sexual de macho. La mayor parte de las cabras ovulan entre 24 y 36 horas después del inicio del estro^{90,91}.

El fotoperiodo ejerce un efecto sobre la glándula Píncal que secreta la melatonina, desencadenando las variaciones estacionales de la LH⁹². La regulación de la actividad ovárica depende totalmente del mecanismo neuroendocrino integrado por las pulsaciones de LH, las cuales variarán en amplitud y frecuencia dependiendo de la información interna y externa que recibe el animal. Los cambios en el patrón de la pulsatilidad controlan el tiempo de la ovulación. Al final de la fase lútea como resultado de la luteólisis

Durante el estro, que para la borrega dura de 2 a 3 días, ocurren una serie de eventos antes de la ovulación. Después de la luteólisis sobreviene una caída en los niveles de progesterona, como consecuencia de esto se produce una elevación progresiva en la secreción tónica de LH, un incremento sustancial en la secreción de estradiol y el pico de LH⁹³⁻⁹⁶. Este aumento de LH permite la maduración folicular y conlleva al aumento progresivo de estradiol necesario para accionar el pico preovulatorio de LH.

Los esteroides ováricos son los principales factores que controlan el momento de la ovulación durante el ciclo estral y este control es ejercido por la modulación de la producción de GnRH por parte del generador de pulsos de LH.

La frecuencia de pulsaciones de LH está controlada por la progesterona, la cual actúa en el cerebro para prolongar el intervalo de descarga de la GnRH; por otro lado la amplitud es limitada por el estradiol, que en parte actúa sobre la glándula pituitaria para disminuir su respuesta a cada pulso de GnRH. En adición a los esteroides, hay factores externos como el olfato^{97, 98} y la cantidad de luz que ejercen cierto control sobre las pulsaciones de LH.

En los días largos de verano son infrecuentes los pulsos de LH y son de gran amplitud, debido a que el estradiol actúa dentro del cerebro deprimiendo la frecuencia de pulsaciones de LH. Esto es la base de la retroalimentación negativa del estradiol sobre la secreción de gonadotropinas^{99, 100}. Durante los días cortos de invierno aumenta considerablemente la frecuencia de pulsaciones, disminuyendo la amplitud de cada uno de estos pulsos, además que para ese momento los animales parecen haberse vuelto refractarios a los efectos inhibitorios de los días largos¹⁰¹.

CONDUCTA SEXUAL DE LOS CAPRINOS

En rebaños que han sido regresados a un estado salvaje se ha observado que los machos y las hembras únicamente están juntos en el periodo de reproducción. El resto del año, las hembras permanecen en pequeños grupos de 1 o dos hembras adultas, sus crías y una o dos hembras jóvenes. Los machos no siempre están en grupos, se encuentran también solos y habitan en lugares diferentes a los de las hembras. Poco antes del inicio de la época reproductiva, las hembras dejan su territorio en búsqueda de machos con los cuales puedan aparearse (cabras en estado feral *Capra hircus*^{102, 103}; cabra de las montañas rocosas *Oreamnos americanus*¹⁰⁴). En esta época, el macho cabrío adquiere un olor peculiar originado por las glándulas sebáceas de la región de los flancos y de alrededor de los ojos, esta secreción cubre todo el pelaje del macho⁴⁵. Entonces los machos establecen combates.

casi siempre entre machos de la misma edad¹⁰³. La mayoría de los combates son de frente, los machos se levantan sobre las patas traseras y se enfrentan volviendo a caer^{104, 105}. Este despliegue es constante durante toda la época de actividad sexual y determina el acceso a la reproducción¹⁰³.

El sistema de reproducción es de tipo promiscuo. Tanto hembras como machos se aparean varias veces con diferentes animales, siendo los machos dominantes los que mayor número de apareamientos realizan. Sin embargo aquellos no dominantes pueden acceder a las hembras a través de un comportamiento de tipo oportunista^{102, 103}.

El comportamiento sexual se puede dividir en dos fases:

A. Fase precopulatoria o apetitiva – el macho emite una serie de despliegues conductuales que conforman el cortejo sexual, estimulando a su compañera y logrando que participe con él sexualmente. Las hembras en calor buscan al macho activamente y frotan su cabeza contra los flancos del macho, además orinan frecuentemente y se muestran inquietas, agitan vigorosamente la cola (banderilleo) e intentan montar a otras hembras. El macho prueba la orina, extiende el cuello con el labio superior enrollado hacia arriba (conducta de Flehmen) y se aproxima lateralmente a la hembra moviendo la lengua rápida y repetidamente hacia fuera y dentro de la boca. También huele continuamente la región perianal y llega a morder el pelo de la hembra; al mismo tiempo da golpes ligeros con una de las patas anteriores, como si la pateara¹⁰⁶. Algunos machos se orinan sus propias barbas en señal de rango y condición física. Si la hembra está receptiva, permanece inmóvil y permite que el macho la monte, manteniendo la cabeza baja y la cola de lado^{106, 107, 108}.

B. Fase consumatoria - consiste en la realización de la cópula después de varias montas, la cual es muy rápida, la eyaculación dura menos de un segundo, desde el punto de

vista de la conducta observable. Conductualmente se caracteriza por un pequeño saltito que da el macho, al mismo tiempo que jala la cabeza hacia atrás⁹⁰.

EFFECTO MACHO

En ovinos y caprinos, se conoce como efecto macho el hecho de que la introducción de un macho a un grupo de hembras en anestro estacional y previamente separadas de cualquier macho, induce la ovulación de las mismas en los días subsiguientes, en cabras se manifiesta también con estro en una proporción variable de hembras, mientras que en ovejas la primera ovulación no es generalmente acompañada de estro^{109, 110}. Este fenómeno de bioestimulación sexual fue documentado por primera vez en ovinos de la raza Merino en el oeste de Australia por Underwood y col¹¹¹. Ellos observaron que cuando los carneros estaban presentes en el rebaño durante todo el año, había un periodo durante la primavera y el inicio del verano en el cual las ovejas no presentaban ciclos estrales regulares. Posteriormente, observaron que la actividad reproductiva podía ser inducida en ese periodo del año si los machos eran retirados de las hembras por algunas semanas y posteriormente reintroducidos, lo cual resultaba en un adelanto en la estación reproductiva. Desde entonces, el efecto macho ha sido estudiado ampliamente en ovinos³⁷⁻³⁹ y en caprinos⁴⁰⁻⁴³.

En las zonas subtropicales, donde la mayoría de los caprinos son mantenidos en condiciones extensivas y considerados como una ganadería de subsistencia, el efecto macho constituye una técnica simple y barata de inducción y sincronización de la actividad reproductiva de las hembras⁷⁶.

CAMBIOS ENDOCRINOS EN LA HEMBRA ORIGINADOS POR EL EFECTO MACHO

El contacto con el macho provoca un incremento en la frecuencia y amplitud de pulsos de LH pocos minutos después de la introducción del macho^{38, 97, 112}. Al introducir el

macho, la pulsatilidad de LH en la hembra pasa de 0.3 pulsos/3 horas, con una amplitud media de 0.5 ng/ml a 2.2 pulsos/3 horas con una amplitud de 1.2 ng/ml¹¹² · ¹¹³. El incremento en la secreción de LH y FSH estimula el crecimiento y desarrollo de folículos ováricos que en respuesta secretan estradiol, lo cual inhibe la secreción de gonadotropinas e impide que nuevos folículos se desarrollen. Unas 50 horas después de la introducción del macho se produce un pico preovulatorio, seguido de una ovulación 23 – 24 horas más tarde (cabra¹¹⁴; oveja³⁸).

En la cabra, más del 95% de las hembras ovulan dentro de los primeros 3 días posteriores a la introducción del macho⁴¹ · ¹¹³. La primera ovulación inducida se asocia con conducta estral aproximadamente en el 60% de las hembras y es seguida por un ciclo corto de 3 a 8 días de duración en cerca del 75% de las hembras que ovulan¹¹⁴. Este ciclo corto está asociado con una secreción baja de progesterona del cuerpo lúteo y es siempre seguido por una segunda ovulación con un cuerpo lúteo de duración normal. Esta segunda ovulación está asociada con estro en un 90% de las hembras. Los subsecuentes ciclos estrales en todas las hembras que no sean fecundadas son de duración normal (21 días)¹¹⁴.

En la oveja la primera ovulación no es fértil y tampoco va acompañada de estro por la falta de progesterona preovulatoria³⁹ · ¹⁰⁰. En el 50% de ovejas, la primera ovulación es seguida por la formación de un cuerpo lúteo de corta duración, el cual sufre regresión 5 a 6 días después de haberse formado, produciéndose una segunda ovulación sin estro. El siguiente ciclo es de duración normal (15 a 18 días) que culmina en una ovulación ahora acompañada de un estro. Por lo tanto en estas ovejas el celo aparece de manera bimodal 18 a 24 días después de la introducción del macho³⁸.

Variación en la respuesta al efecto macho

Los factores que pueden afectar la respuesta al efecto macho son los siguientes:

- Comportamiento sexual del macho^{76, 78, 115, 116}.

Varios datos en ovejas y cabras indican que una alta actividad sexual por parte del macho al momento del efecto macho es un elemento importante para inducir la actividad sexual en las hembras. Incluso, una preparación de los machos mediante un tratamiento de días largos seguidos por melatonina, permite obtener machos cabríos sexualmente activos que inducen la ovulación en cabras en anestro estacional mientras que machos no tratados, no provocan este efecto.¹¹⁷ (ver también a continuación la sección "Control sensorial").

- Intensidad de la estacionalidad de la raza^{41, 114, 117, 118}.

Uno de los factores importantes que influye sobre la variación en la respuesta de las hembras al efecto macho es el fotoperíodo, que regula la profundidad del anestro en conjunción con las características de estacionalidad de cada raza (cabras¹¹⁴; ovejas¹¹⁹). Cuando más del 50% de las hembras son anovulatorias se considera un hato en anestro profundo⁴¹. A mayor profundidad del anestro, menor proporción de hembras que ovulan, menor frecuencia de estros a la primera ovulación por inducción del macho y mayor frecuencia de ciclos cortos inducidos.

- Momento dentro del anestro en el cual se introduce al macho^{78, 107}.

Los ovinos y caprinos en reposo sexual y que pertenecen a razas con una estacionalidad moderada, pueden ser inducidos a ciclar mediante la introducción del macho en cualquier época del año, tales como la oveja Merino y la cabra Criolla de la Isla Guadalupe (oveja¹¹⁸; cabra⁴¹). En cambio, en aquellas razas con una estacionalidad muy marcada, sólo es posible inducir la actividad ovárica en las hembras al inicio de la estación sexual, lo que únicamente permite un adelanto de pocas semanas de la estación sexual (oveja¹⁰⁰; cabra¹¹⁴).

Esta falta de respuesta se debe probablemente al débil estímulo provocado por los machos que también están en reposo sexual^{78, 116, 120}.

- Alimentación del macho^{46, 121}

Los Machos bien alimentados tienen una capacidad mayor a inducir la actividad sexual en hembras en reposo sexual. El efecto que tiene la nutrición del macho parece estar mediado por cambios en la secreción de LH y testosterona, que resultan en cambios conductuales, los cuales son percibidos por las hembras y se reflejan en la capacidad de servirías.

- Grado de contacto entre el macho y las hembras^{114, 122}.

La proporción de hembras ovulando disminuye considerablemente cuando no están en contacto físico directo con los machos.

- Tiempo de permanencia del macho con las hembras¹²³⁻¹²⁶.

En borregos se ha demostrado que cuando el macho permanece solo durante 24 horas, ovulan únicamente unas cuantas hembras. Para mantener la pulsatilidad de LH, el macho tiene que estar presente continuamente por 4 días; de lo contrario la secreción de LH desciende rápidamente en cuanto el macho es removido de las hembras, volviendo al patrón característico de anestro en tan solo 24 horas.

- Proporción macho:hembra¹¹⁴.

Chemineau observó que al aumentar de 6 a 29 machos por 100 cabras, el rango de ovulación pasó de 1.8 a 2.6

- Presencia de hembras en estro al momento de la introducción^{46, 47, 127}.

Es probable que este efecto esté mediado por el incremento en la secreción de LH dependiente de la época ocurrente tras la exposición a hembras en estro y que este aumento de LH, junto con el incremento de testosterona, provoque cambios rápidos en la conducta

del macho y la posible producción de señales químicas que favorezcan la respuesta ovulatoria en las hembras.

Control sensorial del efecto macho

Papel del olfato

En la oveja se ha demostrado que la señal olfativa por si sola es efectiva, ya que en hembras anéstricas la exposición al olor de la lana del macho, induce la ovulación^{44, 128}. No está totalmente claro si se trata de una feromona en su sentido estricto (es decir un compuesto simple), o si se trata de una mezcla de varios compuestos activos, aunque varios trabajos sugieren que se trata de una mezcla¹²⁶. En cabras Claus y col obtuvieron una respuesta efectiva en dos de las 5 hembras a las que se les colocaron máscaras impregnadas con pelo de macho cabrío⁴⁵.

La percepción de estas feromonas se lleva a cabo a través del sistema olfatorio. La mayoría de los mamíferos tienen dos sistemas olfatorios; el sistema principal, el cual recibe las entradas sensoriales de la mucosa olfatoria y está conectado con el resto del sistema nervioso central vía los bulbos olfatorios principales. El otro sistema olfatorio es el accesorio, el cual recibe las entradas del órgano vomeronasal o de "Jacobson". Este está conectado con el cerebro vía los bulbos olfatorios accesorios. En los dos sistemas existen conexiones de los bulbos olfatorios al hipotálamo¹²⁹. Las neuronas de los bulbos olfatorios principales proyectan a la corteza olfatoria, de donde se conectan al hipotálamo vía un circuito que incluye a la amígdala y al fornix. En los roedores se ha observado que utilizan esta segunda vía para mediar la respuesta a las feromonas¹³⁰. En cambio, en las ovejas y probablemente en las cabras, el sistema olfatorio principal juega un papel más importante que el sistema olfatorio accesorio en la estimulación de las hembras¹³¹.

Papel de otros sentidos

Como resultado de varios trabajos realizados tanto en cabras como en ovejas se cree que la inducción de la ovulación por el efecto macho depende de un control multisensorial, lo que da la idea que también otros sentidos (vista, tacto y oído) además del olfato, pueden participar de manera más o menos importante. En estudios comparando la respuesta a la introducción del macho en hembras caprinas intactas con la de hembras anósmicas, a las cuales se les ha destruido la mucosa olfatoria del sistema principal irrigándola con $ZnSO_4$, 89% de las cabras intactas mostró estro y ovulación contra el 50% en las anósmicas¹¹². Esto corrobora que probablemente las hembras utilizan otros sentidos para detectar al macho además del olfato.

En borregos se realizó un trabajo para analizar si señales sensoriales excluyendo el olfato podrían influenciar la respuesta fisiológica de las borregas a la introducción del macho. Se bulbectomizó a 7 hembras anéstricas, destruyendo los sistemas olfatorios principal y accesorio, y se les introdujo a un macho. Como resultado, en 6 de las 7 hembras se indujo la pulsación de LH; lo cual sugiere que todos los demás sentidos no solamente pueden actuar sinérgicamente con las señales químicas, sino que podrían sustituirlas y generar la misma respuesta fisiológica⁴⁸.

Por otra parte, se ha identificado que los estímulos visuales y táctiles son de suma importancia en la respuesta obtenida a la introducción del macho. Existen varios reportes donde se ha demostrado que el contacto físico es necesario para tener una eficacia máxima en varios fenómenos reproductivos en mamíferos, de los cuales se pensaba que únicamente eran mediados por feromonas¹³². El contacto físico es un requisito para la influencia que ejerce el macho en el ciclo estral y en la ovulación en el ratón de campo¹³³, conejillo de Guinea salvaje¹³⁴ y ratas¹³⁵. De forma similar, en cabras se ha reportado que cuando se

permite el contacto físico al exponer al macho, la proporción de hembras ovulando aumenta significativamente¹²².

Otro factor importante y definitivo es la intensidad en la actividad conductual del macho durante el cortejo sexual, a mayor actividad conductual es mayor el número de hembras inducidas^{116, 124, 136}. En 1994, Perkins y Fitzgerald¹¹⁵, considerando la posible existencia de una integración multisensorial por parte de la hembra en la percepción del macho, investigaron si la conducta sexual del macho contribuía a la eficacia del efecto macho. Ellos clasificaron a varios machos de acuerdo al nivel de actividad mostrada en dos categorías: los de alto y bajo nivel, según el número de montas y eyaculaciones registradas durante 30 minutos al estar con una hembra en estro. Tanto los machos de alto nivel como de bajo indujeron una respuesta en las hembras expuestas, pero para el caso de los altamente activos el porcentaje de hembras fue de 95% y de 78% en el caso de los machos activamente bajos. Además, 82% de las hembras expuestas a machos altamente activos presentaron ciclos normales, a diferencia del 60% de las hembras expuestas a machos poco activos.

Podría ser que la comunicación visual sea importante también en la percepción del macho por parte de la hembra debido al reconocimiento de la conformación del macho¹²².

De manera general se sabe que el olfato juega un papel muy importante dentro del efecto macho, sin embargo, en cabras parece ser que éste no es tan eficiente como en ovejas^{45, 48, 122}. Además, varios trabajos sugieren que la actividad sexual (la manifestación de la conducta sexual por el macho) es un elemento muy importante^{76, 78, 115, 116}; pero no se sabe cuáles pueden ser los papeles respectivos de la vista, del oído, del tacto.

En el ciervo rojo se sugiere un papel importante del oído³⁰. Si bien se sabe que machos cabríos tienen una importante actividad vocal durante el cortejo, esa conducta ni siquiera está bien documentada.

El proyecto, tuvo como objetivos la descripción de la conducta vocal durante el cortejo sexual en caprinos y la investigación de su posible papel en el efecto macho.

OBJETIVOS

1. Identificar los diferentes tipos de vocalizaciones emitidas por el macho cabrío durante el cortejo sexual y analizar sus características espectrales.
2. Caracterizar la actividad vocal del macho cabrío durante el cortejo sexual con hembras receptoras sobre un periodo de 24 horas.
3. Determinar si las vocalizaciones emitidas por el macho tienen efecto sobre la inducción de la actividad sexual en la hembra en anestro, midiendo la secreción de LH y P₄ en las hembras estimuladas.

HIPÓTESIS

Para los dos primeros objetivos de este trabajo, las hipótesis planteadas se fundamentan en observaciones empíricas de la actividad vocal desarrollada por el macho cabrío durante el cortejo sexual y en reportes sobre la conducta vocal en diferentes especies durante la época reproductiva.

1. Durante la actividad sexual en el macho cabrío, es posible identificar varios tipos de vocalizaciones con características diferentes que permiten su discriminación.
2. La actividad vocal del macho durante el cortejo de la hembra no está repartida de manera uniforme a lo largo de un periodo de 24 horas.
3. El estímulo de las vocalizaciones emitidas por el macho cabrío por sí solo induce la actividad reproductiva en la hembra.

MATERIAL Y MÉTODOS

Situación geográfica del lugar

La investigación fue realizada en dos fases experimentales. La primera se llevó a cabo en las instalaciones de la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro (Narro), Unidad Laguna, localizada en Torreón, Coahuila y la segunda fase en el Ejido Ricardo Flores Magón, municipio de Torreón. Estas localidades forman parte de la Comarca Lagunera de Coahuila, la cual está situada a una latitud de 26° norte y a una longitud de 103° oeste. La altitud varía de 1100 a 1400 msnm; tiene un clima muy seco, semicálido, con una temperatura promedio anual de 22.3° C, con oscilación de 13.1°C entre el mes más cálido y el más frío; la vegetación es principalmente matorral desértico^{137,138}.

Primera fase experimental

En esta fase se realizaron los dos primeros objetivos establecidos, con los cuales se conocieron los tipos y características de las vocalizaciones emitidas durante el cortejo sexual y la actividad vocal durante 24 horas. El primer objetivo fue completamente descriptivo y en el segundo se registro la frecuencia de emisión de todas las vocalizaciones.

Animales

En el lugar donde se realizó esta fase, se llevan a cabo los dos tipos de manejo productivo (extensivo e intensivo), aprovechando esta situación, se decidió realizar grabaciones bajo las mismas condiciones (a continuación descritas) tanto en animales que normalmente están en un sistema de producción extensivo como en uno de tipo intensivo. Esto permitiría comparar las vocalizaciones de animales bajo distintos tipos de producción y por consiguiente recibiendo una alimentación diferente y actividad física distinta también.

Para la caracterización de las vocalizaciones se utilizaron 20 carprinos criollos*, 14 machos y 6 hembras entre 3 y 6 años de edad, sexualmente activos. Para el análisis de la actividad vocal durante 24 horas, se utilizaron 3 machos y 6 hembras de las mismas características. Todos los animales pertenecían al Departamento de Ciencias Médico Veterinarias de la Narro, Unidad Laguna.

De los 14 machos, 8 pertenecían al rebaño mantenido en pastoreo de las 9 a las 18 horas del día, consumiendo restos de la cosecha y flora nativa del campo, principalmente arbustivos espinosos como Huizache y Mezquite, no recibiendo suplementación alguna y permaneciendo durante la noche en corrales de 10 x 17 m, teniendo libre acceso al agua. Los otros 6 machos eran del rebaño bajo un sistema intensivo y fueron mantenidos en un corral de 12 m², alimentados con heno de alfalfa a libre acceso y 300g de concentrado comercial con 14% de proteína cruda (Generaleche; Ralston-Purina, St. Louis, MO) por día y por animal. El agua y los minerales fueron proporcionados a libre acceso. Durante las grabaciones realizadas, los machos permanecieron en un corral de 5 x 5 metros, teniendo heno de alfalfa disponible y agua para beber.

Realización de las grabaciones.

Las grabaciones se realizaron durante el mes de septiembre del 2001, cuando los animales se encuentran dentro de la época reproductiva⁷⁸. En los días en los cuales se realizaron las grabaciones, los machos no salieron a pastorear.

Durante las grabaciones realizadas (a lo largo de 4 días) para establecer el etograma vocal de los machos durante la conducta sexual, cada uno de los machos permaneció durante 20 minutos continuos con dos hembras en celo. Para el estudio de la actividad vocal durante 24

* La población de animales llamados Criollos deriva de razas españolas como la Granadina, Murciana y Malagueña, su fenotipo es variable debido a repetidas cruza con razas como la Alpina, Suanen y Anglo-Nubia (Delgadillo y col 1999)

horas, cada uno de los machos permaneció junto con dos hembras en celo en un corral de las mismas medidas que el anterior. A cada macho se le colocó una grabadora de bolsillo (Sony, TCM-333), sujeta en el cuello con una malla elástica. Se utilizaron casetes de 60 minutos de duración.

Para el estudio de las 24 horas, la adquisición de las vocalizaciones fue a través del mismo equipo. Se utilizaron casetes de 90 minutos, por lo que cada 45 minutos fue necesario entrar al corral, sujetar al macho y cambiar de lado el casete.

Al terminar las grabaciones, el procesamiento de los datos se realizó de acuerdo a los objetivos planteados.

Todo el análisis de los sonidos, desde la limpieza de los casetes utilizados hasta la obtención en discos compactos que serían reproducidos en la segunda fase experimental, se realizó en el laboratorio de etología, del Instituto de Neurobiología, Campus UNAM-UAQ, Juriquilla, Querétaro; bajo la dirección de la Dra. Angélica Terrazas G.

Para el primer objetivo:

1. Transferencia de las grabaciones de los casetes al sistema de cómputo por conexión directa de un reproductor de sonidos (Mini Hi-Fi Stereo System. Tipo FW 21/21 50-60 Hz, 60 W.) a una computadora que contiene el programa de sonidos llamado *Sound Forge*¹³⁹. A través de dicho programa se puede leer la grabación y limpiar de sonidos extraños, de tal manera que sólo quedan las diferentes vocalizaciones emitidas por el macho.

2. Dichas vocalizaciones, ya sin ruidos, fueron enviadas al sistema de cómputo que contiene el programa *Signal*^{Am140}. En este programa se procesaron uno a uno los diferentes sonidos de cada animal y se calculó el poder del espectro (volumen en decibeles contra

frecuencia en hertz) y el sonograma (frecuencia en Hertz contra tiempo en segundos). Dichos gráficos contienen los parámetros que fueron analizados de cada sonido ⁷:

Frecuencia fundamental (FF).- la cual se determina en el poder del espectro, encontrando el pico con la frecuencia más baja. (Figura 1)

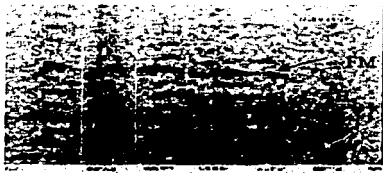
Frecuencia máxima (FM).- también se determina en el poder del espectro, encontrando el pico con la frecuencia más alta. (Figura 1)

Frecuencia pico (FP).- es la frecuencia que mayor energía tiene, se mide en el espectro de potencia (Figura 2).

Duración (D).- se determina en el poder del espectro y es el tiempo transcurrido desde que inicia la vocalización hasta que acaba, se mide colocando el cursor al principio y al final de cada vocalización. (Figura 1).

Número de segmentos (No.S).- se determina en el poder del espectro. Una vocalización consiste en una serie de pulsos de sonido repetidos a intervalos regulares. En un sonograma cada pulso de sonido se puede identificar como un segmento individual con un inicio y final abrupto. Es posible que los segmentos representen la apertura y el cierre de la glotis. (Figura 1).

Harmónicas (H).- también se determinan en el poder del espectro, son réplicas y múltiplos de la frecuencia fundamental. (Figura 1). Esos parámetros son los mismos que se han considerado en otros estudios en ovinos por Shillito¹⁴¹.



Duración (D)

Figura 1

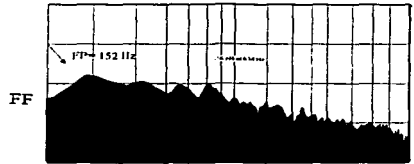


Figura 2

3. La información obtenida de cada sonido se ingresó a una tabla de trabajo del programa estadístico SYSTAT¹⁴² para su respectivo análisis.

Se analizaron en promedio 15 vocalizaciones de cada uno de los tipos emitidos por cada macho.

Para el segundo objetivo:

1. Se utilizó un programa de registro de evento-tiempo, el cual permite ubicar en el tiempo los acontecimientos y la contabilización de éstos. En este trabajo un evento se refirió a cada una de las vocalizaciones grabadas. Con este programa fue posible conocer el comportamiento de la actividad vocal en las 24 horas grabadas, por cuestiones prácticas se decidió manejar los datos en bloques de hora y media.

2. Los datos obtenidos fueron ingresados a una hoja de cálculo para la elaboración de gráficas e histogramas.

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

Análisis estadístico

Se hizo una prueba para determinar si los datos tenían una distribución normal. (Lilliefors Test), lo cual no fue así, por lo que se aplicó estadística no paramétrica.

Se encontró que al escuchar las vocalizaciones de los machos, se podían identificar tres tipos de balidos diferentes. Para averiguar si esos tres tipos de vocalizaciones identificados de manera subjetiva tenían características físicas diferentes, se hicieron comparaciones de sus varios parámetros espectrográficos con pruebas de Friedman y Wilcoxon. Así mismo, aprovechando el hecho de tener a un amplio muestreo de individuos, se investigó la posibilidad de variaciones interindividuales de los parámetros estudiados, utilizando pruebas de Kruskal-Wallis. Para enriquecer estos resultados se calculó para cada parámetro el potencial de identificación individual PIC, utilizando el coeficiente de variación inter-individual CVb y el coeficiente de variación intra-individual CVi , siguiendo la siguiente fórmula:

$CV = \{100 * (S.D. / \bar{X}_{mean}) * [1 + (1/4n)]\}$ donde SD es la desviación estandar, \bar{X}_{mean} la media de la muestra y n el tamaño de la muestra. Posteriormente se calculó el potencial de identificación individual $PIC = CVb / \text{media } CVi$, media CVi siendo el valor promedio de los CVi de todos los individuos. Este coeficiente indica qué tan grande es la variación inter-individual en relación con la variación intra-individual y se considera que cuando el valor es mayor de 1 indica que el parámetro en cuestión puede ser propio del individuo, pero mientras mayor sea dicho valor se puede considerar que más alto es el poder de discriminación inter-individual¹⁴³.

Para analizar los datos obtenidos de las 24 horas de grabación, las frecuencias de cada tipo de vocalización se calcularon por periodos de 90 minutos y se ingresaron a una

hoja de cálculo de Excel. Para medir su significancia, se realizó para cada macho una prueba de Chi cuadrada de ajuste de bondad. Esa misma prueba se utilizó también para comparar la actividad vocal entre los machos. Todas las pruebas estadísticas se corrieron en el programa de cómputo SYSTAT¹⁴².

Segunda fase experimental

Esta fase correspondió al tercer objetivo y permitió analizar el efecto de las vocalizaciones en la respuesta al efecto macho.

Animales

Se utilizaron 39 hembras criollas en anestro estacional y 1 macho inducido sexualmente¹⁴⁴. La edad de las hembras y del macho varió entre 3 y 6 años de edad. Las hembras eran mantenidas bajo un sistema extensivo, descrito ya en la primera fase experimental. El macho pertenecía a la Narro y las hembras eran de pequeños productores del ejido donde se realizó esta parte experimental.

Proceso experimental

Ya obtenida la caracterización de las vocalizaciones y el patrón de la frecuencia, del programa *Sound Forge*¹³⁹ se obtuvieron los archivos en bloques de hora y media y se grabaron a varios discos compactos para poderlos reproducir. En realidad, tal como sucedió la emisión de las vocalizaciones (frecuencia, intensidad) fue como se reprodujeron al momento del experimento, únicamente se hicieron "cortes" o bloques de hora y media por la capacidad de los discos compactos utilizados.

Grupos experimentales:

Las 39 cabras fueron divididas en 4 grupos experimentales, 3 con 10 hembras cada uno y el restante de 9.

1. Grupo "control positivo" – 9 hembras en anestro estimuladas por un macho sexualmente activo según la técnica de preparación utilizada por Degadillo y col. 144
2. Grupo "playback" – 10 hembras en anestro expuestas a las vocalizaciones seleccionadas de los machos en actividad a través de bocinas durante 15 días.
3. Grupo "ruido blanco" – 10 hembras expuestas a siseo, en una duración similar al experimental.
4. Grupo "aisladas" – 10 hembras sin estímulo alguno.

La ubicación de los grupos y la asignación de las hembras en cada uno, fue con base a la pertenencia y localización de cada rebaño de hembras de cada uno de los 4 productores.

Del grupo control positivo al grupo playback había aproximadamente 100 metros de separación, de este último al de ruido blanco otros 100 metros y de este grupo al grupo aisladas más de 50 metros.

En el grupo "playback" y en el grupo "ruido blanco" las bocinas se colocaron de tal manera que los sonidos fueran percibidos a la altura de la cabeza de las cabras; además estuvieron escondidas detrás de unas tablas de madera, que no bloquearan la salida del sonido pero que tampoco estuvieran a la vista de las hembras. La bocina se colocó aproximadamente a un metro de altura del suelo.

Esta segunda fase se llevó a cabo durante la época de anestro estacional, en el primer mes de primavera (marzo). Las hembras fueron previamente confirmadas en anestro mediante la determinación de concentraciones plasmáticas de progesterona menores a 1 ng/ml en tres muestreos de sangre consecutivos con intervalos de 10 días entre cada uno de ellos, a través de Radioinmunoanálisis. El rebaño de hembras fue totalmente separado de cualquier macho durante 3 semanas antes de iniciado el experimento.

A las 7 am del 15 de marzo del 2002, dió inicio el experimento con la toma de una muestra sanguínea a cada una de las hembras de los 4 grupos experimentales y se continuó este muestreo durante 4 horas con intervalos de 15 minutos entre cada uno de ellos. A las 4 horas de iniciado el muestreo, o sea a las 11 am, se introdujo el estímulo correspondiente a los 3 primeros grupos, mientras que el grupo "aisladas" permaneció igual. Se continuó el muestreo sanguíneo durante otras 4 horas, con la misma frecuencia.

A partir del día siguiente, el muestreo se realizó cada 24 horas durante 15 días continuos. Las muestras se obtuvieron por punción yugular en tubos con EDTA y se centrifugaron a 3500 rpm durante 15 minutos; el plasma colectado se mantuvo congelado a -15°C . hasta su análisis.

La respuesta hormonal a los distintos tratamientos se evaluó en las hembras, midiendo los niveles plasmáticos de LH y de progesterona, esto con la finalidad de determinar la ocurrencia del pico preovulatorio y de la fase lútea.

Para la reproducción de los discos con las vocalizaciones previamente obtenidas (proceso de playback) y estudiadas en la primera fase, se utilizaron:

Un par de bocinas Mg y TW de 100 watts de potencia, con un woofer de 12 pulgadas.

Un amplificador estéreo Gemini PVX 85 de 500 watts.

Un reproductor de discos compactos Mini Hi-Fi Stereo System. Tipo FW 21/21 de 60 watts.

En el caso del grupo con ruido blanco se utilizó el siguiente equipo:

Un amplificador de 1000 watts.

Estereo Zonda SM-400

Análisis de las muestras de sangre

Las concentraciones de progesterona fueron medidas con un ensayo cuantitativo ligeramente modificado de aquel descrito por Saumande y col¹⁴⁵. La sensibilidad de éste fue de 0.1 ng/ml de plasma. Este ensayo permite la evaluación de la calidad de las fases lúteas inducidas por la introducción del macho. Se consideró que habían ovulado aquellas hembras con niveles superiores a los 0.5 ng/ml de progesterona¹⁴⁶.

La LH fue medida mediante radioinmunoanálisis en duplicado, en muestras de 100µl en un ensayo para ovinos desarrollado por Pelletier y col¹⁴⁷ y validado para cabras por Chemineau y col¹⁴⁸ y modificado por Montgomery y col¹⁴⁹. La sensibilidad fue de 0.08 ng/ml, los coeficientes de variación intra e inter ensayo fueron de 13.0 y de 10% respectivamente. Los dos tipos de ensayos fueron realizados por el "Laboratoire de dosages hormonaux", INRA de Nouzilly, Francia.

Análisis estadístico

Para comparar el número de pulsos de LH antes y después del estímulo se realizó una prueba de Wilcoxon y de Kruskal-Wallis seguido por pruebas de Mann-Whitney para comparar la distribución de pulsos obtenida entre los diferentes grupos. En el caso de la progesterona se realizó una prueba de Fisher para comparar las proporciones de hembras que ovularon entre los diferentes grupos.

RESULTADOS

1. CARACTERIZACIÓN Y COMPARACIÓN DE LAS VOCALIZACIONES EMITIDAS POR EL MACHO CABRÍO DURANTE EL CORTEJO SEXUAL.

Descripción de las vocalizaciones

Durante este estudio se identificaron 3 tipos diferentes de vocalizaciones: gemido, lengüeteo y estornudo.

Un hallazgo interesante fue el no encontrar diferencias en la actividad vocal de los machos entre las dos condiciones de manejo, por lo cual se juntaron los datos para la presentación de los resultados.

Otro aspecto muy interesante fue que de los 14 machos grabados, no todos emitieron los 3 tipos de vocalizaciones mencionadas ni tampoco en cada uno de los machos fue posible obtener 15 de cada tipo, por falta de emisión de tal cantidad de vocalizaciones por parte de algunos machos. A continuación en cada vocalización se especifica el número de animales utilizados y el total de vocalizaciones analizadas

1. Gemido (Figuras 3 y 4)

A esta vocalización se le llamó así, porque evoca un gemido humano. Además dentro de este tipo de vocalización se diferenciaron dos variedades de gemido, una producida con la boca abierta, durando varios segundos (3 a 7 seg) y conteniendo varios segmentos (3 a 9). La otra variedad, más común en este trabajo, es realizada con la boca cerrada y es de muy corta duración (0.06 a 1.4 s). Por lo regular este segundo tipo de gemido consta únicamente de un segmento y se observó a lo largo de todo el día. Por esto último se decidió seleccionar esta variedad para realizar el análisis de estructura y variación individual.

La duración promedio de esta vocalización para 10 animales con una muestra de 135 gemidos en total fue de 0.18 s, con una duración mínima de 0.04 s y una máxima de 1.09 s; una frecuencia fundamental (FF) promedio de 278.3 Hz; frecuencia pico (FP) promedio de 412.7 Hz; una media en la frecuencia máxima (FM) de 1954.3 Hz y con un número promedio de segmentos (No.S) de 1. Este tipo de vocalización contiene en su estructura armónicas, una media de 0.7 armónicas (H).



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Fig.3 Sonograma de un gemido. Se aprecian claramente los 3 segmentos y las armónicas que contiene.



Fig. 4 Espectrograma de un gemido corto. Tiene un solo segmento y varias armónicas

2. Lengüeteo (Figuras 5 y 6)

Se le denominó así al sonido acompañado por un movimiento vertical y repetitivo de la lengua, dando como resultado la existencia de varios segmentos en un solo lengüeteo; el número promedio de segmentos de un grupo de 12 animales con un total de 146 lengüeteos fue de 4.3. Se observó que en la mayoría de las veces que se produjo esta vocalización, el macho realizaba una aproximación lateral a la hembra, acompañada en ocasiones de patadas. La FF fue de 203.3 Hz, la FP de 502.90 Hz y la FM de 1253.4 Hz. La D promedio fue de 0.5 s, con una mínima de 0.1 s y una máxima de 1.2 s. No era clara en los sonogramas la existencia real de armónicas, por lo que optamos no tomarlas en cuenta.

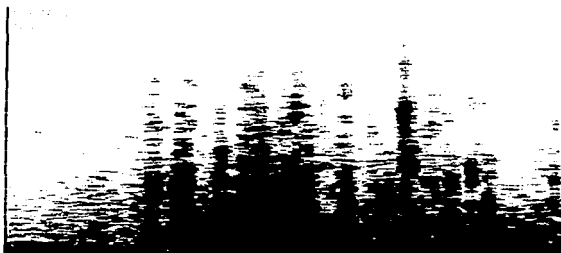


Fig.5 Sonograma de un lengüeteo.
Son notorios los diferentes segmentos

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

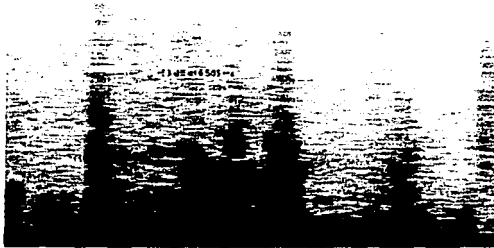


Fig. 6 Sonograma de un lengüeteo. Son notorios los diferentes segmentos.

3. Estornudo (Figuras 7 y 8)

Esta vocalización de muy corta duración se definió como la expulsión violenta de aire a través de la boca y nariz, produciendo un sonido muy fuerte y sonoro. No se presentó en el total de animales utilizados, únicamente en 5 animales, logrando una muestra de 51 estornudos. En promedio se obtuvieron los siguientes resultados: una FF de 353 Hz, una FM de 7688.1 Hz y una FP de 876.2 Hz. La D media fue de 0.1 s, con una mínima de 0.06 s y una máxima de 0.204 s. No hubo armónicas.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

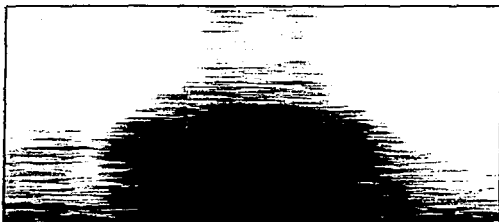


Fig. 7 Sonograma de un estornudo. Consta de un solo segmento y no es posible ver claramente las armónicas.



Fig. 8 Sonograma de un estornudo. Consta de un solo segmento.

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

Diferencias interindividuales

a) Gemido – La FF, la D, la FM y el No.S aparentaron ser específicos de cada individuo ($CVb/media\ CVi > 1$) teniendo un potencial de identificación individual (PIC) de 1.32 y 1.98. (Cuadro 1). De manera contraria, la FP y el número de armónicas tuvieron una mayor variación intraindividual que interindividual, por lo que no permiten al reconocimiento de la identidad del macho. En los otros parámetros hay un valor mayor a uno, pero esa diferencia es mínima, por lo que es mejor no considerarlos de significancia biológica.

Cuadro 1. Valores promedio de las variables medidas y de PIC de los gemidos analizados

Variable	Media± D.S.	Media CVi	CVb	PIC CVb/media CVi	N 135
FF	278.3 ± 123.23	41.91	44.3	1.05	
D	0.17 ± 0.18	79.65	105.9	1.32	
FP	412.7 ± 246.33	102.36	59.7	0.58	
FM	1954.3 ± 866.37	38.53	44.3	1.14	
SEG	1.0 ± 0.33	15.85	31.4	1.98	
H	0.7 ± 0.84	142.27	11.4	0.08	

b) Lengüeteo – La FF, la FP y la FM presentaron mayor variación interindividual que intraindividual, ($CVb/media\ CVi > 1$); teniendo un PIC de 1.37, 1.50 y 1.68 respectivamente. (Cuadro 2). Esto indica que cada una de ellas es importante para la identificación del individuo.

Cuadro 2. Valores promedio de las variables medidas y de PIC de los lengüeteos analizados

Variable	Media± D.S.	Media CVi	CVb	PIC CVb/media CVi	n 146
FF	203.30 ± 71.68	25.59	35.3	1.37	
D	0.56 ± 0.17	28.51	31.5	1.10	
FP	502.90 ± 593.74	78.32	118.1	1.50	
FM	1253.49 ± 587.14	27.74	46.8	1.68	
SEG	4.35 ± 1.55	32.85	35.6	1.08	

c) **Estornudo** – Para este parámetro, la D, la FP, la FM y las H tuvieron mayor variación entre individuos que dentro del mismo; yendo de 1.26 a 2.20 el PCI (Cuadro 3).

Cuadro 3. Valores promedio de las variables y PIC de los estornudos analizados

Variable	Media± D.S.	Media CVi	CVb	PIC CVb/media Cvi	n
FF	353.0 ± 114.86	31.08	32.5	1.04	51
D	0.1 ± 0.03	22.22	28.1	1.26	
FP	876.2 ± 1077.15	55.86	122.9	2.20	
FM	7688.1 ± 1556.15	9.36	20.2	2.16	
SEG	1.0 ± 0.0	0.0	0.0	0.0	
H	0.1 ± 0.27	174.96	346.2	1.97	

2. DESCRIPCIÓN DE LA ACTIVIDAD VOCAL DE DOS MACHOS CABRÍOS DENTRO DE LA ESTACIÓN REPRODUCTIVA EN UN PERIODO DE 24 HORAS.

A) Análisis de la actividad global de vocalización

Las grabaciones del tercer macho fueron desechadas por mala calidad y no se utilizaron para el análisis.

Al realizar el análisis de la actividad vocal durante las 24 horas, se observó un comportamiento similar en ambos machos durante las 24 horas (Figura 9). El gráfico obtenido reveló una clara evolución con el tiempo para cada uno de los dos machos.

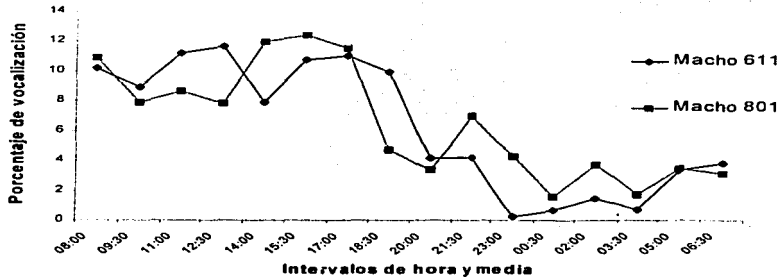


Figura 9. Distribución, por 1.5 horas, del porcentaje de la actividad vocal durante 24 horas de dos machos en contacto con hembras en celo.

Asimismo, fue notable la diferencia entre la proporción de vocalizaciones emitidas durante las horas de luz y las de la noche. Por lo tanto se decidió separar en dos periodos de 12 horas cada uno al total de 24 horas, estableciéndose las primeras doce horas de 8:00 a 20:00 hrs. (Día) y las segundas doce de 20:00 a 8:00 hrs. (Noche).

De modo general se observa que la emisión de vocalizaciones en los dos machos cabríos analizados fue mayor durante las primeras 12 horas de observación. La proporción de vocalizaciones fue significativamente mayor en las horas de luz que en las de obscuridad, tanto para el macho 611 como para el 801 (83% y 76% respectivamente vs 50% en caso de una repartición al azar; Chi cuadrada de ajuste de bondad, $P < 0.001$, Figura 10).

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

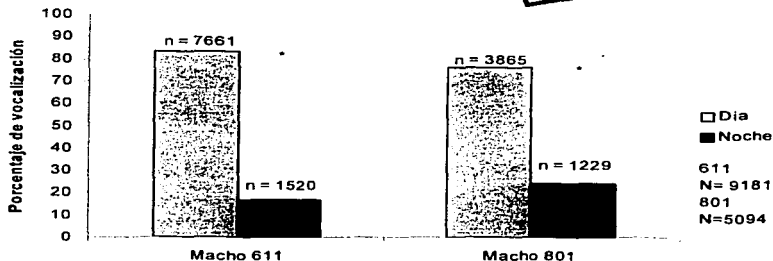


Figura 10. Comparación de la actividad vocal entre el día y la noche en cada macho
*indica diferencias significativas entre el día y la noche dentro de cada macho, Chi cuadrada de Pearson, $P < 0.001$. N= número de vocalizaciones totales.

No se encontraron diferencias significativas entre el macho 611 y el 801 en la proporción de vocalizaciones emitidas durante el día o la noche. (Prueba de Chi cuadrada de ajuste de bondad)

B) Análisis por tipo de vocalización

Analizando la proporción de cada tipo de vocalización se encontraron diferencias significativas entre los dos machos (Chi cuadrada $P < 0.001$). En el caso del gemido el macho 611 emitió significativamente más que el 801 (38% vs 8%, Chi cuadrada de Pearson, $P < 0.005$) mientras que fue al revés para los lengüeteos (macho 801 > 611, 47% vs 23%, Chi cuadrada de Pearson, $P < 0.001$, Figura 11).

TESIS CON FALLA DE ORIGEN

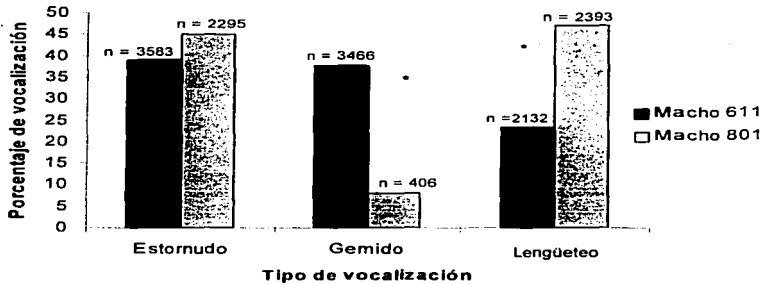


Figura 11. Comparación entre machos de la proporción emitida de cada tipo de vocalización durante 24 hrs. *indica diferencias significativas entre machos (Chi cuadrada de Pearson $P < 0.001$).

Las gráficas siguientes muestran la repartición de las proporciones de gemidos (Figura 11.1) y lengüeteos a lo largo de las 24 horas de observación (Figura 11.2).

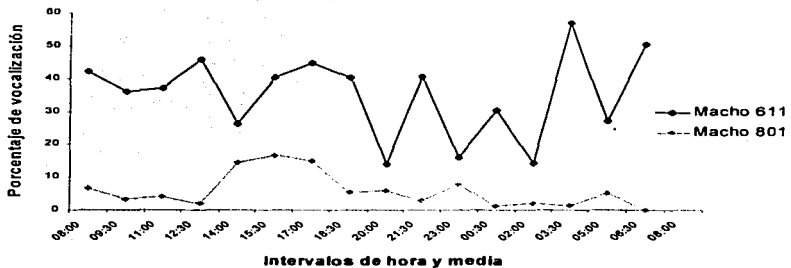


Figura 11.1. Comparación de la proporción de gemidos emitida por cada macho durante 24 horas.



Figura 11.2. Comparación de la proporción de lengüeteos emitida por cada macho durante 24 horas.

En general se observó que tanto en el macho 801 como en el 611 la proporción de cada uno de los tipos de vocalización fue similar en el día y en la noche (Figura 12 y 13).

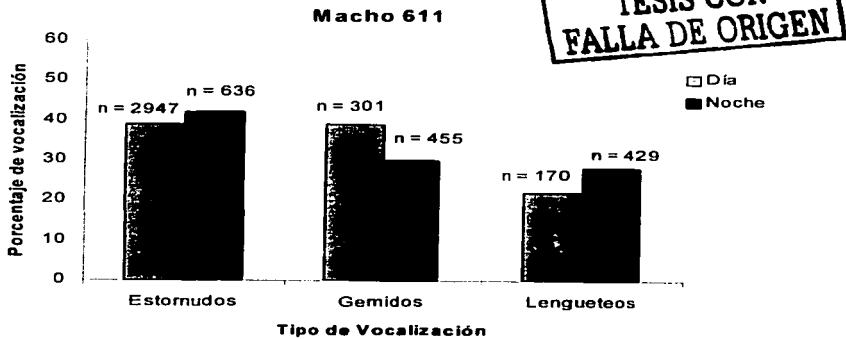


Figura 12. Distribución de la emisión de vocalizaciones en 24 horas por el macho 611.

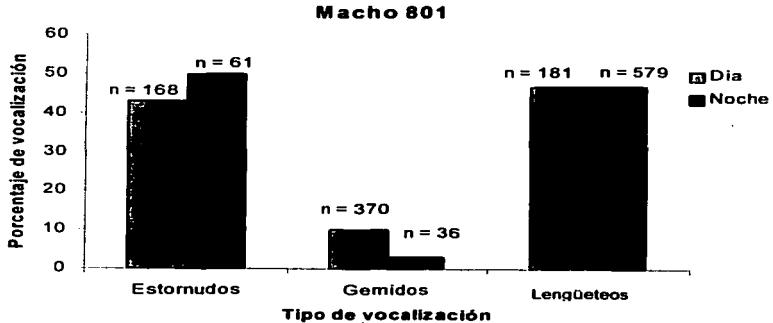


Figura 13. Distribución de la emisión de vocalizaciones en 24 horas por el macho 801.

3. EFECTO DE LAS VOCALIZACIONES SOBRE LA INDUCCIÓN DE LA ACTIVIDAD SEXUAL EN LA HEMBRA EN ANESTRO.

LH (Hormona luteinizante)

Antes del estímulo no hubo diferencia entre el número promedio de pulsos entre los cuatro grupos (Kruskall-Wallis, $p < 0.24$; Tabla 7 y Figuras 14 a 17.1). Sin embargo, después de aplicado el estímulo se encontró una diferencia significativa (Kruskall-Wallis, $p < 0.001$) entre el grupo control positivo y los otros tres grupos (Cuadro 4). Con la prueba de Mann Whitney se aprecia que hay una cantidad mucho mayor de pulsos en el grupo con el macho presente. (Figuras 17 y 17.1)

Cuadro 4. Promedios del número de pulsos de LH antes y después del estímulo

Grupo	Promedio antes	p	Promedio después
Aislada	0.6 ± 0.2	0.132	1.1 ± 0.2
Ruido blanco	1.0 ± 0.1	0.317	0.8 ± 0.1
Playback	1.0 ± 0.1	0.480	0.8 ± 0.2
Control positivo	1.0 ± 0.2	0.015	2.9 ± 0.3

Al realizar la prueba de Lilliefors se aprecio que los datos de los pulsos de LH antes y después del estímulo no tuvieron una distribución normal, por lo que se optó utilizar pruebas estadísticas no paramétricas, utilizando una prueba de Wilcoxon para ver si había diferencias entre los tres grupos en cuanto a la amplitud de los pulsos antes y después del estímulo auditivo. No hubo diferencia en ninguno de los grupos (Wilcoxon $p > 0.069$) (Cuadro 5).

Cuadro 5. Promedios de la amplitud de los pulsos de LH antes y después del estímulo

Grupo	Promedio antes	p	Promedio después
Aislada	0.5 ± 0.2	0.074	1.0 ± 0.2
Ruido blanco	1.3 ± 0.2	0.285	1.8 ± 0.1
Playback	1.0 ± 0.2	0.515	0.8 ± 0.2
Control positivo	1.2 ± 0.2	0.260	1.4 ± 0.2

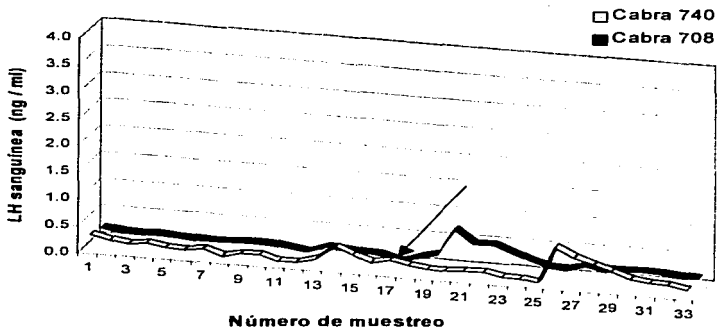


Figura. 14. Ejemplos de curvas de pulsatilidad de LH en dos hembras del grupo "aisladas". La flecha indica el momento de la introducción del estímulo en los otros grupos (muestreo 17). Muestréos realizados cada 15 minutos.

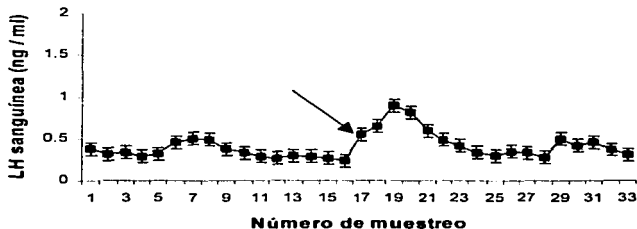


Figura. 14.1 Curva promedio de pulsatilidad de LH (ng/ml) para el grupo "aisladas". La flecha indica el momento de la introducción del estímulo en los otros grupos (muestreo 17).

TESIS CON
PALLA DE ORIGEN

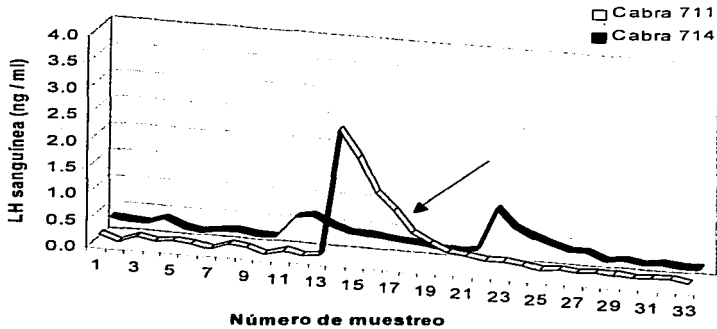


Figura 15 Curva de pulsatilidad de LH en 2 animales del grupo "ruido blanco". La flecha indica el momento de la introducción del estímulo (muestreo 17).

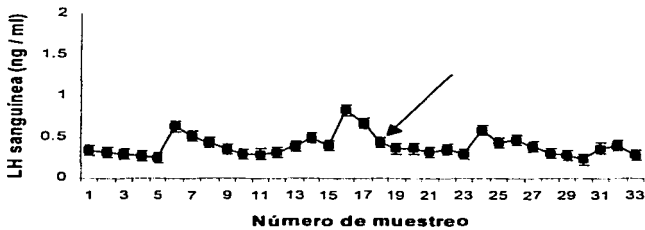


Figura. 15.1 Curva promedio de pulsatilidad de LH para el grupo "ruido blanco". La flecha indica el momento de la introducción del estímulo (muestreo 17).

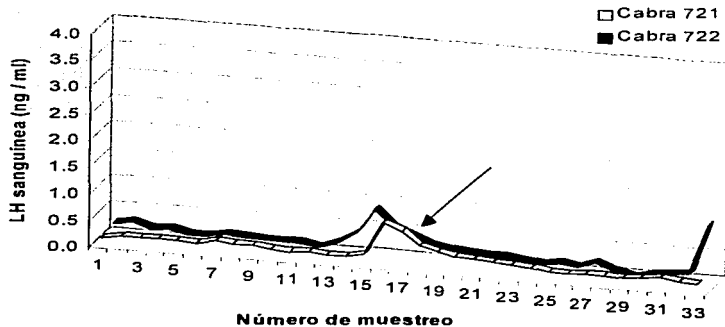


Figura 16. Curva de pulsatilidad de LH en 2 animales del grupo "playback". La flecha indica el momento de la introducción del estímulo (muestreo 17).

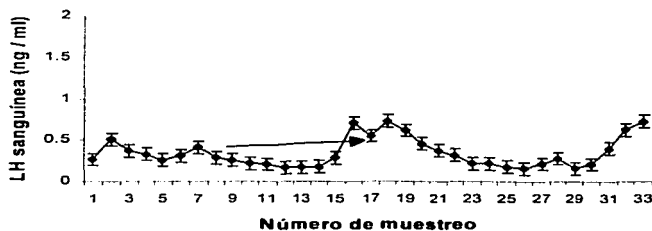


Figura 16.1 Curva promedio de pulsatilidad de LH para el grupo "playback". La flecha indica el momento de la introducción del estímulo (muestreo 17).

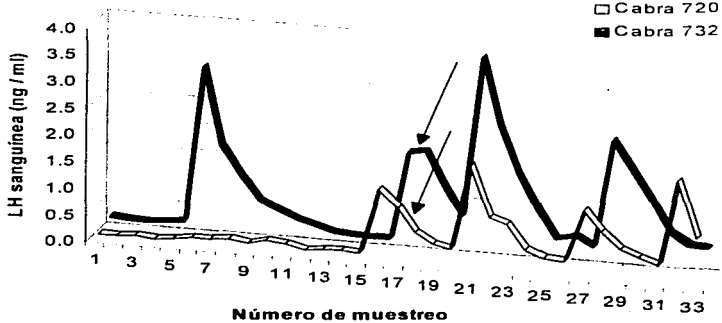


Figura 17. Curva de pulsatilidad de LH en el grupo control positivo. La flecha indica el momento de la introducción del estímulo (muestreo 17).

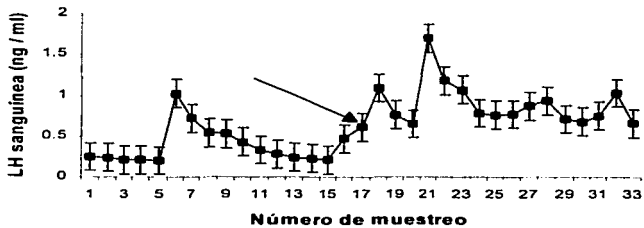


Figura 17.1 Curva promedio de pulsatilidad de LH para el grupo control positivo La flecha indica el momento de la introducción del estímulo (muestreo 17).

P₄ (Progesterona)

En el grupo "aisladas", una de las 10 cabras mostró una secreción significativa de P₄ en el séptimo día, indicando que ovuló. En el grupo de "playback" y de "ruido blanco" ninguna hembra ovuló y en el grupo "control positivo", 8 de las 9 hembras ovularon.

Para conocer la existencia de alguna diferencia entre la proporción de hembras que ovularon de cada grupo se realizó una prueba de Fisher la cual mostró que únicamente el grupo control positivo difirió significativamente del resto de los grupos ($p < 0.001$, probabilidad exacta de Fisher). La figura 18 muestra la evolución de la progesterona en 4 hembras del grupo "control positivo" donde se observa que primero hubo un ciclo corto, seguido de actividad estral normal (ciclos estrales de 21 días).

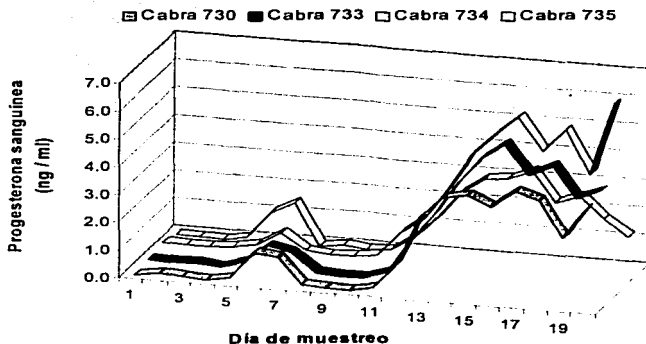


Fig. 18. Evolución diaria de la progesterona durante 15 días en 4 hembras del grupo control positivo.

DISCUSIÓN

El estudio que se realizó en la primera etapa experimental permitió caracterizar los diferentes tipos de vocalizaciones de los machos cabríos dentro del contexto del cortejo sexual. En esta fase, de manera resumida, los principales resultados fueron los siguientes:

1. Se identificaron 3 tipos de balidos diferentes.
2. No todos los animales emitieron los tres tipos de balidos.
3. Las vocalizaciones presentan diferencias interindividuales que podrían teóricamente permitir un reconocimiento individual de los animales.
4. La actividad vocal varía a lo largo de un periodo de 24 horas.

Respecto al primer objetivo de este estudio (Identificar y caracterizar los tipos de vocalizaciones), los resultados indican que los machos cabríos emiten tres tipos diferentes de vocalizaciones durante el cortejo sexual; los cuales fueron definidos con base en la similitud fonética con otros sonidos bien conocidos por el oído humano como el gemido y el estornudo, la tercera ya había sido definida por Geist como lengüeteo, *tongue flicker* en inglés. Cada una de estas vocalizaciones cuenta con parámetros acústicos propios que permiten su diferenciación.

Los carneros también emiten ciertos sonidos durante el cortejo sexual, pero son en menor cantidad y parece que no emiten ni estornudos ni gemidos como los machos cabríos, sino únicamente lengüeteos y balidos de bajas frecuencias (Poindrón P. Comunicación personal). Por otro lado, las ovejas de la raza Romanov sí emiten estornudos y aunque es posible que el macho también lo haga, no existen trabajos publicados al respecto. Geist¹⁰⁴ observó durante dos épocas reproductivas todo el comportamiento desplegado tanto por hembras como por machos de tres grupos de Cabras de la Montaña (*Oreamnos americanus*), reportando que al momento de cortejar el macho a la hembra saca rápida y

repetidamente la lengua con la boca medio abierta emitiendo un sonido bajo, como zumbido. Lo definió como lengüeteo.

Tres especies de cérvidos han sido estudiadas para conocer su actividad vocal y sus características acústicas en diferentes situaciones fisiológicas y ambientales. En el caso del ciervo rojo (*Cervus elaphus*), al inicio de la época reproductiva que comienza aproximadamente el 25 de septiembre, los machos producen vocalizaciones similares a las del rugido de un león, por lo que se les ha definido como rugidos o bramidos, *roar* en inglés⁵⁵. En situaciones de alarma tanto hembras como machos emiten un sonido definido como ladrido o gruñido, *bark* en inglés. De manera similar el Gamo (*Dama dama*) es altamente vocal en un periodo limitado dentro de la época fértil, pero las vocalizaciones producidas se han definido como gruñidos, *groan* en inglés, que difieren de los rugidos emitidos por el ciervo rojo²³. El Corzo (*Capreolus capreolus*) es vocalmente activo durante el periodo en el que los machos establecen su territorio¹⁵⁰. Sin embargo, esta actividad no es exclusiva de esta época, pero sí mucho mayor a la presentada en otros momentos del año. Se le ha definido como ladrido, y se presenta también en situaciones agonísticas, tanto inter-específicas, como intra-específicas¹⁵¹. Los estudios realizados en las especies mencionadas, han sido en animales en libertad y dentro de su hábitat natural, por lo que hay que considerar 2 posibilidades: que las conductas observadas sean las naturalmente existentes o que a pesar de los esfuerzos realizados para obtener muestreos amplios y observaciones con valor real, los estudios arriba mencionados, realizados con poblaciones silvestres no hayan logrado ser tan detallados ni completos como los que se pueden obtener con animales domésticos. Por estos dos aspectos se debe ser muy cauteloso con la interpretación de resultados obtenidos en ambos tipos de estudios.

En los tres casos las vocalizaciones son emitidas repetidamente con una energía y frecuencias óptimas para propagarse en un medio arbolado. Es posible que por esta razón sea sólo un tipo de vocalización la producida, aquella que cuenta con las características necesarias para el medio en el que habitan.

El presente trabajo se realizó con animales domesticados, en estabulación, donde es posible que algunos elementos de esta conducta estén modificados porque en las explotaciones caprinas de pequeños productores como son la mayoría de los casos en México, machos y hembras no se encuentran siempre separados y de existir esta separación, no es de gran distancia; además el macho no tiene el retó ni la posibilidad de pelear por las hembras para aparearse, ya que el productor es quien decide qué macho cubrirá a cierto número de hembras y tampoco tiene que hacer despliegues para conservar a "sus" hembras con él para que no se vayan con otro macho. Del mismo modo, no tiene que ganar un territorio para ahí poder cortejar a las hembras, ya cuenta con uno. Sin embargo, no hay que olvidar que la actividad vocal durante la época reproductiva es una conducta que ha sido conservada a lo largo de la evolución de las especies debido a que la reproducción es una función primaria

Es posible que los gemidos, que son balidos de mayor duración y amplitud que los lengüeteos tengan la función de ser oídos a largas distancias y que transmitan información valiosa a otros individuos, sin saber si son dirigidos a machos o a hembras. El macho del ciervo rojo al inicio y durante la época reproductiva emite bramidos (vocalizaciones similares a los gemidos) fuerte y repetidamente, sobretodo cuando esta reuniendo a las hembras, como consecuencia las hembras deciden a qué harem unirse^{22, 21}.

Se observó que de forma particular, los machos estornudaban después de varios intentos fallidos de ser aceptados por una hembra y copular, por tal razón, el estornudo puede tener

la función de lograr la inmovilización de la hembra y/o la de indicar superioridad. Por ejemplo en el cerdo, las vocalizaciones del macho inmovilizan a la hembra y facilitan el apareamiento⁶⁸. Las vocalizaciones emitidas por el macho rata (*Rattus norvegicus*) sobre la hembra resultan en la inmovilidad física de ésta, aumentando la receptividad y facilitando la cópula⁶⁹. Por otro lado, es sabido que machos mamíferos de ciertas especies, durante interacciones agonísticas entre ellos, vocalizan continuamente y es considerado de importancia⁵⁵; es posible que las características acústicas de las vocalizaciones reflejen la condición corporal y jerarquía del macho dentro de un grupo de varios animales⁵⁶.

En este trabajo se observó que el lengüeteo es producido muy cerca de la hembra, lo que hace pensar que tiene una función directa sobre la hembra.

Acústicamente son diferentes los tres tipos de vocalizaciones identificados en este trabajo, aunque todavía no se sabe si eso corresponde a una función diferente de cada una de ellas. Ya se han mencionado en esta sección algunas de las funciones que tienen en otras especies y a continuación se presentan otras más.

Se sabe que el ciervo rojo ladra en situaciones de alarma y que durante la época reproductiva brama, indicando una función específica para cada tipo de vocalización²⁸.

Parte de los estudios realizados en las tres especies de cérvidos, han arrojado posibles funciones de los diferentes tipos de vocalizaciones emitidos. Por ejemplo en el caso del cérvido *Dama dama*, los estudios realizados sugieren que las vocalizaciones no tienen la función de atraer a las hembras, ya que los más altos niveles de vocalización se producen cuando están presentes las hembras, lo que hace pensar que las vocalizaciones sean para retener a las hembras con las que se está apareando un macho²³. Esto contrasta con el caso del ciervo rojo, donde las hembras son atraídas por los machos que tienen el mayor nivel de vocalización²². Esto sugiere entonces que las vocalizaciones emitidas están dirigidas hacia

los otros machos, sus rivales. En presencia de un adulto del mismo sexo, el macho vocaliza y aumenta la intensidad si el "aparecido" vocaliza indicando su actividad reproductiva¹⁵², además podría reflejar la condición corporal del macho⁵⁵. McElligott y col²³, sugieren que las señales sirven para proteger los recursos de cada macho, evitando peleas. Esto es consistente con lo visto por Clutton-Brock y Albon⁵⁵; Dawkins y Guilford¹⁵³; Enquist y col¹⁵⁴, quienes reportan que los animales utilizan señales particulares cuando el costo de pelear es demasiado alto.

El nivel de vocalización aparentemente representa el valor de los recursos que los machos están protegiendo y por consiguiente el costo de perder aquellos recursos por involucrarse en una pelea^{154, 155}.

Los hallazgos de McElligott y col^{23, 156} sugieren que los machos regulan la intensidad y nivel de emisión en relación con la motivación de sus competidores. El ciervo *Dama dama* vocaliza aún después de haberse apareado, los autores proponen que la posible función sea el evitar apareamientos entre una hembra de su harem con otro macho o para retener a las hembras ya apareadas. McElligott y col. concluyen que en el ciervo *Dama dama* las vocalizaciones son principalmente una amenaza entre machos.

Reby y col¹⁵⁰, concluyeron por los resultados obtenidos que el ladrido en el corzo (*Capreolus capreolus*) tiene como función la territorialidad, es decir que el macho indique como suyo un territorio determinado, aunque esto no lo relacionó con el aspecto reproductivo, además de servir para dar alarma de la presencia de un predador.

En cuanto a la variación individual de cada vocalización identificada; en el caso del gemido se encontró que la frecuencia fundamental, la duración, la frecuencia máxima y el número de segmentos parecen ser específicos de cada individuo, teniendo una variabilidad inter-individual, y entonces un potencial de identificación individual generalmente es

mayor a la variabilidad intraindividual (PIC de 1.05 a 1.98 **Tabla I**). Esto quiere decir que contienen información propia de cada macho que en teoría le podría permitir ser identificado por estos parámetros contenidos en los gemidos que emite, aunque se necesitan otros experimentos para demostrarlo. Lo mismo sucede para el estornudo y el lengüeteo. En el ciervo rojo se ha demostrado que cada macho cuenta con una firma acústica individual¹⁵¹ ¹⁵⁷, lo que permite la discriminación por parte de las hembras²¹.

Las posibles funciones de un reconocimiento individual de los machos a través de sonidos particulares serían: a) formar un vínculo -aún temporal- con un macho con el cual ya se ha familiarizado por las vocalizaciones escuchadas e identificadas como propias de un determinado animal²¹; b) facilitar la estabilidad de la jerarquía entre machos, ya que la identificación individual evita las peleas con aquellos machos en los que sus vocalizaciones se asocian con un rango de dominancia ya establecido, como se ha sugerido en otras especies²⁶ ¹⁵⁷; c) asegurar el apareamiento con un macho maduro, dado que las características de las vocalizaciones varían en función de la edad, por lo que es posible distinguir entre un macho maduro y otro aún muy joven. Eso parece aplicar en el caso del ciervo rojo, donde las hembras presentan preferencia por los machos maduros⁵⁵; d) reducir los riesgos de incesto o consanguinidad, ya que considerando que la firma acústica fuese de naturaleza genética, podría permitir a animales detectar a otros con una firma semejante a la suya, reduciendo los riesgos de incesto o de consanguinidad. (Poindron P. Comunicación personal).

El detectar diferencias entre individuos en los parámetros acústicos de sus vocalizaciones no indica necesariamente que los animales utilicen esas diferencias ni tampoco que no las usen. Sin embargo, no se puede excluir que sea relevante en caprinos silvestres y que se haya mantenido hasta cierto grado en animales domesticados, además de

que es posible que la importancia de un reconocimiento individual acústico radique en la relación social o socio-sexual entre machos para mantenimiento de la jerarquía; estudios específicos de ese punto en caprinos ferales o silvestres serían necesarios para aclarar ese punto.

Respecto al segundo objetivo (caracterizar la actividad vocal del macho durante el cortejo sexual con hembras receptivas sobre un periodo de 24 horas), se observó que en ambos machos la actividad se concentró en las primeras doce horas de observación, es decir durante las horas de luz, entre las 8 y las 20 horas. Esto se contrapone con lo observado en ciervo rojo en libertad, donde la actividad vocal aumenta durante las horas de obscuridad¹⁵⁸, porque por una parte la disminución de la luz al llegar la noche afecta la visibilidad, siendo normal que la actividad vocal aumente durante la noche y por otra parte porque la cabra es diurna. A pesar de esto en los estudios realizados en ciervos mantenidos en cautiverio en ranchos, la actividad es bastante uniforme y únicamente se observan disminuciones significativas entre las 04.00 y 05.59 horas, y entre las 20.00 y 21.59 horas²⁸.

Se sabe que en el ciervo rojo, en el Gamo y en el Corzo; al inicio de la época reproductiva los machos comienzan a vocalizar fuerte y repetidamente; y diversos estudios han permitido conocer algunas características de esa actividad vocal. Aparentemente, tomando en cuenta los reportes existentes sobre poblaciones ferales de caprinos (*Capra hircus*)¹⁰³ y Cabra de la Montaña (*Oreamnos americanus*)¹⁰⁴, la actividad vocal en los caprinos domésticos es diferente: los machos cabríos únicamente vocalizan durante el cortejo sexual en presencia de hembras en estro.

Dentro de la similitud en el patrón de la actividad vocal total en las 24 horas, considerando los tres tipos de vocalizaciones identificadas, uno de los dos machos vocalizó casi el doble que el otro.

Tanto en las horas de luz como en las de obscuridad cada macho mantuvo sus proporciones de emisión de cada tipo de vocalización. Del mismo modo en las horas de obscuridad las proporciones fueron diferentes entre los machos y nuevamente en los mismos machos la proporción de emisión de cada uno de los tipos de vocalizaciones no fue pareja. Todo esto junto con los resultados obtenidos del potencial de identificación individual indica una variabilidad individual, que sugiere la existencia de una firma acústica en estos animales. Por otra parte, no se sabe a qué se debieron esas diferencias. Sería interesante en particular saber si están relacionadas con alguna diferencia fisiológica (niveles de testosterona por ejemplo) o algún otro aspecto de la conducta sexual y/o la calidad fecundante de cada macho. En el ciervo rojo se sabe que la testosterona influye directamente en el desarrollo de los músculos laríngeos, repercutiendo en las características de las vocalizaciones emitidas¹⁵⁹.

El presente trabajo analizó la actividad vocal en 24 horas, por lo que no es válido hablar de un ritmo ni de que así sea siempre la actividad vocal en los machos cabríos. Una posible explicación de este ritmo aparente es que los caprinos son diurnos por lo que resulta lógico que la actividad vocal se concentre en las horas luz, otra posible explicación es que al inicio los machos se encontraban altamente excitados al estar expuestos a hembras en celo, seguido por una fase de cansancio o de falta de receptividad de las hembras. También es posible que la alta actividad vocal al inicio de la observación fuera estimulada por la entrada de una persona a cambiar el casete, que se redujo después porque los machos ya se habían acostumbrado a la manipulación. Para aclarar esos puntos podrían hacerse observaciones apuntando las interacciones sexuales entre machos y hembras utilizando un sistema de grabación no invasivo, usando cintas que permiten grabar varias horas continuas

y micrófonos colocados en algún lado distinto al macho o prolongando las observaciones durante varios días y de varias épocas reproductivas.

Pepin²⁸, estudió durante toda una época reproductiva tres ciervos rojos. En su estudio utilizó los datos registrados en 7 días no consecutivos, comprendidos entre el 28 de septiembre y el 19 de octubre, de 24 horas cada uno. Ellos observaron que los tres machos empezaron a vocalizar el mismo día, incrementando paulatinamente su actividad hasta alcanzar un pico y disminuyendo abruptamente algunos días después, debido a la pobre condición física. A pesar de esta uniformidad entre los tres machos, presentaron diferencias en la emisión por hora y también en los diferentes días en los que se grabaron. Se observó, que de forma contraria a los ciervos rojos en libertad, los animales estudiados presentaron un incremento en su actividad vocal durante las horas con luz. No hay publicaciones al respecto del carnero, ni del Corzo, ni del Gamo.

Para el tercer objetivo (efecto de las vocalizaciones emitidas por el macho sobre la inducción de la actividad sexual en la hembra en anestro) se investigó, si como se ha mostrado en otras especies, las vocalizaciones emitidas por el macho juegan un papel sobre la fisiología de la hembra en la situación particular del efecto macho. En el del grupo expuesto a estímulos vocales pregrabados de machos durante el cortejo sexual (playback) ninguna cabra presentó diferencias ni en la amplitud ni en el número de pulsos después del estímulo. La falta de respuesta se puede explicar por razones de diferente índole que a continuación se discuten.

Respecto a cuestiones técnicas y del diseño del experimento, es posible que las grabaciones al haber sido adquiridas a través de una grabadora de bolsillo hayan sido de baja calidad y que al momento de haber sido reproducidas las hembras no las hayan percibido como vocalizaciones de macho en calor, sino simplemente como un ruido, que no

les aportaba información ni estimulación alguna. Podría ser necesario realizar grabaciones con cintas de mayor duración (varias horas continuas) y con micrófonos especializados que permitan la adecuada adquisición de las señales acústicas.

Por otra parte es posible que a pesar de haber reproducido las vocalizaciones de acuerdo a lo grabado de forma natural durante las 24 horas de un día, el "ritmo" o el tipo de vocalizaciones no hayan sido los adecuados, por haber sido obtenido de machos con hembras ya en celo, situación contraria a lo que sucede en el efecto macho; en ese caso los machos tienen que estimular a hembras anéstricas. Es posible que por tal razón los machos emitan alguna de las vocalizaciones en mayor proporción o con un ritmo muy diferente del ocurrido en el cortejo con hembras receptivas. Se necesitarían más estudios comparando la actividad de machos con hembras en celo y con hembras estacionalmente anéstricas para detectar las posibles diferencias.

Existen estudios en los que se ha tenido poca respuesta al efecto macho. Se pensaba que era por el momento dentro del anestro, en el que se introducía al macho; otros estudios han demostrado que es la actividad del macho lo que determina el grado de respuesta a la introducción del macho^{79, 115, 160}. Esto no aplica en este trabajo, ya que el macho utilizado estaba tratado¹⁴⁴.

Otra posible razón es que debido a una incongruencia multimodal, la señal acústica no tenga efecto por sí sola y tenga que estar asociada con otras señales, por ejemplo la visual o la olfatoria. Esta situación puede causar una rápida falta de interés de las hembras al percatarse de que no es una señal real por no estar acompañada de las demás señales. Para aclarar ese punto se necesitaría comparar grupos experimentales con varias combinaciones de más de un tipo de estímulo sensorial para comprobar si se necesita una estimulación más compleja para obtener una respuesta.

Otra razón de la falta de respuesta es simplemente que las vocalizaciones emitidas por el macho cabrío durante el cortejo sexual no tengan como función estimular o activar la ovulación en la hembra. En el ciervo rojo las vocalizaciones sirven para atraer a las hembras^{21, 22}, en el cerdo y en el ratón sirven para inmovilizar a la hembra y facilitar el apareamiento^{69, 70}. En el gamo la proporción de tiempo vocalizando durante el celo e las hembras es el factor más altamente relacionado con el éxito de apareamiento²².

De forma contraria, en el ciervo rojo, un estudio realizado mostró que las vocalizaciones por si solas afectan la actividad ovárica. McComb³⁰, agrupó a varias hembras en 3 diferentes tratamientos experimentales, uno de ellos estuvo expuesto a las vocalizaciones de dos machos diferentes durante 14 días antes de que iniciara la época reproductiva. Se registraron las fechas probables de parto y aquellas hembras expuestas a las vocalizaciones parieron antes que las hembras de los otros dos grupos.

Determinar si el manejo debido a la obtención de muestras sanguíneas pudo haber disminuido o inhibido totalmente los cambios en la frecuencia y pulsatilidad de la LH no es sencillo. Por una parte, considerando que todos los grupos tuvieron el mismo tipo de manejo, si fuera el manejo la razón por la cual no hubo respuesta en el grupo playback, no habría razón para que en el grupo control positivo se obtuviera una respuesta positiva a la introducción del macho. Por otra parte las hembras utilizadas están acostumbradas a ser manipuladas por humanos y el estrés no fue muy fuerte, ya que permanecieron en su ámbito normal, sin contención permanente. Sin embargo, no se puede excluir que el manejo no haya afectado al tratarse de una bioestimulación menos eficiente como fueron las vocalizaciones. Adams y col presentan en su publicación que la respuesta inicial al muestreo sanguíneo es un decremento en la concentración de FSH y la frecuencia de pulsos de LH; si se continua el muestreo, los pulsos de LH se elevan¹⁶¹.

En borregas Romney x Dorset, la toma de sangre aumenta la ovulación¹⁶², en las borregas Merino también¹⁶¹. Poindron y col. reportan que aparentemente el muestreo sanguíneo no afectó el patrón de LH que obtuvieron⁹⁷.

En este estudio, 11 de 30 cabras (considerando los tres grupos sin el control positivo) entre el muestreo número 26 y 31 mostraron uno o dos pulsos. Es menos del 50% pero es una posibilidad, de que el muestreo haya afectado los resultados. Por la bibliografía revisada, la manera de reducir el problema, sería la de acostumbrar a los animales a ser sangrados por más tiempo antes de la estimulación.

Este trabajo puede considerarse como un estudio preliminar que permite plantear mejor la cuestión del papel de la comunicación acústica en la conducta sexual y aporta información básica sobre la actividad vocal durante el cortejo sexual, un tema muy desconocido en cabras y otros ruminantes domésticos. Conocer más a fondo esta actividad permitirá su utilización en la vida productiva de esta especie.

Como muy frecuentemente sucede en ciencia, cuando se inician estudios nuevos, los resultados hacen surgir más preguntas que respuestas. Es necesario diseñar situaciones experimentales que permitan:

- Conocer la actividad vocal de los caprinos mantenidos en condiciones similares a las de la vida silvestre.
- Conocer la actividad vocal del macho cabrío doméstico en varios ciclos productivos.
- Determinar la actividad vocal del macho cabrío en la fase reproductiva.
- Determinar las funciones de cada una de las vocalizaciones emitidas por el macho en el cortejo sexual.

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

CONCLUSIONES

De acuerdo a los resultados del presente trabajo, se concluye que:

- 1) El macho cabrío emite 3 diferentes tipos de vocalizaciones durante el cortejo sexual.
- 2) No todos los machos emiten los tres tipos.
- 3) Cada tipo de vocalización tiene características propias en algunas variables (no siempre las mismas para cada tipo de balido) que pudieran ser compatibles con la existencia de firmas individuales, permitiendo su discriminación.
- 4) Existen variaciones de la actividad vocal a lo largo de las 24 horas, siendo más alta en las primeras doce horas (día) que en las segundas (noche) lo cual se podría relacionar con el hecho que los caprinos son animales diurnos.
- 5) Las señales acústicas emitidas por el macho no parecen tener una función directa sobre la actividad ovárica de la hembra durante el efecto macho y por si solas no inducen cambio alguno a este nivel.

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

BIBLIOGRAFIA

1. Bradbury JW, Vehrencamp SL. Introduction. In: Sinauer Associates I, editor. Principles of animal communication. Sunderland, Massachusetts, 1998.
2. Immelmann K. Song development in the Zebra finch and other estrildid finches. In: Hinde RA, editor. Bird vocalizations. Cambridge: Cambridge University Press, 1969.
3. Marler P, Tamura M. Culturally transmitted patterns of vocal behavior in sparrows. Science 1964;146:1483-1486.
4. Konishi M. The role of auditory feedback in the control of vocalization in the White-Crowned sparrow. Zeitschrift für Tierpsychologie 1965;22:770-783.
5. Marler P. Birdsong and speech development: could there be parallels?. American Scientist 1970;58:669-673.
6. Alexander G. Role of auditory and visual cues in mutual recognition between ewes and lambs in Merino sheep. Applied Animal Ethology 1977;3:65-81.
7. Ruiz-Miranda CR, Szymanski MD, Ingals JW. Physical characteristics of the vocalizations of domestic does *Capra hircus* in response to their offspring cries. Bioacoustics 1993;5:99-116.
8. Espmark Y. Individual recognition by voice in reindeer mother-young relationship. Field observations and playback experiments. Behaviour 1971;40:295-301.
9. Barfield CH, Tang-Martinez Z, Trainer JM. Domestic calves (*Bos taurus*) recognize their own mothers by auditory cues. Ethology 1994;97:257-264.
10. Balcombe JP, McCracken GF. Vocal recognition in mexican free-tailed bats: do pups recognize mothers? Animal Behaviour 1992;43:79-87.
11. Balcombe JP. Vocal recognition of pups by mother mexican free-tailed bats, *Tadarida brasiliensis mexicana*. Animal Behaviour 1990;39:960-966.
12. Jouventin P. Un nouveau systeme de reconnaissance acoustique chez les oiseaux. Behavior 1972;43:175-185.
13. Altmann SA. The structure of primate social communication. In: Altmann SA, editor. Social communication among primates. Chicago: University of Chicago Press, 1967: 325-362.
14. Gaunt S, Baptista LF. Social interaction and vocal development in birds. In: Snowdon C, Hausberger M, editors. Social influences on vocal development. Cambridge: Cambridge University Press, 1997.
15. Wingfield JC, Whaling CS, Marler PR. Communication in vertebrate aggression and reproduction: The role of hormones. In: Knobil E, Neill JD, editors. The physiology of reproduction. New York: Raven Press, 1994: 303-342.
16. Lehman DS. Interaction between internal and external environments in the regulation of the reproductive cycle of the ring dove. In: Beach F, editor. Sex and behavior. New York, 1965: 355-380.
17. Hinde RA. Interaction of internal and external factors in integration of canary reproduction. In: Beach F, editor. Sex and behavior. New York, 1965: 381-415.
18. Cheng MF, Desiderio C, Havens M, Johnson A. Behavioral stimulation of ovarian growth. Hormones and Behavior 1988;22:388-401.
19. Lea J, Dyson M, Halliday T. Calling by male midwife toads stimulates females to maintain reproductive condition. Animal Behaviour 2001;61:373-377.

20. Signoret JP, Evrard P, Lavenet C, Orgeur P. Attraction de la femelle en oestrus par le male chez les porcs. *Revue du Comportement Animal* 1967;4:10-22.
21. Reby D, Hewison M, Izquierdo M, Pepin D. Red deer (*Cervus elaphus*) hinds discriminate between the roars of their current harem-holder stag and those of neighbouring stags. *Ethology* 2001;107:951-959.
22. McComb K. Female choice for high roaring rates in red deer, *Cervus elaphus*. *Animal Behaviour* 1991;41:79-88.
23. McElligott A, O'Neill K, Hayden TJ. Cumulative long-term investment in vocalization and mating success of fallow bucks, *Dama dama*. *Animal Behaviour* 1999;57:1159-1167.
24. Cheney DL, Seyfarth RM. Vocal recognition in free-ranging vervet monkeys. *Animal Behaviour* 1980;28:362-367.
25. Semple S, McComb K. Perception of female reproductive state from vocal cues in a mammal species. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 2000;267:707-712.
26. Shipley C, Hines M, Buchwald JS. Individual differences in threat call of northern elephant seal bulls. *Animal Behaviour* 1981;29:12-19.
27. Marler P. Vocalizations of east african monkeys II: black and white colobus. *Behavior* 1972;42:175-197.
28. Pepin D, Cargnelutti B, Gonzalez G, Joachim J, Reby D. Diurnal and seasonal variations of roaring activity of farmed red deer stags. *Applied Animal Behaviour Science* 2001;74:233-239.
29. Brockway BF. Stimulation of ovarian development and egg laying by male courtship, vocalization in Budgerigars (*Melopsittacus indulatus*). *Animal Behaviour* 1965;13:575-578.
30. McComb K. Roaring by red deer stags advances the date of oestrus in hinds. *Nature* 1987;330:648-649.
31. Lehrman DS, Wortis RP, Brody P. Gonadotropin secretion in response to external stimuli of varying duration in the ring dove (*Streptopelia risoria*). *Proceeding of the Society for Experimental Biology and Medicine* 1961;106:298-300.
32. Lehrman DS. Hormonal regulation of parental behaviour in birds and infrahuman mammals. In: Young WC, editor. *Sex and Internal Secretions*. Baltimore: William and Wilkins, 1961: 1268-1382.
33. Yeates NTM. The breeding season of the sheep with particular reference to its modification by artificial light. *Journal of Agricultural Science of Cambridge* 1949;39:1-43.
34. Hafez ESE. Studies on the breeding season and reproduction of the ewe. *Journal of Agricultural Science of Cambridge* 1952;42:189-265.
35. Thwaites CJ. Photoperiodic control of breeding activity in the southdown ewe with particular reference to the effects of an equatorial light regime. *Journal of Agricultural Science of Cambridge* 1965;65:57-64.
36. Karsch FJ, Bittman EL, Foster DL, Goodman RL, Legan SJ, Robinson JE. Neuroendocrine basis of seasonal reproduction. *Recent Progress in Hormone Research* 1984;40:185-232.
37. Folch J, Cogne Y, Signoret JP. Use of the male effect manipulation of the timing of onset and establishment of regular cycles and pregnancy in the ewe. In: Bros GB-G, editor. 36th Annual Meeting of the European Association for animal production; 1985: Kallithea-Kassandra-Halkindiki-Greece; 1985: 122-123.

38. Martin GB, Oldham CM, Cognie Y, Pearce DT. The physiological responses of anovulatory ewes to the introduction of rams. A review. *Livestock Production Science* 1986;15:219-247.
39. Signoret JP. Effet de la presence du male sur les mecanismes de reproduction chez la femelle des mammiferes. *Reproduction, Nutrition, Development* 1980;20:457-468.
40. Shelton M. The influence of the presence of the male goat in the initiation of oestrus and ovulation goats: Influence of various exteroceptive factors on initiation of oestrus cycling and ovulation in Angora does. *Journal of Animal Science* 1960;19:368-375.
41. Chemineau P. Effect on oestrus and ovulation of exposing Creole goats to the male at three times of the year. *Journal of Reproduction and Fertility* 1983;67:65-72.
42. Restall BJ. Artificial insemination of australian goats stimulated by the buck effect. *Proceedings of the Australian Society of animal production* 1988;17:302-305.
43. Walkden-Brown SW, Restall BJ, Henniawati R. The male effect in australian Cashmere goats 1. Ovarian and behavioural response of seasonally anovulatory does following the introduction of bucks. *Animal Reproduction Science* 1993a;32:41-53.
44. Knight TW, Lynch PR. Source of ram pheromone that stimulates ovulation in the ewe. *Animal Reproduction Science* 1980;3:133-136.
45. Claus R, Over R, Dehnhard M. Effect of male odour on LH secretion and the induction of ovulation in seasonally anoestrous goats. *Animal Reproduction Science* 1990;22:27-38.
46. Walkden-Brown SW, Restall BJ, Henniawati R. The male effect in Australian Cashmere goats 2. Role of olfactory cues from the male. *Animal Reproduction Science* 1993b;32:55-67.
47. Walkden-Brown SW, Martin GB, Restall BJ. Role of male-female interaction in regulating reproduction in sheep and goats. *Journal of Reproduction and Fertility* 1999;Supplement 52:243-257.
48. Cohen-Tannoudji J, Locatelli A, Signoret JP. Non-pheromonal stimulation by the male of LH release in the anoestrous ewe. *Physiology and Behavior* 1986;36:921-924.
49. Agüera S, Ruiz S. Sistema nervioso de los animales domésticos. Córdoba, España.: Purina, Veterinary division; 1996.
50. Kolb B, Whishaw IQ. An introduction to brain and behavior. New York, New York: Worth; 2001.
51. Elert G. The physics hypertextbook <http://hypertextbook.com/physics/waves/sound/index.shtml>. In: 2002.
52. The Columbia encyclopedia <http://www.bartleby.com/65/so/sound.html>. In. 6ª ed; 2001.
53. Rocas F, Tautz J, Hölldobler B. Stridulation in leaf-cutting ants: short range recruitment through plant-borne vibrations. *Naturwissenschaften* 1993;80:521-524.
54. Anderson S. Cost of sexual advertising in the lekking Jackson's widowbird. *Condor* 1994;96:1-10.
55. Clutton-Brock TH, Albon SD. The roaring of red deer and the evolution of honest advertisement. *Behaviour* 1979;69:145-169.
56. Poindron P. In: 2002.
57. Hingston RWB. Psychological weapons in animal fight. In: Character and personality 2, 1933: 3-21.
58. Tinbergen N. The study of instinct. Oxford, U.K.: Clarendon Press; 1951.

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

59. Guthrie RD. Evolution of human threat display organs. In: *Evolutionary Biology* 4, 1970: 257-302.
60. Maynard SJ, Price GR. The logic of animal conflict. *Nature* 1973;246:15-18.
61. Parker GA. Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *Journal of Theoretical Biology* 1974;47:223-243.
62. Halliday TR. Physiological constraints on sexual selection. In: Bradbury JW, Andersson MB, editors. *Sexual selection: testing the alternatives*, 1987: 247-264.
63. Vehrencamp SL, Bradbury JW, Gibson RM. The energetic cost of display in male sage grouse. *Animal Behaviour* 1989;38:885-896.
64. Beani L, Dessi-Fulguceri F. Mate choice in the grey partridge, *Perdix perdix*: role of physical and behavioural traits. *Animal Behaviour* 1995;49:347-356.
65. West MJ, King AP, Eastzer DH. Validating the female bioassay of cowbird song: Relating differences in song potency to mating success. *Animal Behaviour* 1981;29:490-501.
66. West MJ, King AP, Harrocks TJ. Cultural transmission of cowbird song (*Molothrus ater*): Measuring its development and outcome. *Journal of Comparative Psychology* 1983;97:327-337.
67. Eastzer DH, King AP, West MJ. Patterns of courtship between cowbird subspecies: evidence for positive assortment. *Animal Behaviour* 1985;33:30-39.
68. Signoret JP, Baldwin BA, Fraser D, Hafez ES. The behaviour of swine. In: Hafez ES, editor. *The behaviour of domestic animals*. London: Balliere-Tindall, 1975: 250-321.
69. White NR, Barfield RJ. Effects of male pre-ejaculatory vocalizations on female receptive behavior in the rat (*Rattus norvegicus*). *Journal of Comparative Psychology* 1990;104:140-146.
70. Ficken RW, Van Tienhoven A, Ficken MS, Sibley FC. Effect of visual and vocal stimuli on breeding in the budgerigar (*Melopsittacus undulatus*). *Animal Behaviour* 1960;8:104-106.
71. Bentley GE, Wingfield JC, Morton ML, Ball GF. Stimulatory effects on the reproductive axis in female songbirds by conspecific and heterospecific male song. *Hormones and Behavior* 2000;37:179-189.
72. Legan SJ, Karsch FJ. Photoperiodic control of seasonal breeding in ewe: modulation of the negative feedback action of oestradiol. *Biology of Reproduction* 1980;23:1061-1068.
73. Dacheux JL, Pisselet C, Blanc M, Hochereau-de Reviers MT, Courot M. Seasonal variations in rete testis fluid secretion and sperm production in different breeds of ram. *Journal of Reproduction and Fertility* 1981;61:363-371.
74. Delgadillo JA, Leboeuf B, Chemineau P. Decrease in the seasonality of sexual behavior and sperm production in bucks by exposure to short photoperiodic cycles. *Theriogenology* 1991;36:755-770.
75. Canedo GA, Moran J, Malpaux B, Delgadillo JA. Variaciones estacionales de la producción espermática en machos cabríos criollos de la Comarca Lagunera. X Reunión Nacional sobre Caprinocultura; 1995 17-20 Octubre; Zacatecas. Zacs., México; 1995: 30-33.
76. Delgadillo JA, Duarte G, Flores JA, Vielma J, Veliz FG, Velez LI, Moreno S. Particularidades de la respuesta de los caprinos del subtropico mexicano al efecto macho. In: Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia DEC, editor. 1^{er} Curso Internacional sobre Feromonas y Bioestimulación Sexual; 2002 6 al 8 de Febrero; México. D.F.; 2002: 65-69.

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

77. Duarte MG. Estacionalidad reproductiva y efecto del fotoperiodo sobre la actividad ovulatoria de las hembras caprinas de la Comarca Lagunera [Doctoral]. México, D.F.: Universidad Nacional Autónoma de México, 1999.
78. Delgadillo JA, Canedo GA, Chemineau P, Guillaume D, Malpaux B. Evidence for an annual reproductive rhythm independent of food availability in male creole goats in subtropical northern Mexico. *Theriogenology* 1999;52:727-737.
79. Thimonier J, Ravault JP, Ortavant R. Plasma prolactin variations and cyclic ovarian activity in ewes submitted to different light regimes. *Annales de Biologie Animale, Biochimie et Biophysique* 1978;18:1229-1235.
80. Fahrbach SE, Morrell JI, Pfaff DW. Role of oxytocin in the onset of estrogen-facilitated maternal behavior. In: Amico JA, Robinson AG, editors. *Oxytocin: Clinical and Laboratory Studies*. New York: Elsevier, 1985: 372-388.
81. Worthy K, Haresign W. Evidence that the onset of seasonal anoestrus in the ewe may be independent of increasing prolactin concentrations and daylength. *Journal of Reproduction and Fertility* 1983;69:41-48.
82. Malpaux B, Wayne NL, Karsch FJ. Termination of the breeding season in the Suffolk ewe: involvement of an endogenous rhythm of reproduction. *Biology of Reproduction* 1988;39:254-263.
83. Duckler MJ, Bowman JC, Temple A. The effect of constant photoperiod on the expression of oestrus in the ewe. *Journal of reproduction and Fertility Supplement* 1973;19:143-150.
84. Howles CM, Craigon J, Haynes NB. Long term rhythms of testicular volume and plasma prolactin concentrations in rams reared for 3 years in constant photoperiod. *Journal of Reproduction and Fertility* 1982;65:439-446.
85. Karsch FJ, Robinson J, Wooldfill CJI, Brown MB. Circannual cycles of luteinizing hormone and prolactin secretion in ewes during a prolonged exposure to a fixed photoperiod: evidence for an endogenous reproductive rhythm. *Biology of Reproduction* 1989;41:1034-1046.
86. Marshall FHA. On the change over in the estrus cycle in animals after transference across the equator, with further observations on the incidence of the breeding seasons and the factors controlling sexual periodicity. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 1937;122:413-428.
87. Lindsay DR, Pelletier J, Pisselet C, Courot M. Changes in photoperiod and nutrition and their effect on testicular growth of rams. *Journal of Reproduction and Fertility* 1984;71:315-356.
88. Mauléon P, Dauzier L. Variations de durée de l'anoestrus de lactation chez les brebis de race Ile-de-France. *Annales de Biologie Animale, Biochimie, Biophysique* 1965;5:131-143.
89. Duarte G, Nava MP, Delgadillo JA, Malpaux B. El fotoperiodo modifica la actividad ovárica de las cabras criollas de la región Lagunera. *XLI Congreso Nacional de la Sociedad Mexicana de Ciencias Fisiológicas*;1998 20-24 de Septiembre; San Luis Potosí, S.L.P., México; 1998.
90. Jainudeen MR, Hafez ES. Ovejas y cabras. In: Hafez ES, editor. *Reproducción e inseminación artificial en animales*. México, D.F.: McGraw-Hill Interamericana, 1996: 311-322.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

91. Chemineau P, Cagnie Y, Guérin Y, Orgeur P, Vallet JC. Training manual on artificial insemination in sheep and goats. FAO animal production and health paper. 1991;83.
92. Robinson JE, Karsch FJ, Badford HM. Seasonal changes in pulsatile luteinizing hormone (LH) secretion in the ewe: relationship of frequency of LH pulses to day length and response to estradiol negative feedback. *Biology of Reproduction* 1985;33:324-334.
93. Baird DT, Scaramuzzi RJ. Changes in the secretion of ovarian steroids and pituitary luteinizing hormone in the peri-ovulatory period in the ewe: the effect of progesterone. *Journal of Endocrinology* 1976;70:237-245.
94. Karsch FJ, Legan SJ, Hauger RL, Foster DL. Negative feedback action progesterone on tonic luteinizing hormone secretion in the ewe: dependence on the ovaries. *Endocrinology* 1977;101:800-806.
95. Karsch FJ, Foster DL, Legan SJ, Ryan KD, Peter GK. Control of the preovulatory endocrine events in the ewe: interrelationship of estradiol, progesterone, and luteinizing hormone. *Endocrinology* 1979;105:421-426.
96. Karsch FJ, Legan SJ, Ryan KD, Foster DL. Importance of estradiol and progesterone in regulating LH secretion and estrous behavior during the sheep estrous cycle. *Biology of Reproduction* 1980;23:404-413.
97. Poindron P, Cagnie Y, Gayeric F, Orgeur P, Oldham CM, Ravault JP. Changes in gonadotropins and prolactin levels in isolated (seasonally or lactationally) anovular ewes associated with ovulation caused by the introduction of rams. *Physiology and Behavior* 1980;25:227-236.
98. Martin GB, Scaramuzzi RJ, Oldham CM, Lindsay DR. Effects of progesterone on the responses of Merino ewes to the introduction of rams during anoestrus. *Australian Journal of Biological Sciences* 1983;36:369-378.
99. Legan SJ, Karsch FJ, Foster DL. The endocrine control of seasonal reproductive function in the ewe: a marked change in response to the negative feedback action of estradiol on luteinizing hormone secretion. *Endocrinology* 1977;3:818-822.
100. Martin GB, Scaramuzzi RJ. The induction of oestrus and ovulation in seasonally anovular ewes by exposure to rams. *Journal of Steroid Biochemistry* 1983;19:869-875.
101. Malpoux B, Chemineau P, Pelletier P. Melatonin and reproduction in sheep and goats. In: Yu HS, Reiter RS, editors. *Melatonin: biosynthesis physiological effect and clinical applications*. Boca Raton, F.L.: CRC Press, 1993: 253-287.
102. McTaggart HS. Observations of the behaviour of an island community of feral goats. *British Veterinary Journal* 1971;127:399-400.
103. Dunbar RIM, Buckland D, Miller D. Mating strategies of male feral goat: a problem in optimal foraging. *Animal Behaviour* 1990;40:643-667.
104. Geist V. On the rutting behavior on the mountain goat. *Journal of Mammalogy* 1965;45:551-568.
105. Rouger Y. Etude des interaction de l'environnement et des hormones sexuelles dans la régulation du comportement sexuel des bovidae. [Doctoral]. Rennes: Université de Rennes, 1974.
106. Soberón A. Comportamiento del ganado caprino. In: Departamento de Etología Fauna Silvestre yAdL, editor. *Apuntes de etología*. México. D.F.: Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, 2001: 75.
107. Fabre-Nys C. Le comportement sexuel des caprins: controle hormonal et facteurs sociaux. *Productions Animales* 2000;13:11-23.

108. Álvarez RL. Efecto de la anosmia y la conducta social sobre la secreción de LH y ovulación de cabras anéstricas inducidas a ciclar mediante el efecto hembra. [Maestría]. México, D.F.: Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México., 2000.
109. Mellado M, Cárdenas C, Ruíz F. Mating behavior of bucks and does in goat operations under range conditions. *Applied Animal Behaviour Science* 2000;67:89-96.
110. Lucidi P, Barboni B, Mattioli M. Ram-induced ovulation to improve artificial insemination efficiency with frozen semen in sheep. *Theriogenology* 2001;55:1797-1805.
111. Underwood EJ, Shier FL, Davenport N. Studies in sheep husbandry in Western Australia. V. The breeding season of Merino crossbred and British breed ewes in the agricultural districts. *Journal of the department of agriculture of West Australia* 1944;11:135-143.
112. Chemineau P, Lévy F, Thimonier J. Effects of anosmia on LH secretion, ovulation and oestrous behaviour induced by males in the anovular Creole goat. *Animal Reproduction Science* 1986;10:125-132.
113. Chemineau P, Normant E, Ravault JP, Thimonier J. Induction and persistence of pituitary and ovarian activity in the out-of-season lactating dairy goat after a treatment combining a skeleton photoperiod, melatonin and the male effect. *Journal of Reproduction and Fertility* 1986;78:497-504.
114. Chemineau P. Possibilities for using bucks to stimulate ovarian and oestrus cycles in anovulatory goats. A review. *Livestock Production Science* 1987;17:135-147.
115. Perkins A, Fitzgerald JA. The behavioral component of the ram effect: the influence of ram sexual behavior on the induction of estrus in anovulatory ewes. *Journal of Animal Science* 1994;72:51-55.
116. Flores JA, Veliz FG, Perez-Villanueva JA, Martinez De La Escalera G, Chemineau P, Poindro P, Malpoux B, Delgadillo JA. Male reproductive condition is the limiting factor of efficiency in the male effect during seasonal anestrus in female goats. *Biology of Reproduction* 2000;62:1409-1414.
117. Restall BJ. Seasonal variation in reproductive activity in Australian goats. *Animal Reproduction Science* 1992;27:305-318.
118. Lindsay DR, Signoret JP. Influence of behaviour on reproduction. *International Congress on Animal Reproduction and Ins. Art.*; 1980; Madrid, España; 1980: 80-92.
119. Signoret JP, Fabre-Nys C, Orgeur P. Hormones et développement du comportement sexuel chez les ovins. *Annales D Endocrinologie* 1980;41:523-530.
120. Walkden-Brown SW, Restall BJ, Taylor WA. Testicular and epididymal sperm content in grazing Cashmere bucks: seasonal variation and prediction from measurements in vivo. *Reproduction, Fertility, and Development* 1994;6:727-736.
121. Walkden-Brown SW, Restall BJ, Henniawati R. The male effect in the Australian Cashmere goat. 3. Enhancement with buck nutrition and use of oestrus females. *Animal Reproduction Science* 1993;32:69-84.
122. Shelton M. Goats: influence of various exteroceptive factors on initiation of oestrus and ovulation. *International goat and sheep research* 1980;1:156-162.
123. Oldham CM, Pearce DT. Mechanism of the ram effect. *Proceedings of the Australian Society of Reproductive Biology*. 1983;15:72.
124. Signoret JP, Fulkerson WJ, Lindsay DR. Effectiveness of testosterone treated wethers and ewes as teasers. *Applied Animal Ethology* 1982;9:37-45.

125. Cohen-Tannoudji J, Signoret JP. Effect of short exposure to the ram on later reactivity of anoestrous ewes to the male effect. *Animal Reproduction Science* 1987;13:263-268.
126. Signoret JP. The influence of the ram effect on the breeding activity of ewes and its underlying physiology. In: *Reproductive Physiology of Merino Sheep: Concepts and Consequences*. Perth, Australia: School of Agriculture (Animal Science), 1990: 59-70.
127. Rosa HJD, Juniper DT, Bryant MJ. The effect of exposure to oestrous ewes on rams' sexual behaviour, plasma testosterone concentration and ability to stimulate ovulation in seasonally anoestrous ewes. *Applied Animal Behaviour Science* 2000;67:293-305.
128. Knight TW, Tervit HR, Lynch PR. Effects of boar pheromones, ram's wool and presence of bucks on ovarian activity in anovular ewes early in the breeding season. *Animal Reproduction Science* 1983;6:129-134.
129. Sacalia F, Winans SS. Mammalian olfaction, reproduction processes, and behavior. New York: Academic Press; 1976.
130. Marchwska-Koj A. Pheromones and mammalian reproduction; 1984.
131. Cohen-Tannoudji J, Lavenet C, Locatelli A, Tillet Y, Signoret JP. Non-involvement of the accessory olfactory system in the LH response of anoestrous ewes to male odour. *Journal of Reproduction and Fertility* 1989;86:135-144.
132. Pearce GP, Oldham CM. Importance of non-olfactory ram stimuli in mediating ram-induced ovulation in the ewe. *Journal of Reproduction and Fertility* 1988;84:333-339.
133. Clarke JR, Hellwing S. Remote control by males of ovulation in bank voles (*Clethrionomys glareolus*). *Journal of Reproduction and Fertility* 1977;50:155-158.
134. Weir BJ. The evocation of oestrus in the cuis, *Galea musteloides*. *Journal of Reproduction and Fertility* 1971;26:405-408.
135. Johns MA, Feder HH, Komisaruk BR, Mayer AD. Urine-induced reflex ovulation in anovulatory rats may be a vomeronasal effect. *Nature* 1978;272:446-448.
136. Véliz FG, Vélez LI, Moreno S, Sánchez D, Vielma J, Duarte G, Poindron P, Malpaux B, Delgadillo JA. En los caprinos del subtropical mexicano, no es necesaria la separación de los dos sexos antes de realizar el "efecto macho". II Congreso latinoamericano de especialistas en pequeños ruminantes y camélidos sudamericanos. XI Congreso nacional de producción ovina.;2001 Mayo 22 - 25; Mérida, Yucatán; 2001.
137. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. <http://www.inegi.gob.mx/entidades/espanol/fcoa.html>. In; 2001.
138. García ME. Modificación al sistema de clasificación climática de Köppen. 3ª ed. México: Laríos; 1981.
139. Sonic Foundry I. Sound forge. In. 3.12 ed. USA; 1999.
140. Engineering Design Belmont M. Signal digital Analysis Language. In. 3.0 ed. USA; 1996.
141. Shillito WE, Hague P. Variation in the structure of bleats from sheep of four different breeds. *Behaviour* 1980;75:21-35.
142. Statistics. SYSTAT. In. 7.0 ed. USA; 1997.
143. Charricr I, Mathevon N, Jouventin P. How does fur seal mother recognize the voice of her pup? An experimental study of *Arctocephalus tropicalis*. *The Journal of Experimental Biology* 2002;205:603-612.
144. Delgadillo JA, Carrillo E, Morán J, Duarte G, Chemineau P, Malpaux B. Induction of sexual activity of male creole goats in subtropical northern Mexico using long days and melatonin. *Journal of Animal Science* 2001;79:2245-2252.

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

145. Saumade J, Tamboura D, Chupin D. Changes in milk and plasma concentrations of progesterone in cows after treatment to induce superovulation and their relationship with number of ovulations and embryos collected. *Theriogenology* 1985;23:719-731.
146. Gómez-Brunet A, López -Sebastian A, Picazo RA, Cabellos B, Goddard S. Reproductive response and LH secretion in ewes treated with melatonin implants and induced to ovulate with the ram effect. *Animal Reproduction Science* 1995;39:23-34.
147. Pelletier J, Thimonier J. Study of the ovulatory discharge by radio-immunologic analysis of the plasma LH in the normal ewe or one treated by a progestogen. *Comptes Rendus Hebdomadaires Des Seances de L Academie Des Sciences. D: Sciences Naturelles* 1969;268:573-576.
148. Chemineau P, Martin GB, Saumade J, Normant E. Seasonal and hormonal control of pulsatile LH secretion in the dairy goat (*Capra hircus*). *Journal of Reproduction and Fertility* 1988;83:91-98.
149. Montgomery GW, Martin GB, Pelletier J. Changes in pulsatile LH secretion after ovariectomy in Ile-de-France ewes in two season. *Journal of Reproduction and Fertility* 1985;73:173-183.
150. Reby D, Cargnelutti B, Hewison A. Contexts and possible functions of barking in roe deer. *Animal Behaviour* 1999;57:1121-1128.
151. Reby D. Etude de la communication sonore chez les cervidés. Prise en compte de la dimension individuelle. [Thèse de doctorat]. Toulouse, France: Université Paul Sabatier, 1998.
152. Moore NP, Kelly PF, Cahill JP, Hayden TJ. Mating strategies and mating success of fallow (*Dama dama*) bucks in a non-lekking population. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 1995;36:91-100.
153. Dawkins MS, Guilford T. The corruption of honest signalling. *Animal Behaviour* 1991;41:865-873.
154. Enquist M, Ghirlanda S, Hurd PL. Discrete conventional signalling of a continuous variable. *Animal Behaviour* 1998;56:749-754.
155. Enquist M, Leimar O. Evolution of fighting behaviour: the effect of variation in resource value. *Journal of Theoretical Biology* 1987;127:187-205.
156. McElligott AG, Hayden TJ. Post-copulatory vocalizations of fallow bucks: Who is listening?. *Behavioral Ecology* 2001;12:41-46.
157. McComb KE. Roaring and reproduction in red deer, *Cervus elaphus*. [PhD Thesis]. Cambridge, UK.: University of Cambridge, 1988.
158. Mazzarone V, Siemoni N, Pedone P, Lovari C, Mattioli I. A method of red deer (*Cervus elaphus*) census during the roaring period in a forested area of the northern Apennines (central Italy). In: Csanyi S, Ernhalt J, editors. XXth Congress International Union Game Biology.;1991; University of Agricultural Sciences, Gödöllő, Hungary.; 1991: 140.145.
159. Clutton-Brock TH, Guinness FE, Albon SD. Red deer: behavior and ecology of two sexes. Chicago: The University of Chicago press; 1982.
160. Walkden-Brown SW, Restall BJ, Norton BW, Scaramuzzi RJ, Martin GB. Effect of nutrition on seasonal patterns of LH, FSH and testosterone concentration, testicular mass, sebaceous gland volume and odour in Australian Cashmere goats. *Journal of Reproduction and Fertility* 1994;102:351-360.

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

161. Adams NR, Atkinson S, Martin GB, Briegel JR, Boukhliq R, Sanders MR. Frequent blood sampling changes the plasma concentration of LH and FSH and the ovulation rate in Merino ewes. *Journal of Reproduction and Fertility* 1993;99:689-694.
162. Smith JF, Parr JZ, Konlecher J. Confirmation of the Adam's effect: rapid blood sampling increases ovulation rate in ewes. *Proceedings of the Australian Society of Reproductive Biology*. 1992;24.

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

**ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA**