

UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

FACULTAD DE MEDICINA VETERINARIA Y ZOOTECNIA



**Introducción al estudio de las Feromonas en el
proceso reproductivo de los animales de interés
zootécnico.**

(TRABAJO MONOGRAFICO)

TESIS PROFESIONAL

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

MEDICO VETERINARIO Y ZOOTECNISTA

P R E S E N T A

RAFAEL LOPEZ CARDONA

GUADALAJARA, JALISCO - 1983

A LA MEMORIA DE MIS ABUELOS
CON GRATITUD.

A MI MADRE POR SU AMOR
Y DIRECCION.

PARA MIS QUERIDOS HERMANOS
RIGOBERTO
MARIA DE JESUS
Y MARCELA.

A MAURA CATALINA
POR SU CONSTANTE APOYO.

AL M.V.Z. ABEL BUENROSTRO S.
POR SU ATINADA DIRECCION
Y SINCERA AMISTAD.

PARA EL DR. JOSE LUIS BUENROSTRO
CON AGRADECIMIENTO, POR SU ORIENTA-
CION DESINTERESADA.

A MIS AMIGOS Y COMPAÑEROS.
FRATERNALMENTE PARA REYNA, SERGIO,
LEON, GUSTAVO, EDUARDO, IRINEO
Y RAFA.

A MI HONORABLE JURADO.

I N D I C E .

	PAGS.
INTRODUCCION	1
DEFINICION	4
DIFERENCIACION CON OTRAS SUSTANCIAS	5
CARACTERISTICAS DE LAS SUSTANCIAS OLOSAS	6
CONDICIONES AMBIENTALES PARA SU DISTRIBUCION	7
LUGARES DE PRODUCCION Y EMISION DE LAS FEROMONAS	8
A) HECES FECALES	8
B) ORINA	9
C) GLANDULAS ESPECIALIZADAS	10
MECANISMOS DE RECEPCION	13
RECEPTORES PARA LAS FEROMONAS	19
EL OLFATO	19
CLASIFICACION DEL SISTEMA OLFATORIO	20
A) MEMBRANA MUCOSA OLFATORIA	20
B) ORGANO VOMERO NASAL	23
C) RECEPTORES OLFATORIOS EN INVERTEBRADOS	27
FACTORES AMBIENTALES Y SOCIALES QUE INTERVIENEN EN EL PROCESO REPRODUCTIVO	28
A) CONTROL AMBIENTAL	29
B) CONTROL FISIOLÓGICO	32
C) EDAD	32
D) RITMOS ESTACIONALES	33
E) RITMOS DIARIOS	33
F) EXPOSICION PREVIA A LAS FEROMONAS	34
G) HORMONAS	34
H) FACTORES SOCIALES	35
FEROMONAS EN EL PROCESO REPRODUCTIVO DE LOS ANIMALES DE INTERES ZOOTECNICO	38
FEROMONAS EN EL PROCESO REPRODUCTIVO DE LOS BOVINOS	39

FEROMONAS EN EL PROCESO REPRODUCTIVO DE LOS CAPRINOS Y OVINOS	42
FEROMONAS EN EL PROCESO REPRODUCTIVO DEL--- CERDO	44
FEROMONAS EN EL PROCESO REPRODUCTIVO DEL--- PERRO	50
FEROMONAS EN EL PROCESO REPRODUCTIVO DE LOS PRIMATES Y HUMANOS	51
BIBLIOGRAFIA	55

I N T R O D U C C I O N .

Las rápidas transformaciones en el orden social y cultural, el desproporcionado crecimiento demográfico, la creciente marcha de familias campesinas hacia núcleos urbanos de población, el desempleo, etc., están poniendo a prueba - nuestra capacidad para idear y poner en práctica soluciones definitivas.

Dentro de este marco destaca un problema que por su -- magnitud puede alcanzar dimensiones insospechadas. Nos referimos a la cada vez más desesperante escasez de alimentos. - Y esta escasez reclama la incorporación de nuevas y variadas técnicas en el campo de la producción pecuaria, las cuales nos permitan la obtención de más y mejores resultados, - en un menor tiempo y a un menor costo.

Afortunadamente, en los últimos años, el campo de las ciencias veterinarias ha tenido gran auge gracias a la creciente demanda de alimentos de origen animal, por parte de una población que crece aceleradamente. Dentro de este cuadro, las ciencias en las que se han hecho énfasis de investigación han sido la zootecnia, la etología, la genética, - la administración pecuaria, y por supuesto la reproducción -- animal, aplicadas todas a las especies de interés zootécnico. Estas ciencias han unido esfuerzos en beneficio de la - humanidad, al aportar alimentos de mayor calidad, en mayor cantidad y en un menor tiempo y costo, sin olvidar que debe mos respetar la naturaleza intrínseca del animal. Para ello el técnico veterinario está teniendo que incorporar a sus - clásicos conocimientos otros que no habían sido tomados en cuenta, en este campo.

En las disciplinas anteriormente citadas destaca una -

que, puede ser con el tiempo de suma validez para proseguir hacia el logro de la satisfacción de las necesidades humanas. Nos referimos a la importancia que está tomando el estudio de las hormonas de la comunicación.

«Sabemos que la mayoría de los animales necesitan de la comunicación con los de su misma especie, esta necesidad de comunicarse es obvia en animales que viven en sociedades complejas.»

«La comunicación en este sentido, es el mecanismo a través del cual, las especies interactúan entre sí y mediante ésto, logran su organización de acuerdo con sus relativos status y funciones. Aunque la necesidad parece ser menos importante, la comunicación es también esencial en la vida de la mayoría de los animales que viven o parecen vivir solos y que sólo hacen uso de este recursos en etapas críticas de su existencia, como pueden ser momentos de peligro, o el momento previo a la cópula.»

Asimismo, es también por nosotros conocido el hecho de que el hombre es uno de los pocos animales capaces de emplear preferentemente un complejo de señales auditivas, visuales y manuales como sistemas de comunicación. Para animales menos desarrollados, el "lenguaje" se limita a señales químicas cuya complejidad varía según la especie.

«Aunque la endocrinología subraya la importancia de la integración del individuo por medio de la liberación interna de mensajeros químicos, existen un conjunto de datos -- que van en aumento que indican que los individuos descargan también, sustancias hacia el exterior de su organismo que pueden ser recibidos por otros individuos del grupo, y dar principio a determinado género de conducta, o a res-

puesta de desarrollo en el receptor. El término "feromona" ha sido aplicado a estas secreciones externas, que ya anteriormente se denominaron como "hormonas de comunicación" y que sirven para integrar individuos co-específicos de un grupo.

¶ Parkes y Bruce han sugerido, que un nuevo dominio de la biología, llamado con toda propiedad exocrinología, puede estar en proceso de formación (75). La consideración de estos fenómenos por los endocrinólogos no podría ser justificada si no fuera por el hecho de que, en ciertos casos - el mismo producto de glándulas endócrinas puede ser activo tanto dentro del individuo (hormona), como entre los individuos de una colonia o especie(feromona).

¶ En síntesis pues, tenemos que; la comunicación biológica determina la liberación de estímulos para un individuo que altera la conducta de respuesta de otros.

¶ El desarrollo del presente trabajo pretende poner en relieve la importancia del estudio de una fenomenología de terminada por las llamadas FEROMONAS como determinante de procesos, como el reproductivo. Por otra parte, la recabación de información, integrada en una bibliografía motivará el estudio de esta área del conocimiento para investigaciones futuras y su posible aplicación práctica al proceso reproductivo.

D E F I N I C I O N .

En un principio se llamó "Ecto-Hormonas" a las sustancias químicas capaces de posibilitar un intercambio informativo entre individuos o grupos. Pero fue hasta hace relativamente poco tiempo (1959), cuando dos investigadores -- del Instituto Max-Planck de Alemania (Karlson y Butenandt) propusieron el término feromona para referirse a dichos olores. La palabra "feromona" proviene de las raíces griegas Pherein (llevar-transportar) y Hormon (excitar-estimular) (52).

Las feromonas pueden definirse entonces como:

I.- "Sustancias que son secretadas hacia el exterior de un organismo (individuo) y que son percibidas por otro(s) de la misma especie, en el cual inducen o influyen acción específica" (Pineda y H del Campo), (76).

II.- "Las feromonas son sustancias que son secretadas hacia el exterior por un individuo de la misma especie, en el cual provocan una reacción, comportamiento o proceso de desarrollo específico". (Birch, M.) (71).

Para efectos de este trabajo utilizaremos la siguiente definición, por considerar que se ajusta más a los conceptos generales de esta exposición:

Feromonas son compuestos químicos-orgánicos en forma de olores o sustancias detectables a través del sentido -- del olfato y del gusto que son liberadas por algunos organismos en el medio ambiente, y sirven --al ser percibidas--, como mensajeros específicos a otros individuos de la misma

especie.

Antes de abordar otros capítulos, y para dejar claro el concepto feromona, se hace necesaria la aclaración en este capítulo, de que las feromonas sirven exclusivamente para la comunicación entre individuos de la misma especie, de no reunir este requisito, a dichos compuestos se les de nominará de otra manera. Aprovecharemos corto espacio para exponer de una manera breve, cuáles son? y cómo actúan? -- estos compuestos:

1.- ALOMONAS.

Son compuestos o mezclas de compuestos bio-activos -- emitidos por un individuo y que dan lugar a una respuesta en otro de diferente especie. La respuesta es favorable -- para el emisor.

Existen 2 tipos de funciones o formas de acción de -- las Alomonas.

- a).- Función Mutualística:- Es muy común este tipo de comunicación entre plantas e insectos. Un ejemplo de ello son los aromas despedidos por las -- flores de algunas plantas para estimular los quimiorreceptores de los insectos polinizadores y -- atraerlos para beneficiarse con su trabajo.
- b).- Función Antagonista:- Sirven para alejar a predadores de la fuente emisora. El ejemplo clásico -- son las secreciones emitidas por el zorrillo.

2.- KAIROMONAS:

Al igual que feromonas y alomonas, son sustancias químicas vertidas al exterior por un individuo y que dan lu--gar a una respuesta en individuos de otra especie. La res-

puesta es favorable para el receptor.

Las Kairomonas pueden considerarse fago-estimulantes, - que más que beneficiar, perjudican al organismo emisor. -- Este tipo de compuestos atraen a parásitos o predadores ha cia el organismo emisor, el cual se convierte en víctima.

3.- PARAFEROMONAS.

Son compuestos químico-sintéticos, es decir, que no - son producidos por organismos animales, pero que son capa- ces de producir la misma respuesta que una feromona.

4.- ANTIFEROMONAS.

Como su nombre lo dice, son compuestos que inhiben o - destruyen la acción de las feromonas.

La gran variedad de agentes capaces de posibilitar -- comunicación, es aceptada como síntoma de una mayor evolu- ción. A mayor número de mensajeros químicos investigados, - mayores serán las posibilidades de conocer el intercambio- informativo, entre los animales. (34-36).

Características que deben poseer las sustancias oloro- sas:

- a).- Tensión de vapor, para alcanzar la mucosa olfati- va o el ORGANO VOMERO-NASAL (OVN).
- b).- Hidrosolubilidad, para poder atravesar la capa - líquida existente sobre la mucosa.
- c).- Poseer propiedades superficie activa, pues las - sustancias de alta polaridad no provocan sensa- ciones olorosas.

- d).- Liposolubilidad, para atravesar la capa grasa de las neuronas.
- e).- Peso molecular, que oscile entre 180-300.
- f).- Tener un grupo Osmóforo, que por lo común es uno de los siguientes grupos: Carbonilo, hidroxilo, éter, nitro o cualquier otro grupo que contenga nitrógeno, azufre o halógenos. Otro grupo pueden ser compuestos hidrocarbonados insaturados.

Aunque para que exista estímulo olfativo, es necesario que dichas sustancias posean estas características, -- hay algunas que a pesar de tenerlas no son capaces de realizar dicha estimulación. Por lo cual, se deduce que en la generación de los olores participan también otros factores.

De las sustancias inorgánicas solo 30 generan sensaciones olorosas, entre ellas el ozono (03) el cual es fuerte excitante olfativo. La mayoría de las sustancias son de origen orgánico (43, 55, 84).

Así mismo, para que se realice la adecuada distribución de feromonas en el medio ambiente, es necesario que existan las siguientes condiciones ambientales:

- Presión de vapor de agua.
- Movimiento de aire.
- Temperatura ambiente.
- Interacción entre sustancias ambientales y feromonas.
- Humedad (81).

LUGARES DE PRODUCCION Y EMISION DE LAS FEROMONAS.

1.- Sitios y origen de producción:

(a). Heces fecales:

El olor característico de las heces fecales depende principalmente del tipo de dieta ingerida. En el caso de los carnívoros el olor se debe principalmente al escatol, y en segundo lugar, al indol, mercaptan, H_2S y NH_3 .

Tanto el escatol, indol y fenol, así como ácidos grasos y gases, son productos formados por las bacterias propias del excremento (55). (Para muchas especies, las heces son fuente de estímulos olfativos, sin embargo, en muchos de los casos se ignora el origen exacto de las feromonas -- que se supone son producidas a nivel del intestino o de -- las glándulas perianales(84).)

Parece que la producción de feromonas es muy amplia e importante en las especies que cuentan con un ciego muy desarrollado, tal es el caso de la rata, ratones, conejos y caballos. Es muy importante señalar que la morfología de las heces (fango, estiércol) favorecen la hidrólisis progresiva, y debido a ello, la consiguiente remanencia de olores (55, 84).

En las ratas existe una buena producción de feromonas resultado de la actividad de la microflora cecal. Las excretas portadoras de olores específicos son normalmente reingeridas. Sin embargo, esta coprofagia no sucede en hembras lactantes, por lo cual, en ellas adquieren el valor de señales olfativas. Este rechazo a la coprofagia está terminado por una gran liberación de prolactina, de esta forma la liberación de feromonas está controlada por la pro

lactina. (55, 58, 84).

(b).- Orina:

Es quizá la fuente más rica en feromonas, pero su origen aún es discutido. Normalmente las feromonas o sus precursores son filtrados a nivel de glomerulos o corpúsculos de Malpighi; se trata de esteroides sexuales en movimiento que son eliminados bajo la forma de compuestos glicurono-conjugados o sulfo-conjugados, los cuales carecen de olor propio, pero las hidrólisis posteriores les confieren el valor de feromonas. Tales transformaciones bioquímicas pueden tener lugar en la orina gracias a la acción de las enzimas urinarias o de la microflora, o bien, en el más común de los casos, en los divertículos del tracto urinario.

(Es el cerdo el ejemplo más característico; posee un divertículo prepucial de aprox. 500 ml., el cual contiene una masa de esmegna mezclada a la orina; esta última penetra en la bolsa prepucial, mientras el animal orina en su forro; el tiempo que dura la orina en el divertículo, más las descamaciones epiteliales y su consiguiente descomposición, permiten la síntesis de agente olorosos que demuestran una alta eficacia en la reproducción del cerdo(81-84).

En ciertas especies de roedores, las feromonas son -- formadas por el nefrón y más particularmente por la Cápsula de Bowman (43,84). En dichos animales, las feromonas -- son de importancia tal, que su sola presencia determina el bloqueo de la preñez (30, 63), y el retraso de la pubertad en hembras jóvenes, sobre todo cuando existen problemas o ven amenazada la integridad de su colonia (64), otro tipo de feromonas facilita la aceleración de la pubertad (95), -- así como otras ayudan a la presentación de la ovulación en hembras inmaduras (98), esta inducción de la ovulación se-

debe a que la principal proyección olfatoria es vía bulbo-olfatorio a la corteza, el OVN proyecta vía bulbo olfatorio accesorio, directamente al sistema límbico y es en estrecha relación con esa parte del cerebro comprometida con el hipotálamo, que vía hipófisis se realiza la regulación-neuroendocrina (76).

Los cambios neuroendocrinos inducidos por feromonas - en ratones, han sido poco estudiados, aunque está sugerido que la inducción de estos es primeramente por una acción - sobre la liberación de FSH (90), y enseguida ya maduro el folículo, hacen las feromonas que haya liberación del LH - y por consiguiente la ovulación y aparición de estrógenos - (14, 78).

Otra de las funciones que tienen las feromonas existentes en la orina de ratones es la que señala Brain (13), en relación al ataque directo que sufren hembras introducidas a grupos de ratones hembras y machos, debido muy posiblemente a los olores que éstas despiden cuando se encuentran estresadas (85).

En síntesis, la percepción de olores en la orina, --- está estrechamente relacionada con la etapa y regulación - del ciclo estral (1); o en casos en los que la conducta sexual no tenga nada que ver, las feromonas estarán asociadas con la aparición de otras conductas.

(c).- Glándulas especializadas:

Todos los animales cuentan, en mayor o menor grado, - con un sistema de emisión y producción de feromonas más -- complicado que los dos anteriormente revisados.

Este sistema está formado por glándulas a las que has

ta hace poco tiempo se les confiere la importancia que han tenido desde siempre en el proceso de comunicación inter-animal y a los cuales con justa razón se les considera como elementos de una nueva rama de la fisiología como lo es ya la exocrinología.

Dichos elementos son las glándulas sudoríparas, capaces de producir ácido láctico, fórmico, acético, propiónico, butírico y fumaríco. Las glándulas sebáceas que se encuentran distribuidas por toda la superficie corporal, --- principalmente en forma de glándulas de los folículos pilosos y que son responsables en un alto porcentaje de los olores sexuales emanados del prepucio, labios vulvares, -- etc.. Y por último, las glándulas apocrinas que son las en cargadas de producir una gran variedad de olores, tales -- como los emanados por primates en las glándulas axilares. (55, 75, 81, 84).

La buena función de estas glándulas, así como la adecuada recepción de sus productos está ligada estrechamente con la adecuada liberación de las hormonas sexuales, pues así como una inyección de estrógenos estimula la secreción de las glándulas sebáceas prepuciales, la castración las atrofia.

En contraposición, es curioso el hecho de que la --- perra puesta artificialmente en estro por la inyección de estrógenos, no atrae a los machos: para que las secreciones vulvares sean atractivas el estro debe estar inducido por una mezcla de estrógenos y progesterona (84).

A continuación presentamos un cuadro donde se muestra la especie animal. Y el lugar donde se producen feromonas por glándulas especializadas: (Fig. No. 1).

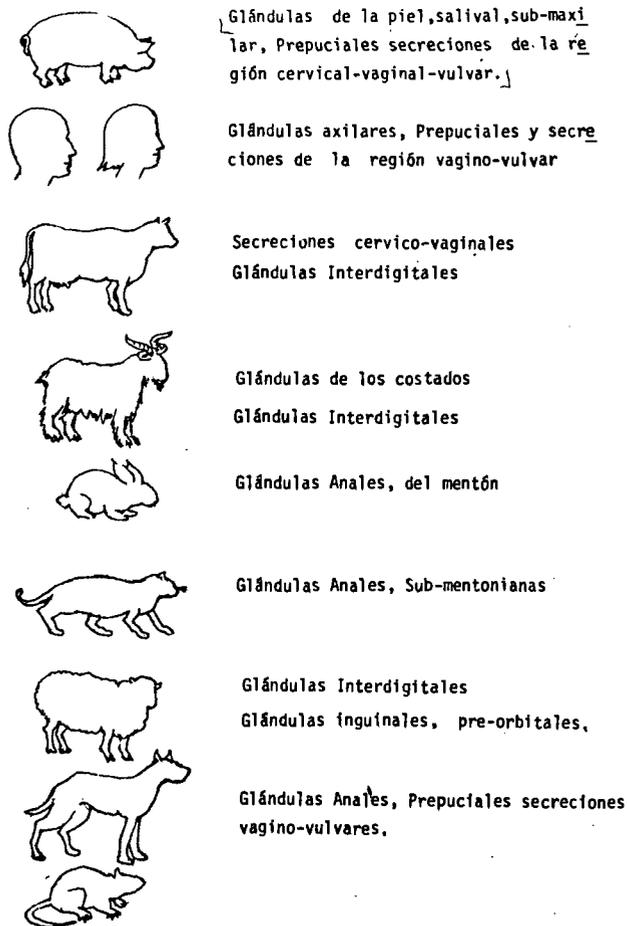


FIGURA # 1

Todas estas glándulas funcionan a su máxima capacidad dependiendo la etapa del ciclo ovárico en las hembras, y - muy posiblemente como resultado del metabolismo de andrógenos en machos (12, 31, 32, 49, 40, 42, 45, 48, 55, 57, 67, 69, 75, 77, 82, 89).

MECANISMOS DE RECEPCION.

↳ Sabemos que todos los seres vivos poseen un complejo sistema de recepción que se encuentra por igual en la superficie corporal, que en el más profundo órgano o tejido.

↳ La jerarquización de los receptores en cuanto a su desarrollo y función, al igual que a su sensibilización, --- están determinados en gran parte por condiciones ambientales, ya que desde siempre, éstas han tenido gran importancia en los animales que actualmente viven, pues han determinado durante su proceso evolutivo una vital adaptación, sin la cual les hubiese sido imposible sobrevivir.

↳ Así tenemos que, por ejemplo todos aquellos animales que viven con la nariz cerca del suelo, han desarrollado enormemente su habilidad olfateadora, ya que sin ella les sería demasiado difícil el orientarse, buscar y reconocer alimentos o a sus crías, detectar probables peligros o a su pareja. Pues como sabemos, su capacidad visual deja que desear en cuanto a su agudeza. Sin embargo, en aquellos animales en los que su habilidad óptica les asegura la mayor parte de las misiones anteriormente señaladas, el olfato se encuentra menos desarrollado.

Esta es sin duda, una prueba de cómo el medio ambiente interviene de una manera determinante en la especialización de algunos sentidos, y por lo tanto, en la adaptación ambiental por parte de los individuos más capaces de una población animal.

Mencionaremos a continuación las estructuras y tipos de receptores existentes en el organismo, por considerar a éstos como elementos importantes dentro del proceso vital-

en lo general y reproductivo y olfatorio en lo particular, pues sin su concurso no tendríamos jamás el desencadenamiento de las diferentes conductas asumidas por los animales en sus actividades cotidianas.

Las estructuras orgánicas y receptoras se mencionan en orden decreciente según su complejidad (Kolb,E)(55).

1.- Receptores Gustativos:

Se localizan en la mucosa bucal (botones gustativos), reaccionan ante determinados sabores que actúan como estímulos químicos.

2.- Receptores Acústicos:

Reaccionan ante estímulos sonoros, las células ciliares hacen las veces de elementos sensoriales. En el hombre, las células ciliares internas alcanzan la cifra de 3,500 aprox. y las externas alrededor de ----- 15,000 a 20,000.

3.- Receptores de la Mucosa Olfatoria:

Captan estímulos químicos olporosos. En el perro se -- calcula que la región olfatoria posee de 200 a 240 mi llones de células sensoriales.

4.- Receptores Visuales:

Registran en la retina las correspondientes proporciones de la luz. La complejidad de la retina se infiere del hecho de que, en el hombre contiene alrededor de -3-6 millones de conos y unos 125 millones de bastoncillos.

5.- Receptores del Aparato Vestibular:

Son los encargados de registrar en el oído interno la postura corporal.

6.- Husos Musculares y Tendinosos:

Sirven para captar el estado de tensión de la musculatura.

7.- Corpúsculos Bulbosos o Maciformes:

a).- Bulbos terminales de Krause, en el cutis y mucosas limítrofes.

b).- Corpúsculos de Pacini, en la zona subcutánea, en el periostio, pene, clitoris, parte anterior del morro en muchos animales, cascos, pezuñas y yemas de los dedos.

c).- Corpúsculos de Ruffini, en las zonas cutánea y subcutánea. Los corpúsculos antes citados actúan especialmente como receptores para captar el estado de tensión de la temperatura.

8.- Corpúsculos Sensitivos Terminales:

a).- Células táctiles de Merkel, situadas en las regiones más profundas de la epidermis y en la vaina externa de las raíces pilosas.

b).- Corpúsculos táctiles de Meissner, en la capa coriónica de la piel.

c).- Los plexos nerviosos de los folículos pilosos. - Estos receptores que acabamos de citar están destinados principalmente a servir al sentido del tacto.

9.- Terminaciones Nerviosas Libres:

Están presentes en el epitelio estratificado de las mucosas: córnea, epidermis y en el tejido conjuntivo, - en las serosas, etc., y que reaccionan principalmente -----ante los estímulos de la presión y de lesión tisular. (55).

Dentro de las muchas cualidades de los sistemas sensoriales está la de poder localizar el estímulo correspondiente. Funcionando de esta forma como orientador, hace -- que las sensaciones sean referidas al exterior y por consiguiente a su sitio de producción, mientras que, los estímulos táctiles y térmicos son localizados por los receptores ubicados en la superficie corporal.

Para que un receptor pueda sufrir excitación, se hace necesaria la presencia de un estímulo específico, el cual debe tener varias características como potencia, forma, duración, amplitud del área estimulada, etc., además, debe poseer un mínimo de energía, la cual deberá ser capaz de producir excitación. A dicha energía estimulante se le denomina "umbral".

Después de saber cuántos tipos de receptores existen, se hace necesario que conozcamos, aunque sea brevemente, lo más elemental en cuanto a su mecanismo de acción.

Transformación de las excitaciones en respuestas.)

Para que un estímulo pueda ser captado, es necesario que existan, desde el lugar donde se origina hasta el cerebro, un gran número de neuronas dispuestas en forma de red comunicadora, las cuales posibilitarán la conversión del estímulo en respuesta y la consiguiente asociación de éstos a vivencias aprendidas con anterioridad.)

A las neuronas que hacen posible la comunicación entre la zona estimulada y el cerebro se les llama conmutadoras, las cuales constan esquemáticamente de 3 partes en lo que respecta a su función:

- a).- Una parte descodificadora.
- b).- Una parte integradora.
- c).- Una parte codificadora.

Las neuronas están ordenadas en su conexión bajo el principio de convergencia o sumación y divergencia o amplificación. (Fig. No. 2).

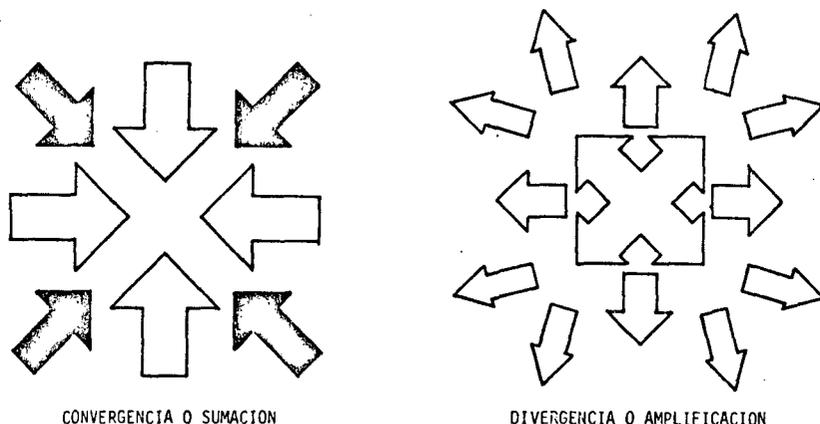
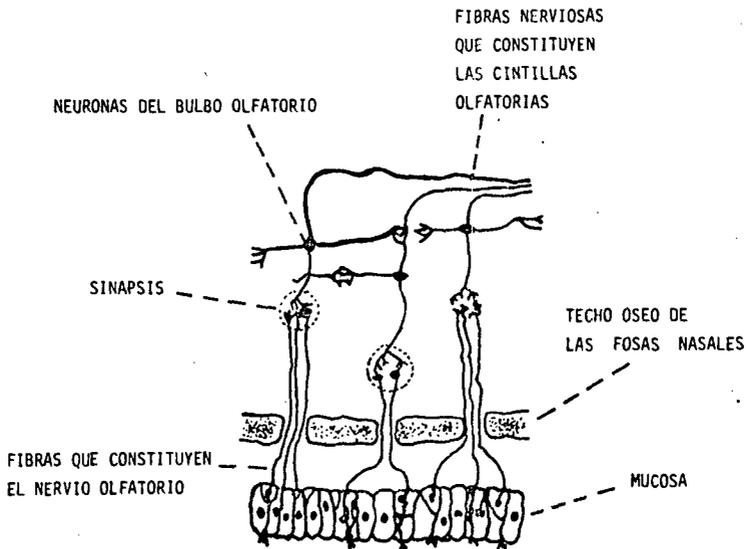


figura # 2

De acuerdo con este principio, las excitaciones procedentes de diversas neuronas pueden concurrir en una sola, dicho de otra forma convergen o se suman. Y por otra parte, las excitaciones de una sola neurona pueden ser enviadas a otras muchas, con lo cual se potencializan o divergen.

La conmutación convergente está muy desarrollada en los quimiorreceptores, principalmente olfatorios, en los que un gran número de fibras nerviosas procedentes de los receptores, se dirigen a estructuras denominadas glomérulos

olfatorios y adquieren en ellas "potenciación" y alta sensibilidad. (Fig. No. 3.).



Esquema que muestra el epitelio olfatorio y conexiones de las fibras nerviosas.

FIGURA # 3

Esta complicada conexión neuronal permite una gran posibilidad de asociación de estímulos con otros elementos, como el visual, auditivo.

El eslabonamiento neuronal hace posible que haya una selección de las informaciones captadas (filtrado), pues de otra forma el sistema nervioso central no resultaría eficaz para controlar las funciones corporales, si cada información sensorial originara una reacción motora.

Es por ello que sólo las informaciones adecuadas son las que llegan preferente a los centros corticales superiores, lugar en el cual se harán conscientes.

En la transmisión de informaciones de los almacenes de más reciente adquisición a los de información duradera, tiene lugar una importante clasificación de impresiones, en las que sólo son aceptadas aquellas que se consideran importantes o llamativas. De tal modo, podemos distinguir el más reciente aprendizaje (que no va más allá de 10 seg) del verdadero conocimiento sedimentado. (43-55).

RECEPTORES PARA LAS FEROMONAS.

EL OLFATO.

El sentido del olfato al igual que el sentido del gusto son de una importancia tal, que el mal funcionamiento de alguno de los dos determina una serie de trastornos que pueden desencadenar, incluso en la muerte del animal afectado, al imposibilitar su habilidad para encontrar o comer el alimento adecuado, descubrir sustancias comestibles de las que no lo son, detectar peligros y en algunos casos reproducirse, al no encontrar su pareja (18, 35, 48, 52, 57, 75 80).

Lo que en los humanos conocemos como "gusto" no es en realidad solo éso, es también olfato. Cuando se tiene obstruida la nariz, la carne es insípida, ¡qué diferencia con la nariz libre y activa!, entonces se percibe el sabor de los alimentos, porque sus olores son captados por el olfato. Es el sabroso olor a alimento lo que da la sensación de sabor y lo hace delicioso.

Visto de otra manera, el olfato adquiere por sí mismo

una gran importancia en las actividades cotidianas de cualquier animal (a excepción por supuesto, de los que carecen de él), pues como hemos observado, determina en muchos -- animales la realización de algunas actividades vitales.

A continuación haremos una clasificación sencilla de los animales según su habilidad olfativa:

- 1.- Animales Anosmáticos: (carentes de olfato).
Aves y Cetáceos.
- 2.- Animales Microsmáticos: (olfato escasamente desarrollado).
Primates, hombre y algunos mamíferos.
- 3.- Animales Macrosmáticos: (de olfato bastante desarrollado).
Insectos, artrópodos, mamíferos salvajes, mustélidos, roedores, carnívoros, bovinos, ovinos, caprinos, equinos, suinos y algunos peces.

CLASIFICACION DEL SISTEMA OLFATIVO:

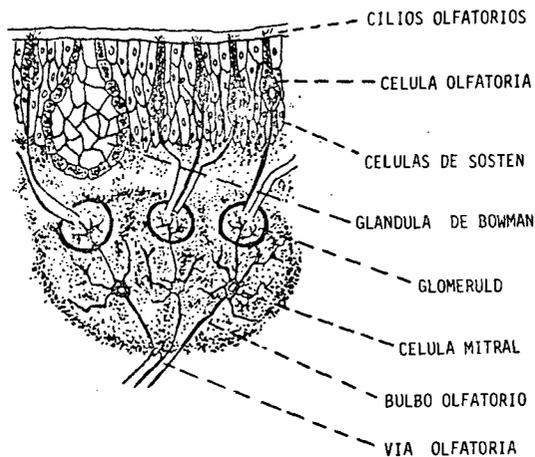
Dentro de este contexto analizaremos separadamente a los 2 componentes del sistema olfatorio, los cuales es necesario entender cómo funcionan, pues sin su participación sería imposible la comunicación química entre animales.)

(a).- Membrana Mucosa Olfatoria.

Consideraciones anatomo-fisiológicas.

Esta región se distingue por su color pardo y comprende de la parte posterior de las masas laterales del etmoides, una pequeña zona adyacente del cornete dorsal y la cara -- correspondiente del tabique nasal (81).)

La membrana está compuesta por un gran número de células olfatorias que son neuronas bipolares provenientes originalmente del S.N.C.. Existen cerca de 100 millones de estas células dispersas en el epitelio olfatorio, intercaladas entre células de sustentación. El extremo mucoso de las células forma un botón, de donde se proyectan muchísimos cilios o pelos olfatorios, de 0.3 m., de diámetro y 3m, de longitud. Estos cilios son bañados por secreciones mucosas liberadas por las glándulas de Bowman, las cuales también se encuentran intercaladas entre la membrana y células olfatorias. (43). (Fig. No. 4.).



Organización de la membrana olfatoria (según Maxim y Bloom : A textbook of Histology)

figura # 4

La mucosa olfatoria se encuentra inervada por el ner-

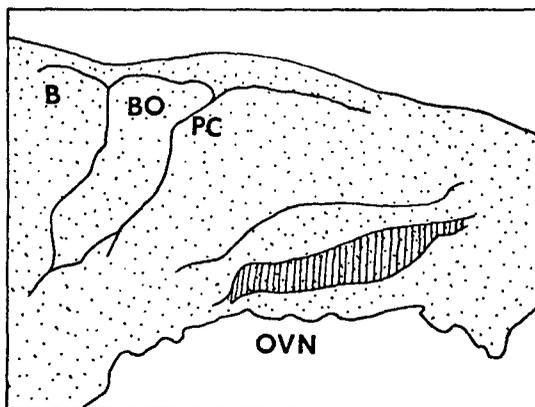
vio olfatorio, el cual se encuentra clasificado como primer par craneal y como sensorial en su función. El nervio olfatorio se distingue de los demás porque sus fibras no están reunidas para formar un tronco, sino que se hallan en conexión con el bulbo olfatorio formando pequeños haces. Los haces están encerrados en vainas derivadas de las membranas del encéfalo (rinencéfalo) y pasan a través de la lámina cribiforme para alcanzar la cara convexa del bulbo olfatorio, algunas fibras proceden del órgano vomero-nasal (38, 81).

El olfato como ya hemos visto, es un sentido finísimo basta decir que para excitarlo son suficientes pequeñísimas concentraciones de una sustancia estimulante, por ejemplo, el mercaptan es capaz de producir respuesta aún disuelto 1/25,000'000,000 de miligramo en cada mililitro de aire. Es debido a tan fantástico nivel de la olfacción que el etil-mercaptan es mezclado con el gas natural para dar oportunidad de detectar una posible fuga (43, 72).

Tal parece que el sentido del olfato está capacitado más a captar la presencia o ausencia de olores que a conocer cuantitativamente su intensidad, pues todos conocemos que el olfato puede distinguir fácilmente el 50% de sustancias olorosas en el primer segundo de estar en contacto con ellas, pero de la misma forma en que son captadas, son también desechadas, pues el olfato es el sentido que más rápido experimenta fatiga. Es por ello que al permanecer mucho tiempo en una atmósfera olorosa cansamos a nuestros receptores olfatorios y hacemos que se acostumbren a ese olor, el cual desaparece ante la llegada de un olor diferente al ambiental (41, 66, 72).

*B).- Organo Vomero-Nasal. (órgano de Jacobson).

Jacobson en 1811, descubrió el órgano vomero-nasal -- (OVN) en varias especies de mamíferos con excepción de primates. Notó que el nervio vomero-nasal del caballo se en encuentra desmielinizado, y postuló por primera vez, que el órgano vomero-nasal funciona como quimiorreceptor sexual - (51). Llamamos OVN u órgano de Jacobson a la porción ósea que se encuentra situada sobre el suelo de la cavidad nasal, a cada lado del borde ventral del tabique (81). Fig.- No. 5).



Representación esquemática del
Organó Vómero-Nasal u Organó de
Jacobson.

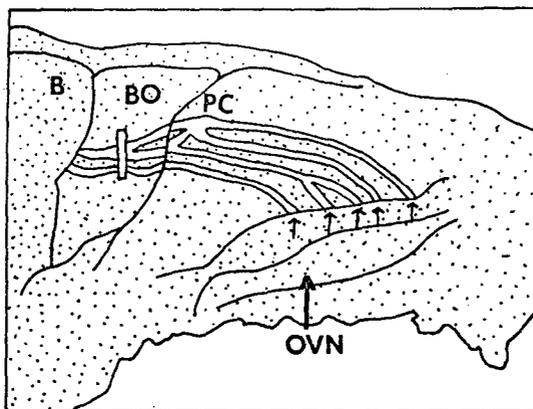
FIGURA # 5

El OVN consta de un cartílago tubular, el cual está -
revestido por una mucosa análoga a células del epitelio ol-
fatorio, y también por glándulas de Bowman intercaladas en
esa mucosa (84). Su porción anterior comunica con la cavi-
dad nasal por un orificio en forma de hendidura común con-
el conducto incisivo o nasopalatino. La extremidad ciega -

termina en un plano transverso que pasa, en la mayoría de los mamíferos a través de la 2da. o 3ra. pieza molar (81). Esta ubicación presenta diferencias según la especie y raza. En ruminantes y carnívoros el OVN comunica a las fosas con la cavidad nasal y con la boca por el canal incisivo. En algunas otras especies el OVN está situado en la cavidad nasal y, por tanto, no existe ningún reporte de continuación en la cavidad oral o bucal.

En cuanto a la longitud de este órgano, es variable según la especie y raza, y va de 4 hasta 12 cms., y de 2 hasta 15 mm. de diámetro (81, 84).

La inervación del OVN está realizada por el nervio vomero-nasal, el cual atraviesa la lámina cribosa o cribiforme del etmoides para hacer conexión sináptica con el bulbo olfatorio. (Fig. No. 6).



El nervio Vomero-nasal y sus ramificaciones en una rata inmadura. La línea vertical indica el lugar del corte del nervio Vomero-nasal. Las pequeñas flechas indican las ramificaciones del nervio vomero-nasal. En la línea del dibujo las siguientes abreviaciones son usadas:

B (cerebro) BO (Bulbo Olfatorio) PC (Plato cribiforme)
y OVN (Organo Vomero-nasal)

FIGURA # 6

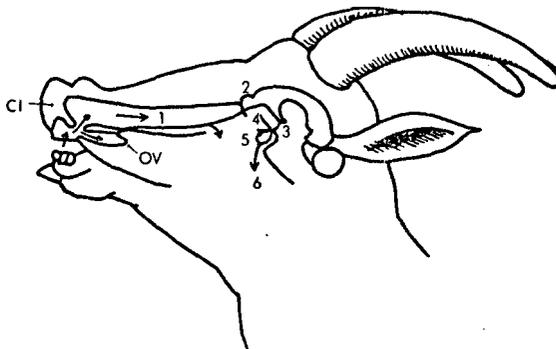
Después, las vías nerviosas serán relevadas en los núcleos amigdaleos y de ahí se dirigen hacia el hipotálamo en su parte ventromedial, dicho lugar es el que gobierna la parte anterior de la hipófisis, es decir, el lugar responsable del comportamiento sexual a través de la liberación de gonadotrofinas (35, 84).

13. 6

La importancia del OVN no está circunscrita solamente a la acción aislada de percibir información sexual, realizar estimulación por o a través de olores (osfresiolangia)

es un sistema de importancia tal, que junto con la interacción del sistema neuroendocrino determina la regulación de la vida sexual y algunos otros fenómenos como:

- 1).- Aceleración de la pubertad en hembras gracias a la recepción de feromonas (15, 51, 95).
- 2).- Retraso de la implantación de blastocitos en hembras de ratón (3).
- 3).- Regulación de la liberación de gonadotrofinas -- (35, 84). (Fig. No. 7).



Órgano vomeronasal y trayectos de las vías nerviosas implicadas en la detección y las repercusiones endócrinas de las feromonas (tomado del ESTES D. Mammalia 1972)

OV- Órgano Vomero-nasal

CI- Canal incisivo

1 - Nervio Vómero-nasal

2 - Lóbulo olfativo accesorio

3 - Nudo amigdalino

4 - Hipotálamo

5 - Lóbulo anterior de la hipófisis

6 - Gonadotropinas

figura # 7

- 4).- Bloqueo de la preñez en roedores (3, 21).
- 5).- Supresión de estros (78).
- 6).- Sincronización de estros en grupos de producción (22, 46, 70, 91, 94).
- 7).- Detección de estros por el macho (47, 60, 73, 74 77).
- 8).- Estimulación de la ovulación por recepción de feromonas (54).
- 9).- Conducta agresiva.
- 10).- Estados de alerta en grupos animales. J

En síntesis, después de haber revisado todo lo posible sobre el órgano de Jacobson, podemos concluir que: "El OVN es un detector químico de corto alcance, responsable - en gran parte de la buena función del proceso reproductivo en los mamíferos, y que anteriormente se consideraba como parte del sentido del olfato y que ahora sabemos, tiene -- función propia". (51, 77, 84, 96).

C).- Receptores olfatorios en invertebrados:

Los receptores olfatorios de los invertebrados deben estar establecidos sobre varias partes externas del cuerpo. En artrópodos están usualmente localizados en un par de antenas sobre la cabeza, aunque si bien pueden estar establecidas en otras áreas, especialmente asociadas en las partes bucales y genitales. (Fig. No. 8).



Eumenis Macho (a la derecha) inclinándose de suerte que las antenas de la hembra entren en contacto con el órgano oloroso masculino. Según Tinbergen Meeuze, Boerema y Varossieau 1942

FIGURA # 8

Las dendritas de las células sensoriales de receptores de los artrópodos están frecuentemente extendidas dentro de sensores simples o sensores pilosos. La superficie de cada pelo contiene numerosos poros que determinan el grado de humectación del pelo y por consecuencia de las dendritas.

FACTORES AMBIENTALES Y SOCIALES QUE INTERVIENEN EN EL PROCESO REPRODUCTIVO:

Son conocidas desde hace tiempo, las influencias que factores externos, como el medio ambiente, grupo social, etc., ejercen sobre la periodicidad de los ciclos sexuales

La mayoría de los animales adultos son más susceptibles de copular en tiempos determinados por sus relojes internos y condiciones ambientales favorables, que bajo circunstancias no muy adecuadas, sobre todo por las determinau

das en las actuales explotaciones pecuarias en donde más - que ser consideradas como seres vivos, son vistos como máquinas que reeditarán solo beneficios a quien los explota - sin tomar en cuenta en lo más mínimo su naturaleza intrínseca.

↳ Haremos en este capítulo una breve referencia de algunos puntos que son tan importantes, que por sí solos determinan los controles ideales para el mejor aprovechamiento de los animales y sus productos, y todo ésto en relación - al uso que hacen de las feromonas sexuales.)

A).- CONTROL AMBIENTAL.

↳ Las variantes ambientales más estudiadas; - intensidad de la luz, temperatura, velocidad de aire y vegetación circundante - han mostrado operar directamente controlando la periodicidad, presentación y el tiempo de liberación sincronizada de las feromonas sexuales. Además, algunas de -- las variantes, particularmente la intensidad de la luz y - la temperatura que fluctúan tanto diaria como estacional -- mente, operan indirectamente modificando la acción de los relojes fisiológicos internos. De esta forma, los relojes programan la sincronización del comportamiento de las feromonas dentro de cada día o estación.)

La mayor parte de las investigaciones de la influencia directa de los factores ambientales en la comunicación a través de feromonas, han sido llevadas a cabo en insectos, poniendo mayor énfasis en determinar los efectos de dichos factores en la respuesta de acercamiento del macho a las feromonas producidas por la hembra. Sin embargo, en estudios realizados con más intensidad se ha notado que, - los mismos factores que limitan o controlan la disponibilidad del macho son a menudo los mismos que limitan o con

trolan la tendencia de la hembra para liberar o producir - las feromonas. Así las probabilidades de acoplamiento quedarán expuestas a las condiciones ambientales.

↳ a).- INTENSIDAD DE LA LUZ.

Algunos animales copulan indistintamente durante cualquier hora del día, otros al atardecer y unos más durante la noche. Estas discrepancias están dadas por una razón: - un reloj fisiológico o ritmo circádico de ciclo oscuro. En suma, la intensidad de la luz tiene que ser en niveles --- apropiados; niveles muy altos o muy bajos pueden inhibir o evitar la comunicación sexual de las feromonas.↳

Por ejemplo, en los cebus que se aparean preferentemente por la noche o madrugada, las altas intensidades de luz, mayores a la natural, a esa hora inhiben en el macho y hembra la tendencia al apareamiento.

↳ b).- TEMPERATURA.

La temperatura puede imponer tanto una conducta inhibitoria como exacerbada en el tipo de respuesta del macho hacia las feromonas de la hembra. Presumiblemente, la tendencia de la hembra a producir y liberar feromonas está estrechamente ligada a la misma temperatura que hace actuar al macho sexualmente.↳

↳ Un ejemplo de esto es la interacción entre acoplamiento y temperatura realizado en el cerdo.↳

↳ c).- VELOCIDAD DEL AIRE.

La velocidad del aire es tan importante, que puede posibilitar o anular la comunicación por feromonas.↳

Aún cuando velocidades impropias de aire frecuentemen

te evitan la respuesta al curso de la feromona, cierta información parece indicar que la falta de respuesta es atribuible a un comportamiento de inhibición locomotora directa cuando el receptor siente velocidades inapropiadas, ya que las velocidades o muy bajas o muy altas hacen vías --- aéreas pobremente definidas y dificultan su rastreo.

Este canal de comunicación es muy usado por insectos-voladores.

d).- VEGETACION CIRCUNDANTE.

Algunas especies animales son relativamente monófagas alimentándose de una o unas pocas especies de plantas. --- Otros animales tienen una gran variedad de plantas como -- alimentación. Las especies monofagas a veces son algo restringidas a sus plantas anfitrión durante la comunicación de feromonas, aún cuando los animales adultos son usualmente móviles y pueden ir hacia otros habitats.

Esta limitación puede resultar por uno o más de los siguientes factores:

- 1.- Las hembras no pueden liberar feromonas hasta que --- sientan la química apropiada u otros estímulos que in diquen que están en presencia de la pareja correcta.
- 2.- Los machos pueden no responder a las feromonas a menos que sientan que encontrarán en el habitat correcto.
- 3.- Los machos y las hembras pueden acudir a las áreas -- correctas habiéndose desarrollado ahí cuando jóvenes- o siendo atraídos por el estímulo producido por plantas antes de la comunicación feromonal. Cualquiera --

que sea la razón para el fenómeno, el comportamiento parece ser el más adaptivo, asegurando que el acoplamiento se lleve a cabo en un habitat de plantas que puede ser utilizado como comida para la progenie. Por supuesto que esta circunstancia solo se da en animales silvestres o insectos.

B).- CONTROL FISIOLÓGICO.

Un número de sistemas fisiológicos operantes dentro del control animal son necesarios para el acoplamiento. -- Estos sistemas usualmente interactúan dentro de variables ambientales, discutidas anteriormente, para determinar el sí cuándo y dónde las feromonas sexuales son necesarias para que el apareamiento ocurra.)

Las variables fisiológicas incluyen la edad del animal, relojes internos que indican el tiempo del día o de la estación, influencias como exposiciones previas a las feromonas o de apareamientos previos y hormonas.)

C).- EDAD.

La edad en que un animal produce feromonas sexuales en el medio ambiente está vinculada en muchas especies, a la edad en que se alcanza la madurez sexual. Los variados sistemas fisiológicos que regulan la conducta precopulatoria, la copulación y fertilización de los huevos usualmente están sincronizados; por lo tanto, en muchas especies animales, los jóvenes no producen feromonas sexuales.)

En general, los mismos fenómenos son aplicados al sexo receptivo. Aún cuando los jóvenes en algunos casos puedan tener completamente desarrollado el sistema olfatorio que les permita recibir las feromonas, el comportamiento de respuesta definitiva está usualmente inhibido hasta que el animal adquiere la edad y madurez fisiológica en el

cual el sistema que regula la conducta precopulatoria, copulación y fertilización pueda ser sincronizado.

D).- RITMOS ESTACIONALES.

Muchos vertebrados e invertebrados tienen tiempos específicos durante el año en donde son activamente reproductivos. Este comportamiento rítmico está bien conocido en los mamíferos, debido a ello se ha clasificado a las hembras como monoestricas, cuando presentan un estro al año, diestricas, cuando presentan dos estros al año, y por último, poliestricas, cuando presentan más de tres estros por año, es necesario aclarar que las hembras solo se aparean durante períodos definidos, y presumiblemente solo liberan feromonas sexuales durante estos períodos. Se desconoce si los machos sexualmente maduros responden a las feromonas si son percibidas en tiempos inapropiados.]

E).- RITMOS DIARIOS.

Muchos de los comportamientos animales son exhibidos solo durante tiempos específicos del día. A menudo los ritmos diarios del comportamiento son controlados por mecanismos de tiempo endógenos, que son mantenidos en fase con el tiempo del día en el mundo exterior a través de la sensibilidad del animal a los cambios diarios del medio ambiente tales como: la luz y la oscuridad y que volverán a ocurrir en un período aproximado de 24 hrs., aún cuando el animal fuera sometido a condiciones constantes. Estos ritmos endógenos son conocidos como ritmos circadianos. Así, es razonable que la liberación de feromonas sexuales por uno de los sexos y la respuesta a la feromona por el otro sexo, también estén restringidas al mismo tiempo del día, ya que mediante este proceso frecuentemente se inicia la secuencia del apareamiento.]

↳ F).- EXPOSICION PREVIA A LAS FEROMONAS O A UN ACOPLAMIENTO.

↳ Un importante aspecto del comportamiento de muchos animales es aquel que está modificado por ciertas experiencias. Así la culminación exitosa de la comunicación por feromonas sexuales (apareamiento o copulación) puede temporal o permanentemente reducir la probabilidad de renovar un comportamiento de comunicación precopulatorio.

↳ Quien responde a las feromonas debe tener un período-refractario siguiente al acoplamiento exitoso, durante el cual una renovada exposición a las feromonas puede no llevar a la respuesta apropiada. Aún cuando el acoplamiento exitoso no ocurra cuando un animal está expuesto y responde a la señal de las feromonas sexuales por un tiempo, ese individuo es menos apto a responder a un nuevo estímulo de olor, particularmente como resultado de una interacción de la adaptación sensorial y la habituación al olor.

↳ La habituación es un fenómeno del SNC que hace que el animal sea menos responsivo a los estímulos de las feromonas por muchos minutos u horas siguientes a la respuesta previa, aún cuando la respuesta previa no haya sido exitosa. En varias especies de mamíferos, el macho que ha alcanzado el agotamiento después de repetidas copulaciones con una hembra, puede ser excitado y copulará con una hembra diferente que sea llevada a su presencia.

↳ G).- HORMONAS.

↳ Los sistemas hormonal y nervioso de los animales actúan conjuntamente para coordinar los diversos procesos reproductivos y asegurar que los sistemas de la liberación de las feromonas y las respuestas a las feromonas estén -- listos para funcionar cuando los gametos maduros sean via-

bles en el tracto reproductivo.)

Entre muchos mamíferos que tienen períodos de ciclos-
estrais, las hormonas sexuales sincronizan el comporta-
miento de las feromonas con la madurez reproductiva.)

H).- FACTORES SOCIALES.

Existen factores sociales que se encuentran influen-
ciados por las feromonas, entre ellas, las feromonas "pri-
mer", las cuales en roedores son responsables de la madu-
ración más temprana en algunas líneas genéticas de rata y ra-
tón.

Es posible que esta feromona sea la responsable de la
sincronización de estros en hembras de ratón, tal como lo-
sugiere en muchos experimentos Bronson (14) y Bruce (17, -
19, 20, 21). En otros estudios se ha demostrado que la es-
timulación que ejerce el macho sobre la hembra no se limi-
ta exclusivamente a sincronizar estros, sino que va más --
allá, y llega a tener influencia sobre el más rápido creci-
miento corporal y logra el adelanto de otros indicios que
demuestran desarrollo físico en relación al desarrollo se-
xual acelerado.)

Otro tipo de estudios ha estado enfocado a saber cómo
actúan las feromonas en fenómenos como el retraso de la im-
plantación de los blastocitos, bloqueo de la preñez, etc..
Es tal la importancia de las feromonas en este aspecto, --
que su sola recepción por hembras gestantes causa fallas -
en la función luteal, la cual se refleja en fallas al mo-
mento de la implantación, quedando inexplicablemente via-
bles los blastocitos hasta por 15 días (75). Otros autores
como Marchlewska-Koj (67) sostienen que el bloqueo de la -
preñez puede estar producido por proteínas existentes en -

la orina de macho, las cuales deben desencadenar algún tipo de respuesta al ser inhaladas, en base a ésto, otros científicos han determinado que el bloqueo de la preñez es Andrógeno-Dependiente, pues el bloqueo fracasa cuando se usa orina de machos castrados, pero puede ser inducido por la orina de hembras androgenizadas (30).

Las causas del bloqueo de la preñez las podemos resumir en:

- Falla en la función luteal o incremento en la producción de gonadotrofinas.
- Supresión de prolactina (75).

Una conducta más, propiciada por las feromonas, es la agresividad, este comportamiento es igual al ya mencionado en los estudios realizados por Brain (13). Mugfor y Nowelle (69), demostraron la presencia de feromonas promotoras de la conducta agresiva en las emanaciones de las glándulas prepuciales y no sólo en la orina como lo había dicho Brain. Estas mismas feromonas en otras condiciones funcionan como mensajeros sexuales (14) y están identificadas -- como C₇ y C₈ alcoholes alifáticos (40).

Entre los precursores del estudio de las feromonas y sus efectos en sociedades y reproducción, se destaca, Bruce Van Der Lee-Boot, Whitten, etc.. A continuación haremos -- una breve reseña de sus respectivos experimentos, con el fin de conocer sus inicios y los alcances que pueden tener las feromonas en especies de interés zootécnico.

Efectos Van Der Lee-Boot:

En 1955 observaron que el mantener a hembras de ratón en grupos de 4/jaula aumentó el número de pseudopreñeces -

espontáneas, con la formación de decíduomas, inducidos por la acción del contacto físico entre las hembras. Todo este fenómeno fue eliminado por la ablación de los bulbos olfatorios (con lo cual se causó anosmia), o manteniendo a las hembras en jaulas individuales. Demostrarón también que el hacinamiento (30 hembras/jaulas) provoca la presentación de ciclos estrales irregulares, con un alto porcentaje de hembras en anestro (87).

Los efectos de la interacción y el hacinamiento entre hembras son reversibles, especialmente cuando las hembras se mantienen individualmente, o cuando se incorpora un macho al grupo.

Efecto Whitten:

Casí al mismo tiempo que Lee y Boot describían el efecto del hacinamiento en lauchas hembras, Whitten observó que la presencia o cercanía del macho influenciaba notablemente el comportamiento sexual de las hembras, aumentando significativamente la presentación de estros en ellas y por consiguiente, el número de lauchas apareadas. Los ciclos sexuales son más cortos y regulares, con una baja incidencia en la aparición de ciclos irregulares. Esta influencia es independiente del contacto físico entre machos y hembras, ya que también se observa en el caso de machos colocados en un compartimiento separado dentro de la jaula de las hembras. (91, 92, 93, 94).

Efecto Bruce:

En sus estudios observó que las hembras de ratón recién apareadas, colocadas y expuestas a un macho de diferente procedencia a la de los de la colonia, presentaron una alta incidencia en el bloqueo de la preñez y en pseudo preñez. Las hembras gestantes expuestas, retornaron al ---

estro de 3-4 días de la exposición con el macho extraño, - como si el apareamiento no se hubiese realizado (17, 19, - 20, 21).

Las hembras son vulnerables a la influencia del ma--- cho extraño, durante los primeros 4 días de la preñez. --- Pero conforme ésta avanza, es menor el efecto del macho, de tal modo que al 60 - 70 día su efecto desaparece. La -- respuesta es de desarrollo lento, ya que la exposición al macho necesita ser por lo menos de dos días para producir el máximo bloqueo de preñez en un grupo de hembras (20). - Estos efectos y principalmente el efecto sincronizador del estro de parte del macho hacia las hembras, son atribuidos a la acción de las feromonas producidas por el macho, que actúan afectando el comportamiento sexual de las hembras.- (94).)

FEROMONAS EN EL PROCESO REPRODUCTIVO DE LOS ANIMALES- DE INTERES ZOOTECNICO:

Estamos en el inicio de los estudios de las feromonas y la relación que guardan en el comportamiento animal, en cuanto a su influencia en el proceso reproductivo; pero -- las informaciones, aún fragmentarias con que disponemos, - permiten esperar en el futuro un mejor entendimiento de -- los mecanismos a través de los cuales, los factores externos modifican favorablemente la actividad neuro-endocrina, permitiendo con ello el más rápido y eficiente inicio de - las actividades reproductivas en los animales domésticos - en particular. Tales estudios tienen a la fecha una gran - importancia teórica, y esperamos que sean también de interés práctico.

A continuación, expondremos un breve resumen de los - fenómenos mejor documentados, con la esperanza de que sir-

van de estímulos para ulteriores trabajos.

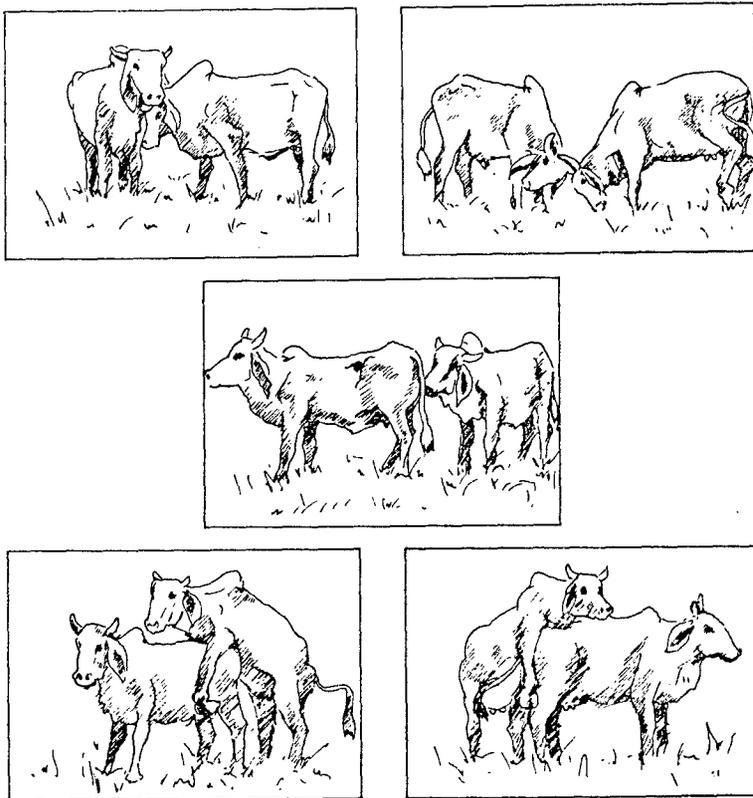
FEROMONAS EN EL PROCESO REPRODUCTIVO DE LOS BOVINOS:

En bovinos el estudio de las feromonas es relativamente nuevo, pero afortunadamente en los últimos años, el interés de la fisiología reproductiva en el ganado se ha incrementado.

Esta necesidad por estudiar nuevas alternativas en reproducción ha surgido debido a las grandes pérdidas económicas que experimenta año con año la ganadería, pues uno de los problemas serios a los que se enfrentan ganaderos y técnicos pecuarios, es la falla en la detección de estros, siendo posiblemente la más importante causa de infertilidad no-infecciosa que experimentan las grandes y "bien manejadas" explotaciones ganaderas. La correcta detección de estros es muy importante para mantener un alto índice de eficiencia en la producción de becerros, dando como resultado intervalos de 12 a 13 meses entre parto y parto.

Tomando en cuenta que actualmente en las grandes explotaciones de bovinos se utiliza casi exclusivamente, la inseminación artificial para cubrir a las vacas, es doblemente importante el contar con un dispositivo que nos permita la fácil detección de las hembras en calor. Recientes estudios realizados por el Dr. Galina y Col. (37), nos indican los signos más constantes que experimentan las vacas cebú en calor, ellos son: lamido de genitales, conducta de seguimiento, intento de monta, topeteos de atracción sexual, y por supuesto, el olfateo insistente de genitales. (Fig. No. 9). Sin embargo, resulta fácil equivocarnos, --- pues vacas preñadas o en diestro, frecuentemente adoptan parte de esta conducta (74), lo cual nos conducirá a realizar continuos chequeos y la consiguiente pérdida en horas-

hombre.

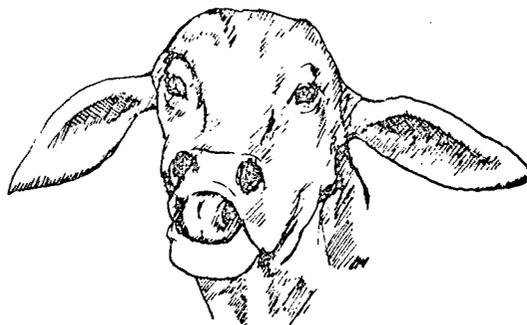


1.-Tope de la vaca hacia el flanco del toro para atraer su interés sexual 2.- Tope cabeza con cabeza mostrando atracción sexual entre los animales 3.- Toro oliendo los órganos genitales de la hembra en calor. 4.- Toro sirviendo a una vaca en calor. 5.- Hembra intentando montar a otra en calor con el toro a un lado.- Esta actividad es difícil de ver ya que el toro no da oportunidad de montar a las vacas en calor.

FIGURA # 9

Otro método de detección de calores sugiere el uso de toros vasectomizados, lo cual es altamente eficaz, pero de no guardar normas sanitarias, tenemos el riesgo de introducir enfermedades venéreas al hato. Paleologou (73, 74), sugiere la utilización de un método más sencillo, basado en la olfacción que el macho, sexualmente maduro, realiza de feromonas producidas por la hembra y vertidas junto con -- las secreciones cervico-vaginales hacia el exterior. Realizó varias pruebas, entre ellas, la impregnación de estas -- secreciones a guantes obstétricos y maniquis y observó que el toro manifestaba un comportamiento idéntico al realizado frente a hembras en calor. Esto es, olfa los guantes de la misma forma que olfatea la porción caudal de las vacas y al maniqui incluso pretendió montarle. Utilizó así mismo secreciones cervico-vaginales de vacas en diestro y metaestro y el fracaso fue rotundo, pues el toro no tuvo ninguna respuesta. Esto corrobora lo eficaz, sencillo y económico del método, pues a su facilidad de realización se auna su rapidez para hacerlo, ya que no requiere de exámenes de laboratorio ni de gente especializada.

Ahora bien, ¿cómo llegan esas substancias olorosas a los receptores nerviosos°. Se conoce que el toro realiza una serie de movimientos de boca y lengua que facilitan la aspiración de esas feromonas y su consiguiente ingreso a los conductos incisivo y vomero-nasal, para de ahí pasar -- posteriormente vía nervio-vomero-nasal a corteza, lugar -- donde son interpretadas convenientemente. Estas observaciones sugieren que los movimientos de boca y lengua (flehmen) son el evento final en la rutina de detección de calores -- (47). (Fig. No. 10).



Compresión de la lengua por un macho cebú, en donde se observa, como golpea el punto medio con la punta de la lengua revertida y comprime el paladar duro (Jacobs, U.L. sis R.F.)

FIGURA # 10

Por último, en bancos recolectores de semen son bien importantes las feromonas de la hembra, pues al ser vertidas junto con secreciones vaginales, facilitan la colección de mayores volúmenes de esperma en toros, incluso con la libido deprimida (84).

FEROMONAS EN EL PROCESO REPRODUCTIVO DE CAPRINOS Y OVINOS:

En ambas especies se han realizado desde hace ya varios años, estudios tendientes a demostrar la importancia que en ellos tienen el olfato y los olores. En uno de tantos experimentos, se realizó la ablación de los bulbos olfatorios a machos, con el fin de causarles anosmia y conocer las alteraciones que ocasiona este hecho en su conducta sexual. Se observó que los carneros anósmicos, pero intactos sexualmente, distinguen a las hembras en calor por-

su pasividad a la monta, mientras que los carneros normales distinguen a las hembras aptas por su singular olor, - ésto redundaría en una mayor producción, pues los machos no pierden el tiempo en intentos fallidos. Es necesario señalar que la anosmia no afecta la habilidad de los carneros a la cópula, una vez que éstos encuentran ovejas receptoras (56, 59).

Por otra parte, al igual que sucede en otras especies animales, la presencia del macho y su olor tiene un efecto sincronizador del estro en grupos de hembras o hembras solas. Por ejemplo: Lindsay y Robinson (60), observaron que en condiciones ambientales idénticas, la presencia de un carnero por grupos de 18 hembras, influye menos sobre el porcentaje de estros obtenidos, que la presencia de 3 machos en un mismo grupo de 18 hembras. Asimismo, la densidad alta de carneros en grupos de ovejas puede tener un efecto depresor en el número de hembras cubiertas, debido a que si un animal recibe una señal química (olor) por un tiempo prolongado, sus quimiorreceptores integran esta señal al conjunto de señales y por consiguiente la señal deja de ser importante, así como los efectos que produciría en otras circunstancias.

Es conocido el hecho de que algunos ganaderos, empíricamente permiten que un macho celador (al que se le ha desviado el pene o se le ha seccionado el conducto espermático, pero que conserva íntegras sus demás funciones), esté junto con ovejas o cabras antes de introducir al semental, para que con su olor y característicos movimientos faciales, al lamer y olfatear, ayude a inducir el estro, y al detectarlo seleccione a las hembras aptas a ser cubiertas por parte del semental. (56, 62).

Como vemos, la importancia que tienen las feromonas - en estas dos especies, es determinante para la obtención - de las metas trasadas en programas de producción animal.

FEROMONAS EN EL PROCESO REPRODUCTIVO DEL CERDO:

{Esta es, sin duda, la especie en la que más se ha estudiado la utilización que de las feromonas hace, tanto el macho como la hembra.} Huelga decir la importancia que en - las sociedades actuales tiene el consumo de esta carne, -- siendo una de las fuentes principales de proteína animal.

{Debido a la incorporación de nuevas técnicas en reproducción, entre ellas la inseminación artificial (I.A.), se pretende, con su masiva incorporación, obtener mejores resultados que se reflejen en un mayor control y producción. Uno de los principales obstáculos para el desarrollo pleno de la I.A. en cerdos, está basado en la dificultad que presenta la detección del tiempo óptimo para la inseminación. Está reportado que en presencia del verraco y su olor sexual, la cerda en estro adopta una posición de inmovilidad por un largo período, en el cual puede ser montada y servida por el semental (22, 46). En condiciones de libertad, - la cerda en estro intenta frecuentemente acosar al macho, - pero cuando son enjauladas individualmente, están imposibilitadas para asumir esta conducta y como consecuencia el - calor puede pasar desapercibido, traduciéndose en considerables pérdidas económicas. Es por ello que desde hace --- tiempo se ha investigado todo lo relacionado con esos olores; su producción, síntesis y liberación, así como los -- efectos que en el sexo opuesto producen. Se determinó que tales compuestos tienen olor característico al almizcle y que estructuralmente son ácidos grasos no saturados (19 es teroides) que se encuentran estrechamente relacionados con la hormona sexual testosterona. Estas sustancias químicas-

se encuentran concentradas en las heces fecales, orina, saliva y sudor del macho y presumiblemente también existen olores en las emanaciones vaginales de la hembra, aunque claro, con estructura diferente a la testosterona (22, 65, 84).
 19 23
 6

Análisis químicos de compuestos aislados de la grasa de cerdos maduros y enteros mostraron la presencia de un olor C_{19} -16 esteroides andrógeno insaturado (53). Su fórmula es 5alpha-androst-16-en-3-ona, el cual está ausente en la grasa de machos castrados y hembras, debido principalmente a que este compuesto es sintetizado en los testículos y distribuido por la sangre, almacenado en tejido graso y glándulas salivales y liberados a través de los conductos anteriormente señalados (orina, heces, saliva y aliento).(25).

Estos compuestos tienen un desagradable olor a orina, el cual es el responsable en algunos casos del aroma detectado durante el cocinado de la carne procedente de machos enteros, este compuesto se encuentra en la grasa en proporción de 0.2 ppm, a 5 ppm, en casos normales y se ha llegado a encontrar en verracos hasta de 42 ppm. (10, 11).

El compuesto 3 alpha-hidroxi-5alpha-androst-16-ene se presenta en concentraciones considerables en la glándula salival sub-maxilar del verraco y ambos esteroides presentes en la saliva actúan impartiendo el especial olor a almizcle o musk al aliento del macho, dicho aliento juega un importantísimo papel, pues es el causante en un alto porcentaje, del reflejo kinestésico en la hembra. Bajo condiciones de PH alcalino, los principales componentes olorosos son fenoles, amonias y aminas. Bajo condiciones de acidez predominan ácidos grasos de bajo peso molecular(65)

Los trabajos realizados por Brooks (15) en 1970, sugieren que la pubertad de las lechonas debe ser acelerada por la introducción del macho, pero que si el macho es introducido demasiado temprano, en el período prepuberal, en lugar de acelerar la pubertad, la retrasa. Asimismo, Brooks sugiere, que la mejor edad para que las cerditas no rechacen la presencia del macho y aceleren su pubertad, es entre 165-190 días.

Recientemente se han realizado pruebas con los dos esteroides hasta hoy conocidos en el cerdo (5 alpha-androst-16-ona y 3 alpha-hidroxi-5 alpha-androst-16-ene), y un compuesto natural a base de fluidos prepucciales y orina adecuadamente mezclados con el fin de determinar su posible importancia práctica. Ha sido tal el éxito de este aerosol (UK patente No. 35201/68 "Jeyes animal health división") -- que creemos importante presentar los resultados de las pruebas hechas. (Cuadro No. 1).

CERDAS TRATADAS CON 5a-ANDROST-16-EN-ONA ó 3a-HIDROXI-5a-ANDROST-16-ENE EN FORMA DE AEROSOL COMPARADO CON UNA MEZCLA DE FLUIDOS PREPUCIALES Y ORINA COMO CONTROL.

CUADRO # 1

TRATAMIENTO	Respuesta de las cerdas negativas previamente a la prueba de "presión de la espalda"		Resultados en fertilidad por cerdas inseminadas después de responder positivamente a la prueba de presión de la espalda.			
	No.de cerdas probadas.	No.(y porcentaje) de cerdas positivas a la prueba de presión de la espalda y subsecuentemente inseminadas.	No.de resultados conocidos.	No.Satis factorio	% * de -- destes.	No.pro- medio -- de cer- dos na- cidos
5a-Androst-16-en-3-ona (1.14 mg/ml).	34	19 (56)	16	12	75	12.1
Fluido prepucial + orina - (control)	34	21 (62)	17	9	53	11.7
5a-Androst-16-en-3-ona (4.56 mg/ml)	23	11 (48)	10	9	90	10.0
Fluido prepucial + orina (control)	22	6 (27)	6	4	67	10.8
3a-Hidroxi-5a-Androst-16-ene (0.86 mg/ml)	13	4 (31)	4	2	50	11.0
Fluido prepucial + orina (control)	13	6 (46)	5	2	40	12.5
3a-Hidroxi-5a-Androst-16-ene (4.30 mg/ml)	19	10 (53)	9	5	55	8.8
Fluido prepucial + orina (control)	19	8 (42)	8	2	25	5.5

Desde el punto de vista práctico, es preferible el uso de esteroides andrógenos, que dé compuestos naturales, debido a que la formulación y concentración puede ser medida y uniformemente reproducida, además se encuentra libre de contaminación bacteriana, no así la mezcla de fluidos prepucciales y orina, pues su titulación y concentración es difícil de uniformar además de los posibles riesgos de contaminación. Tiempo después de estas pruebas realizadas por Melrose (65), Hillyer (46) practicó la aplicación de una feromona sintética porcina, administrada por medio de un aerosol para estimular la aparición de estros. La administración de estas feromonas a cerdas ayuda a la aparición más rápida de calores y ya presentes éstos, su aplicación induce a la presentación de la conducta de inmovilidad o reflejo kinestésico, lo cual ayuda a detectar fácilmente el estro.

Hillyer realizó una prueba con marranas, a las cuales se les destetó a los 35 días del período de lactación, involucró a 105 cerdas a tratamiento con el aerosol, en comparación con 92 cerdas control. Los resultados iniciales demostraron una reducción altamente significativa en el número promedio de días, desde el destete a la concepción (Cuadro No.2) y un aumento en el número de cerditos nacidos vivos y el peso de la camada (Cuadro No.3).

El manejo deficiente y algunas veces indiferente que se les da a las reproductoras después del destete, da origen a retrasos innecesarios en el ciclo reproductivo, resultando en una baja considerable en los destetes por cerda/año, y la consiguiente elevación en los costos de producción.

CUADRO No.2

NUMERO DE DIAS DESDE EL DESTETE HASTA EL SERVICIO EXITOSO.

	Tratamiento 1 (T1)	Tratamiento 2 (T2)	Control
Número de cerdas.	34	71	92
Días promedio del destete al servicio.	10.3	9.0	27.2

CUADRO No.3

RESULTADOS DE LAS CAMADAS AL PARTO

	Tratamiento 1 (T1)	Tratamiento 2 (T2)	Control
Número de camadas.	34	71	92
Número promedio de cerdos nacidos vivos.	10.6	9.8	9.6
Peso promedio de la camada de cerdos nacidos vivos (Kg).	13.2	13.4	12.7

(T1) Las cerdas se trataron con un rociado de esteroides 2 días después del destete, durante 2 segundos.

(T2) Las cerdas se trataron con 2 rociados de esteroides 2 días después del destete, y un 2o. rociado a 4 días del destete durante 2 segundos.

Control: Las cerdas control no fueron rociadas.

FEROMONAS EN EL PROCESO REPRODUCTIVO DEL PERRO:

Aunque se sabe de hace siglos que para comunicarse, - los perros utilizan su basta producción de olores y una -- gran sensibilidad olfativa, pues son macrosmáticos, fue -- hasta los años 60's que los experimentos y observaciones - de Donovan (32, 33), sugirieron que es en los sacos anales por su composición (están formadas por glándulas sebáceas - de tipo holocrino) donde se produce una gran cantidad de - feromonas y atrayentes sexuales, ya que los productos ex-- cretados por los sacos anales son mezclas de grasa, mate-- rial seroso y desechos celulares. Su producción está regu-- lada en gran parte por influencias hormonales y ambienta-- les (44). Cabe señalar que aparte de las feromonas produci-- das en los sacos anales, existe también producción de ---- éstas en la orina y descargas vaginales, pues sabemos que-- las hembras, en condiciones normales de estro, liberan un-- líquido seroso de color café, que es capaz de atraer a --- perros maduros a grandes distancias (32, 76).

La atracción producida por esos olores, no se circun-- scribe a animales maduros del sexo opuesto, pues también -- puede atraer, aunque en menor grado, a perras y perros in-- maduros(32).

En algunos animales de estrecho parentesco con el --- perro, como el zorro, la producción de feromonas es marca-- damente estacional. Del mismo modo, procesos patológicos - como neoplasias suprarrenales en la perra, dan lugar a una sobre-producción de agentes oloríficos (84).

El macho maduro, a diferencia de otras especies, es - capaz de reconocer perfectamente el mejor momento en la re-- ceptividad de la hembra. Estando en ella presente el estro los olfateos por parte del macho se hacen más frecuentes y

vigorrosos, sobre todo en la región ano-genital.

Tenemos pues, que los olores juegan un papel muy importante en la reproducción de los perros, pues sin su concurso sería bastante difícil que ambos sexos llegaran a coincidir para realizar en el momento óptimo, el apareamiento.

Aunque fuera de tema y solamente por curiosidad, hacemos referencia de algunos estudios que aún sin concluir y por ende sin practicar, están tomando gran importancia actualmente en el campo de la salud pública, estos estudios señalan la utilización de feromonas para controlar de una manera eficaz y racional el problema de la rabia (26,50).

FEROMONAS SEXUALES EN PRIMATES Y HUMANOS:

En común con los primates, el desarrollo del olfato en el hombre, ha sido muy pobre. Changos y simios por su calidad microsmática, estaban considerados como especies que poco o nada usaban su sistema de comunicación olorífico, sin embargo, estudios recientes, realizados en primates, demuestran que los olores sexuales (feromonas) actúan como poderosos estimulantes para un conducta pre-copulatoria (22, 67, 80). Similarmente, aunque el uso de las feromonas sexuales por parte del hombre no es una situación muy clara en nuestros días, existe marcada evidencia para considerar que, aunque a nivel más bajo que en animales, las feromonas funcionan de la misma manera que operaron en nuestros ancestros (22, 80).

Lo anterior está basado en las características morfológicas y fisiológicas que presenta el hombre, ya que cuenta con un complejo de órganos que tradicionalmente han sido descritos como no funcionales, pero ¿cuál? si esos mismos órganos en otros animales están considerados como

parte de un sistema de feromonas. Esto incluye glándulas - apocrinas (en piel). Las cuales están algunas veces asociadas con característicos grupos de vellos y pelos. El sudor emanado de las glándulas sudoríparas axilares ha sido relacionado recientemente al olor sexual del cerdo, ya que su estructura química es similar (5 alpha-androst-16-en-3-ona) y en el hombre esos olores tienen gran significancia sexual, por estar estrechamente relacionados con la hormona sexual testosterona (6, 25). Algunas otras glándulas no producen sudor y presumiblemente funcionan de otra forma, por ejemplo; el prepucio en el macho y los labios vulvares en la hembra tienen glándulas, presumiblemente apocrinas, que liberan materiales aromáticos, los cuales pueden relacionarse con una actividad feromonal (80). Asimismo, algunos investigadores sostienen que los olores emanados de axila, prepucio, vagina y labios vulvares son debidos a una descomposición bacteriana (48). No estamos de acuerdo en parte con esta teoría, pues en pruebas de laboratorio y bajo estrictos controles de limpieza, las feromonas han sido detectadas, lo que posiblemente ocurra es que, dichas feromonas después de ser liberadas, sufran alguna transformación estructural debido a la proliferación de bacterias y dejen de funcionar como tales, por ejemplo; las emanaciones axilares del hombre al ser cambiadas debido a descomposición bacteriana dejan de ser feromonas, para convertirse en olores desagradables.

Otra pequeña evidencia es el hecho de que en muchas culturas humanas se han tratado de eliminar determinados olores del cuerpo con el uso de perfumes, que en su mayor parte están basados en secreciones animales que pudieran servir como estimulantes sexuales entre ellos. Estos perfumes supuestamente están elaborados para hacer aparecer atractivo a quien lo usó ante el sexo opuesto; debido a --

que posiblemente nuestra evolución cultural y corporal nos indujo a prescindir de nuestros olores particulares, a los que por no considerar agradables les hemos buscado sustitutos a partir de productos químicos o biológicos (florales y animales), haciendo con ello, que la industria de los -- perfumes tenga un desarrollo acelerado (16, 22).

El sexo y el equilibrio hormonal son factores determinantes en la recepción y liberación de feromonas. Los humanos en general, somos muy sensibles a olores como el del zorrillo, el cual, junto con las emanaciones de las glándulas supraorbitarias del macho cabrío son muy utilizados en la industria del perfume como fijadores de esencias.

Así mismo, existen algunos olores que sólo pueden ser captados por mujeres, y no por todas, pues es necesario -- que para recibir aromas como el exaltolido o el olor a verraco en la carne de cerdo, se encuentren en período pre-ovulatorio. Es prudente mencionar que dichos olores no pueden ser percibidos por hembras impúberes o el hombre, pero un tratamiento a base de estrógenos confiere a ambos la capacidad de distinguirlos (6, 16, 18, 22, 25, 43, 84, 99).

Estudios acumulados demuestran que la mujer produce -- varias feromonas sexuales en la vagina, entre las descubiertas se encuentran varios ácidos grasos volátiles de cadena corta; Acido acético, ácido butanoico, ácido butírico ácido caproico, ácido metil butanoico, ácido metil propanoico, ácido propanoico, ácido propionico y ácido valérico -- (12, 22, 27, 43, 80). Estas feromonas son las mismas que determinan la conducta sexual del mono rhesus, con la única diferencia que Bonsall y Col. (12), lograron identificar otras feromonas en la hembra del mono rhesus que no fueron encontradas en la mujer, ellas son: P-hidroxi-fenil propionico, ácido fenil propionico, ácido-iso-valérico y ácido --

isobutírico. La nueva terminología le ha dado el nombre de "copulin" a todas las secreciones oloríficas liberadas de la vagina (12, 67).

Para demostrar que la producción de ácidos alifáticos de cadena corta está bajo control de estradiol, se anexa - el siguiente cuadro, tomado de Waltman (89):

CONTENIDOS DE ACIDOS GRASOS DE CADENA CORTA EN
SECRECIONES VAGINALES:
(microgramos por colección).

EDAD	ESTADO MENSTRUAL	A.ACE TICO	A.BUTI RICO	A.CA-- PROICO	A.PRO- PIONICO	A.VALE RICO
69	19 años post-menopausia	*	379	380	63.8	109
59	12 años post-menopausia	*	390	186	109	317
30	5 semanas post-aborto	394	19,500	277	584	170
	10 días pre-mestruo					
26	16 semanas embarazo	708	17,400	485	200	114
29	18 semanas embarazo	632	18,600	225	43.8	102

* Ligera cantidad, pero indeterminada.

La intervención de contaminantes no ácidos, evitó una exacta determinación.

La sorprendente disminución en la cantidad de ácido - butírico en las secreciones vaginales de mujeres post-meno páusicas, comparada con las de la joven no embarazada y -- las dos embarazadas, sugiere una posible relación hormonal entre ácidos alifáticos de cadena corta y esteroides sexua les femeninos. Es también notable que los ácidos isovaléri co, isobutírico e isocaproico no fueron encontrados, en -- contraste a su presencia en los mono rhesus hembras (89).

B I B L I O G R A F I A .

- (1) ARON, C., and CHATEAU, D. Presumed involvement of pheromones in mating Behavior in the rat HORMON AND --- BEHAV, 2: (1971); 315-323.
- (2) BARNETT, S.A., y otros Un siglo después de Darwin 2.- El origen del hombre. ALIANZA EDITORIAL (ESPAÑA) 4ta. Edición (1979) 13-25.
- (3) BELLRINGER, J.F., et al Involvement of the vomeronasal org. and prolactin in pheromonal induction of --- delayed implantation in mice J. REPROD. FERTIL 59 (1) (May 1930); 223-8.
- (4) BELOSEVIC, M., et al Chemical attraction in the genus-trichinella J. PARASITOL., 66 (1): Feb.1980); 88-93.
- (5) BIERL, B.A., et al Potent sex attractant of the Gypsy moth: its isolation, identification, and synthesis SCIENCE 170: (Oct. 1970); 87-9.
- (6) BIRD, S., et al The validation and use of a radioimmunoassay for 5 alpha-androst-16-en-3-one in human axillary collections. J. STEROID. BIOCHEM. 14(2): (Feb. 1981): 213-9.
- (7) BLAND, K.P., Tomcat odour and other pheromones in feline reproduction VETERINARY SCIENCE COMMUNICATIONS 3 (2): (1979); 125-136 (En).
- (8) BONE, L.W., et al Production and activity of the Kav-0.64 pheromone fraction of nipostrogylus Brasiliensis J. PARASITOL 66 (2): (Apr. 1980); 268-73.
- (9) BONE, L.W., SHOREY, H.H. Disruption of the sex pheromone communication in a nematode SCIENCE 197: (4304):- (1977); 694-695 (En) Abst. 885.
- (10) BONNEAU, M., DESMOULIN, B. Teneur en androsténone des graisses de Jeunes entiers issus de croisement de --- type "Camborough" ANNALES DE ZOOTECHNIE 28 (2): 1979-185-190.
- (11) BONNEAU, M., DESMOULIN, B. DUMONT, B.L. Qualités organoleptiques des viandes de porcs males entiers ou --- Castrés: Composition des Graisses et odeurs sexuelles chez les races hypermuscles. ANNALES DE ZOOTECHNIE 28 (1): (1979): 53-72.

- (12) BONSALL, R.W., et al Volatile Constituents of primate vaginal secretions J. REPROD. FERTIL., 27: (Dec.1971) 478-9.
- (13) BRAIN, P.F., et al Implication of urinary pheromones in the attack directed by Groups of castrated mice -- towards Female intruders (proceedings) J. ENDOCRINOL, 83 (1): (Oct. 1979); 1-40.
- (14) BRONSON, F.H., Rodent pheromones BIOL REPROD. 4:(1971) 344.
- o (15) BROOKS, P.H., and COLE, D.J.A. The effect to the presence of a boar on the attainment of puberty in --- gilts J. REPROD. FERTIL., 23: (1970) 435.
- (16) BRUCE, H.M., Olfaction J. REPROD. FERTIL (Suppl.) 19: (Dec. 1973); 403-404.
- (17) BRUCE, H.M., Olfactory Pheromones and reproduction in mice PROC. 2nd INTERNAT CONGR ENDOCRINOL., 1: (1965), 193-197.
- o (18) BRUCE, H.M. Pheromones BRIT. MED. BULL., 26: (Jan --- 1970); 10-3.
- (19) BRUCE, H.M., Pheromones and Behavior in mice ACTA --- NEUROL. BELG. 69: (Jul. 1969); 529-38.
- (20) BRUCE, H.M., Time Relations in pregnancy Block induced in mice by Strange males J. REPROD. FERTIL., 2;- (1961); 138-142.
- (21) BRUCE, H.M., PARROT, D.M.V. Role of olfactory sense in pregnancy block by strange males SCIENCE 131: (Fe. -- 1960); 1526.
- o (22) BUENROSTRO SILVA A. Conceptos nuevos en reproducción animal: Feromonas APUNTES DE LA MAESTRIA EN REPRODUCCION ANIMAL DE LA F.M.V.Z., U.DE G. (México) (1978);- 1-9.
- (23) CHRISTIAN, J.J. Population Density and reproductive efficiency BIOL. REPROD. 4: (1971); 248.
- (24) CLAUS, R. The Boar taint as model of a steroidal pheromone ACTA ENDOCRINOLOGICA 92 (225): (1979); 432-433 (En).
- (25) CLAUS, R., et al Ocurrence of 5 alpha-androst-16-en-3 one, a boar pheromone, in man and its relationship to

- testosterone J. ENDOCRINOL., 68 (3); (Mar. 1976)483-4.
- (26) CORNILLE, Y (Pheromones of the fox. Their potential - utilization as attractants in a rational rabies control programme) THESIS, ECOLE NATIONALE VETERINAIRE, - ALFORT, FRANCE (1978); 55pp. (En).
- (27) CURTIS, R.F., BALLANTINE, J.A., KAVERNE, E.B. BONSALL R.W., and MICHAEL R.P. Identification of primate sexual pheromones and the properties of synthetic ----- attractants NATURE, LOND., 232: (1971); 396.
- (28) DE BOER, J.N., et al Slow and fast wave in the olfactory system in cats during perception of pheromones - PHYSIOL. BEHAV., 27 (2): (Aug 1981): 223-9.
- (29) DLUZEN, D.E., et al Male urine changes luteinizing -- hormone-realising hormone and norepinephrine in female olfactory bulb SCIENCE 212 (4494): (May 1981); --- 573-5.
- (30) DOMINIC, C.J., The origin of the pheromones causing - pregnancy-block mice J. REPROD. FERTIL., 10: (1965) - 469-472.
- (31) DONOHOE, S.M., et al Effect of alpha-melanocyte-stimulating hormone and ovarian steroids on preputial gland function in the female rat J. ENDOCRINOL., 90 (1): -- (Jul. 1981); 53-8.
- (32) DONOVAN, C.A. Canine anal glands and chemical signals (Pheromones). J. AMER.VET.MED. ASS., 155: (Dec 1969); 1995-6.
- (33) DONOVAN, C.A. Some clinical observation on sexual --- attraction and deterrence in dogs and cattle VET. MED /SMALL. ANIM. CLIN. 62: (1967): 1047-1051.
- (34) ENKERLIN, D. Feromonas y hormonas juveniles en el manejo integrado de insectos nocivos LOS REGULADORES DE LAS PLANTAS Y LOS INSECTOS 2da. Edición Conacyt (México): (1980); 41-49.
- o (35) ESTES, R.D. The role of the vomeronasal organ in mammalian reproduction MAMMALIA 36: (1972); 315-341.
- (36) FERNANDEZ TAVIZON Opciones para el uso de insecticidas convencionales CIENCIA Y DESARROLLO 33 (VI): ---- (Julio-Agosto 1980); 69-75.
- (37) GALINA, H.C., La vaca cebú en calor; sus signos CEBU-2 (8): (1982); 21-30.

- (38) GANONG, F.W., Bases neurofisiológicas de la conducta-
instintiva y de las emociones. MANUAL DE FISILOGIA -
MEDICA 5ta. Edición (1976); 202-217.
- (39) GANONG, F.W., et al Female sex pheromone in the skin-
and circulation of a garter snake SCIENCE 214 (4521):
(Nov. 1981); 681-3.
- (40) GAWIENOWSKI, A.M., et al Presence of sex pheromone in
preputial glands of male rats J. ENDOCRINOL., 67 (2):
(Nov. 1975); 283-8.
- (41) GENNINGS, J.N. GOWER, D.B., BANNISTER, L.H. Studies on
the receptors to 5 alpha-androst-16-en-3-one and ---
5 alpha-androst-16-en-3-alpha-ol in sow nasal mucosa-
BIOCHIMICA ET BIOPHYSICA ACTA 496 (2); (1977); 547---
556 Abst 5904.
- (42) GREER, M.B., and CALHOUN, M.L., Anal sacs of the cat -
(felis domesticus) AM. J. VET. RES., 27: (May 1966); -
773-781.
- (43) GUYTON, A.C., TRATADO DE FISILOGIA MEDICA 4ta. Edi---
ción Editorial Interamericana, México: (1977); 597---
598, 686-690, 840-842.
- (44) HART, B.L. Enviromental and hormonal influences on --
urine marking Behavior in the adult male dog BEHAV, -
BIOL., 11: (Jul. 1974); 253-9.
- (45) HAYASHI, S. A rol of female preputial glands in so---
cial Behavior of mice PHYSIOL. BEHAV., 23 (5): (Nov.-
1979): 967-9.
- (46) HILLYER, G.M., An investigation using a synthetic por
cine pheromone and the effect ond days from weaning -
to conception VET. REC., 98 (5): (Jan 1976) 93-4.
- (47) JACOBS., V.L., SIS, R.F. CHENOWETH, P.J. KLEMM. W.R.-
CHERRY, C.J. COPPOCK, C.E. Tongue manipulation of the
palate assists estrous detection in the bovine THERIO
GENOLOGY 5 (13): (May 1980) 353-356.
- (48) JOHNSON, E. Steroids and especialized skin secretions
in mammals BIOCHEMICAL SOCIETY TRANSACTIONS 4 (4): --
(1976); 602-605 (En).
- (49) JOHNSTON, R.E., et al Taste aversions to sexual attra
ctants SCIENCE 189 (4206) (Sept. 1975); 893-4.

- (50) JOIO, T.D. (Pheromones used as a rabies prophylactic-measure) NUOVO PROGRESO VETERINARIO 34 (4): (1979); - 186-188 (It).
- o(51) KANEKO, N., et al Puberty aceleration in mice II-Evidence that the vomeronasal organ is a receptor for -- the primer pheromone in male mouse urine BIOL. REP. - 22 (4): (May 1980); 873-8.
- (52) KARLSON, P., and BUTENANDT, A. Pheromones (Ectohormones) in insects ANN. REV. ENTOMOL., 4: (1959); 39-58.
- (53) KAUFMANN, G., SCHUBERT, K. Inhibition in vitro of the pheromone biosynthesis ACTA ENDOCRINOLOGICA 92 (225): (1979); 257 (En).
- (54) KNIGHT, T.W., LINCH, P.R. Source of ram pheromones -- that stimulate ovulation in the ewe ANIMAL REPRODUCTION SCIENCE 3 (2): (1980); 133-136.
- (55) KOLB, E. FISIOLÓGIA VETERINARIA, VOL. I Y II 2da. Edición, Editorial Acribia Zaragoza (España): (1976); -- 377, 648-653, 860-862, 866. 1011-1014, 1069-1070, --- 1076-1080, 1082-1087.
- (56) LADEWING, L., et al Flehmen in male Goats: Role in sexual Behavior BEHAV. NEURAL. BIOL., 30 (3): (Nov.1980) 312-22.
- o (57) LAVIN, M., La comunicación química en mamíferos CIENCIA Y DESARROLLO 30 (V): (Enero-Febrero 1980); 67-70.
- (58) LEE, T.M., et al How rat young govern the release of a maternal pheromone PHYSIOL. BEHAV., 24 (5): (May 1980) 983-9.
- (59) LINDSAY, D.R. Modification of behavioral oestrus in - the ewe by social and hormonal factors ANIM. BEHAV. - 14: (1966); 73-83.
- (60) LINDSAY, D.R. and ROBINSON, T.J. Studies on the efficiency of mating in the sheep. 11- The effect of freedom of rams paddock size and age of ewes J. AGRIC.SCI 57: (1961); 141-145.
- (61) MAGNAVACCA, C., et al (Multiunit olfactory bulb activity in the female rat during oestrus and diestrus; - modulation of responses to male rats odours (Author's Transl) J. PHYSIOL., 75 (7): (1979): 815-24 (Paris):- (En Abst.).

- (62) MANNING, A. INTRODUCCION A LA CONDUCTA ANIMAL. 1a. -- Edición Alianza Editorial (España): (1977); 176.
- (63) MARCHLEWSKA-KOJ. A. Pregnancy block elicited by urinary proteins of female mice BIOLOGY OF REPRODUCTION 17 (5): (1977); 729-732.
- (64) MASSEY, A., et al Puberty by a urinary cue from female House mice enferal population SCIENCE 209 (4458):- (Aug. 1980); 821-2.
- (65) MELROSE, D.R., et al Androgen Steroids associated --- with boar odour as and aid to the detection of oes--- trus in pig artificial insemination BR. VET. J. 127:- (Oct. 1971); 497-502.
- (66) Menco, B.P., Qualitative and quantitative freeze-frac- ture studies on olfactory and nasal respiratory epi- thelial surfaces of frog, ox, rat and dog. II. Cell - apices cilia, and microvill CELL. TISSUE. RES. 211 -- (1): (1980); 5-29.
- (67) MICHAEL, R.P., and KABERNE, E.B., Primate sex pheromo- ne of vaginal origin NATURE (LONDON) 225: (Jun.1970); 84-5.
- (68) MOULTON, D.G., Communication by chemical signals ---- SCIENCE 1962: (De. 1968) 1176-1180).
- (69) MUGFORD, R.A., and NOWELL, N.W. The preputial glands- as a source of aggression promoting odours in mice -- PHYSIOLOGY AND BEHAVIOR 6: (1971); 247-249.
- (70) NALBANDOV, A.V., Fenómenos raros relacionados con el- ciclo estral FISILOGIA DE LA REPRODUCCION 2a. Edi--- ción, Editorial Acribia-Zaragoza (España): (1969); -- 136-141.
- (71) NARODNY, L. El olfato: Un reto a la ciencia interdis- ciplinaria CIENCIA Y DESARROLLO 39 (VI): (Julio-Agos- to 1981); 151-163.
- (72) NUEVA ENCICLOPEDIA TEMATICA 12a. Edición, Tomo IV. -- (México): (1970); 341-343.
- (73) PALEOLOGOU, A.M., Detecting oestrus in cows by a me- thod based on bovine sex pheromone VETERINARY RECORD- 100 (15): (1977); 319 (En) Abst. 5208.
- (74) PALEOLOGOU, A.M. The detection of oestrus cows for --

- insemination by a new method based on bovine sex pheromones JOURNAL OF THE INSTITUTE OF ANIMAL TECHNICIANS 28 (2): (1977); 97-101 (En).
- o (75) PARKES, A.S. and BRUCE, H.M. Olfactory stimuli in mammalian reproduction SCIENCE 134: (1961); 1049.
 - (76) PINEDA, M.H. Y DEL CAMPO, C.H. Feromonas FISILOGIA - DE LA REPRODUCCION DE LOS ANIMALES DOMESTICOS, UNIVERSIDAD AUSTRAL DE CHILE (VALDIVIA, CHILE): (Junio 1973) 63-69.
 - (77) POWERS, J.B. FIELDS, R.B., and WINANS, S.A. Olfactory and vomeronasal system participation in male hamsters attraction to female vaginal secretions PHYSIOL.BEHAV 22: (1979); 74-84.
 - (78) REYNOLDS, J., et al The accessory olfactory system and its role in the pheromonally mediated suppression of oestrus in grouped mice J. REPROD. FERTIL, 57 (1): -- (Sept. 1979); 31-5.
 - (79) ROTH, K. CONTROL DE LA REPRODUCCION DE LOS ANIMALES - DE INTERES ZOOTECNICO. 1a. Edición, Editorial Acribia Zaragoza (España): (1974); 116-117.
 - o (80) SHOREY, H.H. ANIMAL COMMUNICATION BY PHEROMONES Academic Press, Inc. New York (U.S.A.): (1976).
 - (81) SISSON, S., and GROSSMAN, J.D. ANATOMIA DE LOS ANIMALES DOMESTICOS. 4ta. Edición, Salvat Editores, S.A. -- (España): (1977); 492, 504, 791, 883, 892, 895, 899, -902.
 - (82) STRONG, L. Epidermis and pheromone production in males of the desert locust NATURE (LONDON) 228: (Oct.1970); = 285-6.
 - (83) TINBERGEN, N. EL ESTUDIO DEL INSTINTO. 4ta. Edición, - Editorial Siglo XXI (México): (1977); 41-42, 56-57.
 - o (84) TOUTAIN, P.L. Pheromones et communications olfactives chez les mammiferes REVUE DE MEDICINE VETERINAIRE 6 - (126): (1975); 745-758.
 - (85) VALENTA, J.G., and RIGBY, M.K., Discrimination of the odor of stressed rats SCIENCE 161: (Aug.1968) 559-601,
 - (86) VANDENBERGH, J.G. Acceleration and inhibition of puberty in female mice by pheromones J. REPROD. FERTIL 19: (1973); 411-419.

- (87) VAN DER LEE, and BOOT, LM. Spontaneous pseudopregnancy in mice ACTA PHYSIOL. PHARMACOL. NEET., 4: ---- (1955); 430.
- (88) VÖLLMER, P.J. Feline inappropriate elimination part 4-marking VETERINARY MEDECINE AND SMALL CLINICIAN 74 -- (9): (1979); 1241 (En).
- (89) WALTMAN, R., et al Volatile fatty acids in vaginal secretions; ¿Human Pheromones? LANCET 2: (Sept.1973)496
- (90) WEBSTER, B. The way animals use odors and secretions-to communicate PRACTICING VETERINARIAN 49 (1): (1977): 24-25 (En)
- (91) WHITTEN, W.K., Modification of the oestrus cycle of the mouse by external stimuli associated with the male J. ENDOCRINOL. 13: (1956); 399-404.
- (92) WHITTEN, W.K., The effect of removal of the olfactory bulbs on the gonads of the mice J. ENDOCRINOL 14: --- (1956); 160-163.
- (93) WITTEN, W.K. Pheromones and mammalian reproduction. - In: Advances in reproductive physiology. Vol. I., -- Ed. A. Mc. Laren. Academic Press, New York (USA): ---- (1966).
- (94) WHITTEN, W.K. BRONSON, F.H., GREENSTEIN, J.A., Estrus inducing pheromone of female mice: transport by movement to air SCIENCE 161: (1968);584-585.
- o(95) WILSON, M.C., et al Puberty aceleration in mice. I.-- Dose-response effects and lock of critical time following exposure to male mouse urine BIOL. REPROD. 22 (4 (May. 1980); 964-72.
- (96) WYSOCKI, C.J., et al Acces of urinary nonvolatiles to the mammals vomeronasal organ SCIENCE 207 (4432):- (Feb. 1980); 781-3.
- (97) YAMADA, M., et al Odour Discrimination: "Sex. Pheromone Specialists" in the olfactory lobe the cockroach - NATURE (LONDON) 227: (Aug 1970); 855.
- (98) ZARROW, M.X., et al Pheromonal Facilitation of ovulation intheinmature mouse J. REPROD. FERTIL.23:(nov.-- 1970); 357-60.
- (99) ZWANG, G. "L.Odorant dans la sexualité humaine CONTRACEPTION FERTIL. SEX.(FRANCIA) 7 (V): (1980); 581-589.