



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**MAESTRÍA EN CIENCIAS DE LA
PRODUCCIÓN Y DE LA SALUD
ANIMAL**

**“EFECTO DE LA SUBNUTRICIÓN DURANTE LA GESTACIÓN,
SOBRE LA CAPACIDAD DE RECONOCIMIENTO MUTUO MADRE – CRÍA EN
OVEJAS, EN EL PRIMER DIA POST-PARTO”**

**TESIS
QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS**

**PRESENTA:
ALAN OLAZÁBAL FENOCHIO**

TUTOR: DRA. ANGÉLICA MARÍA TERRAZAS GARCÍA

COMITÉ TUTORAL:

**DR. JOSE ALFREDO MEDRANO HERNÁNDEZ
DR. HECTOR RAYMUNDO VERA AVILA**

Cuautitlán Izcalli, Estado de México, México 2007



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.

CRÉDITOS

Este trabajo fue realizado gracias al apoyo del proyecto PAPIIT N° IN217205, a la cátedra de Investigación IN2-07 y a la Fundación Internacional para la Ciencia FIS B/3872-1

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por otorgar la beca de Maestría.

A la Universidad Nacional Autónoma de México.

Al Instituto de Neurobiología, UNAM campus Querétaro.

A la Facultad de Estudios Superiores Cuautitlán.

Al Centro de Enseñanza Agropecuaria

Al Programa de Maestría y Doctorado en Ciencias de la Producción y de la Salud Animal.

AGRADECIMIENTOS

Un agradecimiento muy especial a la DRA. ANGELICA TERRAZAS GARCIA, por su disponibilidad y paciencia para guiarme a lo largo de este tiempo ya que gracias a ella se logró la culminación de este trabajo y porque a demás me enseñó algo que me servirá a lo largo de toda mi vida, gracias en verdad gracias.

Agradezco a ese maravilloso equipo de trabajo encabezados por ROSALBA SOTO y ALFREDO MEDRANO, me siento muy afortunado de participar con ustedes.

A mis amigos MARIANA, NIZA, LUIS, ALEJANDRO, FILIBERTO, HITANDEWY, VICTORIA por el apoyo incondicional en la realización de este trabajo y sobre todo por su amistad.

También quiero agradecer la colaboración al MVZ. JESUS GUEVARA, DR. JOB ZARAGOZA, ING. MIGUEL FARIAS, y compañeros del Centro de Enseñanza Agropecuaria, por su apoyo durante la parte experimental.

A todos los colaboradores, JESUS, SANDRA, DIANA, MARCELA, CLAUDIA, MARIANA, GIOVANNI, MARCO, SERGIO, MIGUEL, MITSY, JOSE, quienes apoyaron de manera incondicional en el trabajo experimental.

A todas aquellas personas que son especiales para mí, GUADALUPE, ANA, NADIA, GABRIELA, CLAUDIA, BRENDA, CARO, MIRIAM, etc....

DEDICATORIA

En primer lugar a mi madre IRAIS FENOCHIO VELAZQUEZ

También a mi padre y hermanos...

A toda mi familia.

Y por último a todos mis amigos que de alguna manera me hacen sentir especial, me siento afortunado de conocerlos a todos y cada uno de ustedes.

CONTENIDO

I.- RESUMEN.....	1
II.- ABSTRACT.....	2
III.- INTRODUCCIÓN.....	3
IV.- REVISIÓN DE LITERATURA.....	10
1. COMPORTAMIENTO MATERNO EN OVEJAS.....	10
1.1 Principales elementos del etograma de las relaciones madre-cría en rumiantes.....	10
1.2 Características generales de la conducta maternal en la oveja.....	12
1.2.1 Conducta antes del parto.....	13
1.2.2 Conducta al parto.....	21
1.2.3 El periodo sensible.....	22
1.2.4 Establecimiento del vínculo maternal selectivo y del reconocimiento de la cría.....	23
1.3 Control fisiológico de la maternidad.....	26
1.4 Cambios endocrinos al final de la gestación y al parto y su relación con el despliegue de la conducta materna.....	26
1.4.1 Importancia de la estimulación genital en el despliegue de la conducta materna.....	29
1.4.2 Factores neurales.....	30
1.4.3 Factores sensoriales involucrados en la conducta maternal de la oveja.....	33
1.5.- Reconocimiento mutuo.....	34

2. EFECTO DE LA NUTRICIÓN EN LA REPRODUCCIÓN DE LAS OVEJAS.....	35
2.1 Efecto de la nutrición sobre la tasa de ovulación.....	35
2.2 Efecto de la nutrición sobre la fertilidad.....	38
2.3 Efecto de la nutrición sobre la viabilidad embrionaria.....	39
2.4 Desnutrición y desarrollo de la placenta.....	41
2.5 Desnutrición y crecimiento fetal.....	41
2.6 Efecto de la desnutrición durante la gestación al momento del parto...	43
3. SUBNUTRICIÓN Y CONDUCTA MATERNA.....	44
V.- JUSTIFICACIÓN.....	46
VI.- OBJETIVOS.....	47
VII.- HIPÓTESIS.....	48
VIII.- MATERIAL Y MÉTODOS.....	49
IX.- RESULTADOS.....	60
X.- DISCUSIÓN.....	76
XI.- CONCLUSIONES.....	86
XII.- LITERATURA.....	87

ÍNDICE DE CUADROS Y FIGURAS

Cuadro 1. Porcentaje de inclusión de cada ingrediente y aporte total de proteína y energía.....	51
Cuadro 2. Efecto de la subnutrición a partir de la segunda mitad de gestación sobre las conductas de aceptación y de rechazo durante la prueba de selectividad a 4 horas postparto.....	64
Figura 1. Representación esquemática del corral utilizado para realizar la prueba de reconocimiento de las crías en las ovejas a 8 ó 12 horas postparto.....	55
Figura 2. Representación esquemática del corral utilizado para probar a los corderos en su capacidad para discriminar entre su madre y una ajena a las 12 ó 24 horas de edad.....	58
Figura 3. Peso corporal (kg, media±ee) de las ovejas del estudio desde la semana 11 de la gestación y hasta la semana 6 postparto.....	60
Figura 4. Cambios de peso corporal durante la segunda mitad de la gestación, al parto y postparto (kg, media±ee) en las ovejas del estudio	61
Figura 5. Peso corporal (kg, media±ee) de los corderos desde el nacimiento hasta el día 45 de edad.....	62
Figura 6. Cambios en el peso corporal (kg, media±ee) de los corderos de ambos grupos desde el nacimiento y hasta el día 45 de edad.....	63
Figura 7. Efecto de la subnutrición a partir de la segunda mitad de gestación, sobre las conductas de aceptación y de rechazo de la cría durante la prueba de selectividad a 4 horas postparto (número de eventos±ee).....	66
Figura 8. Tiempo de mirar (seg, media±ee) a corderos propios o extraños en la prueba de reconocimiento por 5 min luego de 8h desde el parto.	67

Figura 9. Tiempo de permanencia (seg, media±ee) a corderos propios o extraños en la prueba de reconocimiento por 5 min luego de 12h desde el parto.....	68
Figura 10. Número de visitas (media±ee) a corderos propios o extraños en la prueba de reconocimiento por 5 min luego de 12h desde el parto.....	69
Figura 11. Tiempo de permanencia con madres propias o extrañas (seg, media±ee), en la prueba de reconocimiento por 5 min luego de 12h desde el parto.....	71
Figura 12. Tiempo de mirar a madres propias o extrañas (seg, media±ee), en la prueba de reconocimiento por 5 min luego de 12h desde el parto.....	72
Figura 13. Número de visitas (media±ee) a madres propias o extrañas en la prueba de reconocimiento por 5 min luego de 12h desde el parto.	73
Figura 14. Tiempo de permanencia (seg, media±ee) con madres propias o extrañas en la prueba de reconocimiento por 5 min luego de 24h desde el parto.....	74
Figura 15. Tiempo de mirar (seg, media±ee) a madres propias o extrañas en la prueba de reconocimiento por 5 min luego de 24h desde el parto.....	75

I.- RESUMEN

El objetivo del presente trabajo fue estudiar si la subnutrición durante la segunda mitad de la gestación afecta la capacidad de reconocimiento mutuo madre-cría en ovejas, durante el primer día postparto. Se utilizaron ovejas de la raza Columbia, multíparas de entre 3 y 5 años de edad, en estabulación. A partir del día 70 de gestación, los animales fueron divididos en dos grupos: testigo (n=30), hembras alimentadas con el 100% de sus requerimientos nutricionales (energía y proteína), y el experimental (n=30), alimentado con el 70% de sus requerimientos nutricionales. Los animales fueron pesados cada 21 días hasta el parto. Cuatro horas después del parto se determinó la capacidad materna para reconocer entre su cría y una ajena en pruebas de aceptación del amamantamiento con una duración de 5 minutos. Se determinó la capacidad materna para elegir a distancia entre su cría y una ajena a las 8 ó 12h, al igual que la capacidad de la cría para reconocer a su madre a distancia a las 12 ó 24h, estas pruebas también duraban 5 minutos y se registraron conductas como latencia de salida, latencia de alcance, número de visitas, tiempo de mirar y tiempo cerca de cada animal. El peso corporal se vio afectado por la dieta suministrada, las ovejas testigo pesaron más que las ovejas subnutridas desde la semana 19 de gestación (86.1 ± 1.8 vs 81 ± 1.4 kg. respectivamente, $P=0.004$) y hasta el momento del parto (78.1 ± 1.3 vs 71.9 ± 1.4 kg. respectivamente, $P=0.004$). La desnutrición durante la gestación no impidió que se formara el vínculo selectivo a las 4 horas postparto, las madres de ambos grupos fueron capaces de aceptar a la ubre sólo a su cría y rechazar activamente a la cría ajena. A las 8h, las ovejas desnutridas no fueron capaces de reconocer a su cría a distancia, no se observaron diferencias significativas entre el tiempo en cercanía, número de visitas y tiempo mirando a la cría propia o ajena ($P>0.05$). Las ovejas testigo permanecieron más tiempo con la cría propia que con la ajena (104 ± 28.2 vs. 25.2 ± 7.8 seg., respectivamente, $P=0.04$), miraron más a la cría propia que a la ajena ($P=0.04$), y tendieron a visitar más a la cría propia que a la ajena ($P\leq 0.05$). A las 12h las ovejas de ambos grupos ya fueron capaces de reconocer a sus crías ($P\leq 0.05$). Los corderos de madres desnutridas no fueron capaces de reconocer a su madre a las 12h, no se encontraron diferencias significativas entre el tiempo de permanencia, el tiempo de mirar y el número de visitas a la madre propia y la extraña ($P>0.05$). Los corderos de las ovejas testigo miraron por más tiempo a la madre propia que a la ajena (179.6 ± 30.2 vs. 40.8 ± 17.7 seg., respectivamente, $P=0.01$) y permanecieron significativamente más tiempo con la madre propia que con la extraña (179.6 ± 30.25 vs. 40.88 ± 17.7 seg., respectivamente, $P=0.01$). Los corderos de ambos grupos fueron capaces de reconocer a sus madres a las 24h ($P<0.05$). Se concluye que la subnutrición de la madre durante la segunda mitad de la gestación deteriora la capacidad de reconocimiento mutuo madre-cría en ovinos durante el primer día post-parto.

II.- ABSTRACT

The objective of this work was to study whether subnutrition during the second half of pregnancy affects the capacity of mother-young mutual recognition in ewes, during the first day postpartum. For this, multiparous Columbia ewes between 3 and 5 years old were used. At day 70 of pregnancy, animals were divided in two groups, the control (n=30): females were fed 100% of their nutritional requirements according to their physiological status; and the underfed group (n=30): fed 70% of their requirements in energy and protein. Animals were weighted every 21 days until giving birth. Maternal selective behavior was recorded in a five minutes test, in order to measure the behavior of either acceptance or rejection to their own or alien lamb to suckling. The mothers also were tested on distal recognition to measure their capacity to choose either between their own or an alien lamb at 8 or 12 hours postpartum. On the other hand, lambs were tested on their capacity to choose either between their own or an alien mother at 12 or 24 hours of age. Those tests lasted 5 minutes, next variables were recorded: time spent near to the own and alien lamb, time spent watching to the alien and own lamb, number of visits to each young and frequency of vocalizations. Live weight was affected by undernutrition especially from week 19 of pregnancy (86.12 ± 1.8 vs 81.08 ± 1.46 kg. $P=0.004$) until birth (78.15 ± 1.39 vs. 71.92 ± 1.42 kg. $P=0.004$. Control and underfed ewes, respectively). On the other hand, undernourishment during pregnancy did not prevent development of maternal selective bond at 4 hours postpartum, since mothers of both groups were able to accept only their own and to actively reject the alien lamb to their udder. Regarding distal recognition, undernourished ewes tested at 8 hours were not able to recognize their young since there was not significant differences between the time spent with the own or the alien young, between the number of visits and in the time watching the own or an alien lambs ($P>0.05$). Control ewes were able to recognize their lambs since they spent more time near to the own than to an alien lamb (104 ± 28.2 versus $25.2 \pm 7,8$, sec. respectively, $P = 0.04$), they watched more time the own that to the alien lamb ($P = 0,04$), and also tended to visit more time the own than the alien lamb ($P\leq 0.05$). Ewes tested at 12 hours in a double choice test of both groups already were able to recognize their young ($P\leq 0.05$). Lambs from underfed group at 12 hours were not able to recognize their mother; there were no significant differences in the staying time, time watching the own and alien dam and frequency of visits ($P>0.05$). Lambs from control group spent more time near to their own mother (179.6 ± 30.2 vs. 40.8 ± 17.7 sec. $P=0.01$), and spent more time watching their own mother (128.5 ± 19.3 vs. 41.5 ± 12.2 sec. respectively $P=0.02$). Finally, at 24 hours lambs from both control and underfed groups were able to recognize their mother. It is concluded, that undernutrition during the second half of pregnancy negatively affected the capacity of mutual recognition mother-young in ewes.

III.- INTRODUCCIÓN

En ovinos y caprinos el establecimiento del vínculo maternal selectivo inicia al momento mismo del parto y generalmente las hembras parturientas aceptan cualquier recién nacido que se les ofrezca (Poindron *et al.* 1980a; Romeyer and Poindron 1992; Keller *et al.* 2003). Sin embargo, después de poco tiempo (30 a 120 minutos) la gran mayoría de las madres rechazan cualquier cría con la cual no han tenido interacciones y amamantan exclusivamente a su propia cría. Ese amamantamiento exclusivo se conoce como “selectividad materna” y depende del reconocimiento olfatorio del neonato por su madre; tanto en ovejas (Bouissou 1968; Poindron 1976a ; Hernandez *et al.* 2002) como en cabras (Romeyer *et al.* 1994a; Poindron 1976b; Hernandez *et al.* 2001), la supresión de la percepción olfatoria (anosmia) en la hembra antes del parto previene el establecimiento de una conducta maternal selectiva. Aunque se ha sugerido recientemente que ese reconocimiento depende del sistema olfatorio accesorio (Booth and Katz 2000), eso parece poco probable (Lévy *et al.* 1995b). También existen discrepancias en cuanto a las fuentes de los olores que sirven de base para el reconocimiento olfatorio de la cría entre estudios en ovejas y en cabras. En ovejas, varios resultados indican que se trata de un olor individual propio del cordero relacionado con las características genéticas únicas de cada animal. Gemelos dizigóticos tienen firmas olfatorias individuales diferentes, mientras que gemelos monozigóticos tienen firmas similares (Poindron 1976b). Por otro lado, estudios en cabras (Gubernick *et al.* 1979; Gubernick 1980 y 1981) han sugerido que la madre transmite su propio olor a sus crías, por el lamido y el amamantamiento, aceptando entonces crías que están marcadas con su olor o que no están marcadas y rechazando

cabritos marcados por el olor de otras madres. Sin embargo, es probable que esos resultados dependan mucho de condiciones experimentales muy particulares utilizadas en esos últimos estudios, como un contacto madre-cría inicial muy corto, seguido por un periodo de separación de una hora antes de la prueba. Otros estudios hechos por Romeyer et al. (1993), han mostrado que en realidad, si los animales son observados en un contexto “normal” de interacción madre-cabrito ininterrumpida antes de la prueba, es el olor individual del neonato el elemento determinante para su aceptación por la madre y no el hecho que esté marcado o no por una hembra, sea su madre o una cabra ajena. No se puede descartar sin embargo, que olores del ambiente, incluso olores maternos, puedan proporcionar fuentes adicionales o alternativas que completan la firma olfatoria individual de la cría, conforme avanza el tiempo; dicha firma sería entonces constituida de una combinación o mosaico de olores individuales y del ambiente (Porter *et al.* 1994). Finalmente, en cabras y ovejas ambas especies queda claro que la estimulación vagino-cervical (EVC) es un factor importante de control de la memorización del olor del recién nacido. Una EVC realizada varias horas después del parto permite inducir la aceptación de una nueva cría en madres que ya han desarrollado un vínculo selectivo con su neonato (Kendrick *et al.* 1991; Romeyer *et al.* 1994b).

Aún si el reconocimiento olfatorio es el factor crítico para la aceptación de la cría a la ubre, no es el único mecanismo por el cual la madre identifica a su progenie. De hecho, se sabe que el olor del cordero es percibido por la madre solamente a distancias muy cortas (< 0.25 m) (Alexander and Shillito 1977b; Alexander 1978), por lo que es de esperarse que otros mecanismos de identificación actúen a mayores distancias. Recientemente se han encontrado resultados similares en la cabra (Gilling 2002).

Desde hace mucho tiempo se sabe que las ovejas son capaces de reconocer a su cría a distancia (Lindsay and Fletcher 1968). Varios estudios han mostrado que lo hacen por medio de la vista y del oído (Lindsay and Fletcher 1968; Alexander and Shillito 1977 a y b; Shillito-Walser 1978; Shillito-Walser *et al.* 1981). Incluso, madres a las que se les provoca la anosmia antes del parto son capaces de reconocer a su cría a pesar de no mostrar conducta maternal selectiva (Ferreira *et al.* 2000). Otros estudios (Alexander and Shillito 1977a; Kendrick 1994; Kendrick *et al.* 1995) en ovejas indican que la región de la cabeza del cordero tiene una importancia particular para su reconocimiento visual por la madre. Se ha estudiado el reconocimiento visual de los corderos coloreando distintas regiones del cuerpo de los corderos y observando la respuesta de sus madres. Cuando se pinta de negro la cabeza del cordero, en especial las órbitas de los ojos, las madres no los reconocen y sí lo hacían si éstas se mantienen normales y se pinta el resto del cuerpo (Alexander y Shillito, 1978). Los corderos sólo reconocen visualmente a su madre a partir de la primera a tercera semana de vida siendo antes mucho más lentos y cometiendo mucho menos errores (Alexander y Shillito 1977a). Además, por mucho tiempo se ha considerado que el reconocimiento visual y acústico necesitaba días o semanas para establecerse (Morgan *et al.* 1975); sin embargo, tanto en la oveja como en la cabra está ahora demostrado que las madres pueden discriminar entre su cría y un neonato ajeno sin la ayuda del olfato, desde las primeras 12 horas después del parto e incluso antes en algunos casos (Terrazas *et al.* 1999; Ferreira *et al.* 2000; Keller *et al.* 2003; Poindron *et al.* 2003a).

La reproducción de los ovinos es estacional y muchas veces la gestación y la lactancia coinciden con épocas del año en que las condiciones de alimentación son inadecuadas, si se depende solamente de recursos alimenticios naturales. Esta situación es

muy marcada en rebaños que son mantenidos en pastoreo, donde muchas veces no hay suficiente disponibilidad de alimento y la suplementación es deficiente. En estas condiciones los rebaños de ovinos sufren en alguna medida de un grado de subnutrición. De esta manera, se ha observado que sin suplementación las ovejas gestantes en pastoreo pueden perder hasta 85% de su grasa subcutánea durante la gestación y la lactancia (Russel *et al.* 1968; Russel *et al.* 1969). Los efectos de la nutrición durante la gestación sobre el desarrollo y crecimiento del feto dependen en gran medida del momento considerado del periodo de gestación. Al inicio de la gestación el crecimiento del feto es muy lento y sus necesidades nutritivas son bajas. En general, se admite que durante el primer mes de gestación, sólo niveles de alimentación extremos, es decir, excesivamente elevados o demasiado disminuidos, pueden reducir la supervivencia embrionaria o retrasar el crecimiento de los fetos, debido a una alteración del equilibrio hormonal progesterona/estrógenos que modifica la composición del fluido uterino (Martin, 2004). Durante el último tercio de la gestación el crecimiento del feto es muy rápido, su peso asciende a un 85% del peso al nacimiento (Robinson 1990; Robinson 1996). Las necesidades nutritivas aumentan considerablemente como consecuencia del crecimiento y desarrollo del útero grávido (feto y útero), desarrollo mamario y el aumento en la producción de calor que se produce en un animal gestante. En esta etapa de la gestación, la alimentación materna ejerce una gran influencia sobre el peso y vigor de los corderos al nacimiento. La concentración de glucosa sanguínea en la oveja (reservas de glucosa materna), durante el último tercio de gestación es el factor más importante para conseguir un óptimo desarrollo del feto y evitar la aparición de toxemia de la gestación. Al final de la gestación, una subalimentación disminuye el flujo sanguíneo al útero, la concentración

fetal de insulina e IGF-1 y perjudica el crecimiento y desarrollo del producto (Martin *et al.* 2004)

La desnutrición materna durante la gestación puede afectar tanto el peso de las madres, como el de las crías (Mellor 1983; Robinson *et al.* 1999), así como la incidencia de mortalidad en las crías (Waterhouse *et al.* 1992; Kleeman *et al.* 1993; Hinch *et al.* 1996). Corderos con bajo peso al nacimiento, especialmente aquellos de parto múltiple, tienen una alta incidencia de mortalidad comparado con corderos pesados (Scales *et al.* 1986), de la misma manera, aquellos corderos poco pesados tienen mayor riesgo de hipotermia al nacimiento (Moore *et al.* 1986; Clarke *et al.* 1997), esto debido a su menor superficie relativa en tamaño comparados con corderos pesados, lo cual implica menores reservas de tejido adiposo reduciéndose la capacidad termogénica (Robinson and Aitken 1985; Budge *et al.* 2000). La desnutrición maternal también está asociada a una reducción en el peso de la ubre y el desarrollo de la glándula mamaria (Mellor and Murray 1985; Mellor *et al.* 1987; Charismiadou *et al.* 2000), lo cual ocasiona una reducción en la producción de calostro (Mellor and Murray 1985; Hall *et al.* 1992; O'Doherty and Crosby 1996) y sobre el total de producción de leche (O'Doherty and Crosby 1996; Bizelis *et al.* 2000). Además la desnutrición materna está asociada con el atraso en el inicio de la lactancia (Mellor *et al.* 1987) y con una baja tasa de secreción de leche (Mellor *et al.* 1987; Hall *et al.* 1992). Además, los corderos que nacen con bajo peso tienen menor índice de supervivencia que los corderos que nacen con un peso adecuado al nacimiento. A largo plazo, el nivel de alimentación determina el peso vivo y la condición corporal de las ovejas, mientras que a corto plazo una mejora del nivel nutricional por un aumento del consumo o de la calidad de los suplementos alimenticios suministrados en el periodo de la cubrición (“flushing”) está relacionada con un aumento en la entrada de nutrientes a nivel

celular que estimulan la secreción de hormonas gonadotrópicas o bien actúan directamente sobre el ovario aumentando la producción de progesterona (Cox *et al.* 1987).

Por otro lado, se sabe que las crías de la mayoría de los mamíferos nacen con reservas limitadas de energía. Un factor importante que afecta su sobrevivencia es la capacidad de regular su temperatura, especialmente en especies altriciales. Además de ser una fuente de energía, el calostro provee inmunoglobulinas, especialmente en los ungulados, en los cuales se asegura la inmunidad pasiva. Por lo que, es de prioridad esencial, para la sobrevivencia del neonato, un temprano y rápido acceso a la ubre o al pezón (Hartsock and Graves 1976; Sawyer *et al.* 1977; Nowak *et al.* 1997b). Las madres primíparas frecuentemente muestran renuencia para amamantar a sus crías, pero esta situación es usualmente temporal y no tiene efectos negativos para la cría, sin embargo, cuando hay condiciones adversas como la malnutrición esta situación puede poner en riesgo la sobrevivencia de la camada (Coureaud *et al.* 2000).

Un retraso en el amamantamiento del cordero retrasa el desarrollo normal de su relación con la madre (Nowak *et al.* 1997b). La ingestión temprana del calostro desencadena mecanismos que facilitan el establecimiento del enlace maternal (Goursaud and Nowak 1999). El retraso en el acceso a la ubre, especialmente en mellizos, es en parte responsable de una alta incidencia de la pérdida del contacto madre-cría y una subsecuente muerte de las crías. Para apoyar esta hipótesis se ha demostrado el hecho de que los corderos mellizos que son capaces de reconocer a su madre a las 12 horas de vida, tienen mayor probabilidad de sobrevivir (Nowak and Lindsay 1992). Por lo que el establecimiento de un reconocimiento temprano de la madre puede ser vital para la cría. Es importante recalcar que un deterioro en la conducta materna al parto en la madre, debido quizá a una mala alimentación, trae como consecuencia efectos negativos en la habilidad

de las crías y en su probabilidad de sobrevivencia. En un estudio reciente se demostró que la suplementación energética en los últimos días de la gestación, a ovejas puede incrementar la producción de calostro al parto (Banchero *et al.* 2004a; Banchero *et al.* 2004b).

En estudios similares como los efectuados por Robledo en 2005 en cabras, se menciona que la desnutrición (70% de sus requerimientos aproximadamente) afecta tanto el peso de las madres como el de las crías, además de sugerir que esta subnutrición afecta el reconocimiento a distancia en las hembras dentro de las primeras 8 horas después del parto. Este mismo efecto fue observado en las crías de hembras desnutridas ya que tuvieron problemas para discriminar entre su madre y una ajena. Además, en estos estudios tanto los animales subnutridos como aquellos con todos sus requerimientos cubiertos son capaces de reconocerse mutuamente a las 24 horas.

El presente estudio tiene como objetivo estudiar los efectos de la subnutrición durante la segunda mitad de la gestación, sobre la capacidad de reconocimiento mutuo madre-cría en ovejas durante el primer día postparto.

IV.- REVISIÓN DE LITERATURA

COMPORTAMIENTO MATERNO EN OVEJAS

Principales elementos del etograma de las relaciones madre-cría en rumiantes

De manera muy general, las relaciones madre-cría en mamíferos se pueden dividir en tres tipos principales, dependiendo del grado de desarrollo de las crías al nacimiento, (González-Mariscal and Poindron 2002). Cuando el neonato está muy poco desarrollado (marsupiales, rata, ratón, conejo, gatos y perros), se habla de crías “altriciales”, y la madre abriga a su prole en una bolsa (marsupiales) ó en un nido (rata, ratón, coneja). Las crías son generalmente poco móviles, sin pelo, ciegas y sordas al nacer, además no tienen una buena regulación térmica. Al otro extremo se encuentran especies que dan luz a neonatos muy bien desarrollados del punto de vista sensorial y motor, lo cual, es el caso de los ungulados, aún si algunos sí construyen un nido (cerdos). Todos los rumiantes pertenecen a esa clase en la cual los neonatos son “precoces”, ya que son muy activos desde el nacimiento y capaces de levantarse y caminar en menos de una hora después de nacidos y que tienen cierta autonomía térmica. Sin embargo, los neonatos precoces se pueden dividir en dos tipos, dependiendo de su conducta inicial: en algunas especies la cría empieza de inmediato a seguir su madre cuando ella deja el lugar de parto. Los corderos son un ejemplo claro de ese tipo de relación, por lo cual se les califica como “seguidores”. Al contrario, en otras especies, por ejemplo los caprinos y los ciervos, después de los primeros amamantamientos los neonatos no siguen a su madre cuando ella se aleja, sino más bien se esconden y esperan su regreso, y por eso se les considera “escondedizos”. Los primates ocupan un lugar intermedio, ya que los neonatos son generalmente más desarrollados sensorialmente que las crías altriciales, pero tienen poca autonomía motora.

Se aferran al pelo de su madre, quien les acarrea por varias semanas, hasta que tengan suficiente autonomía motora (Poindron *et al.* 2003b).

Existen otros elementos conductuales característicos del perfil maternal de las hembras de mamíferos que también existen en rumiantes: la hembra generalmente muestra una reducción de su tendencia gregaria y se aísla antes de parir (Poindron *et al.* 1997; Poindron *et al.* 1998; González-Mariscal and Poindron 2002). Ese aislamiento del resto del grupo social probablemente facilita el establecimiento de un vínculo selectivo entre la madre y el recién nacido, lo cual es un elemento muy característico de la relación madre-cría en ovejas y cabras. En menos de dos horas la madre aprende a reconocer a su neonato y entonces rechaza frecuentemente de manera agresiva a cualquier otra cría que intenta amamantarse. De la misma manera, el neonato aprende a reconocer a su madre en aproximadamente 12 horas, dirigiendo entonces sus intentos de succión preferencialmente hacia ella (Poindron *et al.* 2003b).

Poco antes del parto, aproximadamente cuando empiezan las contracciones, la conducta maternal aparece de manera repentina: la hembra empieza a emitir balidos altos y bajos, rasca el suelo, lame el líquido amniótico en el suelo, e incluso puede mostrar conducta maternal si hay corderos ajenos presentes. Después del nacimiento, la madre emite principalmente balidos de baja intensidad, lame el neonato y lo acepta a la ubre desde sus primeros intentos de succión. Por su parte, la cría rápidamente empieza a emitir vocalizaciones, intenta levantarse dentro de pocos minutos, lográndolo en menos de media hora, en la mayoría de los casos, al mismo tiempo que explora el cuerpo maternal en una actividad típica de búsqueda de la ubre. El primer amamantamiento ocurre por lo general en los primeros sesenta minutos de vida, esto varía dependiendo de la vitalidad del neonato, el tamaño de la camada y la raza. Durante esas primeras horas de intensa

interacción, la madre y el neonato mantienen un contacto muy estrecho, y cualquier separación espacial induce repuestas de agitación y emisión de balidos altos de parte de ambos animales. En conjunto, la presencia del lamido del neonato, la emisión de balidos de baja intensidad (balidos bajos) y la aceptación a la ubre son índices confiables de la presencia de una conducta materna adecuada al momento del parto. Además, después de 60 a 120 minutos, el rechazo de crías ajenas por parte de la madre es la indicación que ya está bien establecido el vínculo maternal selectivo. Finalmente, una fuerte respuesta de agitación a la separación entre la madre y su prole con emisión de balidos de alta intensidad y actividad motora alta tanto de parte de la madre como de la cría, es una indicación adicional de una buena vinculación, especialmente en ovejas, dada la conducta seguidora del cordero (Poindron *et al.* 2003b).

Características generales de la conducta maternal en la oveja

La conducta maternal aparece en todas las ovejas en un tiempo muy específico de su vida, sólo al parto. Este comportamiento depende de una compleja interacción entre la madre y la cría, que toma lugar en el sitio del parto, durante el primer día y, necesita de una dramática serie de cambios conductuales en la madre alrededor del parto o antes del mismo (Nowak 1996; Poindron *et al.* 1997).

En contraste con lo que ocurre en algunas especies de roedores y algunos primates, en que la presencia de una cría puede desplegar conducta maternal espontánea (Bridges *et al.* 1972; Gandelman 1972; Fleming and Rosenblatt 1974; Bridges 1975 and 1977), sólo una proporción muy baja de ovejas no gestantes, presentan conducta maternal espontánea en presencia de un cordero. Esta receptividad se muestra en alrededor del 20% de las ovejas en estro, está ausente durante la mayor parte de la gestación y comienza a

presentarse a partir del día 135 de gestación, es sólo en las últimas horas que preceden al parto que las ovejas muestran interés hacia los corderos recién nacidos (Arnold and Morgan 1975; Poindron and Le Neindre 1980). En la oveja, la motivación maternal es temporal y depende estrictamente de los cambios fisiológicos, hormonales y sensoriales que ocurren en la gestación tardía y con el parto mismo. Ésta es una característica intrínseca de la maternidad de la oveja (Le Neindre *et al.* 1979; Krehbiel *et al.* 1987b; Kendrick and Keverne 1991; Lévy *et al.* 1996).

Conducta antes del parto

Las cualidades sociales de los ovinos, posiblemente, fueron predominantes para su domesticación. Estos ungulados son animales gregarios que en condiciones de pastoreo se mueven largas distancias, en busca de agua y alimento. En estado salvaje o doméstico viven en rebaños bien organizados, formados en su mayoría, por ovejas adultas y sus crías lactantes. La organización matriarcal, también puede incluir animales jóvenes de ambos sexos antes de la etapa reproductiva. Los machos adultos se introducen por periodos cortos durante el apareamiento y permanecen cerca del rebaño como uno o varios subgrupos. El inicio del ciclo reproductivo en la mayoría de las razas depende de la disminución del fotoperiodo, por lo que los nacimientos se concentran en una época definida (Lindsay 1988; Lynch *et al.* 1992b and a).

Los miembros de un rebaño forman lazos sociales muy fuertes, por lo que la separación o el aislamiento de un individuo provoca la manifestación de conductas características de agitación como vocalizaciones de alta frecuencia, el aumento de la actividad locomotriz y de las eliminaciones (micción y defecación) (Price and Thos 1980; Niezgoda *et al.* 1987; Romeyer and Bouissou 1992). Conductualmente se puede describir a un ovino como un animal gregario, altamente perturbado cuando se le aísla del rebaño, y

rápidamente se pone en alerta ante la presencia de un hombre o un perro (Lynch *et al.* 1992b; Nowak 1996). Además, las ovejas secas (no gestantes y no lactantes) muestran indiferencia y algunas veces agresión ante la presencia de un cordero (Nowak 1996). Sin embargo, al parto, las ovejas muestran un cambio en su conducta social, que se observa como una tendencia a separarse o aislarse del rebaño para buscar un sitio protegido y confortable donde parir y permanecer con su cordero (Poindron *et al.* 2003b).

En los ovinos salvajes (rocky mountain, big horn, soay, mouflon), la oveja próxima a parir se separa y aísla por ella misma. La hembra busca lugares de difícil acceso, en barrancas o grietas de la tierra, en donde pare y permanece oculta para proteger a su cría. En estos lugares permanece en aislamiento por varios días después del parto (Herscher *et al.* 1963; Shackleton and Shank 1984). Este periodo permite que la oveja y el cordero recién nacido consoliden el vínculo afiliativo, sin la interferencia de otras hembras. Se ha propuesto que el aislamiento alrededor del parto, también podría servir para reducir la depredación y las muertes neonatales por las inclemencias del clima (Grubb 1974; Arnold and Dudzinski 1978).

En la oveja doméstica, también la hembra parturienta tiene una tendencia a aislarse alrededor del parto. El aislamiento preparto fue descrito por Fraser en 1926, en ovejas de la raza Cheviot y Oxford, pero existen reportes de aislamiento preparto en una gran variedad de razas. Sin embargo, no todas las razas presentan el mismo grado de aislamiento. Los resultados de las observaciones de la conducta de aislamiento en la raza Merino son inconsistentes. Por ejemplo, se ha reportado que la raza Merino muestra una baja preferencia para parir en aislamiento, Stevens *et al.* (1981) encontraron que en esta raza, sólo el 10% de las ovejas se aíslan para parir, mientras que el 90% pare en el sitio donde estaba pastoreando el rebaño y sólo el 2% de los nacimientos ocurren fuera del

mismo. En otros experimentos realizados con la misma raza, aproximadamente el 50% de las ovejas se aíslan por sí mismas y buscan un sitio donde parir. Más aún, mostraron preferencias por los mismos sitios en pariciones posteriores (Alexander *et al.* 1990). En lo anterior se debe considerar que las condiciones y el tamaño de los potreros donde se realizaron las observaciones fueron muy diversas. En los últimos experimentos, los potreros tenían fallas topográficas con árboles y rocas, que permitían que las ovejas se aíslaran con mayor facilidad al parto (Stevens *et al.* 1981).

Por su parte, Arnold y Morgan (1975) observaron en potreros de dos a cuatro hectáreas que el 64% de las hembras antes del parto mostraban uno o la combinación de los siguientes signos conductuales; inquietud, aumento de la actividad locomotriz y las vocalizaciones, así como el aislamiento y la búsqueda de un sitio donde protegerse para parir. Las ovejas presentaban estas conductas en un tiempo que variaba de once horas hasta nueve minutos, antes del parto. En este estudio, menos de la mitad de las ovejas se aíslaron por sí mismas para parir, el 34% parió dentro del rebaño, y cuando este se movía sólo el 20% de las mismas se quedaban en el sitio de parto. Otra observación interesante fue que la mayoría de las ovejas (73%) parían en el sitio donde se les rompía la bolsa amniótica, y al menos un 63% permaneció en el sitio donde comenzó la labor. El 21% desplegó interés por el cordero de otra oveja antes del nacimiento del suyo, sobre todo en las últimas 2 horas (Arnold and Morgan 1975).

En otro estudio realizado en potreros más grandes, uno de 30 hectáreas con el 48% de la superficie cubierta con arbustos y otro de 12 hectáreas, pero sólo con el 7% con arbustos, se observó el aislamiento activo en ovejas de la raza Lacaune, por lo menos 12 horas antes del parto en áreas abiertas y 6 horas antes, en el potrero pequeño. Independientemente del potrero, el 74% de las ovejas se aíslaron activamente antes del

parto. En el potrero pequeño, se aisló el 48% de las ovejas en forma activa y el 2% lo realizó de una forma pasiva. El periodo de aislamiento, en el potrero más grande se presentó entre las 24 y 12 horas antes del parto, y en el pequeño raramente excedió las 6 horas. La mayoría de las ovejas que parieron permanecieron aisladas entre 6 y 48 horas después del parto (Lécrivain and Janeau 1987).

La conducta de aislamiento también se afecta por la experiencia materna. Lécrivain y Janeau (1987) encontraron que el 81% de las ovejas que se aislaron para parir fueron multíparas (81%) y menos de la mitad de las ovejas primíparas lo hicieron (42%). De igual forma, el 75% de las ovejas multíparas se aisló activamente, contra el 25% de las primíparas. Sin embargo, el tiempo que permanecieron aisladas no varió, en relación al número de partos previos (Lécrivain and Janeau 1987).

El sitio que una oveja selecciona para realizar el parto tiene relación con la topografía del lugar donde este ocurre. Sin embargo, las preferencias por los lugares para parir también están relacionados con la raza estudiada. Alexander *et al.* (1990) reportaron las preferencias por los sitios de parto de las ovejas Merino y algunas razas británicas durante cinco temporadas de pariciones y en 34 potreros diferentes. En dicho estudio se concluyó que las ovejas Merino parieron con un patrón aleatorio, pero preferían las áreas elevadas de los potreros, mientras que las razas británicas (Suffolk, Cheviot Wels Mountain, Scottish Blackface) preferían las áreas de los cercos de los potreros (Alexander *et al.* 1990).

En otras observaciones, con ovejas Merino Boorola, se encontró que el 44% de los animales parieron en áreas abiertas, 32% en áreas con sombra y el 23% cerca de objetos verticales como pacas de alimento. Aunque, cuando se combinaban estas dos últimas áreas y se comparaban con el área abierta, no había diferencia (Yamin *et al.* 1995).

En sitios que no tienen resguardos naturales o artificiales, los partos se distribuyen en todo el lugar, aunque sí existe alguna pequeña elevación, las ovejas la utilizan para parir. En los valles y colinas se ha observado que los partos ocurren muy cerca de las líneas divisorias y a lo largo de las colinas (Lynch *et al.* 1992a). En otro rebaño de 130 ovejas Merino próximas al parto y mantenidas en un cobertizo, se encontró que la mayoría de ellas se aislaban para parir y permanecían así por uno o dos días. Los sitios más seleccionados para parir, fueron las esquinas del cobertizo y mostraron menor preferencia por el centro de la construcción (Bray and Wodzika-Tomaszewska 1974).

En confinamiento, también se reportó que cerca del 41% de las ovejas se separó del rebaño cuando disponían de sitios especiales para parir como pequeños cubículos (Gonyou and Stookey 1985). Las ovejas que se habían expuesto con anterioridad a este sistema, en otros partos, los utilizaban en mayor grado. Las ovejas que parieron en los cubículos, permanecieron más tiempo en el sitio de parto y se separaron menos de sus corderos. Estos autores consideran que el contacto visual con su rebaño, no es importante para la oveja parturienta, puesto que éstas, utilizaron por igual los cubículos de paredes sólidas que los de rejas. Las ovejas que parieron en los cubículos tuvieron menos interferencias por otras ovejas y pudieron permanecer más cerca de sus corderos.

El confinamiento de las ovejas a un corral puede proveer protección contra los elementos del clima, aunque incrementa la probabilidad de robos de corderos por otras ovejas parturientas. En los partos múltiples la interferencia de otras ovejas próximas a parir puede resultar en la separación y pérdida de una de las crías cuando la madre está pariendo otro cordero (Gonyou and Stookey 1987).

La congregación de ovejas en áreas específicas para parir, probablemente está influenciada por los líquidos fetales de las ovejas recién paridas, que son atractivos para

las ovejas próximas al parto (Arnold and Morgan 1975; Poindron and Le Neindre 1980; Alexander 1988). La cantidad de tiempo que las ovejas permanecen en el sitio donde se llevó a cabo el parto varía dependiendo de la raza, de la experiencia materna y del tamaño de la camada (Alexander *et al.* 1983; Stevens *et al.* 1984; Lécivain and Janeau 1987). El tiempo de permanencia no es tan importante en ovejas con una sola cría, pero es crítico en las ovejas que tienen gemelos o camadas múltiples, así como para las primerizas (Stevens *et al.* 1982; Alexander 1984; Poindron *et al.* 1984). La proporción de ovejas que se separan de su cría está influenciada por la cantidad de tiempo que permanece la oveja alrededor de los 20m del sitio donde se realizó el parto (Alexander *et al.* 1983).

Las ovejas, usualmente comienzan a moverse del sitio de parto 2 a 4 horas después del nacimiento. Aunque, en algunos casos esto puede tomar más tiempo, dependiendo de la disponibilidad de alimento y de lo confortable del lugar (Poindron *et al.* 1993).

En términos generales, la variación en las observaciones del aislamiento de la oveja parturienta, pueden deberse a un gran número de factores como la raza y la experiencia materna. Aunque, también tienen una marcada influencia, la topografía y el tamaño del lugar, las condiciones climáticas y la densidad de animales por unidad de superficie. Por un lado, en pocos trabajos se ha medido de una forma cuantitativa, si la oveja se aparta o se mueve hacia otro sitio diferente del lugar donde permanecen con su rebaño, cuando se acerca el parto. Por otro lado, tampoco se sabe si es la incapacidad física por el proceso mismo del parto o la inmovilidad del cordero recién nacido lo que impide que la oveja siga a sus compañeras (Stevens *et al.* 1981).

Por otra parte, la separación o el aislamiento del rebaño al momento del parto, en una especie en que los vínculos sociales son tan fuertes entre los conspecíficos, podría suponer la necesidad de una disminución en la conducta gregaria hacia sus conspecíficos.

Poindron *et al.* (1994) demostraron en ovejas lactantes, 24h después del parto que el vínculo exclusivo que se forma entre la oveja y la cría después del nacimiento, es acompañado de una disminución en la conducta gregaria. Cuando una oveja y su cría son separadas del resto de sus compañeras adultas, la madre no muestra ningún signo de agitación ante el aislamiento social, mientras permanezca con su cría. En contraste, en el mismo estudio las ovejas secas cuando son aisladas, muestran una gran agitación. Por el contrario, cuando la oveja es separada de su cordero, esta reacciona con los signos conductuales característicos de un animal en aislamiento. Más aún, la presencia de otras compañeras adultas no sustituye socialmente la falta de su cordero (Poindron *et al.* 1994).

La conducta maternal de la oveja hacia el cordero se caracteriza por varias conductas típicas que se presentan incluso antes del nacimiento. La atracción por el líquido amniótico emerge pocas horas antes del parto y representa un buen ejemplo del cambio en la motivación conductual de la oveja. En otras etapas fisiológicas del ciclo reproductivo, el consumo de estos fluidos resulta muy repulsivo (Lévy *et al.* 1983). La atracción mayor ocurre después de la expulsión del feto, y se pierde en las cuatro horas siguientes (Lévy *et al.* 1983; Lévy and Poindron 1987a; Arnould *et al.* 1991).

La oveja muy cerca del parto, olfatea y consume ávidamente el líquido de otras ovejas parturientas, pero inmediatamente después de la expulsión del feto la hembra parturienta consume sus fluidos amnióticos, así como las membranas placentarias. El interés por un neonato, también puede ser observado, particularmente, durante las últimas 12 horas que preceden al parto. En esta etapa, la oveja periparturienta puede limpiar y cuidar la cría de otra hembra recién parida (Poindron and Le Neindre 1980).

La atracción por el líquido amniótico al parto juega un papel determinante sobre la conducta de aceptación del cordero por parte de la madre. La limpieza del neonato por su

madre depende de la presencia del líquido amniótico. En estudios en los cuales el cordero se lavó inmediatamente después del nacimiento, la madre fue incapaz de limpiarlo, pero además mostró conductas agresivas hacia él, y no le permitió que se amamantara (Lévy and Poindron 1987b). Mas aún, cuando un grupo de corderos secos fueron bañados con líquido amniótico, el porcentaje de aceptación a la ubre se incrementó, en contraste a lo ocurrido cuando cuando los corderos fueron presentados secos (Lévy and Poindron 1984).

Los fluidos amnióticos sobre el cordero incrementan de manera significativa la atención recibida por la madre. El tiempo de lamido, el número de balidos bajos y el porcentaje de aceptación a la ubre se elevan cuando el cordero presenta líquido amniótico. El líquido amniótico sobre el cordero es un potente inductor de la conducta materna en ovejas sin experiencia maternal, porque permite el contacto de la madre hacia el cordero. En las ovejas múltiparas, el fluido amniótico también tiene un papel facilitador de la conducta materna, aunque otras informaciones sensoriales pueden sustituir esta vía (Lévy and Poindron 1987a).

La conducta de repulsión o atracción hacia el líquido amniótico por parte de la oveja depende principalmente de las vías olfatorias (Lévy *et al.* 1990b; Arnould *et al.* 1991). Cuando las ovejas pierden la capacidad de olerlo, por ejemplo, por la destrucción de la mucosa olfatoria con sulfato de zinc (anosmia), estas no muestran ninguna repulsión o atracción por él, en ninguna etapa fisiológica (Lévy and Poindron 1987b). Más aún, la atracción por el líquido amniótico parece tener un componente característico de especie. En un estudio en el que se ofreció líquido amniótico de otras especies, las ovejas lo rechazaron en cualquier etapa fisiológica, incluyendo el parto cuando se trataba de líquido amniótico de hembras bovinas, aunque en el caso de líquido amniótico de cabra, éste no

fue repulsivo para las ovejas, pero sólo lo consumieron por muy poco tiempo (Arnould *et al.* 1991).

Conducta al parto

Además de consumir líquido amniótico y limpiar a su cría, la oveja emite vocalizaciones (balidos) de baja frecuencia que son distintivos de las hembras maternas (Dwyer *et al.* 1998). También realizan movimientos de rascado sobre la cría, cuya finalidad parece ser la de estimularlo a que se levante y busque la ubre (Shillito and Hoyland 1971). Así mismo la oveja estimula al cordero con pequeños topes para que se mueva y se dirija hacia la ubre, esto ocurre por lo regular en la primera hora postparto. Al mismo tiempo, la madre asume una posición de arqueamiento del tren posterior que ayuda a que el cordero encuentre la ubre. El amamantamiento ocurre casi siempre de manera que la madre y la cría queden en una posición paralela, con la parte posterior del cordero hacia la cabeza de la oveja, esto permite que lo pueda identificar mediante el olfateo y el lamido, principalmente de la región ano-genital (Poindron 1974; Vince 1992).

El establecimiento del vínculo selectivo en las primeras horas después del parto, representa una de las principales características de la conducta maternal de la oveja en relación a otros mamíferos (Lévy *et al.* 1991). Al tratarse de una especie con reproducción estacional, este vínculo se convierte en una estrategia de sobrevivencia, originando que los nacimientos se agrupen y muchas ovejas amamanten corderos de la misma edad en un tiempo corto.

La oveja es capaz de reconocer a su neonato dentro de las primeras dos horas postparto en la mayoría de los casos, e incluso en menos tiempo de acuerdo a algunos

estudios (Smith *et al.* 1966; Poindron and Le Neindre 1980). El aprendizaje de la identidad o firma olfatoria individual del neonato juega un papel primordial para que la oveja permita el amamantamiento sólo a su cordero. Se ha observado que las ovejas rechazan con conductas agresivas una cría ajena, después de 30 a 120 minutos de contacto con su propia cría (Poindron and Le Neindre 1980; Keverne *et al.* 1983; Porter *et al.* 1991; Lévy *et al.* 1996). Sin embargo, en ovejas en las que se les induce anosmia antes del parto, este vínculo selectivo con su cría no se desarrolla. Estas hembras se mantienen maternales, pero permiten que se amamante cualquier cría ajena, durante la lactancia (Bouissou 1968; Morgan *et al.* 1975; Poindron 1976a).

El cordero por su parte desarrollará conductas que incrementen su oportunidad de éxito para alcanzar la ubre y amamantarse. Cuando una cría está con su madre, primero pasa enfrente de ella para que lo pueda olfatear. Cuando intenta succionar de una madre ajena, la cría tratará de succionar por atrás de la oveja, al mismo tiempo que la cría propia está succionando (Poindron 1976b).

El periodo sensible

La conducta maternal aparece en todas las ovejas en un tiempo muy específico de su ciclo reproductivo: el parto. En ovejas no gestantes, una proporción muy baja (20%) presenta conducta maternal espontánea durante el estro en presencia de un cordero. Durante la gestación se observa en algunas ovejas a partir del día 135 y es sólo en las últimas horas que preceden al parto y con el parto mismo que las ovejas muestran interés hacia los corderos recién nacidos (Arnold and Morgan 1975; Poindron and Le Neindre 1980).

Durante el despliegue de la conducta materna después del parto, la presencia del recién nacido es esencial para el desarrollo y mantenimiento de la maternidad. Cuando se

separa al cordero de la madre por un periodo de cuatro horas, la mitad de las madres tienen disturbios en la expresión de su conducta maternal. Luego de 12 horas de separación, el 75% de las ovejas rechazan a su cordero. Por otro lado, 4 ó 24 horas de contacto entre el cordero y su madre después del parto, seguido de un periodo de separación de 24 horas, son suficientes para mantener la conducta maternal (Poindron *et al.* 1979). Por el contrario, al parto, la remoción del neonato resulta en una pérdida rápida de la conducta materna, a diferencia de lo que ocurre si la oveja parturienta inicialmente tiene, al menos cinco minutos de contacto con su cría (Poindron *et al.* 1979).

La receptividad de la madre hacia el cordero es máxima en las primeras horas después del parto y se pierde rápidamente en las horas posteriores. En este periodo, la madre puede aceptar cualquier cordero que se le presente. Es durante este lapso, llamado periodo sensible o crítico, que la oveja aprende a reconocer y seleccionar a su cordero y rechazar agresivamente a otras crías. Este vínculo filiativo y selectivo de la oveja con su cría se establece en las dos primeras horas después del nacimiento. Es a partir de este momento que la oveja sólo permite el amamantamiento de su cría y rechaza a las crías de otras ovejas que intentan acercarse a la ubre para alimentarse (Poindron *et al.* 1993; Poindron *et al.* 1994).

Establecimiento del vínculo maternal selectivo y del reconocimiento de la cría

Al momento mismo del parto, las ovejas y cabras parturientas generalmente aceptan cualquier recién nacido que se les ofrezca (Poindron *et al.* 1980a; Romeyer and Poindron 1992; Keller *et al.* 2003). Sin embargo, después de poco tiempo (30 a 120 minutos) la gran mayoría de las madres rechaza cualquier cría con la cual no han tenido interacciones y amamantan exclusivamente a su propia cría. Ese amamantamiento exclusivo se conoce como “selectividad materna” y depende del reconocimiento olfatorio

del neonato por su madre. Tanto en ovejas como en cabras, la supresión de la percepción olfatoria en la hembra antes del parto previene el establecimiento de una conducta maternal selectiva (Bouissou 1968; Poindron 1976a and b; Romeyer *et al.* 1994a; Hernandez *et al.* 2001; Hernandez *et al.* 2002). Aunque se ha sugerido recientemente que ese reconocimiento depende del sistema olfatorio accesorio (Booth and Katz 2000), eso parece poco probable (Lévy *et al.* 1995b). También han existido discrepancias en cuanto a las fuentes de los olores que sirven de base para el reconocimiento olfatorio de la cría entre estudios en ovejas y en cabras. En ovejas, varios resultados indican que se trata de un olor individual propio del cordero relacionado con las características genéticas únicas de cada animal. Gemelos dizigóticos tienen firmas olfatorias individuales diferentes, mientras que gemelos monoigóticos tienen firmas más similares. Por otro lado, en cabras (Gubernick *et al.* 1979; Gubernick 1980 and 1981) se ha sugerido que la madre transmite su propio olor a sus crías, por el lamido y el amamantamiento, aceptando entonces crías que están marcadas con su propio olor o que no están marcadas, y rechazando cabritos marcados por el olor de otras madres. Sin embargo, es probable que esos resultados dependan mucho de las condiciones experimentales muy particulares utilizadas en esos últimos estudios (contacto madre-cría inicial muy corto, seguido por un periodo de separación de una hora antes de la prueba). Otros estudios por Romeyer *et al.* (1993) han mostrado que en realidad, si los animales se estudian en un contexto “normal” de interacción madre-cabrito ininterrumpida antes de la prueba, es el olor individual del neonato el cual es el elemento determinante para su aceptación por la madre, y no el hecho que esté marcado o no por una hembra, sea su madre o una cabra ajena (Romeyer *et al.* 1993). Sin embargo, no se puede descartar que olores del ambiente, incluso olores maternos, puedan proporcionar fuentes adicionales o alternativas que completan la firma

olfatoria individual de la cría, conforme avanza el tiempo, que sería entonces constituida de una combinación o mosaico de olores individuales y del ambiente (Porter *et al.* 1994). Finalmente, en ambas especies, queda claro que la EVC es un factor importante de control de la memorización del olor del recién nacido. Una EVC realizada varias horas después del parto permite inducir la aceptación de una nueva cría en madres que ya han desarrollado un vínculo selectivo con su neonato (Kendrick *et al.* 1991; Romeyer *et al.* 1994b).

Aún si el reconocimiento olfatorio es el factor crítico para la aceptación de la cría a la ubre, no es el único mecanismo por lo cual la madre identifica a su progenie. De hecho, algunos estudios (Alexander and Shillito 1977b; Alexander 1978) han mostrado que el olor del cordero es percibido por la madre solamente a distancias muy cortas (< 0.25 m). Recientemente, resultados similares han sido reportados en la cabra (Poindron *et al.* 2003a). Desde hace mucho tiempo, se sabe que las ovejas son capaces de reconocer a su cría a distancia (Lindsay and Fletcher 1968). Varios estudios han mostrado que lo hacen por medio de la vista y del oído (Lindsay and Fletcher 1968; Alexander and Shillito 1977 b y a; Shillito-Walser 1978; Shillito-Walser *et al.* 1981). Incluso madres anósmicas desde antes del parto, son capaces de reconocer a su cría a pesar de no mostrar conducta maternal selectiva (Ferreira *et al.* 2000), y la situación es similar en cabras (Poindron *et al.* 2003a). Estudios de Alexander y Shillito y Kendrick (Alexander and Shillito 1977a; Kendrick 1994; Kendrick *et al.* 1995) en ovejas indican que la región de la cabeza del cordero tiene una importancia particular para su reconocimiento visual por la madre. Por mucho tiempo, se ha considerado que el reconocimiento visual y acústico necesitaba días o semanas para establecerse (Morgan *et al.* 1975). Sin embargo, tanto en la oveja como en la cabra está ahora demostrado que las madres pueden discriminar entre su cría y un

neonato ajeno sin la ayuda del olfato, desde las primeras 12 horas después del parto e incluso antes en algunos casos (Terrazas *et al.* 1999; Keller *et al.* 2003; Poindron *et al.* 2003a).

Así, en ovejas y cabras existen dos sistemas de reconocimiento de la cría que tienen una función diferente. Por un lado, el sistema de reconocimiento olfatorio se establece muy rápidamente, siendo funcional en menos de una hora en la mayoría de madres (Keller *et al.* 2003), pero sirve solamente a distancias muy cortas. Por otra parte existe un sistema de reconocimiento visual y acústico que permite el reconocimiento de la cría a distancias un poco mayores y que es funcional dentro de unas horas. Sin embargo, cabe señalar que aún por ese segundo sistema, la madre todavía no es capaz de reconocer a su cría a distancias superiores a algunos metros el primer día postparto, dado que a una distancia de 10 metros la primera elección de la madre es generalmente al azar (Terrazas *et al.* 1999; Ferreira *et al.* 2000; Poindron *et al.* 2003a).

Control fisiológico de la maternidad

El parto inicia la cascada de eventos endocrinos neurobiológicos y sensoriales que despliegan la conducta materna, dicha cascada culmina con el reconocimiento y amamantamiento de la cría, formándose un vínculo afiliativo exclusivo con ella. A su vez, esto conduce a un proceso de maduración neuronal de las vías olfatorias que permanece y facilita en los subsecuentes partos la emergencia de la conducta maternal (Kendrick *et al.* 1992a; Keverne *et al.* 1993; Lévy *et al.* 1993).

Cambios endocrinos al final de la gestación y al parto. Su relación con el despliegue de la conducta materna

Durante las últimas 72-48 horas de la preñez de la oveja, ocurren cambios dramáticos en el metabolismo de los esteroides placentarios que trae consigo una

declinación abrupta de la concentración de progesterona y un marcado incremento en la producción de estrógenos que alcanzan su pico máximo justo antes del parto (Chamley *et al.* 1973). La alteración resultante en el ratio progesterona - estrógenos es importante en los mecanismos concernientes con la labor y el parto (Bedford *et al.* 1972; Liggins *et al.* 1977). Específicamente, este cambio estimula en el útero la síntesis de prostaglandinas que promueven las contracciones uterinas y la apertura del cervix sobre todo en los últimos tres días (Liggins *et al.* 1972; Rawlings and Ward 1972).

Los cambios en el metabolismo de los esteroides placentarios, son estimulados por el cortisol fetal que comienza a elevarse en los últimos 11-20 días de gestación, que activa la síntesis de las enzimas, 17 alpha hidroxilasa, C-17, 20 liasa y de la aromatasas, en los últimos días de la gestación (Anderson *et al.* 1975; France *et al.* 1988). Las concentraciones plasmáticas de cortisol en la madre no incrementan hasta 1-2 días antes del parto y presumiblemente reflejan el estrés de la labor. Los niveles de cortisol permanecen en concentraciones altas en la oveja, hasta de 24 a 48 horas después del parto (Chamley *et al.* 1973; McMillen *et al.* 1986). Se considera que la progesterona en la placenta puede actuar como un antagonista de los glucocorticoides, protegiendo al feto contra una inapropiada inducción prematura del parto por elevados niveles de glucocorticoides en la circulación maternal (Flint and Burton 1984). La hormona ACTH también se incrementa al final de la gestación. La reducción en la eficacia de la retroalimentación negativa del cortisol sobre la ACTH puede permitir que se mantenga el pico de secreción de cortisol que es responsable para la estimulación del parto en esta especie (Wood 1988). También se ha sugerido que puede haber estimulación de la hipófisis fetal que sobre estimula a la misma ACTH y esto puede incluir la secreción de CRH de la placenta materna.

Otras hormonas, como la prolactina aumentan el último día de gestación (Chamley *et al.* 1973; Poindron and Le Neindre 1979 and 1980), y un pico en las concentraciones de androstenediona y testosterona también, preceden al parto (Steele *et al.* 1976). Por su parte la producción de prostaglandinas es mayor en los últimos tres días (Fredriksson 1985; Currie *et al.* 1988).

Los niveles plasmáticos de oxitocina en la oveja son estrictamente asociados al parto. El feto durante su expulsión, ejerce una fuerte estimulación genital sobre el canal de parto, lo que origina la liberación masiva de oxitocina de la neurohipófisis hacia la periferia, fenómeno que se conoce como reflejo de Ferguson. La arginina-vasopresina, un péptido relacionado estrechamente con la oxitocina, también se ha detectado en la circulación sanguínea durante el parto, aunque en niveles muy pequeños (Kendrick *et al.* 1991).

La evidencia de que los esteroides al parto juegan un papel importante en el despliegue de la conducta materna, particularmente los estrógenos, queda de manifiesto con los trabajos en los cuales: La aceptación de un cordero en ovejas no parturientas sólo ocurre cuando los estrógenos están en su nivel más alto como en el periodo de estro o en los últimos días de gestación (Poindron and Le Neindre 1980), el tratamiento combinado de progesterona y estradiol en ovejas no gestantes y no lactantes induce respuestas maternas en alrededor del 50% de las ovejas tratadas (Le Neindre *et al.* 1979; Poindron *et al.* 1979). Cuando estos esteroides son administrados en forma separada, la progesterona sólo determina una respuesta maternal en el 45% de los animales tratados mientras que el estradiol determina una respuesta en el 80% de la respuesta maternal. Por otro lado, la administración de estradiol antes del parto, permite mantener la conducta maternal en ausencia del recién nacido hasta por 24 horas (Poindron and Le Neindre 1979). A pesar de

que las dosis altas de estradiol, al igual que en el parto, inducen una liberación de prolactina, su papel en el despliegue de la conducta materna no se ha podido asociar (Poindron *et al.* 1980b). Por último, el efecto de la estimulación vagino-cervical sobre la respuesta maternal en ovejas no gestantes sólo es posible en ovejas tratadas con estrógenos o estrógenos y progesterona (Poindron *et al.* 1986; Kendrick and Keverne 1991). Estos trabajos, en conjunto permitieron revelar el papel facilitador del estradiol sobre la conducta materna.

Importancia de la estimulación genital en el despliegue de la conducta materna.

La estimulación que ejerce el feto sobre las paredes del cervix y la vagina en el parto se ha caracterizado como uno de los eventos más importantes que genera los cambios a nivel cerebral que conllevan al despliegue de la conducta materna. En ovejas no gestantes con un tratamiento previo de progesterona-estrógenos, un 80% de las mismas presentó conducta maternal después de estimulación vagino-cervical por un periodo de 5 minutos, contra el 20% que respondieron maternalmente cuando no se realizó la estimulación vaginal (Keverne *et al.* 1993). Por otro lado, (Krehbiel *et al.* 1987a) confirmaron la importancia de la estimulación genital, para el despliegue de la conducta maternal en la oveja, impidiendo la estimulación natural de la vagina y el útero por la expulsión del feto, con la aplicación de anestesia epidural. Estos resultados se confirmaron después en trabajos con otras razas administrando dosis bajas de estradiol o en ovejas en estro (Poindron *et al.* 1988; Kendrick and Keverne 1991; Kendrick *et al.* 1992c). Rubianes (1992) por su parte mostró que la estimulación vagino-cervical de las ovejas durante el estro, significativamente, disminuye la aversión hacia el líquido amniótico de las ovejas no parturientas. Estos resultados están en concordancia con la hipótesis de que la facilitación

del comportamiento maternal en ovejas en estro es un proceso parecido al que ocurre en el parto (Poindron *et al.* 1980a).

La estimulación vagino-cervical, no solamente aumenta el número de ovejas maternas después del tratamiento con esteroides, sino que despliega una conducta maternal más completa porque aumenta el número de lamidos, balidos bajos y aceptaciones a la ubre y disminuye la conducta agresiva hacia los corderos, en las ovejas tratadas. Por otro lado, la estimulación genital también estimula la atracción hacia el líquido amniótico, que también es una conducta característica de las ovejas próximas al parto.

El papel de los esteroides es maximizar la respuesta neural a la estimulación genital del cordero. Estos estudios muestran que la sensibilización con estrógenos (hormonal priming) tiene un pequeño efecto en inducir el despliegue de la conducta materna en ovejas nulíparas o primíparas pero es un requisito esencial para que haga efecto la estimulación genital, en las ovejas múltiparas. La estimulación genital, no sólo es importante para el despliegue de la conducta materna, sino también para la formación del vínculo selectivo con el cordero. La habilidad de la estimulación vagino-cervical, para formar un nuevo vínculo maternal se puede extender hasta 27.5 horas después del parto. El aprendizaje del olor del cordero por su madre es modulado por la estimulación genital, a través de una vía olfatoria por la activación del sistema noradrenérgico aferente de los bulbos olfatorios, el cual es un elemento de plasticidad neuronal que facilita la memorización del olor del cordero. La liberación de neurotransmisores como el ácido aminobutírico y acetilcolina en el bulbo olfatorio también influyen sobre este proceso de memorización (Pissonnier *et al.* 1985; Lévy *et al.* 1990a).

Factores neurales.

El mecanismo por el cual la estimulación genital despliega la conducta maternal requiere de la preparación con estrógenos y existe mucha evidencia de que actúan a través de la liberación intracerebral de oxitocina (Kendrick *et al.* 1987). Junto con la liberación periférica de oxitocina hay una liberación central, detectable en muchas áreas cerebrales: el líquido cerebroespinal (CSF), los bulbos olfatorios (OB), la base del núcleo de la estria terminal (BNST), el septum, el área pre-óptica medial (MPOA), el núcleo paraventricular y la sustancia nigra (SN); (Kendrick *et al.* 1986; Kendrick *et al.* 1988a; Kendrick *et al.* 1988b; Kendrick *et al.* 1991 and 1992b; Lévy *et al.* 1995a; Da Costa *et al.* 1996; Da Costa *et al.* 1997). Esta liberación a su vez, está asociada con el incremento en la inmunoreactividad y los niveles de mRNA a oxitocina en OB, BNST, MPOA, el núcleo supraóptico (SON) y el núcleo paraventricular (PVN) (Broad *et al.* 1993). Por lo que estos autores consideran que al tiempo del parto, existe un gran incremento en la síntesis, almacenamiento y liberación de oxitocina.

Aunque, la oxitocina es el neuropéptido que más se ha asociado al despliegue de la conducta maternal en la oveja (Lévy *et al.* 1993), otros sistemas neuroendocrinos también parecen estar involucrados (Kendrick *et al.* 1987). Al parto, el sistema noradrenérgico muestra un patrón general de activación, en las mismas regiones cerebrales observadas para oxitocina y, neurotransmisores como la dopamina, el ácido amino butírico y el glutamato, también son liberados durante el parto en muchas de las áreas cerebrales implicadas en despliegue de la conducta materna (Kendrick *et al.* 1986; Kendrick *et al.* 1987; Kendrick *et al.* 1988a; Kendrick *et al.* 1988b; Kendrick *et al.* 1991; Kendrick and Keverne 1992; Kendrick *et al.* 1992b; Lévy *et al.* 1995a; Da Costa *et al.* 1996; Da Costa *et al.* 1997; Da Costa *et al.* 1999). La administración intracerebroventricular de CRF permite el despliegue de la conducta materna después de la estimulación vaginocervical, estos

efectos parecen ser mediados a través de la liberación de oxitocina (Keverne and Kendrick 1992). En ovejas al parto, una mayor expresión de RNAm de CRF, se observa en el núcleo paraventricular y en el base del núcleo de la estría terminalis, áreas involucradas en el comportamiento materno inmediatamente después del parto (Broad *et al.* 1995).

El papel fisiológico de la liberación de oxitocina en el sistema porta, no se ha establecido, pero se ha sugerido que actúa sinérgicamente con CRF y vasopresina en la regulación de ACTH, el reflejo de eyección es parcialmente bloqueado por una infusión larga de morfina en el sistema cerebroventricular, en ratas (Leng *et al.* 1988; Leng *et al.* 1992).

El efecto de oxitocina sobre el despliegue de la conducta materna parece estar parcialmente controlado por los opioides endógenos. La administración de morfina enlaza la liberación central de oxitocina después de una estimulación vaginocervical en ovejas multíparas y activa la conducta materna, aunque el efecto en ovejas nulíparas es reducido (Keverne and Kendrick 1991). La administración de naltrexona, un antagonista de los opioides provee la liberación central de oxitocina y reduce la capacidad del estímulo vaginocervical al inducir conducta materna en ovejas multíparas no gestantes (Kendrick *et al.* 1987), en ovejas primíparas, retarda el despliegue de la conducta (Caba *et al.* 1995). En la rata, receptores a opioides están presentes en las neuronas que producen oxitocina, así como en la neurohipófisis (Bicknell *et al.* 1988). Así, la regulación de la liberación de oxitocina por los opioides endógenos parece ser activa desde la gestación tardía y en el parto mismo, y en esta especie pueden controlar la duración del parto en situaciones adversas para el mismo (Leng *et al.* 1987; Leng *et al.* 1988).

En ratas CCK-8 pueden actuar como un antagonista de los opioides en el sistema neural que controla la conducta materna puesto que su infusión intracerebroventricular

previene el bloqueo que producen los opioides sobre la conducta materna (Felicio *et al.* 1997).

Muchas de las áreas cerebrales en las que se han detectado cambios importantes en la liberación de hormonas y neurotransmisores, no tienen una relación espacial directa como el caso de la sustancia nigra, los bulbos olfatorios, el septum o la base del núcleo de la estría terminal. Esto sugiere que la respuesta maternal está determinada por la liberación simultánea de un gran número de sustancias de diversas regiones cerebrales y puede sugerir que el control fisiológico de la maternidad podría ser multifactorial (Lévy *et al.* 1997). En forma contraria a lo que se sugiere para el caso de los roedores, en donde un sólo factor puede estimular el despliegue de la conducta maternal (Stern and Rogers 1988).

Factores sensoriales involucrados en la conducta maternal de la oveja.

El despliegue de la conducta maternal en la fase inicial depende de los factores fisiológicos asociados con el parto. Por lo que se debe considerar que están presentes de manera temporal y, es necesaria la intervención de otros mecanismos para mantener la motivación maternal. Es durante el periodo sensible que la oveja adquiere la información necesaria de la cría, para consolidar la maternidad a través de vías sensoriales, principalmente del estímulo olfatorio (Lévy *et al.* 1990a; Lévy *et al.* 1991), aunque las vías visuales y acústicas pueden ser también importantes (Terrazas *et al.* 1999).

Factores de control sensorial

Una vez más, la mayoría de los estudios concernientes a las señales sensoriales que controlan la expresión de la conducta maternal al parto o la consolidación de la respuesta maternal durante el periodo sensible han sido realizados en ovejas. Los estímulos olfatorios juegan un papel más importante en estos dos aspectos del desarrollo de la

conducta maternal. Como se mencionó hay un cambio dramático en la conducta de atracción a los fluidos amnióticos al momento del parto en ovejas y cabras y esto puede ser crítico en el inicio del cuidado maternal. Entónces cuando el FA es lavado del neonato antes de ser presentado a la madre, la conducta de limpieza se reduce significativamente en madres con experiencia y se suprime totalmente en hembras sin experiencia materna, lo cual ocasiona una ausencia del cuidado maternal en estas últimas hembras (Lévy and Poindron 1987b). Además la presencia de FA refuerza la expresión de la conducta materna hacia crías ajenas de entre 12 y 24 horas de edad, en hembras parturientas, lo cual facilita su aceptación (Poindron *et al.* 1980a; Lévy and Poindron 1984).

Para investigar cuáles son las señales sensoriales del cordero que son importantes para mantener la respuesta maternal después del periodo sensible, en este trabajo también investigamos la habilidad de la oveja para mantenerse maternal seguido de varios tipos de separación parcial entre la madre y la cría. Mientras que la privación a la limpieza por lamidos, la estimulación táctil de la ubre o cualquier contacto físico por 12 horas no tuvo efecto detrimento sobre la aceptación tardía de la cría, la supresión de la percepción de señales olfatorias ocasionó una reducción significativa en la respuesta maternal. De hecho las madres a las que se les permitió la percepción de señales visuales y auditivas del cordero no se comportaron mejor que las madres a quien se les privó totalmente de su cría (Poindron *et al.* 1988). Aunque estos experimentos no descartan la participación de otras modalidades sensoriales en la consolidación de la motivación maternal durante el periodo sensible, ellos claramente indican que el olfato juega un papel primordial en este momento.

Aunque la acción de las señales olfatorias dependa principalmente del sistema olfatorio principal esto no está totalmente claro. En ambas especies, el sistema

vomeronasal está bien desarrollado, incluyendo la presencia del ducto naso-paladino, el cual permite la comunicación con la cavidad bucal. Es probable que la facilitación de la estimulación del órgano vomeronasal, durante la actividad de lamidos y el flehem por ejemplo (Ladewig & Hart, 1980). Sin embargo, en ovejas a las cuales se les impide limpiar a sus crías y cualquier contacto directo durante las primeras 12 horas postparto, no tienen consecuencias adversas sobre la aceptación de la cría (Poindron *et al.* 1988), aunque esto reduce significativamente la estimulación vomeronasal durante este momento. También la denervación preparto de los órganos accesorios del olfato, no tiene mayores consecuencias sobre la expresión del cuidado maternal al parto (Lévy *et al.* 1995b). La mayoría de estos resultados no sugieren que el sistema olfatorio accesorio sea crítico para la iniciación de la expresión de la conducta materna. Sin embargo, no se puede excluir que estos resultados sean en parte debido a algún mecanismo de sistema compensatorio inducido por la misma denervación.

EFFECTO DE LA NUTRICION EN LA REPRODUCCION DE LAS OVEJAS

Efecto de la nutrición sobre la tasa de ovulación.

Martin (2004) comenta que en los pequeños rumiantes se puede aumentar o disminuir la tasa ovulatoria manipulando su dieta. Estudios básicos de los efectos de la nutrición en la función ovárica han considerado a diversos factores metabólicos como la glucosa, la insulina, los factores de crecimiento, la glucosamina y la leptina, muchos de los cuales pueden afectar el desarrollo folicular en el ovario (Williams *et al.* 2001). Actualmente se tienen fuertes evidencias de la existencia de sistemas ováricos internos que responden a cambios en la nutrición en las ovejas (Muñoz-Gutiérrez *et al.*, 2002). Por otro lado, parece ser que en la hembra, la acción de estímulos alimenticios dentro de la gónada

son mucho más importantes que los cambios inducidos por nutrición en la actividad de los núcleos reproductivos del cerebro (Martin *et al.* 2004).

La nutrición y el estado de reservas corporales de los animales ejercen una importante influencia sobre los parámetros reproductivos en el ganado ovino. La capacidad de la nutrición para alterar la tasa de ovulación en ovejas se conoce desde hace tiempo. Una rápida mejora de la condición corporal a través de la suplementación con concentrados energéticos o proteicos en el periodo inmediatamente anterior a la cubrición está asociada a un incremento de la tasa de ovulación y del porcentaje de partos múltiples (Robinson 1990) O'Callaghan y Boland, 1999).

El efecto del flushing sobre la tasa de ovulación en ovejas tiene dos componentes: uno estático relacionado con el efecto positivo sobre el peso vivo y, otro dinámico ligado a la rápida mejora de la condición corporal. El componente estático ha sido valorado en un aumento de la tasa de ovulación del 1,2-2% por kg de peso vivo (Smith y Stewart, 1990), mientras que diferencias de 0,25 puntos en la condición corporal pueden explicar diferencias de alrededor de 0,20 puntos en la tasa de ovulación en ganado ovino de Raza Aragonesa (Forcada *et al.*, 1992). No obstante, en razas prolíficas el efecto de la condición corporal sobre la tasa de ovulación es más importante que en razas poco mejoradas. Así, ovejas de alto potencial de ovulación con el nivel más alto y más bajo de la condición corporal recomendada presentan tasas de ovulación medias de 3.4 y 2.3, respectivamente (Rhind *et al.* 2001). Por otro lado, la condición corporal antes de aplicar el flushing condiciona el resultado obtenido. A corto plazo, una mejora del nivel de alimentación durante el periodo previo al empadre parece influir sólo en las ovejas con un rango de condición corporal intermedio y suponen incrementos medios de la tasa de ovulación de entre 0.2-0.4 (Rhind *et al.* 2001). Las ovejas con condición corporal baja utilizarían

prioritariamente al alimento suplementario para mejorar su estado de carnes, mientras que las de condición corporal alta ya habrían alcanzado su potencial máximo.

Es probable que el aporte de energía a corto plazo esté directamente involucrado en el crecimiento folicular. Downing y Scaramuzi (1991) proponen que el efecto del flushing puede estar relacionado con una reducción en los niveles de atresia de la población de folículos que se encuentran en los estados finales de crecimiento y desarrollo. El momento en que un folículo potencialmente ovulatorio es más susceptible a la atresia es en los días 9-13 del ciclo estral (1-2,5 mm) que es cuando el flushing incrementaría la tasa de ovulación (Downing and Scaramuzzi 1991). Haresign (1981) demostró que el flushing no afectó al número de folículos pequeños en los ovarios de ovejas alimentadas a un nivel de 2 veces sus necesidades de mantenimiento y, por tanto, no influyó sobre el desarrollo folicular en las primeras fases (Haresign 1981). Sin embargo, la tasa de ovulación sí aumentaba por efecto del flushing al prevenir la atresia de los folículos más grandes (2-3 mm). El mismo razonamiento puede explicar las mayores tasas de ovulación observadas por Rhind y McNeilly (2001) en ovejas con buena condición corporal donde el número de folículos grandes (>4 mm) era más alto que en ovejas con condición corporal baja, aunque ambas mostraban igual número de folículos pequeños (Rhind *et al.* 2001).

Los cambios en la tasa de ovulación en ovejas que reciben niveles de alimentación altos parecen estar relacionados con un aumento en la entrada de glucosa a nivel celular. Así, Downing *et al.* (1995) demuestra que la infusión intravenosa directa de glucosa aumenta la tasa de ovulación y resulta en un incremento sostenido de la concentración de insulina (Downing *et al.* 1995). Williams *et al.* (1997) obtienen el mismo incremento de la tasa de ovulación en ovejas que reciben niveles de alimentación de 0.5 ó 1.5 veces sus necesidades energéticas de mantenimiento como alimento o como infusión intravenosa de

glucosa. Por tanto, estos resultados implican a la glucosa en el control de la función ovárica y, dado que los niveles de glucosa están regulados por la insulina, también sugieren un papel de esta hormona en el mecanismo de efectos nutricionales que afectan al crecimiento folicular en ovejas (O'Callaghan y Boland, 1999).

Los intentos de relacionar información cuantitativa sobre crecimiento folicular con cambios en las secreciones gonadotrópicas (aumento en la frecuencia o en la amplitud de los pulsos de LH/FSH) son difíciles de interpretar debido a la inconsistencia en las respuestas a cambios en la nutrición observadas en distintos experimentos. En una reciente revisión, O'Callaghan y Boland (1999) destacan que, a diferencia de los monogástricos, los efectos nutricionales sobre la secreción de gonadotropinas en rumiantes son relativamente menores, a menos que la restricción alimenticia persista durante periodos prolongados.

El nivel de alimentación durante las semanas previas a la cubrición, también puede afectar a la composición del fluido folicular y a las concentraciones de hormonas sistémicas (Martin *et al.* 2004).

Recientemente O'Callaghan *et al.* (2000) observaron que ovejas recibiendo altos niveles de alimentación (2 veces las necesidades de mantenimiento, 2M) durante las 5 semanas previas a la cubrición presentaban un mayor número de folículos grandes (> 3mm) y concentraciones de progesterona más bajas que las alimentadas con niveles de 0,5M o 1,0M. Las concentraciones de estradiol no resultaron afectadas por el nivel de alimentación, mientras que la dirección y la respuesta observada para las concentraciones de los factores de crecimiento IGF-1 e IGF-2, fue variable aunque resultaron significativamente modificadas. La importancia de estos resultados estriba en que la progesterona, a través de un efecto feedback negativo puede reducir la frecuencia de

pulsos de LH, además de jugar un importante papel sobre la maduración de los ovocitos y el desarrollo embrionario temprano. Por otro lado, cambios en los niveles de insulina inducidos por modificaciones en el nivel de alimentación están estrechamente relacionados con las concentraciones de IGF-1 e IGF-2 y un incremento en los niveles de IGF-1 aumenta la capacidad esteroidogénica y de crecimiento de los folículos ováricos (Spicer y Echterkamp, 1995).

Efecto de la nutrición sobre la fertilidad.

La influencia de la nutrición sobre la actividad sexual y fertilidad depende del estado de carnes o condición corporal de los animales. Numerosos estudios muestran que una mejora en la condición corporal en el momento de la cubrición produce un aumento en la fertilidad (Gunn et al., 1991, Molina, 1993). Sin embargo, se ha podido comprobar, que existe un peso vivo y una condición corporal determinada por encima de las cuales las mejoras en la alimentación no se traducen en un aumento de la fertilidad (Paramio y Folch, 1985; Thomson y Bahhady, 1988).

Efecto de la nutrición sobre la viabilidad embrionaria.

La desnutrición severa es uno de muchos factores sugeridos como causa de pérdida de embriones en la oveja, pero, paradójicamente, hay pruebas de que la sobrealimentación en las primeras semanas después de la fertilización, puede causar problemas; lo anterior se debe, aparentemente, a un aumento del metabolismo de la progesterona y en consecuencia la degradación del ambiente uterino (Martin *et al.* 2004).

Un estudio reciente en Nueva Zelanda ha generado mucho interés en esta parte del proceso reproductivo. Cuando un grupo de ovejas fueron subalimentadas desde 60 días antes y hasta 30 días después de la concepción, se registró un marcado incremento de partos prematuros: algunos corderos nacieron antes del día 130 de gestación; llama la

atención que la restricción no fue tan severa (las ovejas sólo perdieron el 15 % de su masa corporal) de tal suerte que al momento del parto todas las ovejas habían recuperado su masa corporal (Martin *et al.* 2004).

En la mayoría de razas de ovejas la mortalidad embrionaria puede ser mayor o igual al 50 % (Restall *et al.* 1976) y la desnutrición severa es uno de los muchos factores sugeridos como causa de esto (Rhind *et al.* 2001). Sin embargo, paradójicamente, existen también evidencias de que la sobrealimentación durante las primeras semanas luego de la fertilización puede causar problemas; esto al parecer debido a un aumento en el metabolismo de la progesterona y así una degradación del ambiente uterino (Parr *et al.* 1993).

McEvoy *et al.* (1995) observaron que ovejas recibiendo bajos niveles de alimentación presentaban una mayor proporción de ovocitos viables en comparación con los obtenidos de ovejas recibiendo altos niveles de alimentación (McEvoy *et al.* 1995). También Yaakub *et al.* (1997) demostraron que en ovejas superovuladas e infundidas con altos niveles de glucosa se reduce la producción de embriones buena calidad. Por lo tanto, las necesidades nutricionales para el crecimiento folicular y la ovulación pueden ser diferentes de las óptimas para el desarrollo embrionario. Así, está demostrado que altas concentraciones de glucosa son perjudiciales para el desarrollo de embriones *in vitro* (Fumus *et al.*, 1996) y que la hiperglucemia en ovejas está asociada con embriopatías (Martin and Walkden_Brown 1995). Restricciones del consumo a corto plazo en ovejas cubiertas han mostrado incrementos en las tasas de gestación y, viceversa, consumos en exceso reducen la viabilidad embrionaria. En ovejas, McEvoy *et al.* (1995) demostraron la existencia de una fuerte correlación negativa entre consumo y concentraciones de progesterona en suero. Este efecto fue probablemente debido a un aumento en la tasa de

catabolismo de la progesterona en hígado con niveles de alimentación altos, provocado por cambios en el tamaño del hígado y consecuentemente en el metabolismo de los esteroides. Como los esteroides se almacenan selectivamente en la grasa, cualquier régimen alimenticio que resulte en la movilización de grasa corporal supondrá un aumento en la liberación de la progesterona almacenada. Esta hipótesis puede explicar los mayores niveles de progesterona observados en ovejas que reciben bajos niveles de alimentación. Todo ello pone de manifiesto la importancia de una sobrealimentación de las ovejas durante el primer de mes gestación sobre la supervivencia embrionaria (Martin and Walkden_Brown 1995).

Desnutrición y desarrollo de la placenta.

Durante el segundo y tercer mes de gestación se produce un rápido crecimiento de la placenta, mientras que el crecimiento del feto sigue siendo muy pequeño, alcanzando en este momento el 15 % de su peso al nacimiento (Robinson 1982). Un nivel de alimentación bajo en este periodo puede afectar al desarrollo placentario e indirectamente al peso de los fetos, especialmente en ovejas con condición corporal baja en la época de apareamiento y en corderas de recría gestantes. Cuando las ovejas hayan iniciado la gestación con una condición corporal moderada, niveles de alimentación que provoquen pérdidas de peso vivo de alrededor de un 5-10% no afectan negativamente al peso de los corderos al nacimiento. En cambio, niveles de alimentación altos administrados durante este periodo a ovejas en buena condición corporal pueden generar pérdidas de apetito al final de la gestación, engrasamiento excesivo, hipoglucemia, toxemia de la gestación, partos prematuros y mortalidad de las crías (Daza, 1997).

Desnutrición y crecimiento fetal.

Los efectos de la nutrición durante la gestación sobre el desarrollo y crecimiento del feto dependen en gran medida del momento considerado del periodo de gestación. Al inicio de la gestación el crecimiento del feto es muy lento y sus necesidades nutritivas son extremadamente bajas. En general, se admite que durante el primer mes de gestación, sólo niveles de alimentación extremos, es decir, excesivamente elevados o demasiado severos, pueden reducir la supervivencia embrionaria o retrasar el crecimiento de los fetos, debido a una alteración del equilibrio hormonal progesterona/estrógenos que modifica la composición del fluido uterino (McEvoy *et al.* 1995).

Durante el último tercio de la gestación el crecimiento del feto es muy rápido, su peso asciende a un 85% del peso al nacimiento (Robinson *et al.* 1977). Las necesidades nutritivas aumentan considerablemente como consecuencia del crecimiento y desarrollo del útero grávido (feto y útero), desarrollo mamario y el aumento en la producción de calor que se produce en un animal gestante. En esta etapa de la gestación, la alimentación materna ejerce una gran influencia sobre el peso y vigor de los corderos al nacimiento. La concentración de glucosa sanguínea en la oveja (reservas de glucosa materna), durante el último tercio de gestación es el factor más importante para conseguir un óptimo desarrollo del feto y evitar la aparición de toxemia de la gestación. Al final de la gestación, una subalimentación disminuye el flujo sanguíneo al útero, la concentración fetal de insulina e IGF-1 y perjudica el crecimiento y desarrollo (Martin *et al.* 2004).

Al menos tres aspectos de producción en las ovejas son afectados por la nutrición durante la gestación (Martin *et al.* 2004):

- I) El inicio y el desarrollo de folículos secundarios en la piel del feto se reduce por la desnutrición de la madre durante el último tercio de la gestación; este

efecto es permanente ya que disminuirá la producción de lana y disminuirá el diámetro de la fibra en su vida posterior.

- II) Las fibras musculares son formadas durante el periodo fetal y el proceso se completa en el nacimiento, por lo tanto los efectos inhibitorios de la desnutrición durante la gestación tienen consecuencias a largo plazo en el crecimiento y la calidad de la canal.
- III) El desarrollo del eje reproductivo resulta afectado, ya que la desnutrición reduce el número de células de Sertoli en corderos recién nacidos, retrasa el desarrollo de folículos ováricos en las hembras en su etapa fetal y por lo tanto reduce el desempeño reproductivo en ovejas adultas.

Efecto de la desnutrición durante la gestación al momento del parto.

Es bien sabido que las ovejas que se alimentan con raciones o dietas bien equilibradas, son más fértiles, tienen mejor producción de leche y destetan a mayor número de corderos de rápido crecimiento. No solamente las ovejas bien alimentadas producen más kilos de cordero por año, si no que además son más sanas y más resistentes a las enfermedades que aquellas ovejas que han sido sometidas a estrés nutricional. Un nivel inadecuado al final de la gestación afecta el crecimiento del feto y por consecuencia el peso al nacer y además causa reducción en la producción de leche y por lo tanto se reduce el crecimiento del cordero (Martin *et al.* 2004).

Además, los corderos que nacen con pesos bajos tienen peor índice de supervivencia que los corderos que nacen con un peso adecuado al nacimiento. A largo plazo, el nivel de alimentación determina el peso vivo y la condición corporal de las ovejas, mientras que a corto plazo una mejora del nivel nutricional por un aumento del

consumo o de la calidad de los suplementos alimenticios suministrados en el periodo de la cubrición (“flushing”) está relacionada con un aumento en la entrada de nutrientes a nivel celular que estimulan la secreción de hormonas gonadotrópicas o bien actúan directamente sobre el ovario aumentando la producción de progesterona (Cox *et al.* 1987).

SUBNUTRICION Y CONDUCTA MATERNA

Existen pocos trabajos en ovejas relacionados con los efectos de la subnutrición durante la gestación sobre la conducta materna. De esta manera en ovejas en pastoreo se ha observado que el nivel de nutrición durante las últimas seis semanas de gestación puede afectar la tasa de abandono de al menos uno de los corderos, en camadas de mellizos, más no en sencillos (Putu *et al.* 1988a). En un estudio reciente se observó que las ovejas primiparas desnutridas durante la gestación, permanecieron significativamente menos tiempo lamiendo a sus crías recién nacidas cuando fueron comparadas con ovejas bien nutridas. En este mismo estudio se observó que las crías nacidas de madres desnutridas tuvieron bajo peso al nacimiento y fueron más lentas en pararse, así como se amamantaron con menor frecuencia (Dwyer *et al.* 2003).

Por otro lado, en estudios recientes en cabras se ha demostrado que las madres subnutridas durante la segunda mitad de la gestación, estimularon menos a la cría durante las primeras

2 horas postparto; de la misma manera, estas madres fueron incapaces de reconocer a su cría en una prueba de elección doble a distancia a las 8 horas postparto; Por otro lado, los cabritos nacidos de madres desnutridas, fueron más lentos en incorporarse y encontrar la ubre, así mismo fueron más lentos en reconocer a su madre a las 12 horas de vida (Robledo 2005) (Terrazas *et al.* 2004).

La capacidad maternal de reconocimiento olfatorio o selectividad a las 4 horas postparto está bien establecido en ovejas y cabras (para revisión ver Lévy *et al.*, (1996), sin embargo, se ha sugerido que la experiencia materna o algún deterioro en el sistema olfatorio podrían alterar dicha habilidad (Lévy *et al.* 1996). Por otro lado, la capacidad tanto de la madre, como de la cría para reconocerse mutuamente a distancia también ha sido bien documentado y se ha observado que las madres ya son capaces de discriminar a su cría de una ajena, desde las 8 horas postparto (Terrazas *et al.* 1999; Ferreira *et al.* 2000; Keller *et al.* 2003; Poindron *et al.* 2003a; Terrazas *et al.* 2003). En las crías también ya se ha determinado que son capaces de elegir a su madre de una ajena desde las 12 horas de vida (Nowak and Lindsay 1992; Nowak *et al.* 1997b; Terrazas *et al.* 2002).

Se sugiere, como se mencionó anteriormente, que las primeras horas de contacto son esenciales para que se establezca la capacidad de reconocimiento mutuo entre la madre y la cría. Es posible, que al igual que la experiencia materna (Keller *et al.* 2003), la condición corporal de la madre y la cría durante el periodo sensible, así como la disponibilidad de la leche sean factores que puedan alterar esta capacidad de reconocimiento.

Las relaciones entre la nutrición de la hembra durante la preñez y la conducta de la madre y de su cría, no han sido el objeto de muchos estudios hasta la fecha. A parte de los efectos de la nutrición al final de la gestación y de la disponibilidad de forraje al momento

del parto (Putu *et al.* 1988b), no se conoce bien el impacto de la desnutrición sobre la conducta materna. Dada la importancia de la toma de calostro en las primeras horas postparto para la vinculación del cordero hacia su madre, es probable que la nutrición de la hembra en las últimas semanas de gestación tenga cierta importancia para el desarrollo de la conducta del recién nacido, y más aún en hembras con una alimentación deficiente. De hecho en ovinos, una desnutrición leve del 35% durante la preñez afecta negativamente la conducta de la madre y el peso corporal del neonato, con posibles consecuencias sobre su desarrollo conductual (Dwyer *et al.* 2003). De manera similar, en cabras una desnutrición del 30% durante el último tercio de la gestación conduce a un retraso en el establecimiento del reconocimiento mutuo entre la madre y su progenie (Robledo 2005).

VI.- JUSTIFICACIÓN

En México, al igual que muchos lugares en el mundo, los hatos ovinos sufren, en gran parte, de una deficiencia en el aporte alimenticio en relación a sus requerimientos, dado que la gran mayoría de los rebaños pertenecen a grupos sociales con baja capacidad económica, donde, la suplementación para aportar una mejor condición a los animales, es nula o deficiente, sumado a que existen pocos trabajos en ovinos que hayan estudiado la subnutrición durante la gestación y su influencia sobre la conducta materna, y el pobre reconocimiento se traduce en pérdida de crías y por lo mismo en alta mortalidad perinatal, lo cual repercute en pérdidas económicas para la producción de ovinos. Es el punto de partida para la elaboración de este proyecto, en el cual, la finalidad del presente trabajo es evaluar el efecto que tiene la subnutrición a partir de la segunda mitad de gestación sobre las relaciones madre-cría en ovejas.

VII.- OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

El presente estudio tiene como objetivo estudiar los efectos de la subnutrición durante la segunda mitad de la gestación sobre la capacidad de reconocimiento mutuo madre-cría en ovejas durante el primer día postparto.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1.- Identificar los efectos de la subnutrición durante la segunda mitad de la gestación, sobre la capacidad maternal de reconocimiento olfatorio (selectividad) y no olfatorio (a distancia) en ovejas a 8 ó 12 horas postparto.

2.- Estudiar si la subnutrición prenatal afecta la habilidad de los corderos para reconocer a sus madres en una prueba de elección doble a 12 ó 24 horas de vida.

3.- Estudiar los efectos de la subnutrición durante la segunda mitad de la gestación sobre algunos parámetros productivos como el peso de las madres antes y después del parto, así como el peso de las crías.

VIII.- HIPÓTESIS

HIPÓTESIS GENERAL

Las subnutrición durante la gestación afecta negativamente la capacidad de reconocimiento mutuo madre-cría en ovejas durante el primer día postparto.

HIPÓTESIS ESPECÍFICAS

1.- La subnutrición durante la gestación deteriora la capacidad de las ovejas para desarrollar un vínculo selectivo con sus crías a 4 horas postparto.

2.- La subnutrición durante la gestación afecta la capacidad de las madres para reconocer a sus crías a 8 ó 12 horas postparto.

3.- La subnutrición prenatal altera la capacidad de los corderos para reconocer a sus madres a las 12 o 24 horas de vida.

4.- La subnutrición durante la gestación en ovejas afecta algunos parámetros productivos como el peso de la(s) cría(s) y el peso de las madres antes y después del parto.

IX.- MATERIALES Y MÉTODOS

Localización

El presente estudio fue llevado a cabo en el Centro de Enseñanza Agropecuaria de la Facultad de Estudios Superiores Cuautitlán, UNAM, localizado en el km. 2.5 de la carretera Cuautitlán-Teoloyucan, Municipio de Cuautitlán Izcalli, Estado de México. La altitud es de 2252 m.s.n.m., la temperatura media anual es de 15.7 ° C correspondiente a un clima templado con lluvias durante el verano. Latitud 19° 41' 15'' y longitud 99° 11'45''

Animales

Se utilizaron ovejas de la raza Columbia, multíparas de entre 3 y 5 años de edad. Los animales fueron mantenidos en estabulación durante todo el proceso experimental.

El manejo reproductivo se realizó a través de la colocación de esponjas intravaginales impregnadas con acetato de medroxiprogesterona (40mg, Chronogest ovejas, Intervet® México). Después de 14 días fue retirada y se aplicó a cada hembra una inyección 200 UI de gonadotropina coriónica equina (eCG, Intervet® México). El empadre se realizó por monta natural con machos equipados de un arnés marcador, registrándose la fecha de monta de cada hembra, para así conocer la fecha aproximada de parto.

Grupos

Grupo testigo: (n=30), consistió en un grupo de hembras alimentadas para cubrir el 100% de sus requerimientos nutricionales de acuerdo a su estado fisiológico (NRC 1985).

Grupo experimental: (n=30) consistió de ovejas en las que a partir del día 70 de la gestación se limitó el aporte de energía y proteína para cubrir aproximadamente el 70% de sus requerimientos (NRC 1985).

Manejo alimenticio

Los animales que quedaron gestantes, fueron sub-divididos en dos corrales de acuerdo a su manejo alimenticio. Los grupos fueron balanceados en cuanto a edad, paridad, número de fetos y peso. La dieta fue balanceada de acuerdo al grupo que le correspondía, y se suministró pacas de pradera (heno de alfalfa y pasto orchard), rastrojo de maíz, semilla de algodón, canola, maíz molido, pasta de soya, sales minerales y agua a libre acceso.

Antes de iniciar el tratamiento se determinó el consumo voluntario de alimento, el cual fue calculado a través de medir la cantidad de alimento diaria ofrecida contra la rechazada y hasta dejar sólo el 5% de lo ofrecido. A partir de entonces se les suministró a las ovejas sólo el total que consumen diariamente \pm 5% extra..

En el grupo subnutrido, la dieta proporcionada fue balanceada de modo que aportara el 70% de sus requerimientos de proteína y energía (Cuadro 1).

	Testigo (%)	Experimental (%)
CANOLA	10.62	6.68
MAÍZ	6.01	4.27
PASTA DE SOYA	0.27	----
SEMILLA DE ALGODÓN	6.44	----
SALES MINERALES	0.86	0.86
RASTROJO	50.91	73.33
PRADERA	24.81	14.73
PROTEÍNA (%)	13.5	9.8
ENERGÍA (Mcal)	2.6	1.8

Cuadro 1. Porcentaje de inclusión de cada ingrediente y aporte total de proteína y energía.

Procedimiento experimental

A los 50 días post-cópula, se realizó un diagnóstico de gestación. Los animales que quedaron gestantes fueron asignados aleatoriamente en los dos grupos experimentales. A partir del día 70 post-cópula, inició la subnutrición para el grupo experimental. Los animales de cada grupo fueron pesados cada 21 días.

Manejo experimental de las madres:

1.- Cuando la madre inició con trabajo de parto se colocó en un corral de 2x2m, delimitada con paneles de metal, aquí permanecieron hasta las 4 horas postparto.

2.- A las 4 horas postparto se realizó una prueba de selectividad, dicha prueba sirvió para medir la capacidad de la madre para aceptar solamente a su cría a la ubre y rechazar a toda cría ajena que intente amamantarse.

La prueba fue aplicada a partir de que la oveja tenía 4 horas de parida y consistió en medir la conducta hacia su cordero y hacia uno extraño, en dos periodos de observación

que tenían una duración de 5 minutos cada uno de los corderos por separado Durante cada periodo se registraron las siguientes conductas en la madre:

- a) Número de balidos bajos de la madre. Consisten en la emisión de vocalizaciones de baja intensidad y con la boca cerrada.
- b) Número de balidos altos de la madre. Consisten en la emisión de vocalizaciones de alta intensidad y con la boca abierta.
- c) Número de aceptaciones a la ubre. Esto es cada vez que la oveja permitía al cordero acercarse a la ubre sin rechazo y/o amamantarse por más de 10 segundos seguidos.
- d) Tiempo total de amamantamiento. Es el tiempo, medido en segundos en que la cría si se amamantó de su madre.
- e) Número de rechazos a la ubre. Es el número de ocasiones en que la madre se quitó y no permitió el amamantamiento.
- f) Número de golpes, amenazas o mordidas. Son todas aquellas agresiones dirigidas hacia el cordero con o sin contacto.

3.-Una vez terminada la prueba se pesó a la madre y a la(s) cría (s).

4.- Las hembras junto con sus crías fueron colocadas en corrales distintos, de acuerdo al grupo de donde provenían, y una vez ahí se reconstituyó su dieta de acuerdo a sus requerimientos fisiológicos.

5.- A las 8 ó 12 horas postparto se realizó una prueba de reconocimiento a distancia del cordero por la madre. La prueba de elección doble fue similar a la descrita por Terrazas *et al.* (1999), y consiste en un corral triangular de 10m por lado y un metro de altura (figura 1). En dos de las esquinas se construyó un corral de contención de 1m² con

paneles de rejillas, uno para la cría ajena y otro para la cría propia. A 1m de distancia de cada uno de los corrales, era colocada una barrera de paneles de rejilla para que la madre no pudiera tener un acceso más cercano a las crías ni pudiera olerlas, pero que permitía el contacto visual y auditivo. La barrera física de 1m se colocó, ya que estudios anteriores han demostrado que las ovejas no son capaces de oler a sus crías cuando estas están a 25cm, inclusive con una corriente de aire a una velocidad de 1m/seg (Alexander 1978; Gilling 2002). En la tercera esquina del triángulo había un corral de 2x1m que servía como punto de salida para la madre al inicio de la prueba. El corral se elaboró con paneles metálicos, completamente cerrados para limitar las corrientes de aire y la distracción de los animales. Dicho corral fue colocado en instalaciones que podían ser iluminadas artificialmente por la noche. Dicha prueba se realizó con el fin de investigar la capacidad de la madre a elegir correctamente a su cría (ver figura 1).

Procedimiento.

La madre que iba a ser probada se metía en el corral de espera y los corderos eran colocados en sus respectivos corrales. Se mantenía la cabeza de la hembra hacia el lado contrario de los corrales de las crías utilizadas en la prueba para que no viera el lado en el cual estaba colocado su cordero. Una vez metidas las 2 crías, la propia y la extraña en sus corrales, la madre permanecía en el corral de espera por 30 segundos. En este momento se abría la puerta del corral de espera y se daba inicio a la prueba. Para la selección del cordero ajeno utilizado en la prueba, se buscaba que hubiera nacido lo más cercanamente posible en horas al cordero propio y que fueran del mismo grupo.

Conductas registradas.

La madre fue evaluada durante 5 minutos. Esta prueba se hizo con la ayuda de hojas preformateadas y cronómetros. Se registraron las siguientes conductas:

- a) Tiempo de permanencia con cada cría. Es el tiempo total en segundos que la madre permaneció con el hocico y los miembros locomotores torácicos en la zona de contacto cerca de su cría y tiempo total en segundos que permaneció con el hocico y los miembros locomotores torácicos en la zona de contacto cerca de la cría extraña.
- b) Tiempo de mirar. Es el tiempo total en segundos que la madre permaneció mirando a su cría y tiempo total en segundos que la madre permaneció mirando a la cría extraña.
- c) Número de visitas a cada cría. Es el número de veces en donde la madre pasó la zona de contacto de la cría propia con los miembros locomotores torácicos, o el número de veces en donde la madre pasó la zona de contacto de la cría extraña con los miembros locomotores torácicos.

6.- Las madres fueron pesadas cada 15 días durante el primer mes y medio de lactancia.

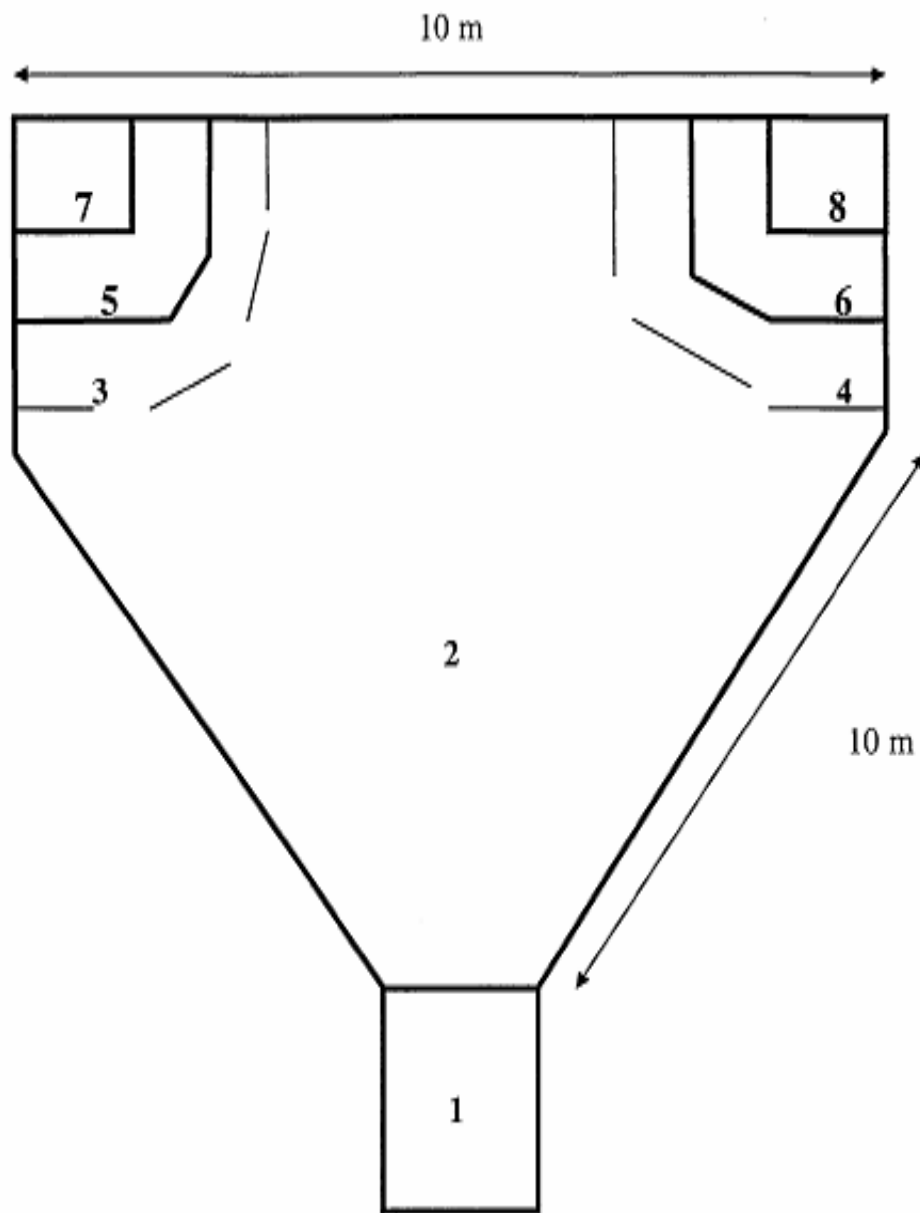


Figura 1.- Representación esquemática del corral utilizado para realizar la prueba de reconocimiento de las crías en las ovejas a 8 ó 12 horas postparto. (1): corral de espera de la oveja; (2): zona neutral; (3 y 4): zonas de elección para un cordero; (5 y 6): zonas inaccesibles para las madres; (7 y 8): corrales para los corderos.

Manejo experimental de las crías

1.- A las 4 horas postparto después de la prueba de selectividad las crías fueron pesadas e identificadas.

2.- A las 12 ó 24 horas postparto se les realizó una prueba de reconocimiento cría-madre, similar a la descrita por Terrazas *et al.* (2002), con el fin de medir la capacidad del cordero para reconocer a su madre (Terrazas *et al.* 2002), lo cual ha sido correlacionado positivamente con la supervivencia a 7 días en ovinos (Poindron *et al.* 1993; Nowak *et al.* 1997a). Esta capacidad de reconocimiento de la madre se correlacionará además con la calidad del calostro materno, cuya toma es un factor importante en la facilitación de la vinculación de la cría hacia su madre (Nowak *et al.* 1997b).

El corral se construyó con paneles metálicos, completamente cerrados para limitar las corrientes de aire y la distracción de las ovejas. El corral fue colocado dentro de un local techado que podía ser iluminado artificialmente por la noche. El corral tenía forma triangular, 6m por lado y para el corral de contención de las ovejas 3m de frente por 1m de fondo; los dos corrales estaban juntos y las madres estaban separadas por un panel de rejilla tubular cuadrada. El frente de los corrales de las madres también estaba hecho con paneles de rejilla tubular cuadrada. Al igual que en el corral triangular utilizado en la prueba de reconocimiento a distancia por parte de la madre, existía una línea marcada en el piso a una distancia de 0.50m de los paneles que separaban a las madres de la cría, esta área era considerada de contacto y el resto del corral era zona neutra (figura 2).

Conductas registradas.

- a) Tiempo de permanencia con cada madre. Es el tiempo total en segundos que la cría permaneció con el hocico y los miembros locomotores torácicos en la zona de contacto cerca de su madre y tiempo total en segundos que permaneció con el hocico y los miembros locomotores torácicos en la zona de contacto cerca de la madre extraña .
- b) Número de visitas a cada cría. Es el número de veces en donde la cría pasó la zona de contacto de la madre propia con los miembros locomotores torácicos, o el número de veces en donde cría pasó la zona de contacto de la madre extraña con los miembros locomotores torácicos.

3.- Los corderos, al igual que las madres fueron pesados cada 15 días y hasta los 2 meses de edad.

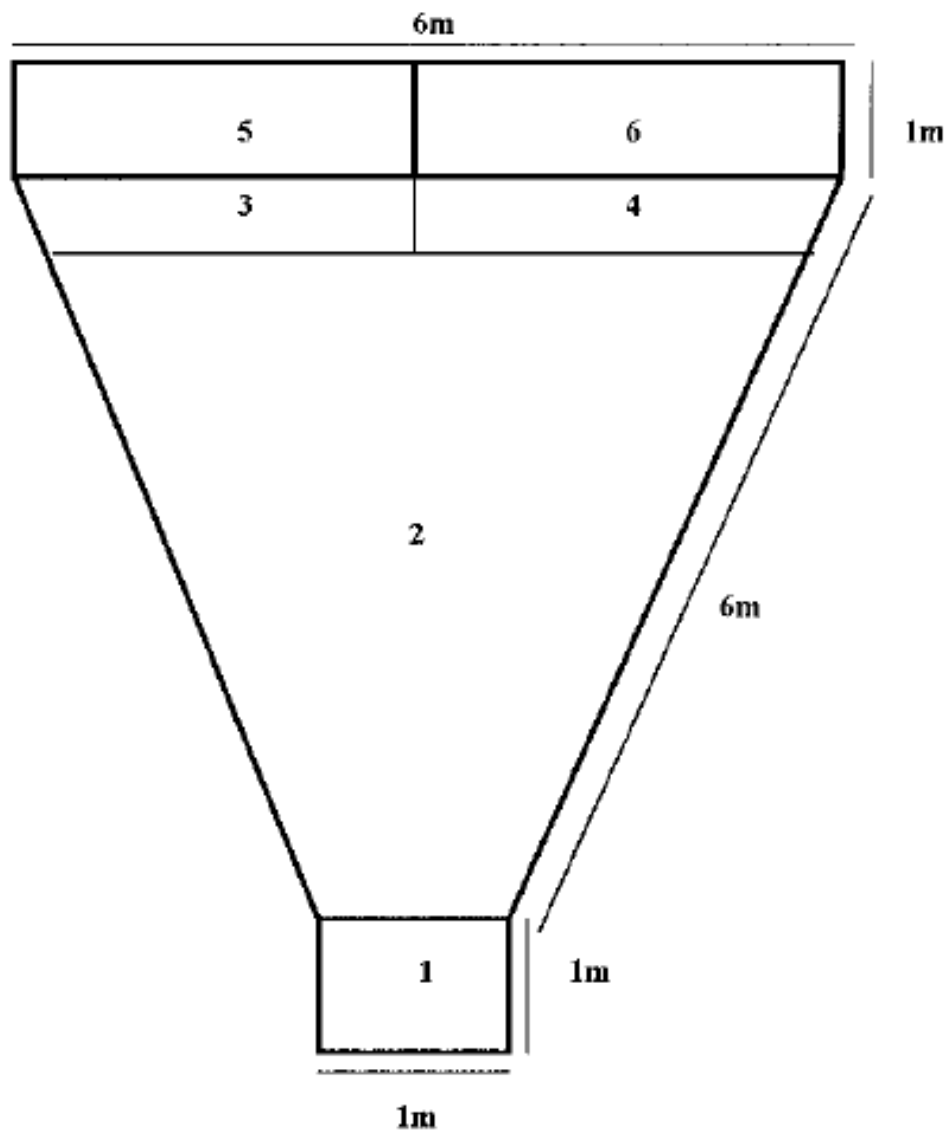


Figura 2. Representación esquemática del corral utilizado para probar a los corderos en su capacidad para discriminar entre su madre y una ajena a las 12 ó 24 horas de edad. (1): corral de espera del cordero; (2): zona neutral; (3 y 4): zonas de elección para una madre; (5 y 6): corrales para las madres (propia y extraña)

Análisis estadístico

Para la comparación entre grupos se utilizó la prueba U-Mann-Whitney. Para comparaciones dentro de grupos se utilizó la prueba de Wilcoxon. Para comparar los pesos entre grupos se utilizó ANOVA y para los cambios de peso se uso T de student. Los datos fueron analizados con la ayuda del programa estadístico SYSTAT.

X.- RESULTADOS

PESO DE LAS OVEJAS

Peso durante la gestación

El peso corporal de las ovejas fue similar entre grupos desde la semana 11 a la 16 de gestación ($P>0.05$; figura 3). Desde la semana 19 y durante todo el periodo postparto del estudio, las ovejas desnutridas presentaron un peso significativamente menor ($P=0.004$) al de las testigo (figura 3).

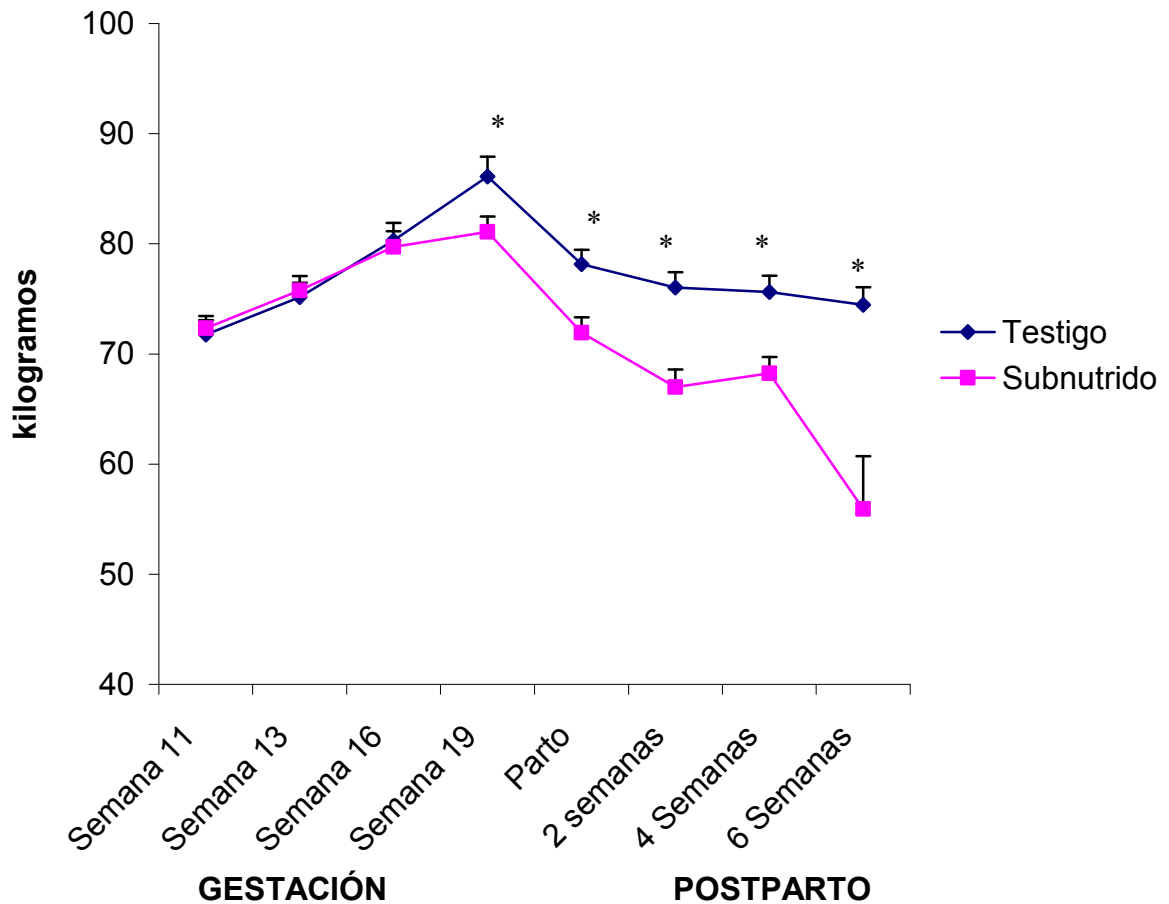


Figura 3. Peso corporal (kg, media \pm ee) de las ovejas del estudio desde la semana 11 de la gestación y hasta la semana 6 postparto. Desde el día 70 de gestación, el grupo testigo recibió el 100% de sus requerimientos nutricionales (energía y proteína), mientras que el grupo subnutrido recibió el 70% (**t* de student; $P<0.005$).

Cambio de peso con respecto al peso inicial de la fase experimental antes del parto

A partir de la semana 16 de gestación, la ganancia de peso del grupo subnutrido fue menor que la ganancia de peso del grupo testigo (figura 4). Así mismo observamos que la pérdida de peso al final de la gestación y momento del parto (con respecto al peso inicial) fue mayor en las ovejas del grupo testigo y no así en el grupo subnutrido esto se muestra en la figura 4.,.

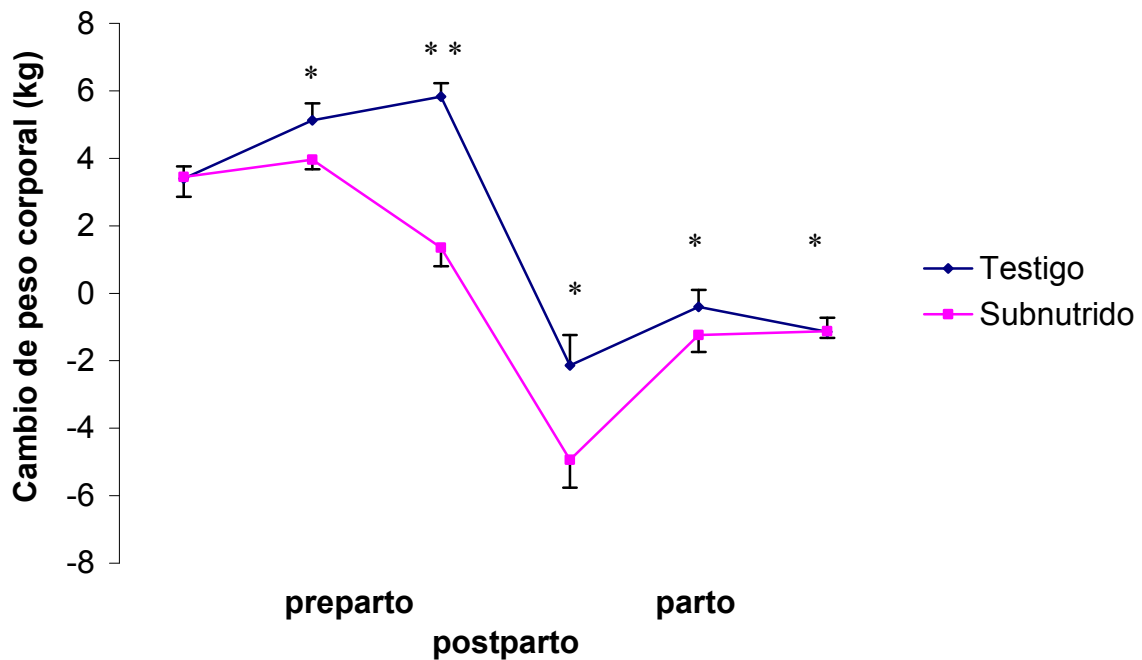


Figura 4. Cambios de peso corporal durante la segunda mitad de la gestación, al parto y postparto (kg, media±ee) en las ovejas del estudio. Desde el día 70 de gestación, el grupo testigo recibió el 100% de sus requerimientos nutricionales (energía y proteína), mientras que el grupo subnutrido recibió el 70% (**t* de student; P<0.005).

Peso de las crías al nacimiento y hasta el destete

El peso al nacimiento, las ganancias de peso a los 15, 30 y 45 días de edad de las crías del grupo testigo fueron mayores que en las del grupo subnutrido (peso al nacimiento: 4.6 ± 0.2 vs 4.1 ± 0.1 ; peso a los 15 días de edad: 9.6 ± 0.4 vs 8.4 ± 0.2 ; peso a los 30 días de edad: 13.1 ± 0.7 vs 11.3 ± 0.2 ; peso a los 45 días de edad: 16.2 ± 0.9 vs 13.9 ± 0.3 kg \pm ee; figura 5).

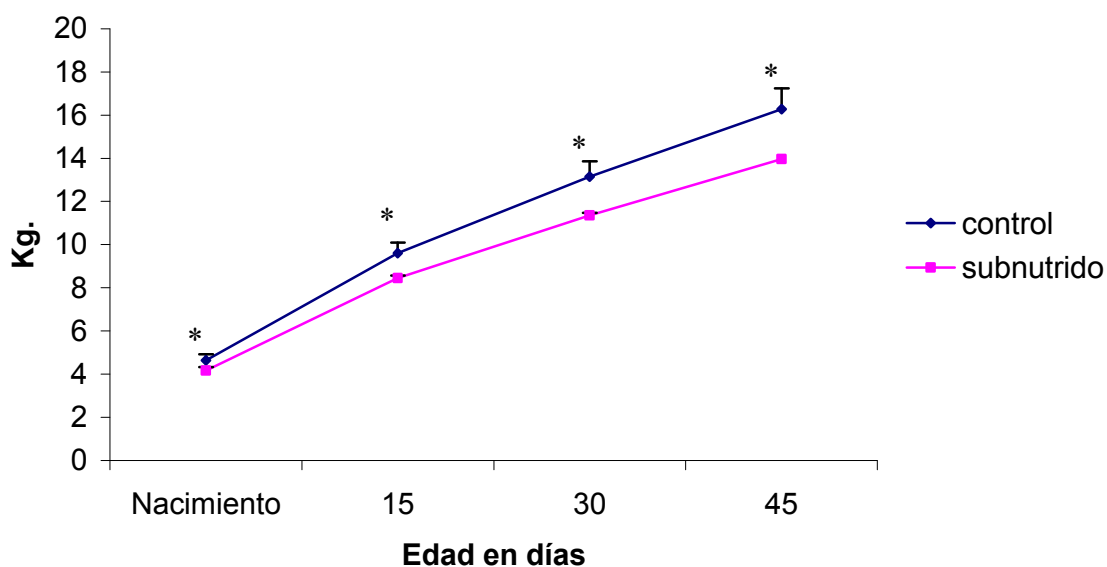


Figura 5. Peso corporal (kg, media \pm ee) de los corderos desde el nacimiento hasta el día 45 de edad. Desde el día 70 de gestación, las madres del grupo testigo recibieron el 100% de sus requerimientos nutricionales (energía y proteína), mientras que las del grupo subnutrido recibió el 70% (**t* de student; $P < 0.005$).

Cambios de peso con respecto al peso en el nacimiento

Las crías del grupo testigo tuvieron una mayor ganancia de peso que las del grupo subnutrido ($P < 0.005$; figura 6),

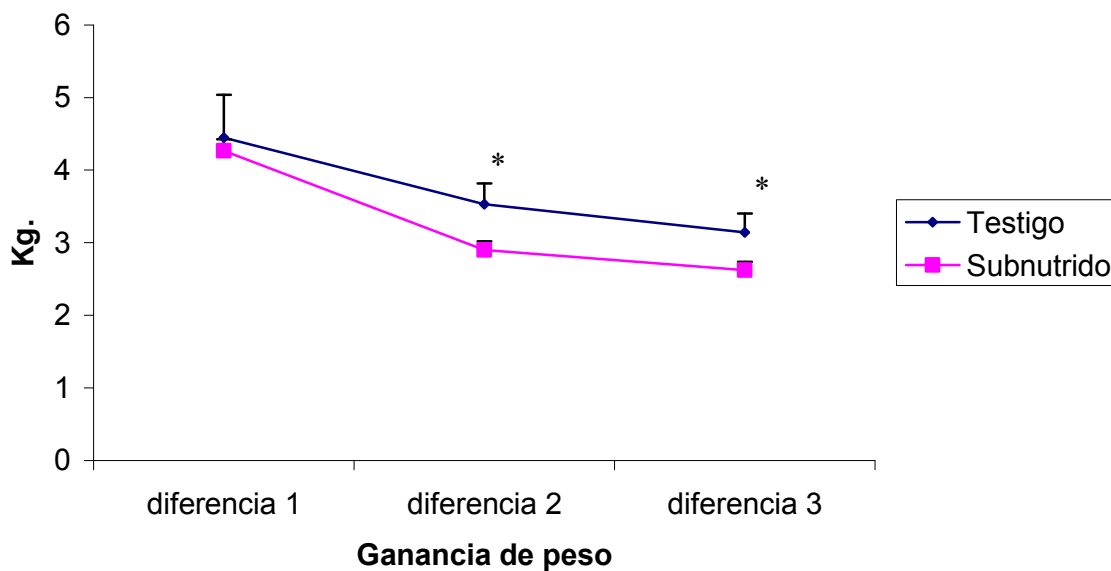


Figura 6. Cambios en el peso corporal (kg, media \pm ee) de los corderos de ambos grupos desde el nacimiento y hasta el día 45 de edad. Desde el día 70 de gestación, las madres del grupo testigo recibieron el 100% de sus requerimientos nutricionales (energía y proteína), mientras que las del grupo subnutrido recibió el 70% (**t* de student; $P < 0.005$).

EFFECTO DE LA SUBNUTRICIÓN SOBRE LA SELECTIVIDAD MATERNA

No se encontraron diferencias significativas en la frecuencia de presentación de las conductas registradas entre los dos grupos (U Mann Whitney $P > 0.05$). En ambos grupos se observó que las madres se mostraron claramente selectivas ya que aceptaron el amamantamiento sólo de su cría y rechazaron activamente a la cría ajena (cuadro 2).

CONDUCTAS REGISTRADAS	SUBNUTRIDO (n=24)		TESTIGO (n=14)	
	CRÍA PROPIA	CRÍA EXTRAÑA	CRÍA PROPIA	CRÍA EXTRAÑA
No. Balidos bajos	25.3±4.08a	1.9±0.5b	26.5±6.4a	5.7±0.5b
No. Balidos altos	10.1±3.6a	62.1±4.2b	13.2±3.5a	55.57±7.08b
No. Aceptaciones ubre	4.4±1.0a	0.3±0.2b	3.5±0.6a	0.3±0.2b
Duración amamantamiento (seg)	70.8±14.3a	7.3±4.6b	43.7±15.3a	3.0±3.0b
No. Rechazo ubre	0.08±0.08a	2.1±0.6b	0.07±0.07a	1.8±0.9b
No. Agresiones	0.3±0.3a	7.7±1.9b	0.0±0.0a	13.4±3.9b

Cuadro 2. Efecto de la subnutrición a partir de la segunda mitad de gestación sobre las conductas de aceptación y de rechazo de la cría durante la prueba de selectividad a 4 horas postparto (número de eventos±ee). Desde el día 70 de gestación, las madres del grupo testigo recibieron el 100% de sus requerimientos nutricionales (energía y proteína), mientras que las del grupo subnutrido recibió el 70%. Literales diferentes dentro de grupos indican diferencia significativa (Wilcoxon, $P \leq 0.05$).

EFFECTOS GENERALES DE LA SUBNUTRICIÓN SOBRE LA CAPACIDAD DE LAS OVEJAS PARA RECONOCER A SUS CRÍAS

De manera general, al comparar los dos grupos de ovejas en la prueba de reconocimiento y sin tomar en cuenta la hora de la prueba, se pudo observar un aumento significativo en el número de vocalizaciones de alta frecuencia en el grupo subnutrido ($P=0.04$).

También se encontró una tendencia a favor de las madres desnutridas a permanecer más tiempo con la cría extraña que con la propia (52.5 ± 7.4 vs. 31.0 ± 6.6 ; $\text{seg}\pm\text{ee}$, $P=0.08$).

De la misma manera se observó otra tendencia en que las madres desnutridas visitaron más frecuentemente a la cría extraña que las madres testigo (5.7 ± 0.6 vs. 3.9 ± 0.6 , $P=0.1$)

El resto de las conductas registradas en la prueba de reconocimiento no se vieron afectadas por la subnutrición.

EFFECTO DE LA SUBNUTRICIÓN SOBRE LA CAPACIDAD DE RECONOCIMIENTO DE LAS OVEJAS A 8 HORAS POSTPARTO

Las madres testigo fueron capaces de reconocer a sus crías a las 8 horas post-parto en la prueba de reconocimiento a distancia. Permanecieron significativamente más tiempo con la cría propia que con la extraña (104.0 ± 2.2 vs. 25.2 ± 7.8 , $\text{seg}\pm\text{ee}$, testigo y subnutridas respectivamente; $P=0.04$; figura 7), y miraron significativamente por más tiempo a la propia que a la extraña (127.2 ± 29.5 vs. 42.2 ± 11 ; $\text{seg}\pm\text{ee}$, $P=0.04$; figura 8).

A las 8 horas desde el parto, las ovejas desnutridas no fueron capaces de reconocer a su cría. No se encontró diferencia significativa entre el tiempo de permanencia con la

cría propia y la cría extraña (89.2 ± 14.3 vs. 65.9 ± 14.0 , respectivamente, $P=0.2$, figura 7). El tiempo que se miró a la cría propia y ajena (101.9 ± 14.8 vs. 69.0 ± 12.4), y el número de visitas a cada una de las crías (5.4 ± 0.8 vs. 6.3 ± 1.0 , respectivamente, $P=0.7$) fue similar ($P>0.05$, figura 8).

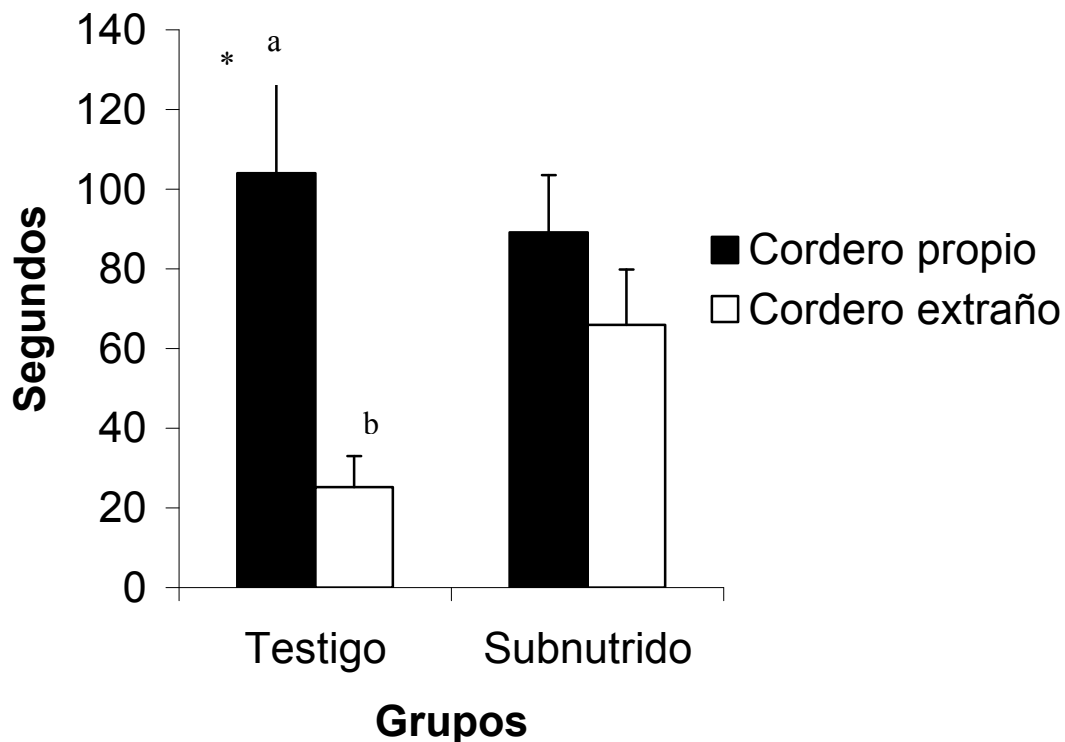


Figura 7. Tiempo de permanencia con corderos propios o extraños (seg, media \pm ee), en la prueba de reconocimiento por 5 min luego de 8h desde el parto. Desde el día 70 de gestación, las madres del grupo testigo recibieron el 100% de sus requerimientos nutricionales (energía y proteína), mientras que las del grupo subnutrido recibió el 70%. Literales distintas indican diferencia significativa dentro de grupos (Wilcoxon, $P<0.05$). *Indica diferencia significativa entre grupos (U Mann–Whitney, $P\leq 0.05$).

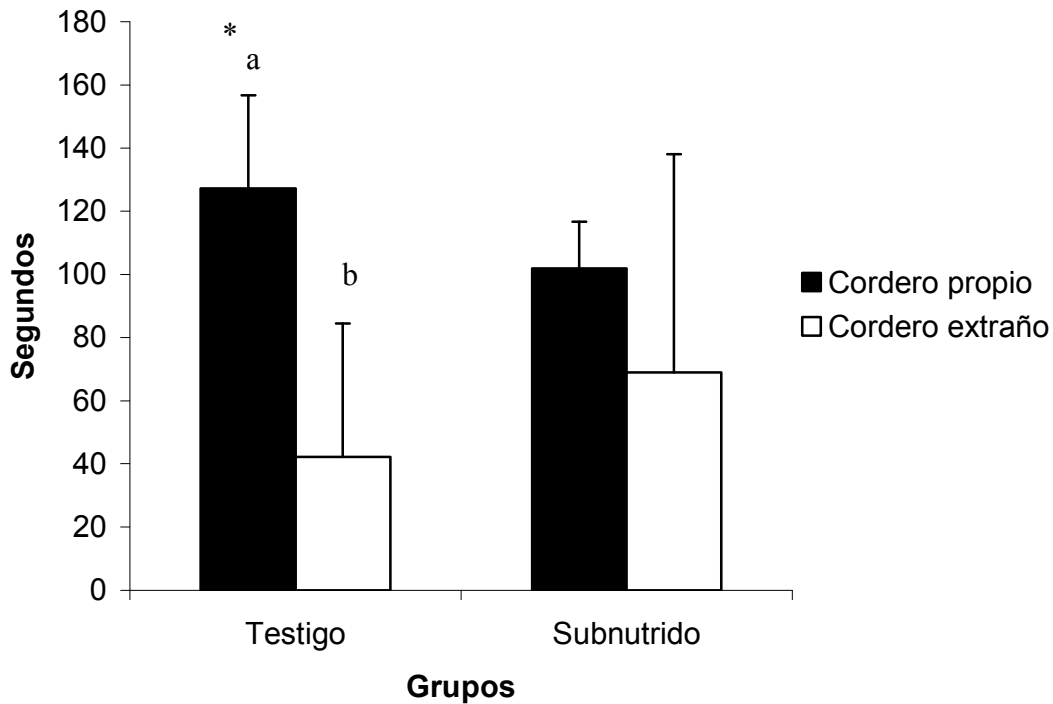


Figura 8. Tiempo de mirar (seg, media \pm ee) a corderos propios o extraños en la prueba de reconocimiento por 5 min luego de 8h desde el parto. Desde el día 70 de gestación, las madres del grupo testigo recibieron el 100% de sus requerimientos nutricionales (energía y proteína), mientras que las del grupo subnutrido recibió el 70%. Literales distintas indican diferencia significativa dentro del grupo (Wilcoxon $P \leq 0.05$). *Indica diferencia significativa entre grupos (U Mann-Whitney $P \leq 0.05$).

EFFECTO DE LA SUBNUTRICIÓN SOBRE LA CAPACIDAD DE RECONOCIMIENTO DE LAS OVEJAS A 12 HORAS POSTPARTO

A las 12 horas postparto, las madres testigo fueron capaces de reconocer a sus crías a distancia. Permanecieron significativamente más tiempo con la cría propia que con la ajena (136.6 \pm 28.6 vs. 35.8 \pm 10.4, seg \pm ee respectivamente, $P=0.02$, figura 9), y visitaron

significativamente más a la propia que a la extraña (7.5 ± 1.2 vs. 4.1 ± 1.1 respectivamente, $P=0.04$, figura 10).

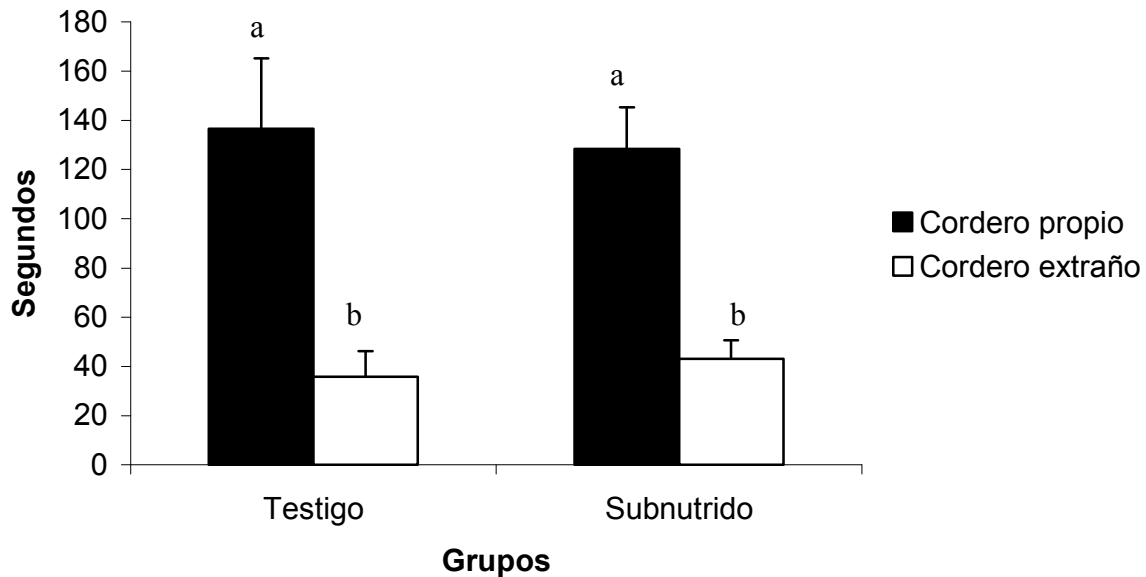


Figura 9. Tiempo de permanencia (seg, media \pm ee) a corderos propios o extraños en la prueba de reconocimiento por 5 min luego de 12h desde el parto. Desde el día 70 de gestación, las madres del grupo testigo recibieron el 100% de sus requerimientos nutricionales (energía y proteína), mientras que las del grupo subnutrido recibió el 70%. Literales distintas indican diferencia significativa dentro del grupo (Wilcoxon $P \leq 0.05$). *Indica diferencia significativa entre grupos (U Mann-Whitney $P \leq 0.05$).

Las madres desnutridas fueron capaces de reconocer a su cría en las pruebas hechas a las 12h postparto. Permanecieron significativamente más tiempo con la cría propia que con la cría extraña (128.3 ± 17.0 vs. 43.07 ± 7.5 respectivamente, $P=0.002$, figura 9); el tiempo en que miraron a la cría propia (115.0 ± 10.7 vs. 50.0 ± 9.4 , propia y ajena respectivamente, $P=0.003$) y el número de visitas a su cordero (8.5 ± 0.76 vs. 5.3 ± 0.73 , propia y ajena respectivamente) fueron mayores que a la cría ajena ($P=0.01$, figura 10).

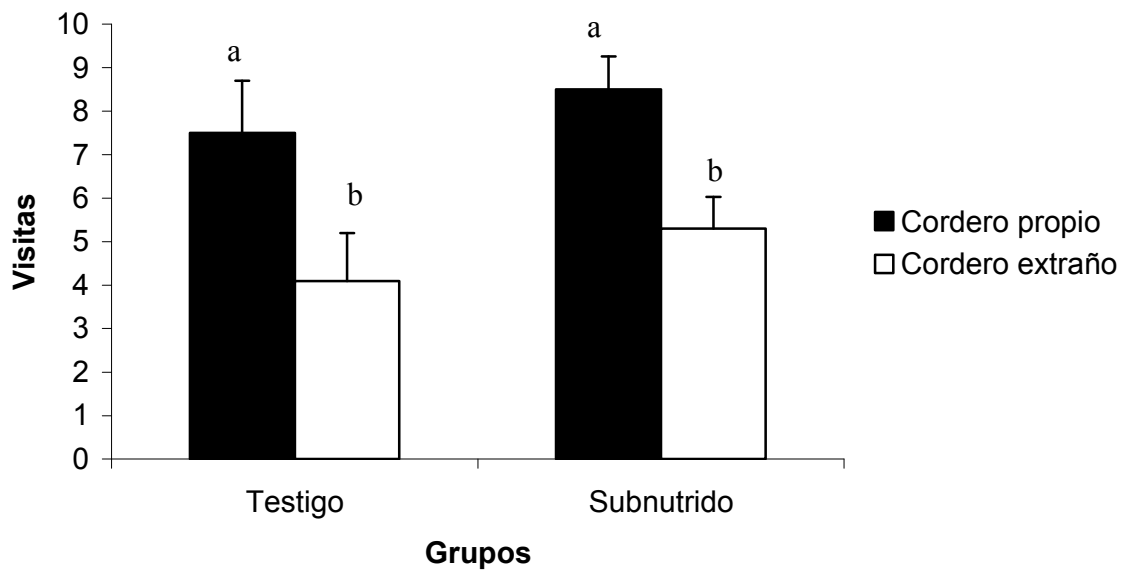


Figura 10. Número de visitas (media±ee) a corderos propios o extraños en la prueba de reconocimiento por 5 min luego de 12h desde el parto. Desde el día 70 de gestación, las madres del grupo testigo recibieron el 100% de sus requerimientos nutricionales (energía y proteína), mientras que las del grupo subnutrido recibió el 70%. Literales distintas indican diferencia significativa dentro del grupo (Wilcoxon $P \leq 0.05$). *Indica diferencia significativa entre grupos (U Mann-Whitney $P \leq 0.05$).

EFFECTO GENERAL DE LA SUBNUTRICIÓN SOBRE LA CAPACIDAD DE LOS CORDEROS PARA RECONOCER A SUS MADRES

La subnutrición de las madres ocasionó en los corderos subnutridos una tendencia a mirar por más tiempo a la madre extraña (152.2 ± 13.7 vs. 93.2 ± 13.5 seg \pm ee, $P=0.09$). El resto de las conductas registradas en la prueba de reconocimiento no se vieron afectadas por la subnutrición.

EFFECTO DE LA SUBNUTRICIÓN SOBRE LA CAPACIDAD DE RECONOCIMIENTO DE LOS CORDEROS A 12 HORAS POSTPARTO.

Los corderos de las ovejas testigo fueron capaces de reconocer a sus madres en las pruebas hechas a las 12 horas postparto. Permanecieron significativamente más tiempo con la madre propia que con la extraña (179.6 ± 30.2 vs. 40.8 ± 17.7 respectivamente, $P=0.01$, figura 11) y miraron (128.5 ± 19.3 vs. 41.5 ± 12.2 respectivamente, $P=0.02$, figura 12) y visitaron más la propia que a la extraña (2.0 ± 0.6 vs. 1.4 ± 0.5 , respectivamente, $P=0.1$, figura 13).

Las crías de las ovejas desnutridas no fueron capaces de reconocer a su madre en las pruebas hechas a las 12 horas postparto. El tiempo de permanencia con la madre propia y la madre extraña (133.9 ± 23.7 vs. 101.8 ± 21.9 seg., respectivamente, figura 11), el tiempo en que se miró a la madre propia y la ajena (91.8 ± 16.8 vs. 59.0 ± 9.5 respectivamente, figura 12), y el número de visitas a la madre propia y a la madre extraña (1.7 ± 0.2 vs. 1.7 ± 0.3 , respectivamente, figura 13) fueron similares ($P > 0.05$).

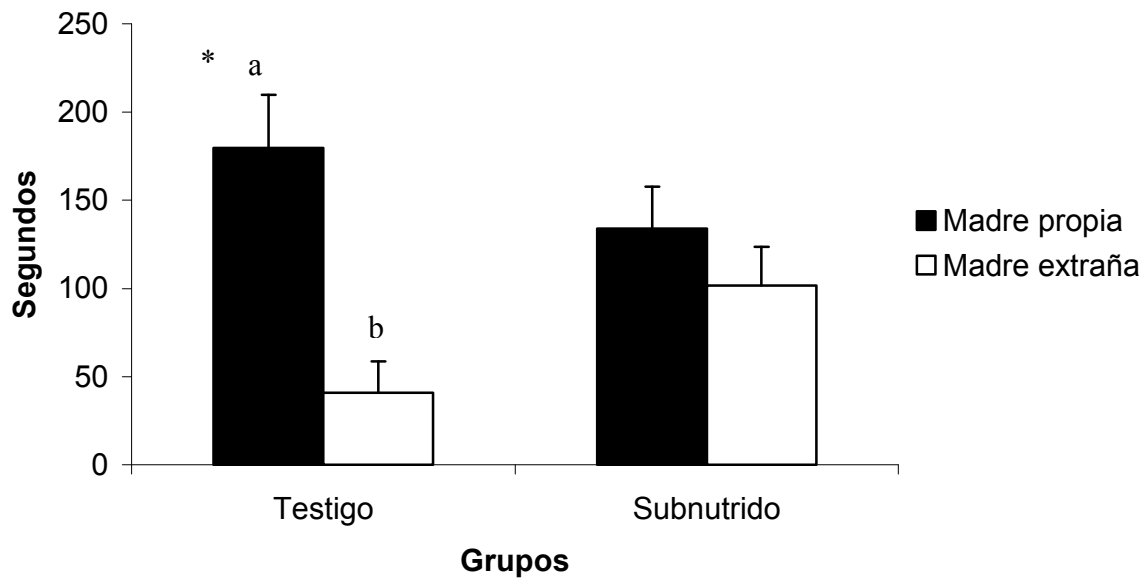


Figura 11. Tiempo de permanencia con madres propias o extrañas (seg, media±ee), en la prueba de reconocimiento por 5 min luego de 12h desde el parto. Desde el día 70 de gestación, las madres del grupo testigo recibieron el 100% de sus requerimientos nutricionales (energía y proteína), mientras que las del grupo subnutrido recibió el 70%. Literales distintas indican diferencia significativa dentro de grupos (Wilcoxon, $P < 0.05$). *Indica diferencia significativa entre grupos (U Mann–Whitney, $P \leq 0.05$).

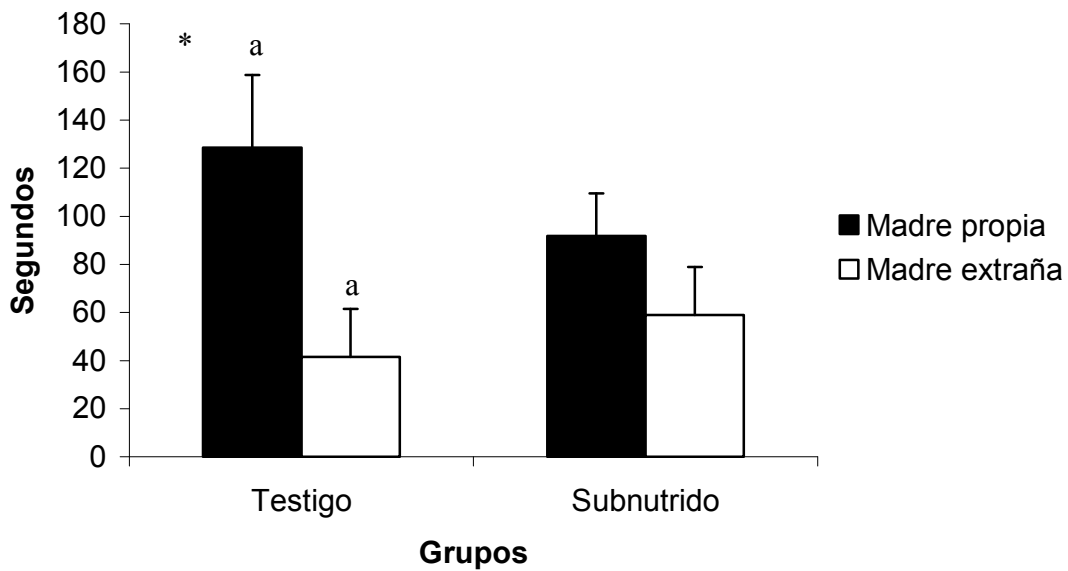


Figura 12. Tiempo de mirar a madres propias o extrañas (seg, media±ee), en la prueba de reconocimiento por 5 min luego de 12h desde el parto. Desde el día 70 de gestación, las madres del grupo testigo recibieron el 100% de sus requerimientos nutricionales (energía y proteína), mientras que las del grupo subnutrido recibió el 70%. Literales distintas indican diferencia significativa dentro de grupos (Wilcoxon, $P < 0.05$). *Indica diferencia significativa entre grupos (U Mann–Whitney, $P \leq 0.05$).

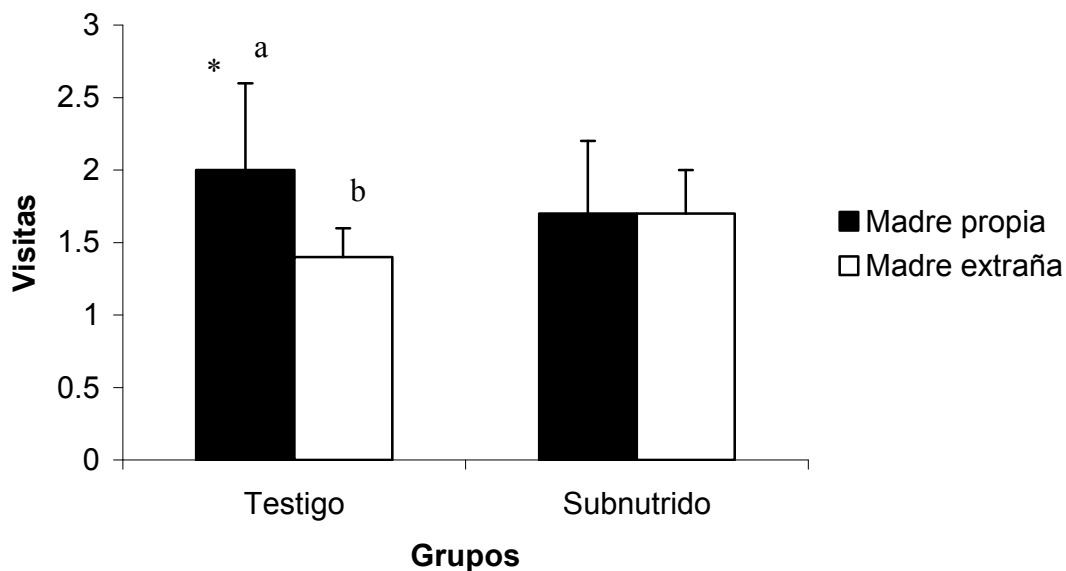


Figura 13. Número de visitas (media±ee) a madres propias o extrañas en la prueba de reconocimiento por 5 min luego de 12h desde el parto. Desde el día 70 de gestación, las madres del grupo testigo recibieron el 100% de sus requerimientos nutricionales (energía y proteína), mientras que las del grupo subnutrido recibió el 70%. Literales distintas indican diferencia significativa dentro del grupo (Wilcoxon $P \leq 0.05$). *Indica diferencia significativa entre grupos (U Mann-Whitney $P \leq 0.05$).

EFFECTO DE LA SUBNUTRICIÓN SOBRE LA CAPACIDAD DE RECONOCIMIENTO DE LOS CORDEROS A 24 HORAS POSTPARTO

Las crías de las ovejas testigo fueron capaces de reconocer a sus madres a las 24 horas postparto. Permanecieron significativamente más tiempo con la madre propia que con la extraña (149.5 ± 31.0 vs. 65.8 ± 17.2 seg., respectivamente, $P=0.02$, figura 14), y miraron significativamente más a la madre propia que a la extraña (122.5 ± 9.9 vs. 39.5 ± 9.7 seg., respectivamente, $P=0.02$, figura 15).

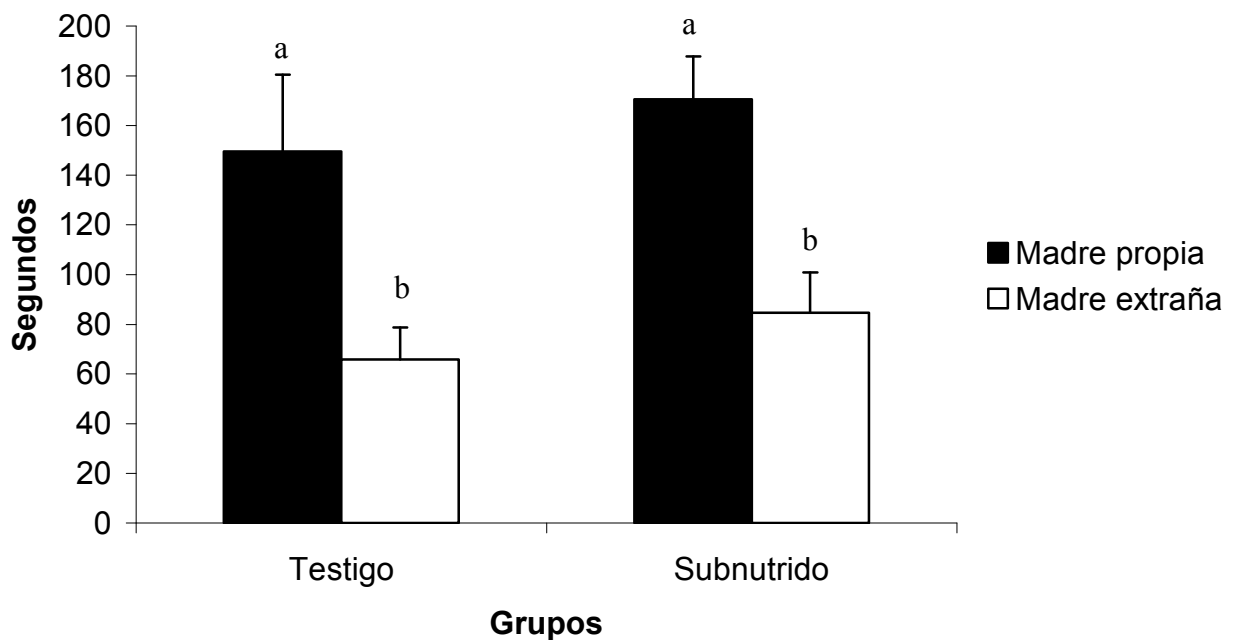


Figura 14. Tiempo de permanencia (seg, media \pm ee) con madres propias o extrañas en la prueba de reconocimiento por 5 min luego de 24h desde el parto. Desde el día 70 de gestación, las madres del grupo testigo recibieron el 100% de sus requerimientos nutricionales (energía y proteína), mientras que las del grupo subnutrido recibió el 70%. Literales distintas indican diferencia significativa dentro del grupo (Wilcoxon $P \leq 0.05$). *Indica diferencia significativa entre grupos (U Mann-Whitney $P \leq 0.05$).

Las crías desnutridas fueron capaces reconocer a su madre en las pruebas hechas 24 horas después del parto. Permanecieron más tiempo (170.6 \pm 13.0 vs. 84.7 \pm 16.2 seg., respectivamente, $P=0.01$, figura 14), miraron significativamente más tiempo a la madre propia que a la ajena (134.4 \pm 13.4 vs. 51.17 \pm 8.9., respectivamente, $P=0.006$, figura 15). El número de visitas que hicieron a la madre propia o extraña fue similar (2.05 \pm 0.2 vs. 1.8 \pm 0.3, respectivamente, $P=0.2$).

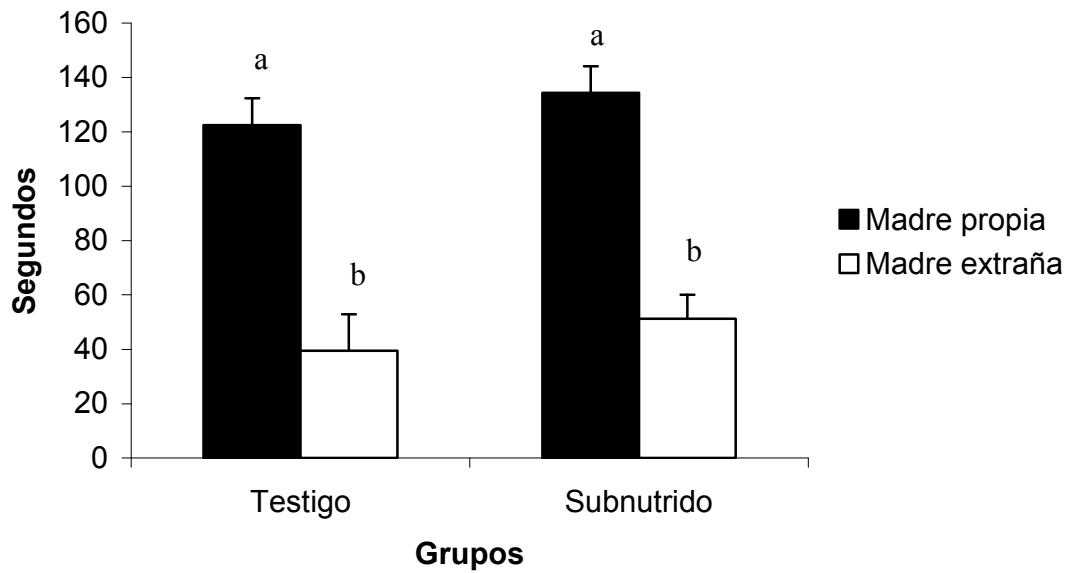


Figura 15. Tiempo de mirar (seg, media±ee) a madres propias o extrañas en la prueba de reconocimiento por 5 min luego de 24h desde el parto. Desde el día 70 de gestación, las madres del grupo testigo recibieron el 100% de sus requerimientos nutricionales (energía y proteína), mientras que las del grupo subnutrido recibió el 70%. Literales distintas indican diferencia significativa dentro del grupo (Wilcoxon $P \leq 0.05$). *Indica diferencia significativa entre grupos (U Mann-Whitney $P \leq 0.05$).

X.-DISCUSIÓN

En el presente estudio se obtienen datos relevantes que concuerdan con algunas de las hipótesis planteadas. Con respecto a la prueba de selectividad a la ubre, practicada a las 4 horas postparto en madres, no se encontraron diferencias significativas entre ambos grupos de ovejas (testigo y subnutrido). Estos resultados coinciden con los obtenidos por Robledo (2005) en el que bajo una restricción alimenticia de 17 % de energía y 36 % de proteína en cabras multiparas no encontraron diferencias significativas en las conductas registradas entre el grupo control y el desnutrido. Por lo que aparentemente la subnutrición no altera los mecanismos fisiológicos asociados con el establecimiento de dicha selectividad en la oveja y la cabra. Tanto ovejas bien alimentadas como aquellas que fueron restringidas en su alimentación, muestran claramente una conducta selectiva, ya que rechazaron activamente a la cría extraña y amamantaron a la cría propia. Se ha estudiado que los mecanismos por los cuales se establece la firma y el reconocimiento olfatorio son muy sólidos para revisión ver {Lévy, 1996 #2495} por lo que se infiere que la subnutrición durante la segunda mitad de la gestación no altera los dichos mecanismos como lo es el proceso de maduración neuronal de las vías olfatorias (Kendrick et al. 1992a; Keverne et al. 1993; Lévy et al. 1993), dado por la estimulación vagino-cervical que es el factor más importante en el control de la memorización de la olor del recién nacido.

Por otra parte, se obtuvo que la subnutrición durante la segunda mitad de la gestación deterioró la capacidad de las ovejas para reconocer a su cordero a 8 horas postparto, en una prueba de elección doble. En recientes estudios realizados por Dwyer et al (2003), se observó de igual manera que la subnutrición durante la gestación altera la conducta materna de ovejas primíparas (Dwyer et al, 2003), resultados similares fueron

hallados en cabras (Terrazas et al, 2004; Robledo 2005) en donde se encontró que la subnutrición durante la segunda mitad de la gestación deteriora la conducta materna. Tanto en ovejas como en cabras ya se ha demostrado que el reconocimiento a distancia de la cría está presente desde la primeras 6 horas postparto (Keller, 2003; Poindron, 2003; Terrazas, 1999), por lo que se sugiere que los mecanismos por los cuales se lleva a cabo el reconocimiento a distancia (visual y auditivo) y que hasta ahora no son bien conocidos, podrían verse afectados por la subnutrición materna. Por otro lado, esta alteración en el reconocimiento a distancia en ovejas subnutridas pudiera ser efecto de la alteración conductual del cordero, que en este caso es el estímulo mediante el cual se obtienen las respuestas conductuales de la madre, ya que se ha observado que madres desnutridas son más lentas en limpiar y amamantar a sus crías y que a 8 horas después del parto estas madres no fueron capaces de reconocer a distancia a su cría (Robledo 2005). Por lo que la subnutrición durante la gestación probablemente altere los mecanismos de establecimiento de conducta materna y también posiblemente el bajo desarrollo sensorial y motriz de los cabritos subnutridos altere la respuesta de las madres para atenderlos.

Existe la hipótesis, de que la subnutrición altera la capacidad de reconocimiento olfatorio, debido a la limitada presencia de motivación materna, se infiere que la oveja pudiera estar motivada más por otros factores como pueden ser la búsqueda de alimento (Merino, 2006). En nuestro trabajo, a pesar de que a las ovejas se les había restituido su dieta, la necesidad para recuperarse de la subnutrición persistía y esto pudo haber afectado su capacidad de atención hacia la búsqueda de su cría. Otra posibilidad que puede explicar el deterioro de la capacidad de reconocimiento pudo haber sido la falta de estímulos generados por las crías durante la prueba, ya que aunque no se midió esa conducta, de manera general se pudo observar que las crías desnutridas mostraron menor actividad

motriz durante la prueba, hecho que se puede corroborar en las pruebas realizadas a las crías a 12 horas de nacidas. De hecho en resultados previos en cabras, se observó que cuando los cabritos fueron probados en su capacidad para elegir entre su madre y una ajena, los animales desnutridos tuvieron problemas para mostrar una preferencia por su madre (Robledo 2005), y básicamente esta conducta se vio alterada por su limitación motriz, debida a su bajo desarrollo. Resultados sobre el deterioro de la conducta materna debido a una mala alimentación en la gestación ha sido también reportado en ovejas (Dwyer, Lawrence et al. 2003).

La subnutrición durante la gestación ha sido bien estudiada en roedores y se afirma que hay alteraciones a nivel cerebral que se manifiestan en el periodo perinatal. Una alteración que se manifiesta a nivel conductual y que es fácilmente observable, es la deficiencia al construir sus nidos, el tiempo que permanecen las madres subnutridas en su nido es menor, al igual que el tiempo de lamido a sus crías y muestran un exceso de autolamido a las diferentes partes de su cuerpo (Galler and Propert 1981; Salas et al. 1984; Regalado et al. 1999). En ovinos y caprinos se ha observado que la subnutrición materna puede también alterar la sobrevivencia de las crías al afectar la expresión apropiada de la maternidad y la conducta del neonato al nacimiento, lo cual se asocia con la vinculación madre-cría. Pocos estudios han considerado el efecto de la nutrición sobre el comportamiento materno en pequeños rumiantes. En un estudio previo, Thompson y Thompson (1949), sugirieron que las ovejas desnutridas tardan más tiempo para atender a sus crías y una gran mayoría de estos animales muestran alteraciones en conductas como menor tiempo de limpieza de la cría y permiten menos accesos a la ubre.

Investigaciones previas demuestran que la concentración plasmática de progesterona disminuye antes del parto en ovejas, sin embargo, este descenso es atrasado

por la subnutrición, pero una reinimplementación a la dieta normal, permite rápidamente revertir esos efectos debidos a la malnutrición (Mellor, Flint et al. 1987). La caída lenta de progesterona está asociada a un retraso con la lactogénesis. Además la progesterona es un prerrequisito necesario para el incremento prenatal en el flujo sanguíneo de la glándula mamaria. Así mismo la progesterona está directamente asociada a la presencia de una conducta maternal adecuada en ovinos (Poindron y Le Neindre 1980).

Ovejas subnutridas durante la gestación tienen elevadas las concentraciones de progesterona después del último tercio de gestación, comparado con ovejas bien alimentadas (Dwyer, 2003) también hay una relación inversa entre el nivel de la nutrición y y concentración de progesterona en sangre. En resultados obtenidos por Dwyer (2003) sugiere que ovejas subnutridas que tienen los niveles de progesterona y de estradiol elevados al final de la gestación son causantes de alteraciones de la conducta materna ya que dichos esteroides tienen una función importante en el inicio y establecimiento de la conducta materna (para las revisiones ver Keverne, 1988; Keverne & Kendrick, 1994). En ratas, el inicio del comportamiento materno también se relaciona a los cambios en las concentraciones estrógenos y progesterona, principalmente el aumento de estradiol y el declive de la progesterona (Doerr et al, 1981; Rosenblatt, 1994). Estos efectos temporales no han sido investigados en la oveja pero en ratas y ovejas, el comportamiento materno es inducido por la liberación de oxitocina a nivel de Sistema Nervioso Central (Keverne y Kendrick, 1992). En la oveja, la progesterona y los estrógenos promueven la síntesis de mRNA de oxitocina en las áreas del cerebro implicado en el comportamiento materno (Broad et al, 1993). En estudios de comportamiento en ovejas y ratas, niveles elevados de estradiol (Pryce et al, 1988; Shipka & Ford, 1991; Dwyer et al. 1999) y valores elevados de estradiol:progesterona (Pryce et al. 1993; Dwyer et al. 1999) en la última etapa de la

gestación están relacionados con la expresión de la conducta materna, por lo que las alteraciones de la conducta materna pueden ser efectos de la elevada concentración de progesterona en sangre durante la gestación tardía en hembras subnutridas que trae como consecuencia el decremento en la relación estradiol:progesterona.

La capacidad de reconocimiento a distancia por parte de las ovejas subnutridas fue recuperada a las 12 horas postparto, esto puede deberse a la mayor actividad motriz de los corderos. En un estudio simultáneo, cuyos resultados no se presentan, se encontró que los corderos del grupo testigo emitieron mayor cantidad de vocalizaciones durante la primer hora de nacidos comparado con los corderos desnutridos (Hernández, 2006), lo que confirma una menor actividad en los corderos desnutridos. Resultados similares también se han encontrado en ratas. La aparente función de esta actividad vocal es estimular a la madre para que atienda a la cría, así mismo se sugiere que durante este periodo la madre es capaz de aprender características físicas de la vocalización de sus crías, para poder reconocerlas a distancia (Nowak 1995; Terrazas, et al. 1999; Searby y Jouventin 2003). En el estudio realizado por Hernández (2006), también se encontró que la desnutrición afectó algunas características físicas de las vocalizaciones de los corderos como fueron la frecuencia pico y la duración del balido. En un estudio previo en donde se evaluó la presencia de una firma acústica en ovejas y corderos, se determinó que tanto la frecuencia pico, como la duración de la vocalización, son elementos importantes que pueden identificar individualmente a un individuo (Searby y Jouventin 2003). Así mismo se determinó que esos parámetros son importantes en la formación de una firma acústica. Lo cual es similar también a lo reportado en cabritos (Terrazas, et al. 2003). Por lo tanto, el hecho de haberlos tomado en cuenta para su evaluación son referencias importantes que nos pudiera indicar que los corderos desnutridos tienen o podrían tener una alteración en la

formación de una firma acústica. Por lo tanto, podrían alterar su posibilidad de ser reconocidos o identificados por sus madres, lo cual coincide con resultados de trabajos previos en donde se observó que cabras desnutridas probadas en su capacidad no olfatoria para reconocer a su cabrito fallaron (Robledo 2005).

Por último, la capacidad de los corderos para reconocer a sus madres se vió alterada por la subnutrición, esto puede deberse a la baja capacidad motriz de los corderos. Resultados similares fueron encontrados por (Dwyer et al. 2003) en ovinos en observaciones durante las primeras horas de nacidos; en cabras se ha sugerido que esto podría ser la causa de que a las 12 horas los cabritos subnutridos presentan una alteración en su habilidad para reconocer a sus madres, debido quizá a una menor actividad motriz, ya que la visitaron con menos frecuencia (Robledo 2005). Por otro lado, hay estudios en corderos que demuestran que un retraso en el amamantamiento o la ingestión del calostro induce una baja capacidad de las crías para reconocer a sus madres a 12 horas de vida (Nowak et al. 1997b; Nowak et al. 2000).

En los corderos y los cabritos a pesar de que se ha demostrado que existe una gran actividad vocal durante las primeras horas post nacimiento en las madres (Nowak, 1995, 1990; Serafin et al., 2003), éstos no son capaces de reconocer las señales sensoriales de su madre de manera individual durante los primeros días de nacidos. Su capacidad para elegir o preferir a su madre está condicionada al reconocimiento de una conducta de aceptación que la madre muestra, la cual está compuesta principalmente por la emisión de balidos bajos o de baja frecuencia, quietud y aceptación a la ubre (Gilling, 2002; Terrazas et al., 2002) por lo que, se descarta el que la madre sea el factor en esta falla en el reconocimiento a distancia por no haber emitido las señales adecuadas como estímulo para la cría.

En este trabajo se observó que la limitante para los corderos del grupo subnutrido en elegir correctamente a su madre a las 12h de edad pudo estar condicionada a su menor capacidad motriz, consecuencia de un bajo desarrollo al nacimiento.

Sin embargo, esta deficiencia en la habilidad para reconocer a sus madres se mejoró a las 24 horas, ya que tanto los corderos testigo como los subnutridos fueron capaces de reconocer a su madre y visitarla de igual manera, sin encontrarse diferencias entre ambos grupos. Cabe hacer notar que las crías del grupo subnutrido tuvieron un desarrollo sensiblemente menor a las del grupo testigo todavía hasta el día 45. En el mismo estudio realizado por Dwyer en el 2003, las ovejas primíparas subnutridas durante la gestación gastan significativamente más tiempo comiendo que las ovejas bien nutridas. La lactación es un proceso con gran exigencia energética (Reynolds & Tyrrell, 1990); así, las ovejas malnutridas pueden necesitar invertir más tiempo en comer para reunir los requisitos de lactación ya que tienen menos reservas para utilizar. Además, las ovejas subnutridas parecían estar más motivadas por el alimento que aquellas ovejas que no fueron subalimentadas. Este aumento de motivación hacia la comida es una posible explicación de que las ovejas Merino se alejen del sitio del nacimiento poco después del parto (Putu et al. 1988a).

Es posible que la capacidad motriz de los corderos a 12 horas se haya visto atrasada, ya que como se sugiere en otras especies como los roedores la subnutrición prenatal induce en las crías un retardo en el desarrollo corporal, en el desarrollo del sistema nervioso central y en el desarrollo sensorial (Salas and Cintra 1973; Salas et al. 1984; Salas et al. 1991; Salas et al. 1994; Salas et al. 2001).

En un estudio reciente realizado por Dwyer en el que la restricción nutritiva durante la gestación causó una reducción del peso al nacimiento del cordero, se encontró

que también puede tener una influencia significativa en el desarrollo neonatal del comportamiento del cordero en las primeras horas después del nacimiento. En general, los corderos con bajo peso al nacimiento tienen una capacidad más lenta para estar de pie y para amamantarse que los corderos más pesados (Dwyer et al. 2003). El permanecer de pie y amamantarse rápidamente se ha demostrado está relacionado con un aumento en la sobrevivencia de los corderos (Owens et al. 1985; Nowak et al. 1997b; Cloete and Scholtz 1998). Esto está relacionado no sólo con los beneficios nutritivos e inmunológicos de la ingestión temprana de calostro, sino también con los efectos del amamantamiento del cordero que lo vincula a su madre (Nowak et al. 1997b). Aunado al desarrollo más lento y bajo peso al nacimiento, los corderos tienen una falta de coordinación y habilidad para el amamantamiento exitoso cuando se comparan con los corderos más pesados, esto se manifiesta con una baja proporción de intentos de acercamiento a la ubre y que no finalizan con un amamantamiento exitoso. Se ha demostrado que el desarrollo neuromotor se ve afectado en otras especies por la baja nutrición (Gramsbergen and Westerga 1992), haciendo pensar que esa subnutrición altera el vigor y la habilidad de llevar a cabo este complejo comportamiento. Esto puede ser debido a los efectos de la subnutrición en el desarrollo y complejidad de las estructuras del cerebro, llevando a la disminución en el número de células y mielinización de axones (Morgane et al. 1992). En el estudio de Dwyer et al. (1996), se confirma que los corderos de madres subnutridas tienen una mayor incidencia de mala presentación que los corderos provenientes de hembras bien alimentadas por lo que requieren de mayor ayuda al momento del parto, a pesar de su más bajo peso al nacimiento. Esto, apoya las teorías de que la dificultad del nacimiento (distocia) simplemente no se relacionan con el peso al nacimiento (Dwyer et al. 1996), pero puede reflejar eventos que ocurren prenatalmente, particularmente aquéllos que

pueden restringir el movimiento fetal en el útero, tal como las restricciones en crecimiento uterino o el volumen del líquido amniótico. La subnutrición maternal durante gestación tiene un efecto indirecto en la expresión temprana del comportamiento del cordero neonato, así como los efectos del peso al nacimiento del cordero (Dwyer et al. 2003).

Por otra parte, el peso corporal de las ovejas del grupo experimental (subnutrido) fue menor durante la mayor parte en que se indujo la subnutrición, al momento del parto y hasta el primer mes de lactancia, comparado con las ovejas del grupo testigo. Dichos datos coinciden con los trabajos realizados por Dwyer et al., (2003) en ovejas y son similares a los diferentes datos obtenidos en cabras por diferentes autores como Robledo (2005), Sanchez (2005) y Merino (2006). Los resultados obtenidos acerca del efecto de la subnutrición sobre el peso de las madres concuerdan con diversos estudios (Banchero et al. 2004; Morand-Fehr y Sauvant 1978; Osgerby et al. 2002; Dwyer et al. 2003), que muestran que un descenso en la calidad alimenticia y en la disponibilidad de alimento afecta la ganancia de peso, las reservas corporales de energía de la hembra y finalmente el peso del recién nacido y esto puede estar directamente relacionado con la capacidad motriz de los mismos. Así, también se puede afectar la producción de calostro y leche (Banchero et al. 2004).

Es importante mencionar que los ovinos son especies de reproducción estacional, lo que significa que los partos y la lactancia coinciden aparentemente con las mejores condiciones de alimentación. Para algunas razas de ovinos esto significa que las ovejas están gestantes durante el invierno o en periodos de estiaje, aunado a que la suplementación durante estas épocas a veces no es suficiente por lo que las ovejas padecen de algún tipo de subnutrición. En estas condiciones las ovejas gestantes no suplementadas pierden hasta el 85% de su grasa subcutánea (Russel et al. 1968). Todo esto podría

representar la razón para que al nacimiento no se presenten las conductas esperadas tanto en la madre como en el cordero, reduciéndose la viabilidad de las crías, los resultados del presente estudio respaldan lo anterior.

La subnutrición materna durante la preñez causó una reducción en los pesos de las crías al nacimiento y hasta los 45 días de vida. En caprinos se ha observado que la restricción energética y protéica en la segunda mitad de la gestación causa una reducción en los pesos de las crías al nacimiento, al igual que en cabras que llevan más de un feto durante la gestación y que fueron desnutridas en el último tercio de la misma (Morand-Fehr and Sauvant 1978). Resultados similares se han encontrado en ovejas (Osgerby et al. 2002; Dwyer et al. 2003). Esto es muy importante ya que en estudios anteriores como el de Dwyer en el 2003 aseguran que la sobrevivencia del cordero proveniente de una hembra subnutrida durante la gestación puede ser baja esto como consecuencia probable de un bajo peso al nacimiento del cordero, por la alteración en la capacidad termoregulatoria y una habilidad reducida al momento de la lactación, en dicho estudio se demuestra incluso, que un nivel moderado de subnutrición durante la gestación tiene consecuencias que alteran la expresión de la conducta materna en la oveja, y que esto trae como consecuencia la baja sobrevivencia del cordero ya que además, el efecto de subnutrición materna altera el comportamiento del recién nacido que lleva a un retraso en el amamantamiento del mismo.

Respecto al cambio de peso que sufrieron las crías después del parto, se encontraron diferencias significativas entre los grupos, lo que nos indica que las crías del grupo subnutrido tuvieron un menor desarrollo en cuanto a su crecimiento durante la lactancia, lo cual puede repercutir sobre los parámetros productivos de los animales.

XII.- CONCLUSIONES

La subnutrición durante la segunda mitad de la gestación disminuye significativamente el peso corporal de las ovejas incluso hasta el destete, esto comparado con ovejas no subnutridas.

La subnutrición (70% de los requerimientos de proteína y energía) durante la segunda mitad de la gestación no afecta la capacidad de reconocimiento olfatorio o la formación de un vínculo selectivo entre la madre y su cría.

La subnutrición durante la segunda mitad de la gestación deteriora o atrasa la capacidad de las ovejas para reconocer a sus crías en una prueba de elección doble, a distancia a las 8 horas, aunque dicha capacidad es recuperada después de las 12 horas post-parto.

La subnutrición prenatal ocasiona una baja actividad motriz y conductual en los corderos durante las primeras 12 horas postparto.

Se sugiere llevar a cabo más estudios para poder comprobar o identificar los factores por los cuales la subnutrición prenatal altera la habilidad conductual de las crías.

XII.- LITERATURA CITADA

- Alexander, G., and Shillito, E. E.** 1977a. Importance of visual clues from various body regions in maternal recognition of the young in merino sheep (*Ovis aries*). *Applied Animal Ethology* **3**, 137-143.
- Alexander, G., and Shillito, E. E.** 1977b. The importance of odour, appearance and voice in maternal recognition of the young in Merino sheep (*Ovis aries*). *Applied Animal Ethology* **3**, 127-135.
- Alexander, G.** 1978. Odour, and the recognition of lambs by merino ewes. *Applied Animal Ethology* **4**, 153-158.
- Alexander, G., Stevens, D., Kilgour, R., de Langen, H., Mottershead, B. E., and Lynch, J. J.** 1983. Separation of ewes from twin lambs: incidence in several sheep breeds. *Applied Animal Ethology* **10**, 301-317.
- Alexander, G.** 1984. Constraints to lamb survival In *Reproduction in Sheep* (Eds. D. R. Lindsay, and D. T. Pearce), pp. 199-209. Australian Wool Corporation, Canberra (Australia).
- Alexander, G.** 1988. What makes a good mother?: components and comparative aspects of maternal behaviour in Ungulates. *Proceedings of the Australian Society for Animal Production* **17**, 25-41.
- Alexander, G., Stevens, D., and Bradley, L. R.** 1990. Distribution of field birth-sites of lambing ewes. *Australian Journal of Experimental Agriculture* **30**, 759-767.
- Anderson, A. B., Flint, A. P., and Turnbull, A. C.** 1975. Mechanism of action of glucocorticoids in induction of ovine parturition: effect on placental steroid metabolism. *Journal of Endocrinology* **66**, 61-70.
- Arnold, G. W., and Morgan, P. D.** 1975. Behaviour of the ewe and lamb at lambing and its relationship to lamb mortality. *Applied Animal Ethology* **2**, 25-46.
- Arnold, G. W., and Dudzinski, M. L.** 1978. Maternal behaviour In *Ethology of Free-Ranging Domestic Animals* (Eds. G. W. Arnold, and M. L. Dudzinski), pp. 137-165. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.
- Arnould, C., Piketty, V., and Lévy, F.** 1991. Behaviour of ewes at parturition toward amniotic fluids from sheep, cows and goats. *Applied Animal Behaviour Science* **32**, 191-196.
- Banhero, G., Quintans, G., Martin, G., Lindsay, D. R., and Milton, J. T. B.** 2004a. Nutrition and colostrum production in sheep. 1. Metabolic and hormonal responses to high-energy supplement in the final stages of pregnancy. *Reproduction, Fertility, and Development* **16**, 633-643.
- Banhero, G., Quintans, G., Martin, G., Milton, J. T. B., and Lindsay, D. R.** 2004b. Nutrition and colostrum production in sheep. 2. Metabolic and hormonal responses to different energy sources in the final stages of pregnancy. *Reproduction, Fertility, and Development* **16**, 645-653.
- Bedford, C. A., Challis, J. R. G., Harrison, F. A., and Heap, R. B.** 1972. The rôle of oestrogens and progesterone in the onset of parturition in various species. *Journal of Reproduction and Fertility* **16**, 1-23.
- Bicknell, R. J., Leng, G., Russell, J. A., Dyer, R. G., Mansfield, S., and Zhao, B. G.** 1988. Hypothalamic opioid mechanisms controlling oxytocin neurones during parturition. *Brain Research Bulletin* **20**, 743-749.

- Bizelis, J., Charismiadou, M., and Rogdakis, E.** 2000. Metabolic changes during the perinatal period in dairy sheep in relation to level of nutrition and breed. II Early lactation. *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition* **84**, 73-84.
- Booth, K. K., and Katz, L. S.** 2000. Role of the vomeronasal organ in neonatal offspring recognition in sheep. *Biology of Reproduction* **63**, 953-958.
- Bouissou, M. F.** 1968. Effet de l'ablation des bulbes olfactifs sur la reconnaissance du jeune par sa mère chez les Ovins. *Revue de Comportement Animal* **2**, 77-83.
- Bray, A. R., and Wodzika-Tomaszewska, M.** 1974. Perinatalbehaviour and progesterone and corticosteroid levels in sheep. *Proc. Aust. Soc. Anim. Prod.* **10**, 318-321.
- Bridges, R., Zarrow, M. X., Gandelman, R., and Denenberg, V. H.** 1972. Differences in maternal responsiveness between lactating and sensitized rats. *Developmental Psychobiology* **5**, 123-127.
- Bridges, R. S.** 1975. Long-term effects of pregnancy and parturition upon maternal responsiveness in the rat. *Physiology and Behavior* **14**, 245-249.
- Bridges, R. S.** 1977. Parturition: Its role in the long term retention of maternal behavior in the rat. *Physiology and Behavior* **18**, 487-490.
- Broad, K. D., Kendrick, K. M., Sirinathsinghji, D. J., and Keverne, E. B.** 1993. Changes in pro-opiomelanocortin and pre-proenkephalin mRNA levels in the ovine brain during pregnancy, parturition and lactation and in response to oestrogen and progesterone. *Journal of Neuroendocrinology* **5**, 711-719.
- Broad, K. D., Keverne, E. B., and Kendrick, K. M.** 1995. Corticotrophin releasing factor mRNA expression in the sheep brain during pregnancy, parturition and lactation and following exogenous progesterone and oestrogen treatment. *Brain Research. Molecular Brain Research* **29**, 310-316.
- Budge, H., Bispham, J., Dandrea, J., Evans, E., Heasman, L., Ingleton, P., Sullivan, C., Wilson, V., Stephenson, T., and Symonds, M.** 2000. Effect of maternal nutrition on brown adipose tissue and its prolactin receptor status in the fetal lamb. *Pediatric Research* **47**, 781-786.
- Caba, M., Poindron, P., Krehbiel, D., Lévy, F., Romeyer, A., and Vénier, G.** 1995. Naltrexone delays the onset of maternal behavior in primiparous parturient ewes. *Pharmacology, Biochemistry and Behavior* **52**, 743-748.
- Clarke, L., Yakubu, D. P., and Symonds, M. E.** 1997. Influence of maternal bodyweight on size, conformation and survival of newborn lambs. *Reproduction, Fertility, and Development* **9**, 509-514.
- Cloete, S. W. P., and Scholtz, A. J.** 1998. Lamb survival in relation to lambing and neonatal behaviour in medium wool Merino lines divergently selected for multiple rearing ability. *Australian Journal of Experimental Agriculture* **38**, 801-811.
- Coureaud, G., Schaal, B., Coudert, P., Hudson, R., Rideaud, P., and Orgeur, P.** 2000. Mimicking natural nursing conditions promotes early pup survival in domestic rabbits. *Ethology* **106**, 207-225.
- Cox, N. M., Stuart, M. J., Althen, T. G., Bennet, W. A., and Miller, H. W.** 1987. Enhancement of ovulation rate in gilts by increasing dietary energy and administering insulin during follicular growth. *Journal Animal Science* **64**, 507-516.
- Currie, W. B., Gorewit, R. C., and Michel, F. J.** 1988. Endocrine changes, with special reference on estradiol 17-beta, prolactin and oxytocin before and during labour and delivery in goats. *Journal of Reproduction and Fertility* **82**, 299-308.

- Chamley, W. A., Buckmaster, J., Cereni, M. E., Cumming, I. A., Goding, J. R., Obst, J. M., Williams, A., and Winfield, C.** 1973. Changes in the levels of progesterone, corticosteroids, estrone, oestradiol 17-beta, luteinizing hormone and prolactin in the peripheral plasma of the ewe during late pregnancy and at parturition. *Biology of Reproduction* **9**, 30-35.
- Charismiadou, M., Bizelis, J., and Rogdakis, E.** 2000. Metabolic changes during the perinatal period in dairy sheep in relation to level of nutrition and breed. I Late pregnancy. *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition* **84**, 61-72.
- Da Costa, A. P., Guevara-Guzman, R. G., Ohkura, S., Goode, J. A., and Kendrick, K. M.** 1996. The role of oxytocin release in the paraventricular nucleus in the control of maternal behaviour in the sheep. *Journal of Neuroendocrinology* **8**, 163-177.
- Da Costa, A. P., Broad, K. D., and Kendrick, K. M.** 1997. Olfactory memory and maternal behaviour-induced changes in c-fos and zif/268 mRNA expression in the sheep brain. *Brain Research. Molecular Brain Research* **46**, 63-76.
- Da Costa, A. P., De La Riva, C., Guevara-Guzman, R., and Kendrick, K. M.** 1999. C-fos and c-jun in the paraventricular nucleus play a role in regulating peptide gene expression, oxytocin and glutamate release, and maternal behaviour. *European Journal of Neuroscience* **11**, 2199-2210.
- Downing, J. A., and Scaramuzzi, R. J.** 1991. Nutrient effects on ovulation rate, ovarian function and the secretion of gonadotrophic and metabolic hormones in sheep. *Journal Reprod. Fertil Suppl.* **43**, 209-227.
- Downing, J. A., Joss, J., and Scaramuzzi, R. J.** 1995. Ovulation rate and the concentrations of gonadotrophins and metabolic hormones in ewes infused with glucose during the late luteal phase of the oestrous cycle. *Journal Endocrinology* **146**, 403-410.
- Dwyer, C., Lawrence, A., Bishop, S., and Lewis, M.** 2003. Ewe-lamb bonding behaviours at birth are affected by maternal undernutrition in pregnancy. *British Journal of Nutrition* **89**, 123-136.
- Dwyer, C. M., Lawrence, A. B., Brown, H. E., and Simm, G.** 1996. Effect of ewe and lamb genotype on gestation length, lambing ease and neonatal behaviour of lambs. *Reproduction, Fertility, and Development* **8**, 1123-1129.
- Dwyer, C. M., McLean, K. A., Deans, L. A., Chirnside, J., Calvert, S. K., and Lawrence, A. B.** 1998. Vocalisations between mother and young in sheep: effects of breed and maternal experience. *Applied Animal Behaviour Science* **58**, 105-119.
- Felicio, L. F., Mann, P. E., and Bridges, R.** 1997. Intracerebroventricular cholecystokinin infusions block beta-endorphin-induced disruption of maternal behavior. *Pharmacol. Biochem. Behav.*, **39**, 201-204.
- Ferreira, G., Terrazas, A., Poindron, P., Nowak, R., Orgeur, P., and Lévy, F.** 2000. Learning of olfactory cues is not necessary for early lamb recognition by the mother. *Physiology and Behavior* **69**, 405-412.
- Fleming, A. S., and Rosenblatt, J. S.** 1974. Maternal behavior in the virgin and lactating rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology* **86**, 957-972.
- Flint, A. P., and Burton, R. D.** 1984. Properties and ontogeny of the glucocorticoid receptor in the placenta and fetal lung of the sheep. *J. Endocr.* **103**, 31-42.
- France, J. T., Magness, R. R., Murry, B. A., Rosenfeld, C. R., and Mason, J. I.** 1988. The Regulation of ovine placental Steroid 17 alpha-Hydroxylase and Aromatase by glucocorticoid. *Mol.Endo.* **2**, 193-199.

- Fredriksson, G.** 1985. Release of PGF2 alpha during parturition and the postpartum period in the ewe. *Theriogenology* **24**, 331-335.
- Galler, J. R., and Propert, K. J.** 1981. Early maternal behaviors predictive of survival of suckling rats with intergenerational malnutrition. *Journal of Nutrition* **112**, 332-337.
- Gandelman, R.** 1972. Mice: postpartum aggression elicited by the presence of an intruder. *Hormones and Behavior* **3**, 23-28.
- Gilling, G.** 2002. Desarrollo del reconocimiento mutuo entre la madre y su cría en los primeros días postparto en cabras. *Instituto de Neurobiología*. Universidad Nacional Autónoma de México, Querétaro.
- Gonyou, H. W., and Stookey, J. M.** 1985. Behavior of parturient ewes in group-lambing pens with and without cubicles. *Applied Animal Behaviour Science* **14**, 163-172.
- Gonyou, H. W., and Stookey, J. M.** 1987. Maternal and neonatal behavior. *Veterinary Clinics of North America. Food Animal Practice* **3**, 231-249.
- González-Mariscal, G., and Poindron, P.** 2002. Parental care in mammals: immediate internal and sensory factors of control. *Hormones, Brain and Behavior* **1**, 215-298.
- Goursaud, A. P., and Nowak, R.** 1999. Colostrum mediates the development of mother preference by newborn lambs. *Physiology and Behavior* **67**, 49-56.
- Gramsbergen, A., and Westerga, J.** 1992. Locomotor development in undernourished rats. *Behavioural Brain Research* **48**, 57-64.
- Grubb, P.** 1974. Social organization of Soay sheep and the behaviour of ewes and lambs. In *Island Survivors: the Ecology of the Soay Sheep of St. Kilda* (Eds. P. A. Jewell, C. Milner, and J. Morton Boyd), pp. 131-159. Athlone Press, London.
- Gubernick, D. J., Corbeau Jones, K., and Klopfer, P. H.** 1979. Maternal imprinting in goats? *Animal Behaviour* **27**, 314-315.
- Gubernick, D. J.** 1980. Maternal "imprinting" or maternal "labelling" in goats. *Animal Behaviour* **28**, 124-129.
- Gubernick, D. J.** 1981. Mechanisms of maternal "labelling" in goats. *Animal Behaviour* **29**, 305-306.
- Gunn, R. G.; Smith, W. F.; Senior, A. J.; Barthram, E.; Sim, D. A. y Hunter, E. A.** 1991. *Anim. Prod.* **52**: 149-156.
- Hall, D., Holst, P., and Shutt, D.** 1992. The effect of nutritional supplements in late pregnancy on ewe colostrum production, plasma progesterone and IGF-1 concentrations. *Australian Journal of Agricultural Research* **43**, 325-337.
- Haresign, W.** 1981. Ammonia concentration and protein synthesis in the rumen. *J Sci Food Agric.* **32**, 759-766.
- Hartsock, T. G., and Graves, H. B.** 1976. Neonatal behavior and nutrition-related mortality in domestic swine. *Journal of Animal Science* **42**, 235-241.
- Hernandez, H., Serafin, N., Vazquez, H., Delgadillo, J. A., and Poindron, P.** 2001. Maternal selectivity suppression through peripheral anosmia does not affect nursing activity and lactation performance in ewes. *Behavioural Processes* **53**, 203-209.
- Hernandez, H., Serafin, N., Terrazas, A., Marnet, P., Kann, K., Delgadillo, J., and Poindron, P.** 2002. Maternal olfaction differentially modulates oxytocin and prolactin release during suckling in goats. *Hormone and Behavior* **42**, 232-244.
- Herscher, L., Richmond, J. B., and Moore, A. U.** 1963. Maternal behavior in sheep and goats. In *Maternal Behavior in Mammals* (Ed. H. L. Rheingold), pp. 203-232. John Wiley and Sons Inc., New-York.

- Hinch, G., Lynch, J., Nolan, J., Leng, R., Bindon, B., and Piper, L.** 1996. Supplementation of high fecundity Border Leicester \times Merino ewes with a high protein feed: its effect on lamb survival. *Australian Journal of Experimental Agriculture* **36**, 129-136.
- Keller, M., Meurisse, M., Poindron, P., Nowak, R., Ferreira, G., Shayit, M., and Lévy, F.** 2003. Maternal experience influences the establishment of visual/auditory, but not olfactory recognition of the newborn lamb by ewes at parturition. *Development and Psychopathology* **43**, 167-176.
- Kendrick, K.** 1994. Neurobiological correlates of visual and olfactory recognition in sheep. *Behavioural Processes* **33**, 89-112.
- Kendrick, K. M., Keverne, E. B., Baldwin, B. A., and Sharman, D. F.** 1986. Cerebrospinal fluid levels of acetylcholinesterase, monoamines and oxytocin during labour, parturition, vaginocervical stimulation, lamb separation and suckling in sheep. *Neuroendocrinology* **44**, 149-156.
- Kendrick, K. M., Keverne, E. B., and Baldwin, B. A.** 1987. Intracerebroventricular oxytocin stimulates maternal behaviour in the sheep. *Neuroendocrinology* **46**, 56-61.
- Kendrick, K. M., Keverne, E. B., Chapman, C., and Baldwin, B. A.** 1988a. Intracranial dialysis measurement of oxytocin, monoamine and uric acid release from the olfactory bulb and substantia nigra of sheep during parturition, suckling, separation from lambs and eating. *Brain Research* **439**, 1-10.
- Kendrick, K. M., Keverne, E. B., Shapman, C., and Baldwin, B. A.** 1988b. Microdialysis measurement of oxytocin, aspartate, gama-aminobutyric acid and glutamate release from the olfactory bulb of the sheep during vaginocervical stimulation. *Brain Research* **442**, 171-174.
- Kendrick, K. M., and Keverne, E. B.** 1991. Importance of progesterone and estrogen priming for the induction of maternal behavior by vaginocervical stimulation in sheep: effects of maternal experience. *Physiology and Behavior* **49**, 745-750.
- Kendrick, K. M., Keverne, E. B., Hinton, M. R., and Goode, J. A.** 1991. Cerebrospinal fluid and plasma concentrations of oxytocin and vasopressin during parturition and vaginocervical stimulation in the sheep. *Brain Research Bulletin* **26**, 803-807.
- Kendrick, K. M., da Costa, A. P., Hinton, M. R., and Keverne, E. B.** 1992a. A simple method for fostering lambs using anoestrous ewes with artificially induced lactation and maternal behaviour. *Applied Animal Behaviour Science* **34**, 345-357.
- Kendrick, K. M., and Keverne, E. B.** 1992. Control of synthesis and release of oxytocin in the sheep brain. *Annals of the New York Academy of Sciences* **652**, 102-121.
- Kendrick, K. M., Keverne, E. B., Hinton, M. R., and Goode, J. A.** 1992b. Oxytocin, amino acid and monoamine release in the region of the medial preoptic area and bed nucleus of the stria terminalis of the sheep during parturition and suckling. *Brain Research* **569**, 199-209.
- Kendrick, K. M., Lévy, F., and Keverne, E. B.** 1992c. Changes in the sensory processing of olfactory signals induced by birth in sheep. *Science* **256**, 833-836.
- Kendrick, K. M., Atkins, K., Hinton, M. R., Broad, K. D., Fabre-Nys, C., and Keverne, B.** 1995. Facial and vocal discrimination in sheep. *Animal Behaviour* **49**, 1665-1676.
- Keverne, E. B., Lévy, F., Poindron, P., and Lindsay, D. R.** 1983. Vaginal stimulation: an important determinant of maternal bonding in sheep. *Science* **219**, 81-83.

- Keverne, E. B., and Kendrick, K. M.** 1991. Morphine and corticotrophin-releasing factor potentiate maternal acceptance in multiparous ewes after vaginocervical stimulation. *Brain Research* **540**, 55-62.
- Keverne, E. B., and Kendrick, K. M.** 1992. Oxytocin facilitation of maternal behavior in sheep. *Annals of the New York Academy of Sciences* **652**, 83-101.
- Keverne, E. B., Lévy, F., Guevara-Guzman, R., and Kendrick, K. M.** 1993. Influence of birth and maternal experience on olfactory bulb neurotransmitter release. *Neuroscience* **56**, 557-565.
- Kleeman, D. O., Walker, S. K., Walkley, J., Ponzoni, R., Smith, D., Grimson, R., and Seamark, R. F.** 1993. Effect of nutrition during pregnancy on birth weight and lamb survival in FecB Booroola \times South Australian Merino ewes. *Reproduction Science* **31**, 213-224.
- Krehbiel, D., Poindron, P., Lévy, F., and Prud'Homme, M. J.** 1987a. Peridural anesthesia disturbs maternal behavior in primiparous and multiparous parturient ewes. *Physiology and Behavior* **40**, 463-472.
- Krehbiel, D., Poindron, P., Lévy, F., and Prud'homme, M. J.** 1987b. Effects of peridural anesthesia on maternal behavior in primiparous and multiparous parturient ewes. *Physiology and Behavior* **40**, 463-472.
- Le Neindre, P., Poindron, P., and Delouis, C.** 1979. Hormonal induction of maternal behavior in non-pregnant ewes. *Physiology and Behavior* **22**, 731-734.
- Lécrivain, E., and Janeau, G.** 1987. Comportement d'isolement et de recherche d'abri de brebis agnelant en plein air dans un système d'élevage à caractère extensif. *Biology of Behaviour* **12**, 127-148.
- Leng, G., Mansfield, S., Bicknell, R. J., Brown, D., Chapman, C., Hollingsworth, S., Ingram, C. D., Marsh, M. I., Yates, J. O., and Dyer, R. G.** 1987. Stress-induced disruption of parturition in the rat may be mediated by endogenous opioids. *Journal of Endocrinology* **114**, 247-252.
- Leng, G., Mansfield, S., Bicknell, R. J., Blackburn, R. E., Brown, D., Chapman, C., Dyer, R. G., Hollingsworth, S., Shibuki, K., Yates, J. O., and al, e.** 1988. Endogenous opioid actions and effects of environmental disturbance on parturition and oxytocin secretion in rats. *Journal of Reproduction and Fertility* **84**, 345-356.
- Leng, G., Dyball, R. E., and Way, S. A.** 1992. Naloxone potentiates the release of oxytocin induced by systemic administration of cholecystokinin without enhancing the electrical activity of supraoptic oxytocin neurones. *Experimental Brain Research* **88**, 321-325.
- Lévy, F., Poindron, P., and Le Neindre, P.** 1983. Attraction and repulsion by amniotic fluids and their olfactory control in the ewe around parturition. *Physiology and Behavior* **31**, 687-692.
- Lévy, F., and Poindron, P.** 1984. Influence du liquide amniotique sur la manifestation du comportement maternel chez la brebis parturiente. *Biology of Behaviour* **9**, 271-278.
- Lévy, F., and Poindron, P.** 1987a. The importance of amniotic fluids for the establishment of maternal behaviour in experienced and inexperienced ewes. *Animal Behaviour* **35**, 1188-1192.
- Lévy, F., and Poindron, P.** 1987b. Importance of amniotic fluids for the establishment of maternal behaviour in relation with maternal experience in sheep. *Animal Behaviour* **35**, 1188-1192.

- Lévy, F., Gervais, R., Kindermann, U., Orgeur, P., and Piketty, V.** 1990a. Importance of beta-noradrenergic receptors in the olfactory bulb of sheep for recognition of lambs. *Behavioral Neuroscience* **104**, 464-469.
- Lévy, F., Keverne, E. B., Piketty, V., and Poindron, P.** 1990b. Physiological determinism of olfactory attraction for amniotic fluids in sheep. In *Chemical Signals in Vertebrates, Vol. 5* (Eds. D. W. MacDonald, D. Müller-Schwarze, and N. S.E.), pp. 162-165. Oxford University Press, Oxford (G.B.).
- Lévy, F., Gervais, R., Kindermann, U., Litterio, M., Poindron, P., and Porter, R.** 1991. Effects of early post-partum separation on maintenance of maternal responsiveness and selectivity in parturient ewes. *Applied Animal Behaviour Science* **31**, 101-110.
- Lévy, F., Guevara-Guzman, R., Hinton, M. R., Kendrick, K. M., and Keverne, E. B.** 1993. Effects of parturition and maternal experience on noradrenaline and acetylcholine release in the olfactory bulb of sheep. *Behavioral Neuroscience* **107**, 662-668.
- Lévy, F., Kendrick, K. M., Goode, J. A., Guevara-Guzman, R., and Keverne, E. B.** 1995a. Oxytocin and vasopressin release in the olfactory bulb of parturient ewes: changes with maternal experience and effects on acetylcholine, gamma-aminobutyric acid, glutamate and noradrenaline release. *Brain Research* **669**, 197-206.
- Lévy, F., Locatelli, A., Piketty, V., Tillet, Y., and Poindron, P.** 1995b. Involvement of the main but not the accessory olfactory system in maternal behavior of primiparous and multiparous ewes. *Physiology and Behavior* **57**, 97-104.
- Lévy, F., Kendrick, K., Keverne, E. B., Porter, R. H., and Romeyer, A.** 1996. Physiological, sensory and experiential factors of parental care in sheep. *Advances in the Study of Behavior* **25**, 385-473.
- Lévy, F., Richard, P., Meurisse, M., and Ravel, N.** 1997. Scopolamine impairs the ability of parturient ewes to learn to recognise their lambs. *Psychopharmacology* **129**, 85-90.
- Liggins, G. C., Grieves, S. A., Kendall, J. Z., and Knox, B. S.** 1972. The physiological rôles of progesterone, oestradiol-17beta and prostaglandin F-2alpha in the control of ovine parturition. *Journal of Reproduction and Fertility* **16**, 85-103.
- Liggins, G. C., Fairclough, R. J., and Grieves, S. A.** 1977. Parturition in the sheep. In *The Fetus and Birth*. (Eds. J. Knight, and M. O'Coonors). Ciba Foundation Symposium No.47 Elsevier Excerpta Medica., Amsterdam.
- Lindsay, D. R., and Fletcher, I. C.** 1968. Sensory involvement in the recognition of lambs by their dams. *Animal Behaviour* **16**, 415-417.
- Lindsay, D. R.** 1988. Reproductive Behavior in survival. *Aust. J. Biol. Sci.*, **41**, 97-102.
- Lynch, J. J., Hinch, G. N., and Adams, D. B.** 1992a. Grazing behaviour. In *The Behaviour of sheep. Biological Principles and Implications for Production* (Eds. J. J. Lynch, G. N. Hinch, and D. B. Adams), pp. 9-47. C.A.B. International, Oxon, U.K.
- Lynch, J. J., Hinch, G. N., and Adams, D. B.** 1992b. Social Behaviour and Organization. In *The Behaviour of Sheeo. Biological Principles and Implication for Production.*, pp. 48-95. C.A.B: International., Wallingford, UK.
- Martin, G. B., and Walkden_Brown, S. W.** 1995. Nutritional influences on reproduction in mature male sheep and goats. *Journal of Reproduction and Fertility. Supplement* **49**, 437-449.

- Martin, G. B., Milton, J. T. B., Davidson, R. H., Banchemo Hunzicker, G. E., Lindsay, D. R., and Blache, D.** 2004. Natural methods for increasing reproductive efficiency in small ruminants. *Animal Reproduction Science* **82-83**, 231-246.
- Martin, G.B., Rodger, J. y Blanche, D.** (2004) Nutritional and environmental effects on reproduction in small ruminants. *Reprod. Fert. Develop.* 16, 491-501.
- McEvoy, T. G., Bourke, D. A., Kyle, C. E., Young, P., and Adam, C. L.** 1995. Superovulatory responses to eCG in llamas (*Lama glama*). *Anim. Reprod. Sci.* **15**, 89-107.
- McMillen, C., Thorburn, G. D., and Walker, D. W.** 1986. Diurnal variations in plasma concentrations of cortisol, growth hormone and glucose in the fetal sheep and pregnant ewe during late gestation. *J. Endocr.* **114**, 65-72.
- Mellor, D., and Murray, L.** 1985. Effects of maternal nutrition on udder development during late pregnancy and on colostrum production in Scottish Blackface ewes with twin lambs. *Research in Veterinary Science* **39**, 230-234.
- Mellor, D., Flint, D., Vernon, R., and Forsyth, I.** 1987. Relationships between plasma hormone concentrations, udder development and the production of early mammary secretions in twin-bearing ewes on different planes of nutrition. *Quarterly Journal of Experimental Physiology and Cognate Medical Sciences* **72**, 345-346.
- Mellor, D. J.** 1983. Nutritional and placental determinants of foetal growth rate in sheep and consequences for the new born lamb. *British Veterinary Journal* **139**, 307-324.
- Molina, A.** 1993. Evolución anual del nivel de reservas corporales y estudio de su influencia sobre los principales parámetros productivos en la raza Manchega. Tesis Doctoral. Universidad de Castilla-La Mancha. **262pp**.
- Moore, R., Millar, C., and Lynch, P.** 1986. The effects of prenatal nutrition and type of birth and rearing of lambs on vigour, temperature and weight at birth, and weight and survival at weaning. *Proceedings of the New Zealand Society of Animal Production* **46**, 259-262.
- Morand-Fehr, P., and Sauvant, D.** 1978. Nutrition and optimum performances of dairy goats. *Livestock Production Science* **5**, 203-213.
- Morgan, P. D., Boundy, C. A. P., Arnold, G. W., and Lindsay, D. R.** 1975. The roles played by the senses of the ewe in the location and recognition of lambs. *Applied Animal Ethology* **1**, 139-150.
- Morgane, P. J., Austin-La France, R. J., Bronzino, J. D., Tonkiss, J., and Galler, J. R.** 1992. Malnutrition and the developing neurons system. In *The vulnerable brain and environment risks*. (Eds. R. L. Isaacson, and K. F. Jensen), pp. 3-43. Plenum Press, New York.
- Niezgoda, J., Wronska, d., Pierzchala, K., Bobek, S., and Kahl, B.** 1987. Lack of adaptation to repeated Emotional Stress Evoked by isolation of Sheep from the Flock*. *J.Vet.Med. A* **34**, 734-739.
- Nowak, R.** 1990. Lamb's bleats: important for the establishment of the mother-young bond? *Behaviour* **115**, 14-29.
- Nowak, R., and Lindsay, D. R.** 1992. Discrimination of merino ewes by their newborn lambs:important for survival? *Applied Animal Behaviour Science* **34**, 61-74.
- Nowak, R.** 1995. Activite vocale de l'agneau isole de sa mere: effet de la presence du jumeau ou d'un congeneres du meme age. *Not published data*, Nouzilly, France.
- Nowak, R.** 1996. Neonatal survival:contributions from behavioural studies in sheep. *Applied Animal Behaviour Science* **49**, 61-72.

- Nowak, R., Goursaud, A. P., Lévy, F., Orgeur, P., Schaal, B., Belzung, C., Picard, M., Meunier-Salaün, M. C., Alster, P., and Uvnäs-Moberg, K.** 1997a. Cholecystokinin receptors mediate the development of a preference for the mother by newly born lambs. *Behavioral Neuroscience* **111**, 1375-1382.
- Nowak, R., Murphy, T. M., Lindsay, D. R., Alster, P., Andersson, R., and Uvnäs-Moberg, K.** 1997b. Development of a preferential relationship with the mother by the newborn lamb: importance of the sucking activity. *Physiology and Behavior* **62**, 681-688.
- Nowak, R., Porter, R. H., Levy, F., Orgeur, P., and Schaal, B.** 2000. Role of mother-young interactions in the survival of offspring in domestic mammals. *Reviews of Reproduction* **5**, 153-163.
- NRC** 1885. *Nutrient requirements of Sheep, six revised edition*. The National Academy of Sciences., Washington, DC.
- O'Doherty, J., and Crosby, T.** 1996. The effect of diet in late pregnancy on progesterone concentration and colostrum yield in ewes. *Theriogenology* **46**, 233-241.
- Osgerby, J., Wathes, C., Howard, D., and Gadd, T.** 2002. The effect of maternal undernutrition on ovine fetal growth. *Journal of Endocrinology* **173**, 131-141.
- Owens, J. L., Bindon, B. M., Edey, T. N., and Piper, L. R.** 1985. Behaviour at parturition and lamb survival of Booroola Merino sheep. *Livestock Production Science* **13**, 359-372.
- Parr, R. A., Davis, I. F., Miles, M. A., and Squires, T. J.** 1993. Liver blood flow and metabolic clearance rate of progesterone in sheep. *Res Vet Sci.* **55**, 311-316.
- Pissonnier, D., Thiéry, J. C., Fabre-Nys, C., Poindron, P., and Keverne, E. B.** 1985. The importance of olfactory bulb noradrenalin for maternal recognition in sheep. *Physiology and Behavior* **35**, 361-363.
- Poindron, P.** 1974. Etude de la relation mère-jeune chez des brebis (*Ovis aries*), lors de l'allaitement. *Comptes Rendus Hebdomadaires Des Séances de l'Académie des Sciences de Paris. Série D: Sciences Naturelles* **278**, 2691-2694.
- Poindron, P.** 1976a. Effets de la suppression de l'odorat, sans lésion des bulbes olfactifs, sur la sélectivité du comportement maternel de la Brebis. *Comptes Rendus Hebdomadaires Des Séances de l'Académie des Sciences de Paris. Série D: Sciences Naturelles* **282**, 489-491.
- Poindron, P.** 1976b. Mother-young relationships in intact or anosmic ewes at the time of suckling. *Biology of Behaviour* **2**, 161-177.
- Poindron, P., and Le Neindre, P.** 1979. Hormonal and behavioural basis for establishing maternal behaviour in sheep. Pages 121-128 in L. Zichella, and P. Pacheri, editors. *Psychoneuroendocrinology in Reproduction*. Elsevier, North-Holland Biomed.
- Poindron, P., Martin, G. B., and Hooley, R. D.** 1979. Effects of lambing induction on the sensitive period for the establishment of maternal behaviour in sheep. *Physiology and Behavior* **23**, 1081-1087.
- Poindron, P., and Le Neindre, P.** 1980. Endocrine and sensory regulation of maternal behavior in the ewe. *Advances in the Study of Behavior* **11**, 75-119.
- Poindron, P., Le Neindre, P., Raksanyi, I., Trillat, G., and Orgeur, P.** 1980a. Importance of the characteristics of the young in the manifestation and establishment of maternal behaviour in sheep. *Reproduction, Nutrition, Développement* **20**, 817-826.

- Poindron, P., Orgeur, P., Le Neindre, P., Kann, G., and Raksanyi, I.** 1980b. Influence of the blood concentration of prolactin on the length of the sensitive period for establishing maternal behavior in sheep at parturition. *Hormones and Behavior* **14**, 173-177.
- Poindron, P., Raksanyi, I., Orgeur, P., and Le Neindre, P.** 1984. Comparaison du comportement maternel en bergerie à la parturition chez des brebis primipares ou multipares de race Romanov, Préalpes de Sud et Ile-de-France. *Génétique, Sélection, Evolution* **16**, 503-522.
- Poindron, P., Lévy, F., Le Neindre, P., and Keverne, E. B.** 1986. The roles of genital stimulation, oestrogens and olfaction in the maternal bonding of sheep and other Mammals. Pages 538-548 in L. Dennerstein, and I. Fraser, editors. *Hormones and behaviour. 8th International Congress of the International Society of Psychosomatic Obstetrics and Gynaecology*. Elsevier Science Publishers B.V., Melbourne (Australie).
- Poindron, P., Lévy, F., and Krehbiel, D.** 1988. Genital, olfactory, and endocrine interactions in the development of maternal behaviour in the parturient ewe. *Psychoneuroendocrinology* **13**, 99-125.
- Poindron, P., Nowak, R., Lévy, F., Porter, R. H., and Schaal, B.** 1993. Development of exclusive mother-young bonding in sheep and goats. *Oxford Reviews of Reproductive Biology* **15**, 311-364.
- Poindron, P., Caba, M., Gomora Arrati, P., Krehbiel, D., and Beyer, C.** 1994. Responses of maternal and non-maternal ewes to social and mother-young separation. *Behavioural Processes* **31**, 97-110.
- Poindron, P., Soto, R., and Romeyer, A.** 1997. Decrease of response to social separation in preparturient ewes. *Behavioural Processes* **40**, 45-51.
- Poindron, P., Hernandez, H., Navarro, M. L., Gonzalez, F., Delgadillo, J. A., and Garcia, S.** 1998. Relaciones madre-cria en cabras. Pages 48-66 in U. A. d. S. L. Potosi, editor. *XIII Reunion Nacional Sobre Caprinocultura*. Universidad Autonoma de San Luis Potosi, San Luis Potosi, Mexico.
- Poindron, P., Gilling, G., Hernandez, H., Serafin, N., and Terrazas, A.** 2003a. Early recognition of newborn goat kids by their mother: I. Nonolfactory discrimination. *Developmental Psychobiology* **43**, 82-89.
- Poindron, P., Terrazas, A., and Hernández, H.** 2003b. Exclusive mother-young bonding in sheep and goats: Physiological determinants and consequences. *Revista Mexicana de Psicología*. **20**.
- Porter, R. H., Lévy, F., Poindron, P., Litterio, M., Schaal, B., and Beyer, C.** 1991. Individual olfactory signatures as major determinants of early maternal discrimination in sheep. *Developmental Psychobiology* **24**, 151-158.
- Porter, R. H., Lévy, F., Nowak, R., Orgeur, P., and Schaal, B.** 1994. Lambs' individual odor signatures: mosaic hypothesis. *Advances in the Biosciences* **93**, 233-238.
- Price, E. G., and Thos, J.** 1980. Behavioral responses to short-term isolation in sheep and goat. *Applied Animal Ethology* **6**, 331-339.
- Putu, I. G., Poindron, P., and Lindsay, D. R.** 1988a. A high level of nutrition during late pregnancy improves subsequent maternal behaviour of merino ewes. *Proceedings of the Australian Society for Animal Production* **17**, 294-297.

- Putu, I. G., Poindron, P., and Lindsay, D. R.** 1988b. Early disturbance of merino ewes from the birth site increases lamb separations and mortality. *Proceedings of the Australian Society for Animal Production* **17**, 298-301.
- Rawlings, N. C., and Ward, W. R.** 1972. Endocrine changes in the ewe and her fetus correlated with uterine activity during parturition. *Journal of Reproduction and Fertility* **31**, 503-504.
- Regalado, M., Torrero, C., and Salas, M.** 1999. Maternal responsiveness of neonatally undernourished and sensory stimulated rats: Rehabilitation of maternal behavior. *Nutritional Neuroscience* **2**, 7-18.
- Restall, B. J., Brown, G. H., Blockey, M. A. d., Cahill, L., and Kearins, R.** 1976. Assessment of reproductive wastage in sheep. 1. Fertilisation failure and early embryo survival. *Australian Journal of experimental Agriculture Animal Husbandry* **16**, 329-335.
- Rhind, S. M., Rae, M. T., and Brooks, A. N.** 2001. Effects of nutrition and environmental factors on the fetal programming of the reproductive axis. *Reproduction* **122**, 205-214.
- Robinson, J., and Aitken, R.** 1985. Effects of nutrition on prenatal growth and implications for perinatal survival in lambs. In *Factors Affecting the Survival of Newborn Lambs*. (Eds. G. Alexander, J. D. Barker, and J. Slee), pp. 177-189. Commission of European Communities., Brussels.
- Robinson, J., Sinclair, K., and Mcevoy, T.** 1999. Nutritional effects on foetal growth. *Animal Science*. **68**, 315-331.
- Robinson, J. J.** 1982. Pregnancy In *Sheep and Goat production*. (Ed. I. E. Coop), pp. 103-118. Elsevier Scientific, New Zealand.
- Robinson, J. J.** 1990. Nutrition in the reproduction of farm animals. *Nutrition Research Reviews* **3**, 253.
- Robinson, J. J.** 1996. Nutrition and reproduction. *Animal Reproduction Science* **42**, 25-34.
- Robinson, J. S., Challis, J. R., Pooley, G., and Thorburn, G. D.** 1977. Foetal and maternal cortisol and progesterone and maternal oestradiol in prolonged pregnancy after foetal hypophysectomy in sheep. *Journal of Endocrinology* **72**, 241-242.
- Robledo, V.** 2005. Estudio de los efectos de la desnutrición durante la mitad de la gestación sobre las relaciones madre-cría en cabras. Page 93. Universidad Nacional Autónoma de México, Querétaro, Mex.
- Romeyer, A., and Bouissou, M. F.** 1992. Assesment of fear reactions in domestic sheep, and influence of breed and rearing conditions. *Applied Animal Behaviour Science* **34**, 93-119.
- Romeyer, A., and Poindron, P.** 1992. Early maternal discrimination of alien kids by post-parturient goats. *Behavioural Processes* **26**, 103-112.
- Romeyer, A., Porter, R. H., Lévy, F., Nowak, R., Orgeur, P., and Poindron, P.** 1993. Maternal labelling is not necessary for the establishment of discrimination between kids by recently parturient goats. *Animal Behaviour* **46**, 705-712.
- Romeyer, A., Poindron, P., and Orgeur, P.** 1994a. Olfaction mediates the establishment of selective bonding in goats. *Physiology and Behavior* **56**, 693-700.
- Romeyer, A., Poindron, P., Porter, R. H., Lévy, F., and Orgeur, P.** 1994b. Establishment of maternal bonding and its mediation by vaginocervical stimulation in goats. *Physiology and Behavior* **55**, 395-400.

- Rubianes, E.** 1992. Genital stimulation modifies behavior towards amniotic fluid in oestrus ewes. *Applied Animal Behaviour Science* **35**, 35-40.
- Russel, A., Gunn, R., and Doney, J.** 1968. Components of weight loss in pregnant hill ewes during winter. *Animal Production* **10**, 43-51.
- Russel, A. J., Doney, J. M., and Gunn, R. G.** 1969. Subjective assessment of body fat in live sheep. *Journal of Agricultural Science Camb.* **72**, 451-454.
- Salas, M., and Cintra, L.** 1973. Nutritional influences upon somatosensory evoked responses during development in the rat. *Physiology and Behavior* **10**, 1019-1022.
- Salas, M., Torrero, C., and Pulido, S.** 1984. Long-term alterations in the maternal behavior of neonatally undernourished rats. *Physiology & Behavior* **33**, 273-278.
- Salas, M., Pulido, S., Torrero, C., and Escobar, C.** 1991. Neonatal undernutrition and self-grooming development in the rat: long-term effects. *Physiology and Behavior* **50**, 567-572.
- Salas, M., Torrero, C., Regalado, M., Martinez-Gomez, M., and Pacheco, P.** 1994. Dendritic arbor alterations in the medial superior olivary neurons of neonatally underfed rats. *Acta Anatomica* **151**, 180-187.
- Salas, M., Regalado, M., and Torrero, C.** 2001. Recovery of long-term maternal behavioral deficiencies of neonatally underfed rats by early sensory stimulation: Effects of successive parturitions. *Nutritional Neuroscience* **4**, 311-322.
- Sawyer, M., Willadsen, C. H., Osburn, B. I., and McGuire, T. C.** 1977. Passive transfer of colostral immunoglobulins from ewe to lamb and its influence on neonatal lamb mortality. *Journal of the American Veterinary and Medical Association.* **171**, 1255-1259.
- Scales, G., Burton, R., and Moss, R.** 1986. Lamb mortality, birthweight and nutrition in late pregnancy. *New Zealand Journal of Agricultural Research* **29**, 75-82.
- Serafin, N., Terrazas, A., Hernandez, H., Paredes, A., and Poindron, P.** 2003. Maternal behavior of intact and anomic parturient goats. *International Ethological Conference*, Florianapolis, Brasil.
- Shackleton, D. M., and Shank.** 1984. A review of the social behavior of feral and wild sheep and goats. *J.Anim.Sci.* **58**, 500-509.
- Shillito-Walser, E. E.** 1978. A comparison of the role of vision and hearing in ewes finding their own lamb. *Applied Animal Ethology* **4**, 71-79.
- Shillito-Walser, E. E., Hague, P., and Walters, E.** 1981. Vocal recognition of recorded lambs voices by ewes of three breeds of sheep. *Behaviour* **78**, 261-272.
- Shillito, E. E., and Hoyland, V. J.** 1971. Observations on parturition and maternal care in Soay sheep. *J.Zool.* **165**, 509-512.
- Smith, F. V., Van-Toller, C., and Boyes, T.** 1966. The "critical period" in the attachment of lambs and ewes. *Animal Behaviour* **14**, 120-125.
- Smith, J. F. y Stewart, R. D.** 1990 Reproductive Physiology of Merino sheep. Concepts and Consequences. C.M. Oldaham, G.B. Martin e I.W. Purvis (Eds). The University of Western Australia, Nedlands. pp: **85-101**.
- Steele, P., Flint, A. P., and Turnbull, A. C.** 1976. Increased utero-ovarian androstenedione production before parturition in sheep. *J.Reprod. Fert.* **46**, 443.
- Stern, J. M., and Rogers, L.** 1988. Experience with younger siblings facilitates maternal responsiveness in pubertal Norway rats. *Developmental Psychobiology* **21**, 575-589.
- Stevens, D., Alexander, G., and Lynch, J. J.** 1981. Do Merino ewes seek isolation or shelter at lambing? *Applied Animal Ethology* **7**, 149-155.

- Stevens, D., Alexander, G., and Lynch, J. J.** 1982. Lamb mortality due to inadequate care of twins by Merino ewes. *Applied Animal Ethology* **8**, 243-252.
- Stevens, D., Alexander, G., Mottershead, B., and Lynch, J. J.** 1984. Role of the lamb in post-partum separation of ewes from twin lambs. *Animal Production in Australia* **15**, 751.
- Terrazas, A., Ferreira, G., Lévy, F., Nowak, R., Serafin, N., Orgeur, P., Soto, R., and Poindron, P.** 1999. Do ewes recognize their lambs within the first day postpartum without the help of olfactory cues? *Behavioural Processes* **47**, 19-29.
- Terrazas, A., Nowak, R., Serafin, N., Ferreira, G., Lévy, F., and Poindron, P.** 2002. Twenty-Four-Hour-Old lambs rely more on maternal behavior than on the learning of individual characteristics to discriminate between their own and alien mother. *Developmental Psychobiology* **40**, 408-418.
- Terrazas, A., Serafin, N., Hernandez, H., Nowak, R., and Poindron, P.** 2003. Early recognition of newborn goat kids by their mother: II. Auditory recognition and evidence of an individual acoustic signature in the neonate. *Developmental Psychobiology* **43**, 311-320.
- Terrazas, A., Robledo, V., Serafin, N., and Poindron, P.** 2004. Goat-kid mutual recognition in the first day after birth is affected by maternal undernutrition in pregnancy. Page 55. *Congress of the International Society for Applied Ethology*. ISAE, 2004, Helsinki, Finland.
- Thomson EF, Orita G.** 1988. Seasonal prevalence of protostrongylid and Dictyocaulus species of lungworms in Awassi sheep in north-west Syria. *Trop Anim Health Prod.* **187-9**
- Thomson, A. M., and Thomson, W.** 1949. Lambing in relation to the diet of the pregnant ewe. *British Journal of Nutrition* **2**, 290-305.
- Vince, M. A.** 1992. The newly born lamb's patterns of movement before, during and after the first sucking bout. *Applied Animal Behaviour Science* **33**, 27-33.
- Waterhouse, A., Roger, L. C., and Ashworth, S. A.** 1992. Reducing lamb mortality in hill sheep. In *Neonatal Survival and Growth.*, Vol. 10 (Eds. M. A. Varley, W. P.V., and T. L. Lawrence), pp. 43-50. Midlothian, British Society for Animal Production., UK.
- Williams, S. A., Blache, D., Martin, G. B., Foot, R., Blackberry, M. A., and Scaramuzzi, R. J.** 2001. Effect of nutritional supplementation on quantities of glucose transporters 1 and 4 in sheep granulosa and theca cells. *Reproduction* **122**, 947-956.
- Wood, C. E.** 1988. Insensitivity of Near-Term Fetal Sheep to Cortisol: Possible Relation to the Control of Parturition. *Endocrinology* **122**, 1565-1572.
- Yaakub H, O'Callaghan D, Boland MP.** 1999. Effect of type and quantity of concentrates on superovulation and embryo yield in beef heifers. *Theriogenology.* **1259-66**.
- Yamin, M., Payne, A. P., and Blackshaw, J. B.** 1995. The time of birth and choice of birth sites by Booroola Merino ewes and Angora goats. *Applied Animal Behaviour Science* **45**, 89-96.