



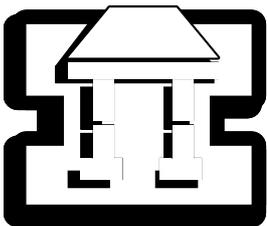
**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
IZTACALA**

**“ESTUDIO CINEMÁTICO DE LOS PATRONES LOCOMOTORES DE
LA MARCHA EN RATAS DESNUTRIDAS Y REALIMENTADAS
DURANTE SU DESARROLLO POSTNATAL”**

TESIS PROFESIONAL
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:
B I Ó L O G A
P R E S E N T A :
MONROY MIGUEL ROSALBA

**DIRECTOR DE TESIS:
DR. ISMAEL JIMÉNEZ ESTRADA**



LOS REYES IZTACALA, EDO. DE MÉXICO

2008



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECIMIENTOS

Primero que nada deseo agradecer a mi asesor de tesis, el Dr. Ismael Jiménez Estrada, por su paciencia y su apreciable apoyo en la guía y elaboración de ésta, mi primera tesis. Así mismo agradezco las facilidades prestadas para desarrollar este trabajo en las instalaciones del CINVESTAV.

Posteriormente deseo agradecer a la Dra. Bertha Segura Alegría, pues además de haber sido mi maestra durante mi formación profesional, fue quien me invitó a laborar en esta área tan interesante de la Fisiología, solventando en variadas ocasiones dudas y dificultades.

También agradezco el apoyo y simpatía que me brindaron los agradables seres que habitan el laboratorio 8 y 11 del CINVESTAV: la Q. I. Silvia Mariscal, el Q. José Carlos Guadarrama; así mismo agradezco la convivencia y compañía de mis compañeros tesisistas.

Finalmente, agradezco a mis padres por darme la oportunidad de estudiar en la FES Iztacala, parte de la máxima casa de estudios, la UNAM.

DEDICATORIA

Dedico esta Tesis a mis seres queridos:

A mi Papá, a quien tanto extraño, y recordaré siempre por creer en mí y guiarme mientras fue posible...

A mi Mamá, por sembrar en mí la curiosidad, amor por la naturaleza y los seres vivos...

A mis queridos hermanos Paty y Dany, por creer en mí, por ser como son, estar siempre a mi lado, comprenderme y apoyarme incondicionalmente, a Lily, que aunque no siempre estuvo conmigo, forma parte importante de mí...

A mis maravillosas amigas Liz, Oly, Lucero, Adry, Nadia, Claus, Marce, Normis, Lizbeth, Aury, Sandriux... etc., por brindarme su sincera amistad e invaluable compañía...

Y a todas aquellas personas que cruzaron por mi sendero brindándome inspiración y coraje, ya sea con experiencias gratas o desagradables, pero que de una manera u otra influyeron en mi deliberación de continuar adelante, siempre adelante...

**Un investigador verdaderamente original
de los fenómenos de la naturaleza,
es como un escritor, o un músico...
"Buscador desapasionado y
artista inspirado al mismo tiempo"
Paul de kruif.**

**Dichosos aquellos que sueñan despiertos,
porque así pueden seguir sus sueños con los ojos abiertos...**

**La gente realmente grande
te hace sentir que tú
también puedes serlo...
Mark Twain.**

**"Los locos abren caminos
que más tarde recorren los sabios"**

**"Atesora al amigo que te hace reír,
así como al que te permite llorar"**

**"No se trata de llegar,
se trata de disfrutar el camino"**

**Una persona no está donde vive,
sino donde ama...**

**"No soy lo que quiero ser,
seguramente no soy lo que debo ser,
pero gracias, gracias infinitas,
porque hoy por hoy,
ya no soy la que era ayer"**

ÍNDICE

RESUMEN	
INTRODUCCIÓN	1
• ANÁLISIS CINEMÁTICO DE LA MARCHA	1
• DESARROLLO POSTNATAL DE LA MARCHA EN LA RATA	4
• COORDINACIÓN DEL MOVIMIENTO DE LAS EXTREMIDADES DURANTE EL DESARROLLO	7
• DESNUTRICIÓN	8
ANTECEDENTES	12
OBJETIVOS	16
METODOLOGÍA	17
• MÉTODO DE DESNUTRICIÓN PERINATAL Y REHABILITACIÓN ALIMENTICIA	17
• ANÁLISIS CINEMÁTICO DE LA MARCHA	18
RESULTADOS	21
• EFECTO DE LA DESNUTRICIÓN PERINATAL SOBRE EL PESO Y LA TALLA CORPORAL DE LA RATA EN DESARROLLO	21
• 1. PARÁMETROS TEMPORALES	25
• 1.1 Duración de la fase de balanceo	25
• 1.2 Duración de la fase de soporte	27
• 1.3 Duración total de las zancadas	28
• 2. PARÁMETROS ESPACIALES	30
• 2.1 Longitud de zancada	31
• 2.2 Cambios de ángulo de la articulación de la rodilla durante la flexión y la extensión	32
• 2.3 Desplazamiento de cadera durante las zancadas de animale control, desnutridos y re-alimentados	34
• 3. PARÁMETRO ESPACIO-TIEMPO	36
• 3.1 Velocidad de zancada	36
• EFECTO DE LA DESNUTRICIÓN Y LA REHABILITACIÓN ALIMENTICIA SOBRE LA MARCHA DE LA RATA EN DESARROLLO	37
DISCUSIÓN	40
CONCLUSIONES	49
PERSPECTIVAS	50
REFERENCIAS	51

PALABRAS CLAVE: cinemática, locomoción, zancada, desnutrición y mal nutrición

RESUMEN

Se realizó un análisis cinemático simple de la actividad ambulatoria en la rata, para determinar las probables alteraciones provocadas en la marcha como consecuencia de una dieta deficiente en cantidad (Hipocalórica) durante el desarrollo postnatal de la rata. Así mismo, determinar el efecto de la rehabilitación alimenticia sobre las probables alteraciones en la marcha. El estudio se realizó en ratas macho de la cepa Wistar divididas en tres bloques: ratas desnutridas (sometidas a una restricción alimenticia del 50%), ratas realimentadas (animales desnutridos al 50% perinatalmente, pero realimentados postnatalmente) y el grupo de ratas control. El estudio cinemático consistió en la elaboración de un video filme de la ambulación de las ratas cada semana (desde P5-P61), después la videograbación seleccionada se digitalizó y se tomaron fotografías digitales a cada uno de los cuadros de la grabación luego mediante software diseñado ex profeso en el laboratorio, se determinó la localización espacial de las articulaciones de cada extremidad posterior. Mediante las coordenadas de las articulaciones de cada extremidad posterior de los animales, fue posible analizar los patrones locomotores de la marcha de cada unidad experimental, tales como parámetros locomotores espaciales, temporales y la velocidad como producto de ambos parámetros de la marcha. Cabe destacar que la conducta locomotora se vio determinantemente dividida en dos estadios: el primero (P1-P20) caracterizado por datos sumamente variables, probablemente debido a los cambios fisiológicos y estructurales que sufrieron los organismos en sus primeras etapas de desarrollo y maduración de de los sistemas nervioso y músculo- esquelético. En el segundo estadio (P21-P61) los grupos de ratas presentaron un comportamiento más constante, por lo que sus patrones locomotores tendieron a estabilizarse y a delinarse. Los animales desnutridos presentaron un decremento en la duración de las zancadas (17-36%, entre los 26 y 60 días postnatales; $p < 0.05$), sin afectar la longitud de las mismas, razón por la cual se vio incrementada la velocidad de las zancadas (17-46% entre los días 26 y 60 postnatales; $p < 0.05$). En cambio, los animales desnutridos perinatalmente con rehabilitación alimenticia postnatal, no presentaron diferencias significativas en la marcha con respecto a la de los animales control. Por tanto, los resultados obtenidos permiten proponer que la realimentación postnatal permite la recuperación de las principales características cinemáticas de la marcha en los animales desnutridos perinatalmente. Nuestras observaciones también permiten suponer que la desnutrición perinatal afecta en mayor proporción a los sistemas sensoriales que a los motores de la rata en desarrollo.

INTRODUCCIÓN

La locomoción es la capacidad que tienen los individuos para desplazarse por si mismos de un lugar a otro, siendo ésta una característica esencial para la vida animal. Aunque existen muchas formas diferentes de locomoción (natación, vuelo, salto, carrera, ambulación o caminata, entre otras) una característica común a todas ellas es la generación de movimientos rítmicos y alternantes de las extremidades y del cuerpo.

ANÁLISIS CINEMÁTICO DE LA MARCHA

El interés por analizar la locomoción animal se inició desde el siglo XIX, cuando Eadweard Muybridge desarrolló un sistema eléctrico que disparaba en secuencia un grupo de cámaras fotográficas en serie, a lo largo del recorrido de un caballo galopando. Con tal sistema, Muybridge pudo demostrar que los caballos al galopar levantan sincrónicamente las cuatro patas del suelo. Posteriormente, el mismo Muybridge utilizó su sistema para analizar los movimientos locomotores de una gran variedad de especies animales (tigres, leones, elefantes, perros, gatos, cebras, etc.), así como los de personas con diversas capacidades físicas o de distinta edad. Una versión modificada de este sistema, es el empleado en la actualidad para filmar el movimiento de actores u de objetos, desde distintos ángulos y en cámara lenta.

La investigación actual sobre la locomoción en los mamíferos se inició en los años 60's, cuando se determinó que el ritmo básico de la locomoción se genera por la activación de redes neuronales, denominadas "*circuitos generadores de movimiento*", que se localizan en el encéfalo y en la médula espinal. Tales generadores de movimientos provocan la excitación sincronizada y alternada de los músculos extensores y flexores de cada una de las articulaciones de las extremidades de los animales, permitiendo la ejecución de los movimientos propios de la locomoción (Grillner 1975, 1981, Kandell y cols. 1991).

Durante la locomoción, las extremidades de los animales realizan al menos tres tipos de movimientos: 1) *Movimientos estereotipados*. Secuencias de movimientos que conducen a una conducta motora predeterminada, por ejemplo la marcha o el rascado. 2) *Movimientos adaptativos*. Este tipo de movimientos permite a los individuos ajustar la posición de las extremidades de acuerdo a las características del terreno por el que están transitando. Cabe señalar que en este tipo de

movimientos se encuentran involucrados una serie de procesos sensoriales y motores muy complejos, los cuales permiten a los animales el anticipar de manera continúa las características del terreno donde van a posar sus extremidades, por ejemplo, si éstas van a colocarse sobre un terreno plano o en uno con piedras. 3) *Movimientos posturales*. Este tipo de movimientos se encuentran asociados al mantenimiento del equilibrio. Los animales mantienen el equilibrio durante la ejecución de los movimientos mediante el establecimiento de un punto estable de equilibrio entre los movimientos de las articulaciones y los puntos corporales de soporte (Fentress 1972; Altman y Sundarshan; 1975, Fentress 1984; Fentress y McLeod 1986; Kandell y cols.1991; Deliagina y Orlovsky 2002; Beloozerova y cols. 2003).

Cuando un animal ejecuta una zancada, cada una de sus extremidades realiza una serie de movimientos básicos que conforman lo que se denomina un “*ciclo de paso*”. Esencialmente, las extremidades llevan a cabo dos acciones durante el ciclo de paso: la primera es dar soporte al cuerpo y la segunda es llevar a cabo los movimientos de extensión y flexión que generarán la fuerza de propulsión necesaria para impulsar el cuerpo del animal hacia adelante.

Mediante un análisis por cinematógrafo, Philippon en 1905 determino los movimientos locomotores y evaluó los diferentes ángulos de las articulaciones de las extremidades de distintos animales cuadrúpedos. Este investigador dividió en dos fases la ejecución de las zancadas, siendo una de ellas la correspondiente al balanceo, oscilación o vuelo de la extremidad y la otra, a la de soporte o apoyo del peso corporal (Grillner, 1975; ver Fig. 1). Cada una de estas fases, se subdivide a su vez en distintas subfases o etapas. La fase de balanceo esta constituida por una subfase inicial de flexión de las articulaciones (subfase F) que permite la elevación de la extremidad del suelo, seguida por una extensión de la misma, hasta que la extremidad vuelve a tocar el piso (subfase E1). En cambio, la fase de soporte se encuentra dividida por dos etapas extensoras, una que permite que la extremidad soporte el peso corporal (subfase E2) y otra que le da propulsión o traslación (subfase E3).

La fase de balanceo se inicia cuando los músculos de la cintura escapular ó pélvica (según sea el caso) mueven la extremidad hacia atrás, colocándola en una posición caudal (Fig. 1E). Posteriormente, la extremidad deja de apoyarse en el suelo (inicio de la fase de balanceo, oscilación o de vuelo) y las articulaciones de la rodilla y del tobillo son flexionadas (Fig. 1F). En un punto intermedio del balanceo de la extremidad se inicia la fase de extensión (Fase E1; Fig. H), en donde las articulaciones de la rodilla y del tobillo se extienden hasta antes de que la extremidad haga

contacto con el suelo y se prepara para aceptar el peso corporal del animal (Fig. 1 H). En el momento en que la extremidad hace contacto con el suelo comienza la fase de apoyo o soporte (Fig. 1I). (Gruner y Altman 1980; Grillner 1981).

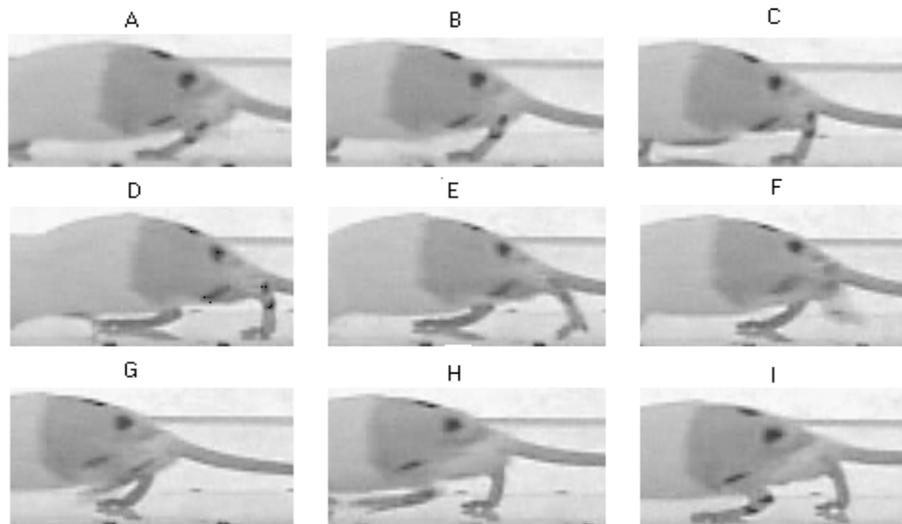


Fig. 1 Sucesión de cuadros durante la ejecución de las Fases de la zancada (A-I), de la pata posterior izquierda de la rata. Fase de soporte, subdividida en fase de extensión E2 (I, A, B) y E3 (C y D). Fase de balanceo (E-H), que se subdivide en: fase de flexión ó F1 (E, F y G) y fase de extensión ó E1 (H).

Como parte inicial de la fase de soporte, las articulaciones de la rodilla y el tobillo se flexionan, incluso teniendo en cuenta que los músculos extensores están contraídos (Fase E2). El alargamiento de los músculos extensores de la rodilla y el tobillo se debe a que el peso corporal es transferido a la extremidad (Fig. 1I, 1A y 1B).

La última fase de extensión (E3) ocurre cuando la cintura (escapular ó pélvica), la rodilla y el tobillo se extienden aportando fuerza de propulsión y empujando la extremidad hacia delante (Fig. 1C y D) (Grillner 1975; Grillner 1981; Kandell y cols. 1991; Macpherson y Fung, 1999). El trabajo de los músculos extensores, durante las subfases E1 y E2, permite que el animal mueva suavemente su cuerpo hacia delante, lo que es esencial para establecer una marcha voluntaria eficiente.

Durante la ambulación, las articulaciones de las cuatro extremidades de los mamíferos cuadrúpedos se mueven de manera coordinada para impulsar el cuerpo del animal hacia delante, estableciendo una secuencia de posicionamiento de las patas sobre el suelo (Altman y Sundarshan 1975). Por ejemplo, durante la caminata de un gato adulto se presenta la siguiente secuencia de

movimientos de las patas (ver figura 2A): la extremidad posterior izquierda (PI) precede a la extremidad delantera izquierda (DI), la cual es seguida por la extremidad posterior derecha (PD) y después por la extremidad delantera derecha (DD) (Grillner 1975; Miller y cols. 1975).

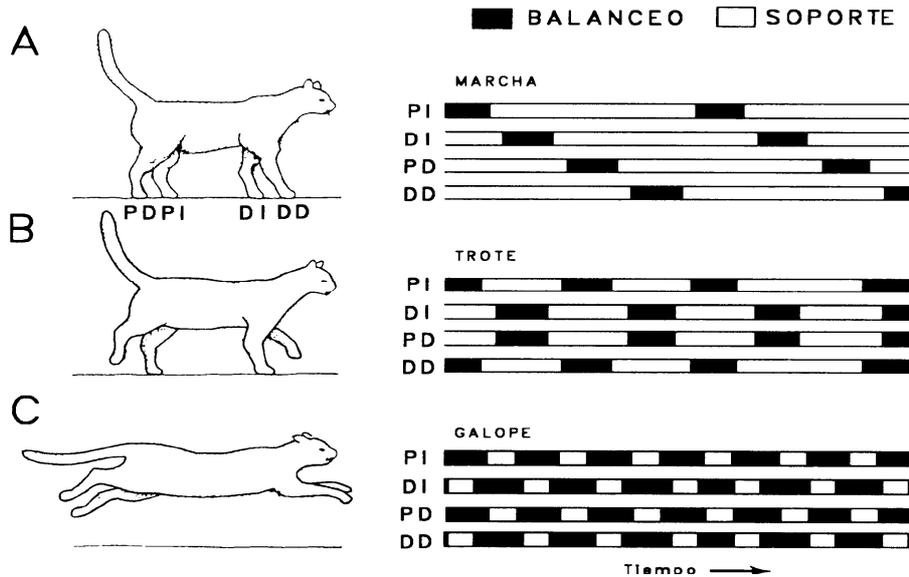


Fig. 2. Secuencias de movimientos de las extremidades posteriores (PI y PD) y anteriores (DI y DD) del gato durante la marcha, el trote y el galope. PI: pata posterior izquierda; PD: pata posterior derecha; DI: pata delantera izquierda y DD: pata delantera derecha.

Tal secuencia cambia dependiendo del tipo de locomoción que realice el animal, por ejemplo, durante el trote las extremidades opuestas y diagonales (DI y PD; Fig. 2B) soportan el peso del animal, mientras que el otro par de extremidades se encuentran en la fase de balanceo de la zancada. En cambio, durante el galope se presenta una notable sincronización de los movimientos de las extremidades delanteras y traseras del animal (Fig. 2B y C).

DESARROLLO POSTNATAL DE LA MARCHA EN LA RATA

El desarrollo de una conducta locomotora coordinada y secuenciada depende en gran medida de la maduración del Sistema Nervioso Central y periférico, así como del sistema muscular de los animales (Fentress 1984). En la rata, siendo un animal que nace en un estado de relativa inmadurez, la diferenciación de tales sistemas se encuentra lejos de completarse al nacimiento (animal altricial). Alrededor del nacimiento se echan a andar una enorme cantidad y variedad de

procesos celulares, los cuales provocan la activación de una variedad considerable de mecanismos neurobiológicos, que de cierta manera se encuentran relacionados con los cambios en la conducta motora de los animales (Salas y cols. 2002).

El desarrollo progresivo de la percepción de tres dimensiones espaciales en la rata permite tener una mejor visión de su desarrollo locomotor, es por ello que la vida neonatal de las ratas ha sido dividida en tres etapas: 1) Del día cero al día uno de edad, las crías de la rata se mueven en una sola dimensión, -hacia un lado-. 2) Del día cuatro al nueve, los animales apenas comienzan a coordinar los movimientos de sus miembros anteriores, no así los de los miembros posteriores, por lo que gira cuando trata de desplazarse. En el quinto o sexto día de edad postnatal, la locomoción de la rata pasa de ser unidimensional a bidimensional, -lateral y al frente-. 3) De los once a los catorce días de edad, las crías realizan movimientos en tres dimensiones; -lateral, hacia adelante y vertical-. En este período, las extremidades presentan una mayor coordinación entre sí. Este tipo de locomoción se presenta en algunos animales desde el día doce de edad, pero en general, ocurre alrededor de los catorce o quince días de edad postnatal, en los que la rata deambula como un animal adulto. Durante este periodo, puede apreciarse que la ambulación se va incrementando paulatinamente hasta los veintiún días de edad (Altman y cols. 1974; Eilam y Golani 1988).

En edades postnatales tempranas, las ratas se arrastran como una forma predominante de locomoción, y es hasta el día décimo cuando los animales comienzan a utilizar sus cuatro extremidades, por lo que el número de pasos se va incrementando hasta que logran realizar la marcha como la rata adulta (Eilam y Golani 1988; Westerga y Gramsbergen 1990).

Es importante mencionar que los patrones de locomoción observados durante las conductas motoras pueden variar, dependiendo del sitio o método utilizado, durante las pruebas de desarrollo locomotor. Debido a que procesos como el desarrollo postural son fenómenos graduales que ocurren naturalmente pero que pueden acelerarse si se les provee de ciertos elementos que ayuden a estimularlo; por ejemplo, a partir del doceavo día postnatal normalmente la rata ya mantiene erguido su tronco durante la ambulación sobre una superficie horizontal plana. Pero si se coloca a una rata de ocho o nueve días de edad en una superficie inclinada, ésta será capaz de mantener una postura erguida al caminar y girar hacia el área más alta (Gard y cols. 1967).

Por otra parte, se ha observado en ratas recién nacidas que la alternancia de sus extremidades es irregular e inefectiva para la locomoción en un terreno plano. Todo lo contrario ocurre cuando las ratas neonatas son inmersas en agua, en donde son capaces de realizar

movimientos natatorios de gran coordinación. Lo anterior puede deberse parcialmente a que la fuerza de flotación que ejerce el agua sobre el animal, le permite descargar buena parte de su peso corporal para la realización de los movimientos locomotores (Bekoff y Trainer 1979; Cazalets y cols. 1990; Geisler y cols. 1993).

Durante la ejecución de una zancada, las patas de las extremidades posteriores de las ratas adultas casi se posan sobre las huellas de las patas anteriores. Además, la distancia entre las extremidades durante la ejecución de "zancadas normales" no varía con respecto al peso corporal de la rata (en el rango de 150 a 400 g). Todo lo contrario ocurre en otros animales, tales como en los caballos, quienes presentan diferencias considerables entre la talla del animal y la longitud de la zancada (Hruska y cols. 1979).

En la rata, como en la mayoría de los vertebrados terrestres, la duración de la fase de balanceo no varía a pesar de que se incrementa la velocidad de ambulación, pero se reduce la duración de la fase de soporte, esto es, cuando un animal pasa de una marcha lenta a una marcha rápida o galope, la duración de la fase de soporte disminuye mientras que la duración de la fase de balanceo se mantiene constante. De igual manera, la longitud de las zancadas se incrementa, por lo que el animal recorre mayor distancia en menor tiempo, en consecuencia el animal adquiere mayor velocidad de desplazamiento (de 20 a 80 cm/s). En el rango de velocidades entre 20 y 80 cm/s, el animal mantiene una ambulación simétrica, tendiendo a ser asimétrica cuando el galope sobrepasa los 80 cm/seg (Hruska y cols. 1979).

Los cambios en la conducta locomotora coinciden con el rápido desarrollo de la corteza sensori-motora, la cual incrementa sus conexiones entre los días doce y veinte de edad (Eayrs y Goodhead 1959), siendo en el día quince de edad postnatal cuando las primeras fibras del tracto cortico-espinal alcanzan los segmentos lumbares. Por esos días, finaliza el proceso de mielinización de los axones. En cambio, las fibras del tracto rubroespinal se ramifican y extienden a la región lumbosacra de la médula espinal a partir del día de nacimiento (Westerga y Gramsbergen 1990).

Cabe resaltar que el cerebelo de la rata es una de las estructuras del Sistema Nervioso Central que más tarda en madurar, por lo que se puede relacionar con el tiempo de desarrollo de la marcha. En animales con una hemicerbelotomía, realizada alrededor del quinto o décimo día de edad, se observa aparentemente una locomoción anormal a partir del día catorce de edad (Westerga y Gramsbergen 1990).

Conviene mencionar que, en paralelo a la maduración gradual del sistema sensorial ocurre el desarrollo del sistema motor, lo que es fundamental para el desempeño locomotor de los animales, ya que la coordinación y sincronización apropiada de ambos sistemas les permite discernir las características de las superficies por donde deambularán (si son lisas o ásperas) y establecer sobre cual sería su preferida (Altman y cols. 1974; Geisler y cols. 1993). Sin embargo, este tipo de preferencias aún no han sido reportadas para ratas adultas (Finger y Frommer 1968).

COORDINACIÓN DEL MOVIMIENTO DE LAS EXTREMIDADES DURANTE EL DESARROLLO

En la segunda mitad de la primer semana de vida postnatal, las extremidades anteriores de las ratas manifiestan una gran actividad (como si estuvieran “nadando”), y su desplazamiento se manifiesta como un arrastre del cuerpo, ello debido a que en esa edad las extremidades posteriores proveen a los animales de una muy escasa propulsión (Rosenblatt y Lehrman 1963, Salas 1996).

Por otra parte, la maduración temprana de la coordinación de las extremidades anteriores es de vital importancia para el establecimiento de la conducta de amamantamiento de la rata. Es ampliamente conocido que durante el amamantamiento las crías de las ratas empujan los pezones de la madre con las extremidades anteriores para promover la salida de la leche materna (Rosenblatt y Lehrman 1963; Hudson y Distel 1982; Salas 1996), mientras que los gatos y los conejos empujan todo el cuerpo con las extremidades posteriores para alcanzar los pezones y así obtener la leche (Hudson y Distel 1982; Bradley y Smith 1988).

Para que los cuadrúpedos puedan llevar a cabo la locomoción es necesario que mantengan su cabeza erguida, para ello los animales emplean los músculos del cuello y del tronco. En la rata, como en otras especies altriciales (ratón, gato, perro, conejo y humano) el soporte de la cabeza se desarrolla gradualmente después del nacimiento.

Por otra parte, diversos investigadores han señalado que los sistemas motores y sensoriales (Salas 1996) presentan una secuencia de maduración cefálico-caudal, ocurriendo los cambios de posición y extensión en primera instancia en las extremidades de la cintura escapular y varios días después en los de la cintura pélvica (Altman y Sundarshan 1975). En adición a lo anterior, cabe señalar que los dedos de las extremidades anteriores de las ratas recién nacidas, así como los de otros mamíferos, no están articulados, por lo que los arrastran durante la locomoción y la tracción, golpeando el suelo o bien, como si caminaran con remos. Después de un periodo breve de tiempo,

los dedos se articulan y se van separando gradualmente entre sí, lo cual ayuda a incrementar el área de contacto con el piso, y les permite mejorar la tracción de las extremidades. La coordinación de los dedos de las extremidades anteriores ocurre a los siete días de edad de las ratas, mientras que la de los dedos de las extremidades posteriores se presenta hasta el día diez de edad postnatal (Altman y Sundarshan 1975).

Bekoff y Trainer (1979) reportan que la rata de un día de edad utiliza sus cuatro extremidades durante el nado con una secuencia de coordinación diagonal (PI-DD o DI-PD), similar a la secuencia de movimientos típica del trote en un animal terrestre adulto, sin embargo no es capaz de mantener la nariz fuera del agua hasta el día ocho ó nueve, además nadan en círculos y no es hasta el día catorce que nadan en línea recta, lo cual coincide con la apertura de los ojos. Es importante mencionar que la coordinación motora del nado de la rata, de un día de edad, es similar al de una rata adulta, lo que sugiere que los circuitos neuronales espinales, generadores del patrón locomotor, ya se encuentran conformados desde estadios tempranos de vida.

Es conveniente señalar las diferencias en el patrón del nado de un animal neonato con respecto al de un animal adulto. Para el caso de animales neonatos las latencias de nado y la frecuencia en el movimiento de las extremidades es mayor que las de un animal adulto, es decir, los animales con pocos días de edad nadan más lento y aparentemente con mayor esfuerzo, que un adulto pero una vez que las extremidades posteriores están mejor coordinadas, los miembros anteriores ya no ejecutan tantos movimientos (Fentress 1972). Alrededor de los días ocho y catorce de edad, la latencia y la frecuencia de nado se reducen considerablemente, siendo similares a los de un animal adulto (Bekoff y Trainer 1979). En animales adultos, el patrón de nado es similar al patrón de ambulación, en el cual por la ausencia de un sitio de apoyo, los músculos extensores presentan una contracción máxima, provocando una gran extensión de las articulaciones de la rodilla y del tobillo (Gruner y Altman, 1980).

DESNUTRICIÓN

Al investigar el papel que juega la alimentación dentro de un organismo una de las primeras preguntas que desafiaban el ingenio de los investigadores era conocer ¿Cuáles son los elementos alimenticios esenciales en una dieta?, pero debido a que la ciencia es cuantitativa, se planteó una segunda interrogante, ¿Qué cantidad se requiere de cada elemento?. Entonces a lo largo de varios

años diversos investigadores que se dedicaron a contestar esta pregunta encontraron que las cantidades varían con la edad, el ritmo de desarrollo, la actividad, las proporciones del cuerpo y muchos otros factores, que ejercen su influjo propio (Lowenberg *et al*, 1979).

Entonces, para conservar la integridad anatómica y fisiológica de los organismos, en particular la de los vertebrados cuadrúpedos, es imprescindible que éstos reciban un aporte de nutrimentos adecuado y suficiente. Ya que cada nutrimento desempeña un papel de gran importancia para el desarrollo apropiado de los animales, incluido el ser humano. La proporción requerida de cada nutrimento varía en función de la edad y de la especie del animal. Así, por ejemplo la rata requiere durante su desarrollo embrionario de una mayor cantidad de carbohidratos que de grasas, pero esta relación se invierte durante la lactancia. En cambio, la ingestión de proteínas es importante en ambas etapas del desarrollo (Hahn, 1979).

La alimentación es trascendental para la vida de los seres vivos, pues constituye la fuente principal de energía y de ésta derivan las reservas energéticas que existen en el cuerpo. Al digerir los alimentos, mediante procesos bioquímicos como la glucólisis y la respiración oxidativa, se obtiene energía, misma que es ocupada para sintetizar tejidos y compuestos químicos que participan en diversos procesos, a menudo relacionados con el anabolismo, y que intervienen en la formación y funcionamiento de diversos aparatos y sistemas como el SNC, el sistema muscular, sistema endocrino, circulatorio, etc., que conformarán la masa corpórea del organismo y le permitirán desarrollarse.

Cuando se alimentan animales experimentales con dietas hipocalóricas o con deficiencias proteínicas lo primero que se observa, es que éstos sufren una disminución en su peso corporal (entre el 40 y el 60 %), con respecto a los animales alimentados con dietas balanceadas (Russell y cols., 1984; Ihemelanhu, 1985).

No obstante este no es un fenómeno aislado que solo ocurra de manera experimental, sino que por el contrario es toda una realidad, puesto que uno de cada cinco niños en edad preescolar en México, presenta retardo de estatura y existen diferencias regionales importantes al respecto en los estados del Sur de nuestro país. De hecho, casi el 30 por ciento de los preescolares en situación de pobreza tiene retardo de estatura y en el caso de familias indígenas el porcentaje se acerca al 45 por ciento, mientras que en las entidades del Norte es de sólo 7 por ciento (SSA e INEGI, 1999 en www.salud.gob.mx).

Lo anteriormente expuesto reafirma la suposición de que la desnutrición resulta, entre otras razones, a la inadecuada distribución de recursos, no solo en lo que a víveres respecta, sino también a los bienes materiales o económicos, dentro de la sociedad, pues la mayoría de los recursos y su acceso se concentran en las grandes ciudades, donde tanto los alimentos como los bienes son consumidos a gran escala. Sin embargo, la desnutrición también resulta de la ignorancia y de costumbres alimenticias inadecuadas presentes en la población.

A cualquier forma de alimentación deficiente se le llama *malnutrición*, bajo este concepto se incluyen tanto la deficiencia selectiva de un solo nutrimento como la disminución de dos o más de los nutrientes necesarios para el adecuado funcionamiento del organismo. Por otra parte, la deficiencia en la cantidad total de calorías proporcionadas al organismo se le denomina *desnutrición*. Se ha considerado a la desnutrición y/o malnutrición como uno de los problemas de salud pública de alta prioridad (Blakburn, 2001).

En México, 10 por ciento de las madres embarazadas sufren desnutrición, los principales factores que inciden en el problema son el bajo nivel socioeconómico y la enfermedad materna como la hipertensión arterial, diabetes mellitus y obesidad. La desnutrición, la anemia y la deficiencia de vitaminas y minerales en este grupo de población repercute en efectos negativos en su crecimiento y desarrollo mental y aumentan el riesgo de enfermedad y muerte, además de generar situaciones adversas a largo plazo, como un menor desempeño escolar e intelectual, así como deficiencias en el rendimiento físico durante la edad escolar, la adolescencia y la adultez (SSA e INEGI, 1999 en www.salud.gob.mx).

La Desnutrición puede presentarse en cualquier etapa de vida, así el retraso en el crecimiento fetal, refleja la malnutrición materna y aumenta el riesgo de padecer enfermedades crónicas como consecuencia de programación intrauterina. Los principales agentes de programación intrauterina son los factores de crecimiento, los nutrientes y las hormonas; las cuales pueden regular la función del hígado, el corazón, los riñones y el cerebro. En específico, la desnutrición en etapas tempranas de gestación incrementa la predisposición a la obesidad, la diabetes no dependiente de insulina y enfermedades cardiovasculares (Zambrano y Guzmán, 2002).

En el caso de que un organismo reciba un aporte insuficiente en cantidad o calidad (de alguno o de todos los nutrimentos) durante su desarrollo embrionario o lactancia, presentará alteraciones anatómicas, funcionales y conductuales de consideración durante toda su vida (Waterlow y Stephen, 1969; Morgane y cols, 1978, 1993).

Con respecto a la programación intrauterina se realizó un estudio durante el bloqueo Nazi a Holanda Occidental en septiembre de 1944, el cual coincidió con un invierno crudo y precoz, conocido como el “invierno hambriento holandés” con una duración de alrededor de ocho meses. El fenotipo de personas que nacieron de mujeres holandesas permitió conocer algunos efectos de la desnutrición prenatal en el humano. Las estadísticas demostraron una mayor predisposición a diabetes tipo 2 y a esquizofrenia, con respecto a los individuos cuyas madres no padecieron el estrés. También se observó que las mujeres nacidas en estas condiciones fueron más propensas a tener bebés con retraso en el crecimiento, dichos resultados sugieren que los efectos de las condiciones adversas durante la gestación pueden transmitirse a través de las generaciones por medio de mecanismos que no involucran cambios genéticos (*Zambrano y Guzmán, 2002*).

En cambio, una desnutrición aguda ocasiona un retraso en el crecimiento fetal vinculado con el catabolismo fetal pero, en cuanto se reanuda la ingestión adecuada, el crecimiento se reinicia. En contraste, los periodos prolongados de desnutrición pueden detener de forma irreversible el crecimiento fetal, lo que conlleva a un subdesarrollo en el nacimiento. Por tanto, se puede afirmar que los efectos de la desnutrición sobre el embarazo dependen de la duración de la misma (*Zambrano y Guzmán 2002*).

Las consecuencias que ocasiona la desnutrición son diversas, razón por la cual han sido extensamente estudiadas por múltiples autores y disciplinas, por ejemplo Escobar (2001) afirma que la desnutrición durante el embarazo provoca una disminución del 15 por ciento en el número de células cerebrales, déficit que también se produce ante una alimentación postnatal inadecuada. En caso de que se presenten ambos tipos de desnutrición, podría registrarse una reducción severa de células en el cerebelo, hipocampo y corteza cerebral, llegando a ser de hasta un 50 por ciento. Asimismo, este autor señala que la desnutrición o ingestión insuficiente o inadecuada de alimentos proteicos produce graves efectos en la formación de las estructuras cerebrales, presentándose células de menor tamaño.

La investigación con animales de experimentación confirma los hallazgos clínicos y epidemiológicos. Las crías de ratas sujetas a dietas isocalóricas y bajas en proteínas durante todo el embarazo, o en diferentes periodos de la gestación, sufren de hipertensión e intolerancia a la glucosa en la vida adulta. Resultados similares han sido obtenidos en conejos y ratas de madres expuestas a desnutrición hipocalórica (*Zambrano y Guzmán 2002*).

La comprensión, prevención, diagnóstico y tratamiento de esta enfermedad, que hoy en día sufren más de mil millones de personas en el mundo (Blakburn, 2001), dependen tanto del futuro desarrollo de nuevas tecnologías que incrementen la producción, almacenamiento y calidad de los alimentos de consumo humano, así como de la repartición proporcional de los recursos, pues la desnutrición no siempre es producto de la ausencia de alimentos en un país dado, sino más bien el resultado de la desproporcionada distribución de recursos entre los habitantes del mismo, ya que países como los EU acaparan una tercia parte de los alimentos del planeta. Por lo anterior, es imprescindible caracterizar con claridad las posibles alteraciones que produce la desnutrición sobre los procesos o mecanismos fundamentales de los organismos. Además, es de capital importancia el determinar si la rehabilitación alimenticia mitiga o abate los efectos de la desnutrición, en particular durante el desarrollo postnatal de los animales.

Con los fines ya expuestos, se ha puesto un considerable interés en determinar los efectos que desencadena una reducción drástica de alimento sobre la función de diversos tejidos ú órganos, entre los que destacan el sistema nervioso y el sistema muscular de los animales (Morgane y cols. 1993; Segura 2003).

ANTECEDENTES

Existen numerosos estudios que involucran a la locomoción como técnica de evaluación a determinado fármaco o procedimiento experimental (Rossignol, 1996; Norreel, J.C, Pflieger, J.F., Pearlstein, E., Simeoni -Alias, J, Clarac, F. & Vinay, L., 2003; Dijkstra, JR, Meek, M.F., Robinson, PH., Gramsbergen, A., 2000.), sin embargo en realidad son pocos los estudios que se enfocan a la locomoción como objeto fundamental de estudio.

Sin embargo, fue durante la década de los sesentas que se retomo la investigación en torno a las diversas formas de locomoción y los procesos que este fenómeno involucra.

Por ejemplo Bolles y Woods en 1964 y Altman y Sundarshan en 1975, analizaron el desarrollo de la locomoción de la rata con una variedad de técnicas motoras, pero sus observaciones fueron esencialmente cualitativas, es decir, sus observaciones se abocaron a características y propiedades de la marcha no mesurables. Entonces otros investigadores decidieron realizar investigaciones de la marcha esta vez enfocados en las propiedades mesurables de este fenómeno tan complejo.

Así **Westerga y Gramsbergen en 1990**, fueron los primeros en reportar un análisis cuantitativo de la marcha. Estudiaron “El desarrollo de la locomoción en la rata” analizando el desarrollo de la caminata libre en ratas de entre 10 y 20 días postnatales. Reportaron una rápida transformación en el patrón de maduración de la locomoción alrededor del día 15 postnatal, involucrando cambios en los parámetros cuantitativos y del movimiento de sus extremidades posteriores. Además observaron que los animales atraviesan por una etapa de movimientos similares al nado caracterizados por la abducción, rotación e hiperextensión en el patrón inmaduro de la ambulación, días antes de transformarse en el patrón adulto digitigrado. Estudios como este sirven de base para investigaciones en las que se evalúa la función motora.

Por su parte **Parker y Kenneth en 1990**, realizaron un estudio llamado: “Topografía de la marcha en la locomoción de la rata”. Donde se compararon las características topográficas de la marcha de ratas hembra y macho, encontrando que la longitud de zancada crece linealmente con el peso en ambos sexos, en cambio la amplitud de zancada incrementa de forma curvilínea. Cabe destacar que el patrón locomotor de desarrollo fue similar para ambos sexos; sin embargo, en los machos incrementó con mayor rapidez.

En **1998**, **Gramsbergen** realizó un estudio sobre “Postura y locomoción en la rata: ¿independiente o interdependiente del desarrollo?” En este trabajo se examinan los fenómenos que tienen lugar en relación al desarrollo locomotor, posteriormente se llega a la conclusión de que el desarrollo de la caminata en la rata depende en gran medida del desarrollo del control de la postura.

Posteriormente en relación a eso, **Brocard, Vinay y Clarac (1999)** demostraron, mediante un análisis cinemático y electromiográfico (EMG), que la primera semana postnatal es un periodo crítico para que se desarrollen las reacciones posturales de las extremidades posteriores, es decir, apoyan la tesis anterior que afirma que la locomoción depende del desarrollo de la postura. Estos autores proponen la presencia de un gradiente rostro-caudal y próximo-distal de las extremidades en relación a la maduración del control postural.

No obstante, cabe destacar que **Jamon y Clarac en 1998**, con su trabajo acerca de la “Caminata temprana en la rata recién nacida: un estudio cinemático”. Demostraron que por medio de estimulación olfatoria apropiada se vence la renuencia a caminar de las ratas neonatas, descubriendo así sus habilidades locomotoras (P3-P10). Observándose la disminución de la fase de Balanceo y Soporte, así como un patrón alternado de acoplamiento de extremidades ipsilaterales. Demostrando que la locomoción cuadrúpeda se desarrolla antes que el control postural.

Por otro lado, **Jiménez en 1998** realizó un análisis de “La locomoción en vertebrados”, desde la rata hasta una variedad de roedores y el gato. En este trabajo se analizaron las diferentes conductas motoras existentes entre mamíferos, así como su maduración locomotriz y desarrollo de la marcha.

En **1999 Gramsbergen, Geisler, Taekema, y Van Eykern**. Realizaron un estudio titulado: “La activación de los músculos de la espalda durante la locomoción en el desarrollo de la rata”. En él analizaron el desarrollo postural de la locomoción en ratas, desde el día 11° postnatal hasta la adultez y en base a registros EMG de algunos músculos de las extremidades posteriores y de su relación con el músculo Longissimus de ambos lados del dorso, observaron la existencia de variaciones EMG considerables en las fases del ciclo del paso en todas las edades analizadas, lo cual sugiere que las influencias supraespinales y segmentales son factores de gran importancia para el acoplamiento de la actividad eléctrica. Es decir, que durante los primeros días postnatales el tronco juega un rol mayor en la propulsión de la marcha, mientras que después de la primera semana postnatal, el impulso es efectuado predominantemente por los movimientos de las extremidades.

Por otro lado, en la actualidad son escasos los reportes que se refieren a los efectos de la Desnutrición sobre el desempeño Locomotor, y para el caso de la rehabilitación alimenticia son nulos. Además las metodologías empleadas para tal fin son diversas, pues varían en cuanto al tiempo de exposición aguda o crónica, así como relación de la edad en la que es inducida la desnutrición o malnutrición (durante la gestación, los primeros días postnatales, o en la edad adulta).

En este aspecto, **Salas y Cintra en 1973**, estudiaron los “Efectos conductuales de la desnutrición sobre la rata neonata”. Se sometió a restricción alimenticia de 2 a 5 días, a un grupo de crías de la rata. Luego se evaluó el desarrollo de su comportamiento mediante una prueba de natación, verificando si los animales eran o no capaces de mantener una postura que les permitiese tener la nariz fuera del agua durante el nado, así como el movimiento de sus patas delanteras. Encontraron que la maduración del nado se retrasa de 2 a 3 días en las ratas crónicamente desnutridas en comparación a las ratas control, es decir, en animales crónicamente desnutridos existe un marcado tiempo de retraso en el aprendizaje de la conducta motora. Concluyeron que, si bien el SNC compensa las alteraciones sufridas por la desnutrición, ello lo hace con limitaciones.

Posteriormente **Westerga y Gramsbergen, quienes en 1992** efectuaron un estudio acerca del “Desarrollo locomotor en ratas desnutridas”. Se desnutrió a un grupo de ratas desde el 5º día de gestación y hasta el destete (P21). Luego se realizó un estudio cualitativo y cuantitativo del desarrollo de la Locomoción de 12 a 30 días de edad. Se observó que la desnutrición muestra un desarrollo locomotor con un marcado retraso en la conversión de la marcha al patrón típico de adultos, además a baja velocidad la marcha se mostró vacilante y temblorosa.

A pesar de la ausencia de evidencia experimental acerca del efecto de la rehabilitación alimenticia sobre la marcha de animales desnutridos, cabría esperar que la re-alimentación postnatal revierta algunas de las posibles alteraciones generadas por la desnutrición perinatal sobre conductas motoras complejas, tales como la marcha o el nado en animales en desarrollo.

OBJETIVO GENERAL

Mediante un análisis cinemático simple de la actividad ambulatoria de ratas sometidas a distintas condiciones alimenticias perinatales, determinar el posible efecto que produce la desnutrición perinatal y la rehabilitación alimenticia sobre la marcha sin restricciones durante el desarrollo postnatal de la rata.

OBJETIVOS PARTICULARES

1. Caracterizar cuantitativamente la cinemática de la marcha en ratas control, desnutridas y realimentadas, en las diferentes edades en estudio.

1.1 Determinar la Duración de la Fase de Balanceo y Soporte, así como de la Duración de zancada en ratas control, desnutridas y realimentadas durante su desarrollo postnatal.

1.2 Medir la Longitud de zancada en el grupo de ratas control y experimentales.

1.3 Establecer los cambios de ángulo de la articulación de la rodilla durante la ejecución de las zancadas de las ratas bajo estudio.

1.4 Determinar la Velocidad de las zancadas de las ratas control y experimentales.

1.5 Establecer parámetros de comparación de la marcha en los animales control, desnutridos y realimentados durante las diferentes edades postnatales en estudio.

2. Caracterizar cualitativamente la cinemática de la marcha en animales control, desnutridos y realimentados, en las diferentes edades en estudio.

2.1 Determinar el efecto de la Desnutrición y Rehabilitación alimenticia sobre la marcha de la rata en Desarrollo.

METODOLOGÍA

MÉTODO DE DESNUTRICIÓN PERINATAL Y DE REHABILITACIÓN ALIMENTICIA.

Las observaciones experimentales del presente estudio se llevaron a cabo en crías macho de la rata, variedad Wistar. Tales crías se obtuvieron al aparear tres grupos de ratas hembras (peso inicial de 250 g.), mantenidas bajo distintas condiciones alimenticias (Ver Fig. M1):

Grupo control: Durante todo el período experimental se mantuvo a las ratas hembras y a sus respectivas crías (8 crías por camada) en condiciones de libre acceso al agua y alimento (Formulab 5008, LabDiet).

Grupo desnutrido: Desde tres semanas antes del apareamiento y durante los períodos de gestación y lactancia se alimentó al grupo de ratas madre y posteriormente al destete a las crías (8 crías/camada) con la mitad del alimento, que en promedio ingirieron los animales control (Chow y lee, 1964; Bedi, 1994; Segura y colaboradores, 2001, 2003).

Grupo Realimentado: Al igual que el grupo de animales desnutridos, desde tres semanas antes del apareamiento y durante la gestación se alimentó a este grupo de ratas madre con el 50% de la cantidad de alimento que en promedio ingirió el grupo control, pero después del nacimiento, se les proporcionó alimento ad libitum durante la lactancia y también posteriormente al destete.

Todas las observaciones fueron realizadas siguiendo las normas éticas señaladas en la guía de los Institutos Nacionales de la Salud de los Estados Unidos de Norteamérica (NIH Publications No. 8023) y por la Norma Oficial Mexicana NOM-062-ZOO-1999 “Especificaciones Técnicas para la Producción, Cuidado y Uso de los Animales de Laboratorio”, para el cuidado y uso de animales de laboratorio.

A todos los grupos de animales se les proporcionó agua ad libitum. En el día del parto (día cero postnatal; P0) se ajustó a ocho el número de crías por camada.

El día en que se registró la actividad ambulatoria de los animales, se determinó también el peso y talla corporal (longitud del animal desde la punta de la nariz hasta la base de la cola) de cada una de las crías en estudio.

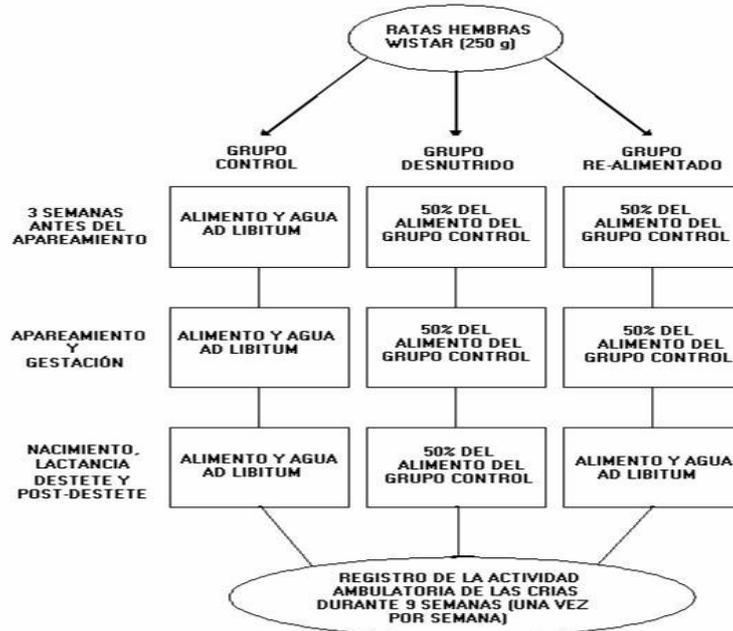


Fig. M1. Diagrama que muestra el procedimiento utilizado en el estudio para someter a distintos grupos de ratas a diversas condiciones alimenticias.

ANÁLISIS CINEMÁTICO DE LA MARCHA

El análisis de la actividad ambulatoria de las crías se realizó una vez por semana (durante 9 semanas), a partir del 4º ó 5º día de vida de las crías, para ello se les rasuró la parte caudal del cuerpo así como la pata posterior izquierda y se les colocó una marca de tinta (con plumón indeleble) sobre la piel de las articulaciones de la cintura pélvica, cadera, rodilla, tobillo y metatarso de la pata. Subsecuentemente, los animales se introdujeron, cada uno por separado, a una pasarela construida con paredes de acrílico transparente, en donde se video grabó su desplazamiento en varias ocasiones con una videocámara comercial (Sony) (ver fig.M2). Para el análisis cinemático de

la marcha se seleccionó el segmento de video grabación en el que el animal mostró una caminata estable, sin ningún tipo de distracción o detención, dando cuando menos 4 zancadas continuas.

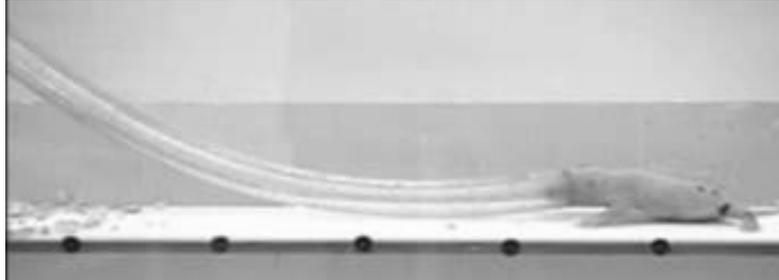


Fig. M2. Ilustración del escenario donde se realizaron las videofilmaciones de la ambulación de la rata.

Al final de la video grabación, los animales se colocaron de nuevo en su jaula y se devolvieron al cuarto de animales. La video grabación seleccionada se digitalizó con el programa Pinnacle Studio V. 7 (Pinnacle Systems, Inc.) y se tomaron fotografías digitales de cada cuadro de la grabación (30 cuadros/segundo) mediante el programa Image J (Scion corporation; NIH) (Fig. M3).

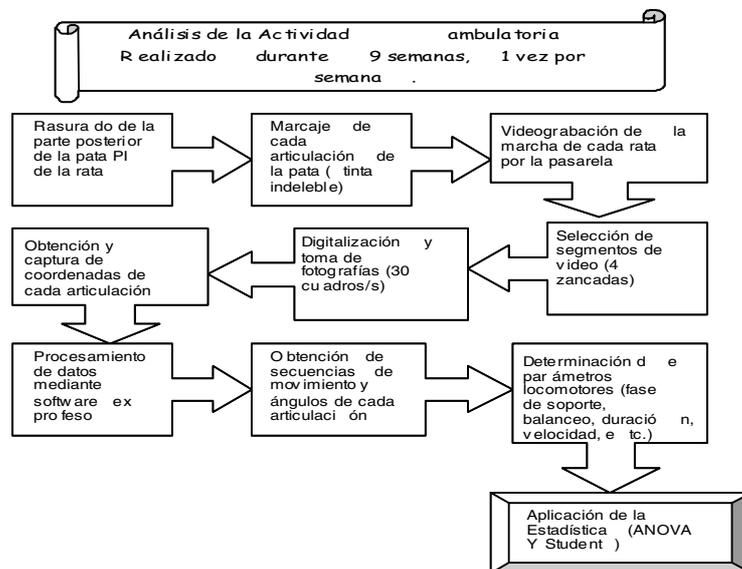
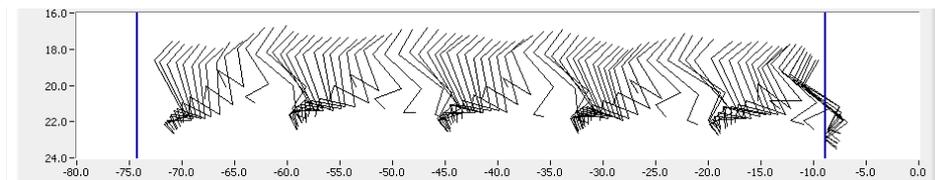


Fig. M3. Diagrama que muestra el procedimiento para analizar la cinemática de la marcha de los animales experimentales.

Posteriormente, de cada una de las fotografías se determinaron las coordenadas de las marcas colocadas en cada articulación de los animales, los cuales fueron introducidos a un programa computacional diseñado ex profeso en el laboratorio y que permitió establecer la secuencia de

movimientos de la pata mediante un diagrama de líneas, en el que se une a cada una de las marcas de tinta en las articulaciones con una línea continua y que también calcula el ángulo de cada una de las articulaciones durante el desplazamiento (Fig. M4).

A



B

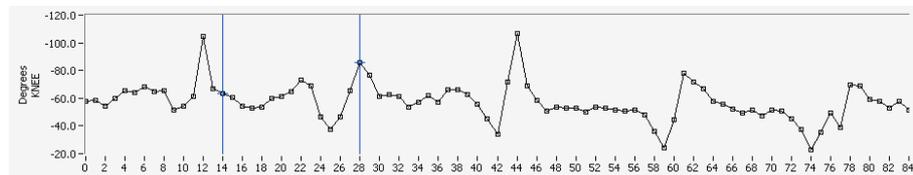


Fig. M4. Análisis cinemático de la marcha de una ratona control con 61 días de edad postnatal. En A se muestra el diagrama de líneas de los movimientos que realizó el animal durante una secuencia de zancadas. En B se ilustran los cambios en el ángulo de la articulación de la rodilla durante la secuencia de la marcha mostrada en A.

A partir de la secuencia de movimientos de la extremidad se determinó la longitud, la duración y la velocidad de las zancadas de la pata posterior, así como los cambios angulares de las articulaciones y la duración de cada una de las fases de flexión (F) y extensión (E1, E2 y E3) que componen el ciclo de la zancada (Rossignol, 1996). Los valores obtenidos fueron promediados y se calculó su desviación y error estándar. Para establecer las diferencias entre los distintos grupos de animales, se agruparon los valores de las zancadas de todos los animales control, desnutridos y re-alimentados y se les aplicó la prueba ANOVA simple y/o la prueba “t” de Student.

RESULTADOS

EFFECTO DE LA DESNUTRICIÓN PERINATAL SOBRE EL PESO Y LA TALLA CORPORAL DE LA RATA EN DESARROLLO

Las crías sometidas a una alimentación deficiente en cantidad (50% del alimento que consumen los animales control) durante distintos periodos de tiempo, presentaron un marcado decremento en su peso corporal con respecto al peso de los animales control, en la mayoría de las edades estudiadas (Tabla 1 y Fig. R1).

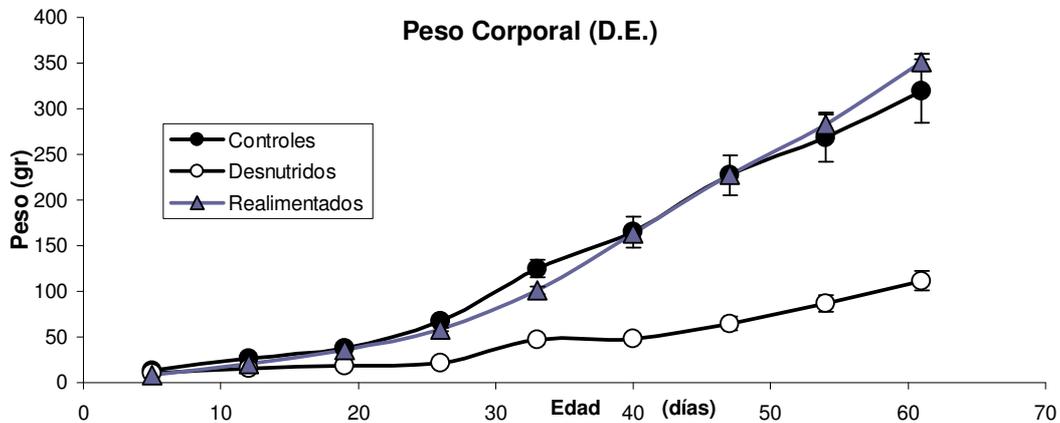


Figura R1. Relación del peso corporal (\pm Desviación Estándar) con respecto a la edad para los grupos de animales control, desnutridos y realimentados. Nota: Debido a que algunos valores de desviación estándar son muy pequeños, éstos no se observan en la gráfica.

Los animales sujetos a restricción alimenticia tuvieron un peso corporal que alcanzó el 72.1% del peso correspondiente a los animales control en el día postnatal 5 (P5). A los 47 días de edad (P47) presentaron el valor de peso más bajo (28.5 %) y a los 61 días (P61) obtuvieron el 35% del peso de los animales control (Tabla 1; Fig. R2). Estos resultados concuerdan notablemente con los reportados previamente por diversos autores en animales sujetos a desnutrición (Bedi *et. al.*, 1982; Wareham *et.al*, 1982; Zeman, 1984; Russell y *cols.*, 1984; Ihemelandu, 1985; Segura, 1993; Martínez, 2000; Pereyra, 2002; Segura, 2003) y nos permite confirmar que evidentemente las crías de rata empleadas en este estudio presentaron una severa desnutrición.

Por otra parte, las crías sujetas pre-natalmente a restricción de alimento y a re-habilitación alimenticia post-natal (animales re-alimentados) presentaron un peso similar al de los animales control durante su desarrollo postnatal (Fig. R1; Tabla 1). Aunque, al graficar los valores porcentuales del peso corporal de las crías re-alimentadas (considerando el peso de las ratas control como el 100%) es posible observar que éstos animales presentan un peso corporal similar al de los animales desnutridos en el día 5 postnatal, y posteriormente incrementaron gradualmente de peso hasta alcanzar un valor porcentual semejante al de las crías control aproximadamente a los 19 días de edad postnatal, justo antes del destete. A los 40 y 47 días postnatales, el peso porcentual alcanzó su mayor semejanza con el grupo control con alrededor del 100% (Fig. R2). Sin embargo, en las dos últimas semanas de este estudio las ratas realimentadas superaron ligeramente el peso de los animales control con un porcentaje de 105-109% del peso alcanzado por el grupo control.

Peso corporal (gr)			
Edad (días)	Control (g)	Desnutrido (g)	Realimentado (g)
5	13.6±0.8	9.8± 0.4 (72.1%)	8.4±1 (61.5%)
12	26.1±2.4	15.3± 1 (58.3%)	20± 0.7 (76.6%)
19	37.3±1.3	18.5± 0.8 (49.6%)	35.8±0.4 (95.9%)
26	67.6±3	21.9± 1.4 (32.3%)	58.5± 1.9 (86.4%)
33	124.8±9.8	47.4±4.5 (37.9%)	101±4.2 (80.9%)
40	165.±17	48.3± 4.7 (29.2%)	163.5± 4.9 (99.1%)
47	227.1±22.1	64.8±7.8 (28.5%)	227.9± 3.1 (100.3%)
54	268.5±27	86.6± 9.1 (32.2%)	282.5± 11.2 (105.19%)
61	319.5±34.9	111.6± 10.4 (34.9%)	350.8± 9.4 (109.78%)

Tabla 1. Valores promedio del peso corporal de las crías control y experimentales en distintas edades postnatales (± Desviación Estándar). Entre paréntesis, valores porcentuales del peso de las crías experimentales con respecto al peso de los animales control (100%).

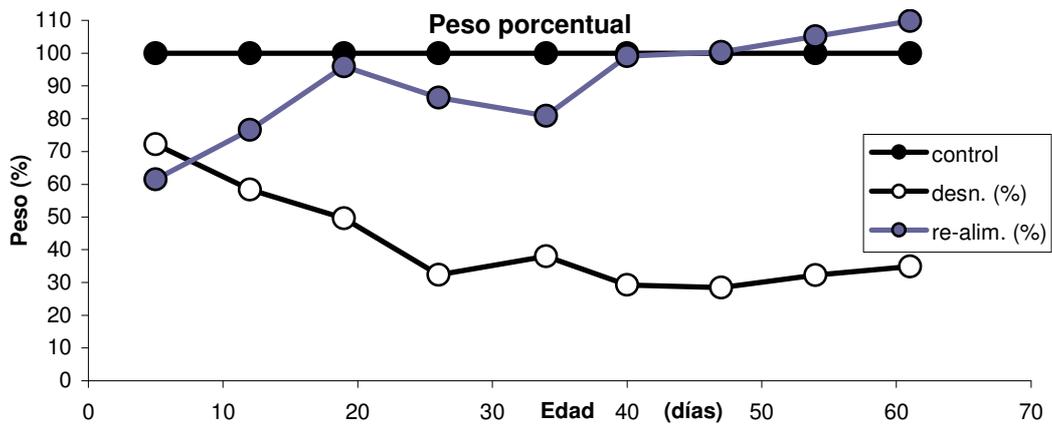


Figura R2. Peso corporal porcentual de las crías desnutridas y re-alimentadas con respecto a la edad postnatal. Los valores porcentuales fueron calculados al considerar el peso corporal de los animales control como el 100%.

De igual manera que el peso corporal, la talla de las crías desnutridas fue menor a la de las crías control y re-alimentadas (Figs. R3 y R4 y Tabla 2). En cambio, la talla de las crías re-alimentadas no presentó diferencias significativas ($p < 0.05$, "t" Student) con respecto a las crías control, en todas las edades estudiadas (Tabla 2 y Fig. R3 y R4).

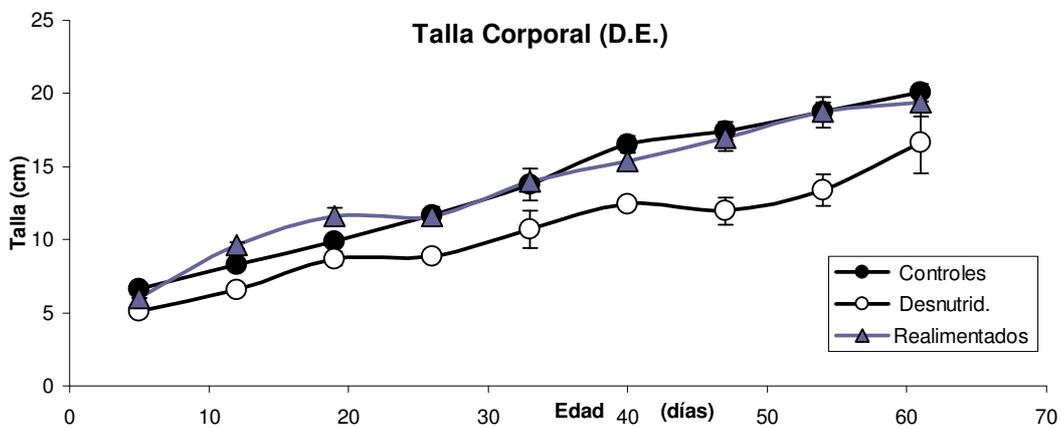


Fig. R3. Gráfica de los valores promedio de la talla corporal (\pm D.E.) de las crías control y experimentales con respecto a la edad.

Talla corporal (cm.)			
Edad (días)	Control (g)	Desnutrido (g)	Realimentado (g)
5	6.61±0.3	5.12±0.4 (77.4%)	6±0.1 (90.7%)
12	8.29±0.2	6.59±0.4* (79.5%)	9.6±0.2 (103.3%)
19	9.87±0.3	8.68±0.5* (87.9%)	11.61±0.5 (117.6%)
26	11.68±0.6	8.83±0.3* (75.6%)	11.61±0.2 (99.4%)
33	13.75±1.1	10.73±1.3* (78.0%)	13.96±0.1 (101.5%)
40	16.53±0.6	12.4±0.4* (75.0%)	15.39±0.1 (93.1%)
47	17.43±0.6	11.96±0.9* (68.6%)	16.94±0.9 (97.2%)
54	18.77±0.6	13.39±1.1* (71.3%)	18.72±1.1 (99.7%)
61	20.06±0.6	16.63±2.1* (82.9%)	19.4±1 (96.7%)

Tabla 2. Valores promedio (\pm D.E.) de la talla corporal de crías sometidas a distintas condiciones alimenticias perinatales. En paréntesis se indican los valores de la talla porcentual con respecto a la talla de los animales control. Los asteriscos indican la existencia de diferencias significativas entre los valores de las tallas de animales experimentales y controles.

A partir de los resultados obtenidos, es posible proponer que la alimentación perinatal, deficiente en cantidad, produjo una desnutrición relativamente severa en las crías de la rata (Bedi et. al., 1982; Martínez, 2000) y que la re-habilitación alimenticia, posterior al nacimiento, provoca la recuperación del peso y la talla corporal de los animales sometidos a desnutrición prenatal (Fig. R2, R4; tabla 1 y 2).

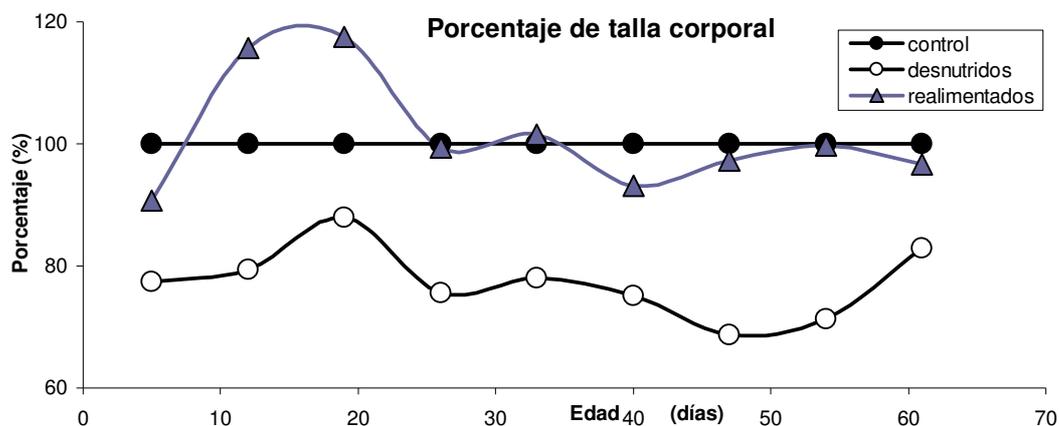


Figura R4. Talla corporal porcentual de ratas desnutridas y re-alimentadas con respecto a la edad postnatal.

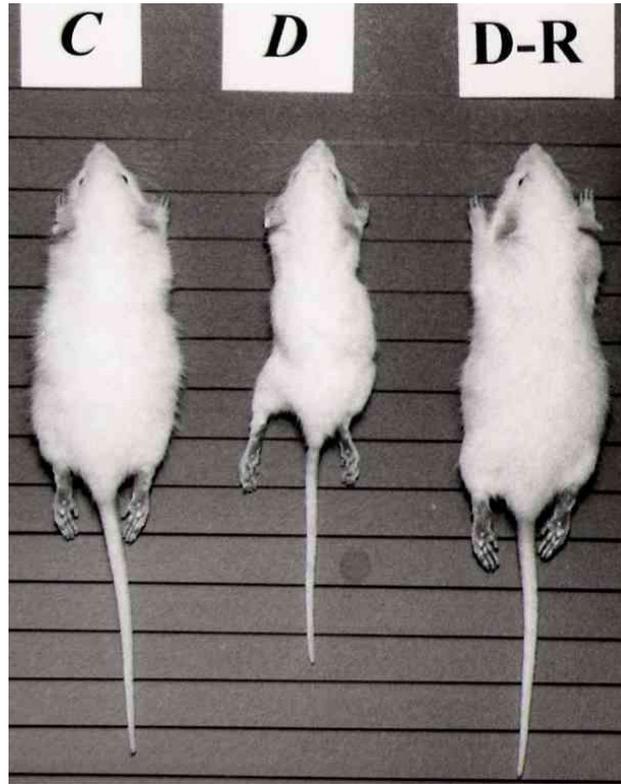


Figura R5. Ilustración comparativa de la talla corporal de una unidad experimental de cada grupo al día postnatal 30 (P30), desde la punta de la nariz hasta la punta de la cola.

1. Parámetros temporales:

1.1 Duración de la fase de balanceo.

Como se mencionó en la Introducción, la Fase de Balanceo constituye el periodo de tiempo en el que la extremidad se “balancea” o se desplaza a través del aire, desde el momento en que se flexiona la articulación de la rodilla y la pata del animal se levanta del suelo (subfase de Flexión: F), esta se continúa con una extensión de la pata y termina hasta antes de que la rata apoye nuevamente la pata en el suelo (subfase de Extensión: E1).

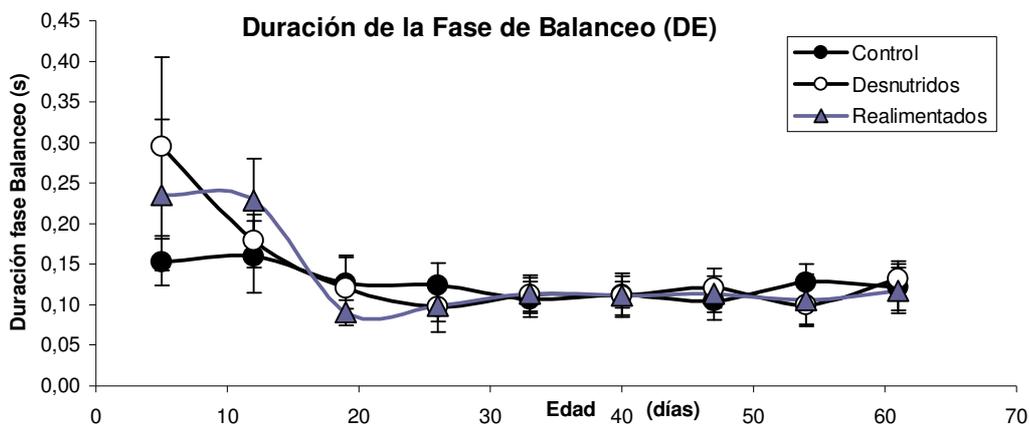


Figura R6. Duración de la fase de Balanceo (\pm D.E.) de cada grupo experimental con respecto a la edad postnatal.

Como se puede apreciar en la gráfica R6 y en la Tabla 3, la duración de la fase de balanceo de las crías de los grupos control y experimentales disminuye de magnitud a medida que los animales crecen y de manera particular, en las primeras 2 semanas de edad las crías desnutridas y re-alimentadas presentan mayor duración de la fase de balanceo que los animales control y a partir de los 19 días postnatales, la duración de esa fase tiende a igualarse en valores relativamente bajos en los tres grupos de animales bajo estudio.

Duración del Balanceo (s)			
Edad (días)	control	desnutridas	re-alimentadas
5	0.15 \pm 0.02	0.29 \pm 0.11	0.23 \pm 0.09
12	0.15 \pm 0.04	0.17 \pm 0.03	0.22 \pm 0.05
19	0.12 \pm 0.03	0.12 \pm 0.04	0.09 \pm 0.01
26	0.12 \pm 0.02	0.09 \pm 0.03	0.1 \pm 0.02
33	0.1 \pm 0.02	0.11 \pm 0.02	0.11 \pm 0.02
40	0.11 \pm 0.01	0.11 \pm 0.02	0.11 \pm 0.02
47	0.1 \pm 0.02	0.12 \pm 0.02	0.11 \pm 0.02
54	0.12 \pm 0.02	0.1 \pm 0.02	0.1 \pm 0.03
61	0.12 \pm 0.02	0.13 \pm 0.02	0.11 \pm 0.02

Tabla 3. Valores promedio (\pm D.E.) de la Duración de la fase de balanceo de las crías control, desnutridas y re-alimentadas.

1.2 Duración de la fase de soporte.

La fase de soporte comprende el periodo de tiempo en el que la pata del animal se encuentra tocando y soportando el peso del animal sobre el piso. A su vez, esta fase se integra de las siguientes subfases: la segunda subfase de Extensión (E2) en la que la pata del animal recibe y soporta el peso del animal y de igual forma la tercera subfase de Extensión (E3), en la que la pata además de soportar el peso, se traslada hacia atrás de manera que impulsa el cuerpo del animal hacia adelante.

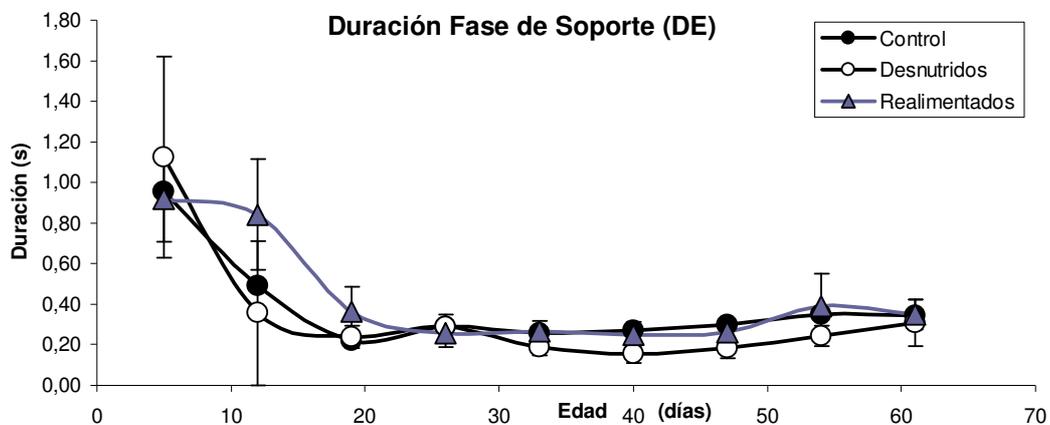


Figura R7. Duración de la fase de Soporte (\pm D.E.) de cada grupo experimental con respecto a la edad postnatal.

De manera similar a lo observado con la duración de la fase de balanceo, la fase de soporte de las zancadas de los animales control y experimentales presenta mayor duración en las primeras dos semanas postnatales (P5 y P12) y subsecuentemente, ésta disminuye a medida que crecen las crías hasta alcanzar un valor estacionario a partir de los 19 días postnatales (Fig. R7 y Tabla 4).

Duración del Soporte (s)			
Edad (días)	control	desnutrido	re-alimentado
5	0.95±0.14	1.12±0.49	0.91±0.21
12	0.49±0.1	1.05±0.35	0.84±0.27
19	0.21±0.05	0.23±0.05	0.36±0.12
26	0.28±0.07	0.16±0.06	0.25±0.06
33	0.25±0.05	0.18±0.03	0.26±0.05
40	0.27±0.08	0.15±0.04	0.24±0.06
47	0.29±0.04	0.18±0.04	0.26±0.05
54	0.34±0.07	0.24±0.05	0.39±0.15
61	0.34±0.04	0.3±0.11	0.34±0.07

Tabla 4. Valores promedio (\pm D.E.) de la Duración de la fase de soporte de las zancadas ejecutadas por las ratas control, desnutridas y re-alimentadas en distintas edades postnatales.

1.3 Duración total de las zancadas.

La duración total de las zancada es la suma de la duración de la fase de balanceo y soporte e ilustra el desempeño temporal del ciclo del paso durante la marcha que presentan los animales control y experimentales. En edades tempranas (P5 y P12) y en concordancia con las duraciones de las fases de balanceo y soporte, la duración total de la zancada de los animales desnutridos y re-alimentados fue significativamente mayor que la de las crías control ($p < 0.05$, prueba "t" de Student). Posteriormente a medida que las crías adquirieron mayor edad (a partir de los 19 días de edad postnatal), la duración de las zancadas tendió a ser de menor valor y estadísticamente similar entre los tres grupos de animales (Figura R8 y Tabla 5).

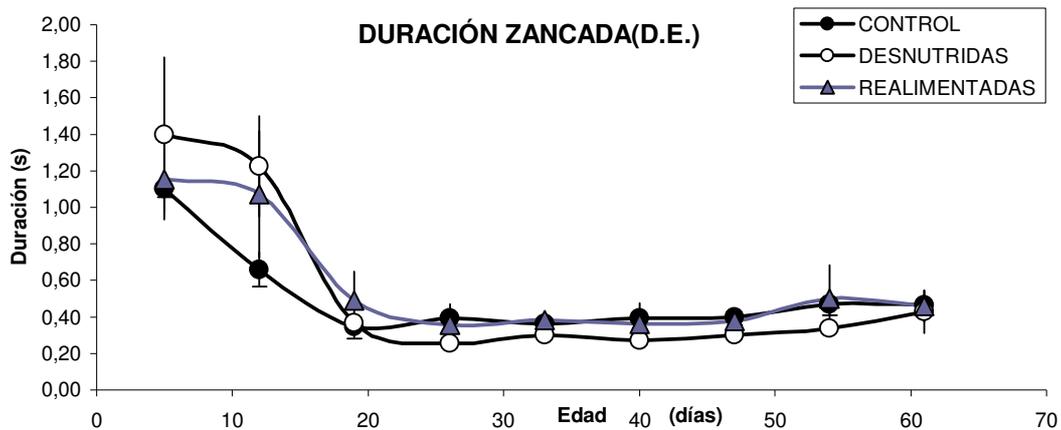


Figura R8. Duración total de las zancadas (\pm D.E.) realizadas durante la marcha sin restricciones de las ratas de los grupos control, desnutrido y re-habilitado, en distintas edades postnatales.

Duración total de la zancadas			
Edad (días)	control	desnutrido	re-alimentado
5	1.1 \pm 0.13	1.41 \pm 0.51	1.15 \pm 0.28
12	0.65 \pm 0.1	1.23 \pm 0.37	1.07 \pm 0.29
19	0.34 \pm 0.06	0.35 \pm 0.07	0.46 \pm 0.14
26	0.41 \pm 0.09	0.26 \pm 0.06	0.35 \pm 0.06
33	0.36 \pm 0.05	0.29 \pm 0.04	0.38 \pm 0.05
40	0.38 \pm 0.08	0.26 \pm 0.04	0.36 \pm 0.06
47	0.4 \pm 0.04	0.3 \pm 0.04	0.37 \pm 0.05
54	0.47 \pm 0.07	0.34 \pm 0.05	0.49 \pm 0.16
61	0.46 \pm 0.06	0.43 \pm 0.12	0.46 \pm 0.08

Tabla 5. Valores promedio (\pm D.E.) de la Duración de las zancadas ejecutados por los grupos control, desnutrido y re-alimentado en distintas edades postnatales.

En base al comportamiento de los valores de los parámetros temporales obtenidos en distintas edades postnatales, es posible establecer que durante el desarrollo de la marcha se manifiestan dos etapas, una que inicia prácticamente a partir del nacimiento, la cual se caracteriza por una mayor duración de las fases de balanceo y soporte (Figuras R6 y R7) y en consecuencia, de la duración total de la zancada (Figura R8 y Tabla 5), la cual paulatinamente decrece de magnitud hasta alcanzar una segunda etapa (que inicia entre P19 y P26, hasta finalizar el estudio a P61), en la

que la duración de las zancadas es semejante a la de los animales adultos (Figura R8 y Tabla 5) (Eyrs y Goodhead 1959; Westerga y Gramsbergen, 1990).

La tendencia a reducir la duración de la zancada en los primeros días postnatales (hasta el día P19) y el posterior mantenimiento de un valor relativamente constante en la duración de la zancada, concuerda con la idea propuesta en párrafos previos acerca de la probable existencia de distintos estadios en el desarrollo de la marcha, esto es, del desarrollo de la marcha desde un patrón locomotor variable, desorganizado y lento a uno más rápido y de mayor coordinación entre las extremidades.

Puesto que en edades postnatales posteriores al destete no se observaron diferencias significativas en las características temporales de las zancadas de las crías control, desnutridas y re-alimentadas, es factible proponer que la deficiencia alimenticia perinatal no afecta el desarrollo de la coordinación temporal de los músculos (extensores y flexores) que participan en la ejecución de los movimientos de las articulaciones durante la marcha. Lo que a su vez permite inferir que la desnutrición perinatal no altera los circuitos locomotores espinales (CGP's o centros generadores de la marcha), involucrados en la sincronización de músculos extensores y flexores de las extremidades, mismos que se requieren para la generación de la marcha en la rata.

2. Parámetros espaciales.

En secciones previas, hemos mostrado que las ratas desnutridas perinatalmente mantienen diferencias corporales significativas con respecto a los animales control y re-alimentados. Sin embargo, tales diferencias pueden influir considerablemente en la expresión de algunos de los parámetros cinemáticos de la marcha, sobre todo en aquellos parámetros relacionados con las características corporales y espaciales de los animales (tales como la longitud de la zancada o el desplazamiento de algunas partes corporales de las ratas, por ejemplo, la cadera) los cuales dependen en gran medida del tamaño de los animales y en consecuencia de la talla y del peso. Por lo anterior, en el presente estudio se estableció la relación entre la distancia recorrida por una extremidad durante la ejecución de una zancada con respecto al peso corporal del animal, por lo que se determinó la tasa de longitud de la zancada/peso para cada grupo y en las distintas edades postnatales en estudio.

2.1 Longitud de zancada.

Los valores promedio de la longitud de zancada y de la tasa de este parámetro con respecto al peso corporal de las crías, en cada una de las distintas edades post-natales de los animales control y experimentales se muestran en las gráficas de la figura R9 A, B y la tabla 6.

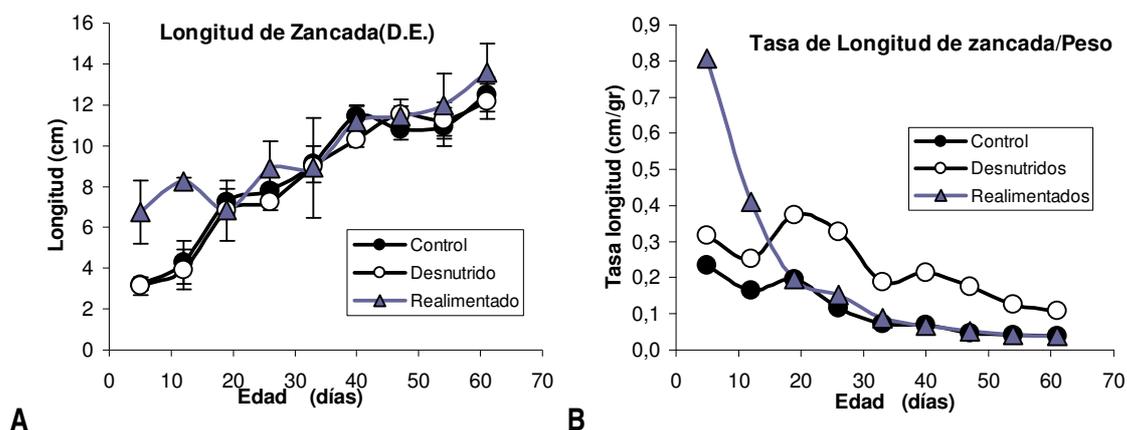


Figura R9. Gráfica A: Longitud promedio de la zancada (± D.E.) de los grupos control y experimentales en distintas edades postnatales. Gráfica B: Valores de la tasa de longitud de la zancada/ gramo de peso corporal de los grupos control y experimentales, con respecto a su edad postnatal.

Así, durante las primeras dos semanas de edad solo el grupo de animales re-alimentados presentó una mayor longitud de zancada y mayor tasa de longitud de zancada/gramo de peso corporal que los animales control y desnutridos y subsecuentemente sus valores se igualaron con los del grupo control (Fig. R9 y Tabla 6).

Edad (días)	Longitud de zancada (cm.)			Tasa Longitud/peso (cm/g)		
	control	desnutridas	re-alimentadas	control	desnutridas	re-alimentadas
5	3.18±0.6	3.11±0.5	6.75±1.86	0.2335	0.317	0.8065
12	4.34±1.06	3.86±1.03	8.23±0.45	0.1663	0.2532	0.4112
19	7.25±0.67	6.91±0.61	7.0±1.45	0.1948	0.3737	0.1959
26	7.83±0.66	7.15±0.73	8.94±1.21	0.1159	0.3271	0.153
33	9.08±1.13	8.89±0.81	8.96±2.16	0.0727	0.1874	0.0887
40	11.51±0.88	10.29±0.85	11.14±0.98	0.0697	0.2131	0.0681
47	10.72±0.78	11.43±1.1	11.46±1.44	0.0472	0.1765	0.0503
54	10.85±1.23	11.05±1.19	11.98±1.73	0.0404	0.1276	0.0424
61	12.62±1.29	12.14±1.14	13.48±1.76	0.0395	0.1088	0.0384

Tabla 6. Valores promedio (± D.E.) de la Longitud de zancada y la tasa de Longitud de zancada/peso corporal, de los grupos control, desnutrido y re-alimentado.

En cambio, a pesar de que los animales desnutridos presentaron valores de longitud de la zancada similares a los animales control y re-alimentados en la mayoría de las edades analizadas ($p < 0.05$, prueba "t" de Student), la tasa de longitud de la zancada por peso corporal fue consistentemente mayor que la obtenida en los animales control y re-alimentados, en casi todas las edades postnatales evaluadas (Fig. R9 B, Tabla 6).

Resulta importante recalcar que a pesar de que los animales sometidos a desnutrición perinatal tenían menor talla corporal (Tabla 2), sus zancadas fueron de similar longitud que las de los animales control y re-alimentados, por lo que la tasa de longitud de la zancada/peso corporal fue notoriamente mayor en las crías desnutridas que en las control y re-alimentadas, en todas las edades postnatales posteriores al destete (Posteriores a P19) (Tabla 6).

2.2 Cambios de ángulo de la articulación de la rodilla durante la flexión y la extensión.

La observación de que animales desnutridos de menor peso y talla hayan ejecutado zancadas de similar longitud que las presentadas por crías control y re-alimentadas, probablemente podría explicarse si se considerara que los animales desnutridos extiendían más las extremidades durante la fase de balanceo de cada zancada, que los animales control y re-alimentados. Para evaluar esta posibilidad, analizamos el cambio del ángulo de la articulación de la rodilla, durante la flexión y la extensión de la fase de balanceo de las zancadas realizadas durante la marcha sin restricciones, de los tres grupos de animales bajo estudio (dado que los cambios de ángulo de las articulaciones son independientes del peso o de la talla de los animales, en esta sección no se considerará la tasa del cambio de ángulo con respecto al peso corporal).

No se observaron diferencias significativas entre los valores del parámetro cambio de ángulo de la articulación de la rodilla para los tres grupos de animales (Fig. R10 y Tabla 7A). Sin embargo, el día P12, el grupo re-alimentado mostró un valor exorbitante en relación a los demás grupos, por lo que cabe señalar que dicho valor carece de trascendencia para el proyecto, por haberse localizado en un periodo de inmadurez para la marcha (P1-P21, 1er estadio de maduración de la marcha, ver "Efecto de la Desnutrición y la rehabilitación sobre la marcha de la rata en desarrollo", sección final de los Resultados).

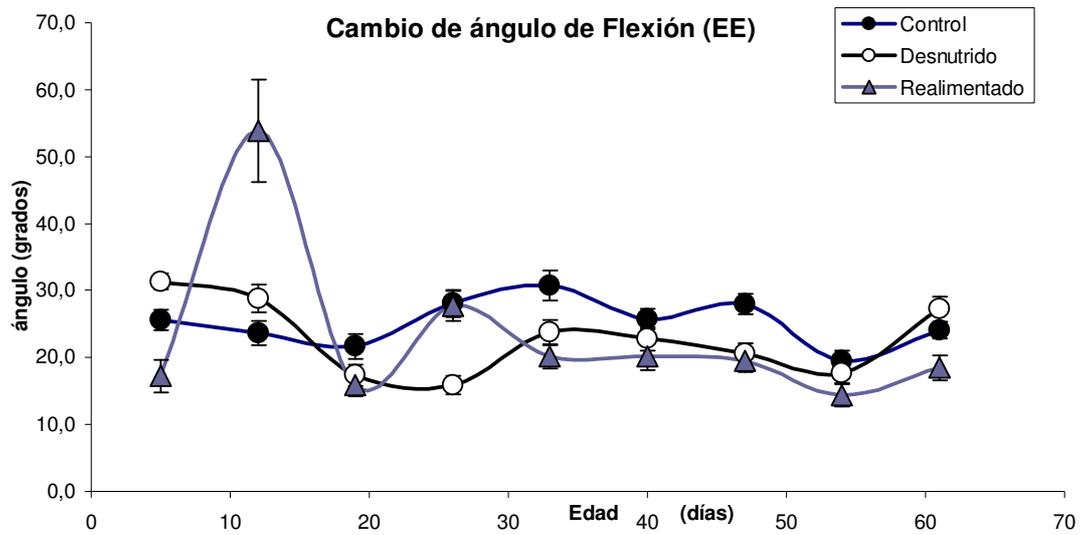


Figura R10. Gráfica de valores promedio (\pm Error Estándar: EE) del cambio de ángulo de Flexión durante la fase de balanceo, de los grupos control y experimentales con respecto a la edad postnatal.

En la figura R11 y Tabla 7B puede apreciarse que, de igual manera a lo que se observa durante la flexión, prácticamente no existen diferencias significativas entre los valores del cambio de ángulo de extensión de la rodilla durante la fase de balanceo de las zancadas, en las distintas edades postnatales de los animales control y experimentales.

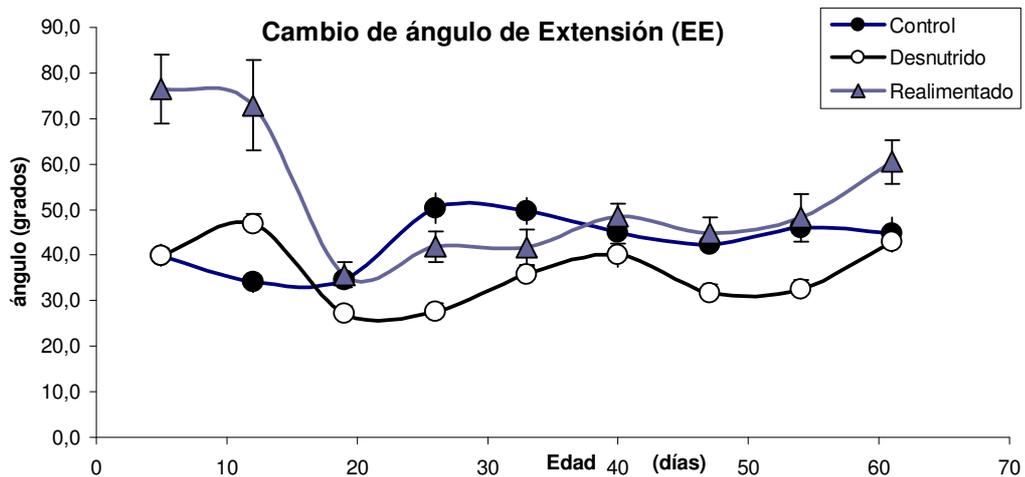


Figura R11. Gráfica de valores promedio del cambio de ángulo de extensión, durante la fase de balanceo de los grupos control y experimentales con respecto a la edad postnatal.

En virtud de que los ángulos de flexión y extensión de la rodilla en los animales desnutridos no difieren significativamente de aquellos obtenidos para las crías control y re-alimentadas, probablemente se puede inferir que la mayor longitud de zancada por gramo de peso corporal de los animales desnutridos no se relaciona con una mayor extensión de las extremidades durante la fase de balanceo o soporte.

Edad	Angulo de Flexión (F)			Angulo de extensión (E1)		
	control	desnutridas	re-alimentadas	control	desnutridas	re-alimentadas
5	16.68±16.20	31.21±34.97	17.19±16.62	34.94±18.73	40.53±45.64	76.49±21.48
12	21.27±16.33	28.81±12.16	53.83±36.89	35.85±20.08	46.93±12.52	72.86±47.76
19	21.79±9.66	17.48±9.20	15.8±8.08	39.33±10.20	27.63±9.75	34.97±13.08
26	27.98±10.44	15.93±7.93	27.62±10.72	50.12±16.63	28.39±10.83	40.52±15.81
33	29.57±11.37	23.9±10.45	19.85±8.44	49.6±14.81	36.25±10.22	40.95±18.83
40	24.99±7.72	23.82±10.09	20.05±10.29	42.91±9.88	40.95±14.76	47.78±13.74
47	27.88±7.71	20.94±9.44	19.77±8.12	41.21±8.32	31.82±10.39	45.33±15.80
54	24.98±7.67	17.1±9.49	14.44±8.31	46.26±7.57	31.58±12.17	48.48±24.59
61	28.64±6.13	27.19±10.67	18.29±9.18	45.02±17.32	42.8±12.64	59.25±22.77

Tabla 7. Valores promedio (± D.E.) del cambio de ángulo en la flexión y la extensión durante la fase de balanceo de los animales control y experimentales.

2.3 Desplazamiento de cadera durante las zancadas de animales control, desnutridos y re-alimentados.

Debido a que no se encontró relación entre el cambio de ángulo de la articulación de la rodilla y la tasa de la longitud de zancada del grupo desnutrido, se optó por explorar el desplazamiento de cadera de los animales durante la marcha. La figura R12 A y la Tabla 8 ilustran el comportamiento de los valores promedio del desplazamiento total de cadera durante la marcha sin restricciones de las ratas control y experimentales en desarrollo. Como pudo apreciarse los animales desnutridos presentaron en las distintas edades estudiadas, un desplazamiento de cadera cuya magnitud fue similar al de las ratas control y re-alimentadas.

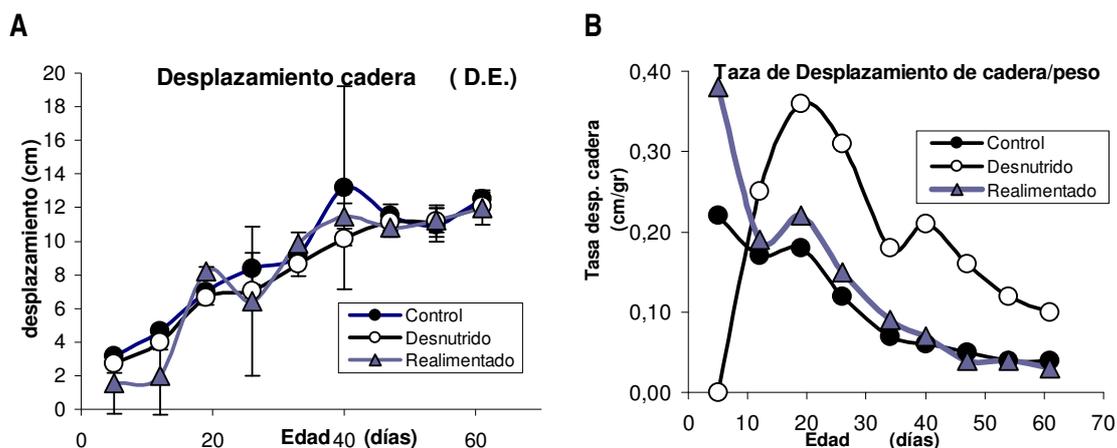


Figura R12. Gráfica A: Desplazamiento total de cadera (± D.E.) durante las zancadas de animales control y experimentales en distintas edades postnatales. Gráfica B: Tasa de desplazamiento de cadera con respecto al peso de las ratas control, desnutridas y re-alimentadas durante el desarrollo postnatal de la marcha.

Sin embargo, al expresar el desplazamiento de cadera con respecto al peso corporal es posible observar diferencias significativamente mayores en la tasa de desplazamiento de la cadera/peso de los animales desnutridos con relación a las ratas control y re-alimentadas ($p < 0.05$, prueba "t" de Student) en la mayoría de las edades postnatales (Fig. R12 B y Tabla 8).

Desplazamiento total de la cadera (cm.)				Tasa Desplaz.cadera/peso (cm/g)		
Edad (días)	control	desnutridas	re-alimentadas	control	desnutridas	re-alimentadas
5	3.13±0.71	2.89±1.41	3.23±1.17	0.22	0.29	0.38
12	4.65±0.87	3.93±1.14	3.95±1.21	0.17	0.25	0.19
19	6.96±1.23	6.74±1.37	8.17±1.86	0.18	0.36	0.22
26	8.23±1.80	6.97±1.50	8.72±2.13	0.12	0.31	0.15
33	8.94±1.92	8.5±1.55	9.81±1.96	0.07	0.18	0.09
40	10.27±1.83	10.14±2.25	11.49±2.34	0.06	0.21	0.07
47	11.45±2.12	10.82±2.37	10.87±2.32	0.05	0.16	0.04
54	10.92±1.70	10.66±2.33	11.09±2.33	0.04	0.12	0.04
61	12.52±1.82	11.71±2.64	12.04±2.64	0.04	0.1	0.03

Tabla 8. Valores promedio (± D.E) del desplazamiento horizontal de cadera y tasa de desplazamiento de cadera/peso corporal durante la marcha de animales control, desnutridos y re-alimentados.

Cabe señalar que el comportamiento de la tasa de desplazamiento de cadera durante las distintas edades de los animales desnutridos (Fig. R12B) coincide con el comportamiento de los valores de la tasa de longitud (Fig. R9B) y la tasa de velocidad (Fig. R13B) de zancada con respecto al peso de tales animales.

3. Parámetro Espacio-Tiempo

3.1 Velocidad de zancada

De la relación entre longitud y duración de las zancadas de animales control y experimentales se obtiene la velocidad de la zancada. Por otro lado, la tasa de la velocidad de la zancada por gramo de peso indica la capacidad de desplazamiento de los animales en relación a su peso corporal. Como puede apreciarse en las graficas A y B de la Figura R13 y en la Tabla 9, hasta el día 19 postnatal los valores promedio de la velocidad de las zancadas de las crías desnutridas no presentan diferencias significativas con los de las crías control, y re-alimentadas, pero a medida que crecen los animales (entre los 19 y 26 días postnatales) se observa que las crías desnutridas adquieren mayor velocidad de zancada (Fig. R 13 A), así como un notable incremento en el valor de la tasa de la velocidad en relación al peso corporal (Fig. R 13 B) con respecto a los animales control y re-alimentados, mismos que paulatinamente, tiende a decrecer hasta casi igualarse en magnitud a la de los animales control y desnutridos a los 61 días postnatales (Fig. R13 A, B y tabla 9). Subsecuentemente a los 26 días postnatales, la tasa de velocidad/peso de los animales desnutridos decae en magnitud a valores cercanos, pero aún mayores, que el de los animales control y re-alimentados (tabla 9 y Fig. R13).

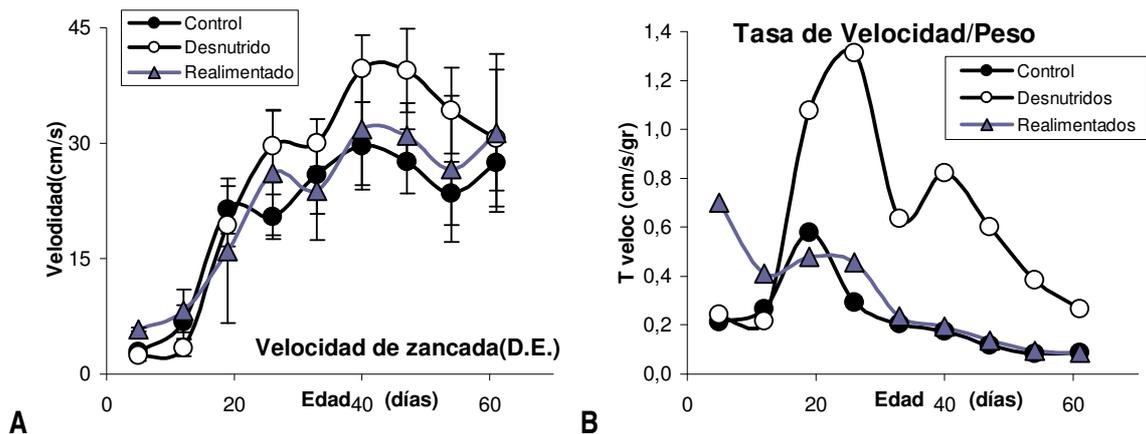


Figura R13. Grafica A: Valores promedio de la velocidad de zancada (\pm D.E.) durante la marcha sin restricciones de ratas control y experimentales en distintas edades postnatales. Gráfica B: Tasa de velocidad de zancada por gramo de peso corporal durante el desarrollo postnatal de los grupos control y experimentales.

Por lo anterior es factible proponer que el grupo con mayor capacidad para desplazar su peso corporal fue el grupo Desnutrido, probablemente debido al escaso peso corporal característico de animales desnutridos. Es decir en proporción a su peso y talla, las zancadas de las ratas desnutridas fueron más grandes pero con la misma duración que los demás grupos estudiados, esto es, el grupo desnutrido ejecutaba una zancada del mismo tamaño y en el mismo tiempo, que los demás grupos, pero con extremidades más pequeñas.

Edad (días)	Velocidad de Zancada (cm/s)			Tasa Velocidad de Zancada/peso (cm/s/gr)		
	control	desnutridas	re-alimentadas	control	desnutridas	re-alimentadas
5	2.91±0.63	2.4±0.8	5.85±0.75	0.213	0.245	0.698
12	6.92±2.06	3.31±1.14	8.24±2.32	0.265	0.217	0.412
19	21.52±3.49	19.93±3.78	17.16±8.38	0.577	1.077	0.48
26	19.81±4.11	28.74±6.68	26.58±7.17	0.293	1.314	0.454
33	25.62±5.89	30.16±4.53	23.81±6.4	0.205	0.636	0.235
40	28.83±5.09	39.67±8.59	32.01±6.98	0.174	0.821	0.195
47	26.9±4.11	38.8±7.97	31.22±5.78	0.118	0.599	0.137
54	22.84±4.73	33.17±7.63	26.69±9.1	0.085	0.383	0.094
61	27.47±4.96	29.87±9.0	30.54±9.9	0.086	0.267	0.087

Tabla 9. Valores promedio de la Velocidad de zancada (\pm D.E.) y la tasa de Velocidad de zancada/peso corporal de los grupos control, desnutridos y realimentados, durante su desarrollo postnatal.

EFECTO DE LA DESNUTRICIÓN Y LA REHABILITACIÓN ALIMENTICIA SOBRE LA MARCHA DE LA RATA EN DESARROLLO

La figura R14 ilustra mediante diagramas de líneas, la secuencia de movimientos presentados por la extremidad posterior derecha durante varias zancadas (4 a 6) de la marcha sin restricción de las crías control y experimentales, en distintas edades postnatales. Como se puede apreciar en esta figura, en edades postnatales tempranas (P5 y P12) las crías control y experimentales presentan una actividad locomotora irregular y en ocasiones manifiestan una marcha regular, en la que se ejecutan varias zancadas de manera continúa y que se caracteriza por ser de "arrastre" (en donde la mayor parte del cuerpo -- vientre y extremidades posteriores -- permanecen

en contacto con el suelo durante los movimientos locomotores; Fig. R14). Este tipo de locomoción se manifiesta porque los músculos de las crías, en tales edades postnatales, no son capaces de desarrollar la fuerza suficiente para levantar el peso de la cabeza y del cuerpo del piso (Bekoff y Trainer, 1979; Cazalets y cols., 1990; Geisler y cols., 1993). A pesar de ello, las extremidades mantienen una secuencia espacio-temporal de flexión y extensión, que a pesar de ser escasamente organizada, es característica de la marcha.

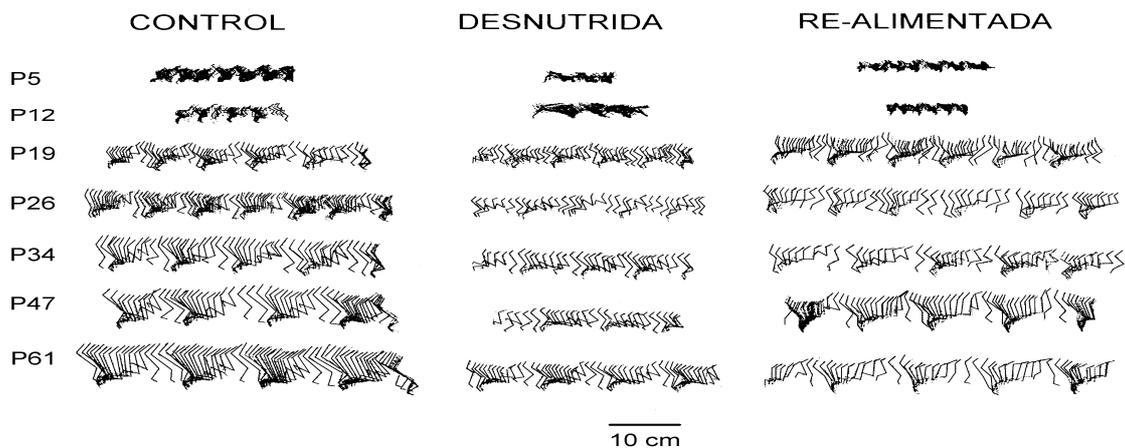


Figura R14. Diagramas de líneas que representan la secuencia de movimientos que ocurren durante la ejecución de varias zancadas ($n=4-6$) por la extremidad posterior derecha en la marcha sin restricciones de ratas de los grupos control, desnutrido y re-alimentado, en distintas edades post-natales (P5 a P61). Note que la extremidad del animal desnutrido es de menor tamaño que el de las crías control y re-alimentada.

A partir del día P19 y a medida que las crías crecen y adquieren mayor fuerza muscular (lo que les permite levantar su peso corporal del piso), su marcha se hace más fluida y adquiere mayor organización espacio-temporal, hasta adquirir las características de la marcha de los animales adultos. Sin embargo, cabe destacar que debido a las distintas condiciones alimenticias de los organismos, la marcha típica de ratas adultas se presenta a distintas edades post-natales, dependiendo de la dieta recibida, por ejemplo, en ratas control, la marcha típica de animales adultos se observó desde aproximadamente los 19 días de edad postnatal, en cambio para las ratas desnutridas se presentó entre los 26 y 34 días postnatales y en el caso de los animales realimentados se manifestó más o menos igual que en el grupo control a partir de los 19 días de vida postnatal.

Estas observaciones concuerdan con las obtenidas por Westerga y Gramsbergen (1990) y permiten establecer la probable existencia de distintos estadios en el desarrollo postnatal de la marcha, uno que ocurre desde el nacimiento hasta poco antes del destete (P21), en el que los animales tienen un desempeño locomotor muy limitado e irregular y otro, a partir del destete en adelante, en el que las capacidades motoras de los animales se manifiestan plenamente, tal y como en el adulto. Es importante señalar que el desempeño locomotor de todas las crías de los grupos control, desnutrido y re-alimentado, presentaron los mismos estadios de desempeño motor postnatal (marcha inmadura e irregular de P0 a P21 y marcha adulta y uniforme del día P21 en adelante). Sin embargo, cabe aclarar que aunque tales estadios ocurren independientemente de la condición alimenticia de los animales, el tiempo que tarda en madurar el patrón de marcha y alcanzar el patrón típico de adultos varía y se encuentra estrechamente relacionado con la dieta alimenticia recibida.

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos en la presente tesis indican que la alimentación perinatal, deficiente en cantidad (hipocalórica), produce una reducción significativa en la talla y el peso de la rata en desarrollo, lo cual concuerda con un extenso número de reportes experimentales previos (Bedi et. al., 1982; Wareham et.al, 1982; Zeman, 1984; Russell y cols., 1984; Ihemelandu, 1985; Segura, 1993; Martínez, 2000; Pereyra, 2002; Segura, 2003).

La talla y el peso corporales, son parámetros de medida de gran importancia para el análisis de diferentes regímenes alimenticios, ya que sirven como un índice para evaluar los efectos provocados por una alimentación deficiente, en cantidad o calidad, tanto para la desnutrición como para la obesidad.

En nuestro estudio, los animales sujetos a restricción alimenticia severa presentaron un déficit en el peso corporal del 50% al 70% con respecto al grupo de animales control, lo cual concuerda notablemente con lo obtenido previamente por Escobar en 2001, quien observó que los animales sujetos a desnutrición perinatal mostraron un déficit de peso corporal cercano al 60 % en su etapa adulta.

Respecto al grupo de animales realimentados, este estudio muestra que la rehabilitación alimenticia postnatal es capaz de recuperar los valores de peso y talla, de manera semejante a los observados en ratas control, sin embargo en las dos últimas semanas de estudio también se observaron los efectos negativos de la realimentación: el sobrepeso.

Dado que la restricción hipocalórica impuesta en este estudio, fue igual o superior al 50% de lo recomendado para un organismo saludable, se considera que los animales experimentales fueron sometidos a restricción alimenticia severa o desnutrición severa (Zambrano y Guzmán 2002).

En relación al requerimiento energético se sabe que, dependiendo del estadio de desarrollo en el que se encuentre un organismo será la cantidad de energía que éste utilice para llevar a cabo sus variadas funciones corporales. Así en etapas perinatales (gestación y lactancia), como durante las primeras semanas postnatales, los mamíferos emplean mayor cantidad de energía en la síntesis (anabolismo) de tejidos, estructuras y sustancias bioquímicas que en la elaboración de reservas energéticas (lípidos y glucógeno), por tanto en esta etapa (gestación y primeras semanas postnatales) se forman y terminan de diferenciar los tejidos propios del sistema nervioso y músculo-

esquelético (Westerga y Gramsbergen, 1990; Jamon & Clarac, 1998), razón por la cual el desarrollo perinatal de los organismos altriciales, como la rata y el ser humano, constituye el fundamento fisiológico para su posterior vida adulta. Es por eso que las situaciones adversas en estos periodos críticos del crecimiento definen permanentemente diversos cambios en el metabolismo del organismo (Zambrano y Guzmán 2002).

Tomando en cuenta lo anterior, no es difícil vislumbrar consecuencias negativas en un organismo en desarrollo que es sometido a una limitación alimenticia hipocalórica, ya que la desnutrición implica también una grave malnutrición, es decir no se excluyen mutuamente. Los organismos desnutridos también están malnutridos (Lowenberg et al, 1979).

Respecto al sobrepeso provocado por la desnutrición durante la gestación y una rehabilitación alimenticia posterior al nacimiento, Zambrano y Guzmán (2002), afirman que si se induce la desnutrición durante la gestación las anomalías provocadas por la influencia nutricional dependen del periodo en el que la madre es privada de una alimentación adecuada. De manera que si la desnutrición ocurre al inicio de la vida fetal, los centros cerebrales para el control del apetito se programan de tal forma que el individuo tiene una tendencia a comer de más. En cambio si la desnutrición ocurre en el último trimestre del embarazo o en los primeros meses de vida, la tendencia a la obesidad disminuye, probablemente debido al desarrollo de un menor número de adipocitos, ya que la carencia de alimento ocurre justo cuando estas células se encuentran en división acelerada; por tanto, si hay pocos adipocitos, la propensión a la obesidad será mucho menor (Zambrano y Guzmán, 2002). Por lo anterior se deduce que la obesidad posterior a la rehabilitación alimenticia, no es causada por defectos genéticos, sino por la respuesta contraproducente de las adaptaciones prenatales (alteración de la expresión génica) al ambiente postnatal diferente al esperado.

El desarrollo post-natal de la rata, como animal altricial, es un proceso de enorme complejidad y que involucra una gran diversidad de factores, tanto intrínsecos como extrínsecos, que se encuentran íntimamente asociados al desarrollo anatómico-funcional y/o conductual del organismo, así como al medio ambiente inmediato (por ejemplo: relaciones entre hermanos, con la madre o con su alimentación).

El desarrollo de la rata, como en la mayoría de los animales, se caracteriza por una serie secuencial de estadios de organización, los cuales se alcanzan paulatinamente pasando de un nivel de menor complejidad de organización a otro de mayor complejidad, el cual debe alcanzarse en tiempo y forma; por ello se considera a la interfase entre un nivel de complejidad y otro, como "período crítico".

Durante el desarrollo, la mayoría de los sistemas u órganos de los animales presentan varios períodos críticos, destacando aquellos que ocurren en el Sistema Nervioso Central (Morgane et al., 1993). Por ejemplo, el proceso de neurogénesis de la rata ocurre en dos etapas, la primera, denominada macro-neurogénesis. Se caracteriza por la formación de grandes conglomerados neuronales que conforman centros, núcleos y ganglios cerebrales. Este periodo en la rata, comienza el 12º día embrionario (E12), alcanza su máxima expresión alrededor de los días E14-E15 y termina en el día E18. Posteriormente se inicia la etapa de microneurogénesis, la cual comienza a partir de los días E19-E20 y termina alrededor del día P20 (antes del destete). En esta etapa, se conforma una gran variedad de redes y circuitos neuronales que estarán involucrados en la generación de una gran variedad de respuestas y conductas motoras estereotipadas y en la generación de movimientos espontáneos o voluntarios (Morgane et al., 1993), tales como los reflejos espinales o los movimientos relacionados con la alimentación. En este caso, el período crítico ocurre entre la etapa de macroneurogénesis y la de microneurogénesis, debido a que si la primera etapa no se lleva a cabo de manera adecuada, la segunda presentará alteraciones de importancia en la formación de redes o circuitos neuronales o bien, la formación de éstas sufre un retraso significativo, reduciendo la expresión funcional de los mismos (Morgane, et al. 1993; Jiménez-Estrada y Segura, 2003; Bekoff y Trainer, 1979; Cazalets y cols, 1990; Geisler y cols, 1993).

En este estudio se hizo evidente la probable existencia de un periodo crítico en el proceso de desarrollo y maduración de la conducta locomotora de la rata y que se encuentra estrechamente relacionada a la etapa de microneurogénesis. Donde el primer estadio del desarrollo de la marcha en la rata abarca del día 3 ó 5 postnatal hasta el día 19 postnatal (antes del destete), en donde las crías realizaron zancadas relativamente lentas, que paulatinamente se hicieron más rápidas, reduciendo su duración, y que podría asociarse a la serie de cambios fisiológicos y estructurales que ocurren durante el desarrollo y maduración de los sistemas, nervioso y músculo-esquelético, alcanzando posteriormente valores que corresponden a animales adultos (Jamon & Clarac, 1998).

El segundo estadio de desarrollo de la marcha ocurre desde el destete (entre los días P20 y P21) hasta los 61 días de vida postnatal. En este periodo, las zancadas de las crías presentaron menor duración, manteniendo un valor relativamente constante a lo largo del resto de las edades analizadas durante nuestro estudio y que es similar al observado en la rata adulta (Eayrs y Goodhead 1959; Westerga y Gramsbergen, 1990), en donde los animales ya cuentan con la mayoría de las inervaciones neuro- musculares necesarias para la ejecución de la marcha. Así la interfase

entre los dos estadios de desarrollo y maduración de la marcha es el “periodo crítico” y coincide con el final de la etapa de microneurogénesis (P20).

Lo anterior, permite suponer que los animales pasaron de un estadio de menor organización neuronal a otro de mayor complejidad, atravesando por una enorme serie de procesos neurobiológicos en donde las crías manifestaron una multitud de cambios, bioquímicos, fisiológicos, y estructurales, relacionados con el desarrollo y maduración de los sistemas nervioso y muscular, hasta alcanzar las características propias de los animales adultos (Westerga y Gramsbergen, 1990; Jamon & Clarac, 1998).

Nuestras observaciones también permitieron establecer que el período crítico locomotor se manifiesta de manera independiente al tratamiento alimenticio administrado, debido a que este ocurre en las mismas edades postnatales que los grupos de animales control, desnutridos y re-alimentados. En concordancia con lo anterior y dado que no se observaron diferencias significativas en las características temporales de las zancadas de las crías control y experimentales, en edades postnatales posteriores al destete, es factible proponer que la deficiencia alimenticia perinatal no afectó el desarrollo de la coordinación temporal de los músculos (extensores y flexores) que participan en la ejecución de los movimientos de las articulaciones durante la marcha. Lo que a su vez permitió inferir que la desnutrición perinatal no provoca alteración alguna en la formación de los circuitos locomotores espinales (generadores de la marcha; Rossignol, 1996) involucrados en la sincronización de la actividad de los músculos de las extremidades de la rata.

Por otra parte, la magnitud de la longitud de las zancadas se incrementa de manera gradual con respecto a la edad de las crías de los grupos control y experimentales, lo cual concuerda con las observaciones de Westerga y Gramsbergen (1990). Sin embargo, cabe resaltar que a diferencia del parámetro temporal, la longitud de las zancadas depende en gran medida del incremento del peso y talla corporal, así como del desarrollo de las características funcionales de los sistemas muscular y esquelético (huesos) de los animales.

No obstante, a pesar de que los grupos de crías control, desnutridas y realimentadas presentaron zancadas de similar longitud en las distintas edades estudiadas (ver Fig. R9 y Tabla 6 de Resultados), al analizarlas con respecto al peso corporal se observó que el grupo de ratas desnutridas presentaron mayor longitud de zancada por gramo de peso que las crías control y realimentadas. Lo cual resultó sorprendente debido a que la talla del cuerpo de los animales del grupo desnutrido fue fehacientemente menor (desde 27.9% hasta un 71.5% gradualmente) que el

las de las ratas de los grupos control y realimentado, en todas las edades estudiadas (ver tabla 1, figura R1 y R2).

La observación de que las ratas desnutridas, de menor talla y peso corporal, poseen similar longitud de zancada que las ratas control y realimentadas, podría haberse explicado si se considerase que tales animales realizan zancadas con una mayor extensión de las extremidades, esto es, que la articulación de la rodilla tuviese mayor extensión durante la fase de balanceo de las zancadas. Sin embargo, no fue así, ya que nuestros resultados mostraron que el cambio de ángulo de la articulación de la rodilla de los animales desnutridos no difiere significativamente del ejecutado por los animales control y realimentados.

Westerga y Gramsberger (1990) señalan la existencia de una tendencia en la marcha de las ratas a disminuir el valor del ángulo de flexión y extensión de la articulación de la rodilla conforme se desarrollan los animales (antes del destete), observándose una notable transformación en el estilo de locomoción, caracterizada por la desaparición de la rotación y abducción de la pata, así como la emergencia de una caminata digitígrada con dorsiflexión (dorso flexión del pie) de la articulación metatarso-falange (dedos de la pata), acompañada de un considerable incremento en la velocidad, fluidez y variabilidad de la marcha. La apertura de ambos ángulos disminuye hasta estabilizarse a los 21 días de vida postnatal, edad en que muestran ya una conducta locomotriz semejante al de la rata adulta, la cual contrasta notablemente con la que se observa en edades tempranas de los animales (antes de los 12 días postnatales), en donde los ángulos de articulación de la rodilla son exagerados, especialmente el ángulo de extensión de la rodilla durante la fase de balanceo de las zancadas.

Dado que los cambios de ángulo de la articulación de la rodilla no se encuentran relacionados con el incremento en el desplazamiento de los animales desnutridos, decidimos analizar entonces el desplazamiento de la cadera de los animales durante la ejecución de la marcha.

Por lo general, en los estudios donde se analiza la marcha de los vertebrados no se toma en consideración el desplazamiento de la cadera, a pesar de que ese movimiento es determinante para la generación del impulso que necesitan los animales para llevar a cabo una secuencia, consecutiva y sostenida, de zancadas durante la marcha. El desplazamiento de la cadera involucra el traslado del eje corporal y del peso de una extremidad a la otra, lo que provee al animal de la propulsión y la fuerza necesarias para dar la siguiente zancada. En nuestro estudio observamos que los animales desnutridos presentaron un desplazamiento de cadera similar que el de las ratas control y re-

alimentadas en las distintas edades analizadas. Sin embargo, al determinar la tasa de desplazamiento de la cadera por gramo de peso corporal, el grupo de animales desnutridos mantiene un desplazamiento de cadera significativamente mayor por gramo de peso, que el grupo realimentado y control en las fases de balanceo y soporte. En base a ello, sugerimos en la presente tesis, que la mayor tasa de longitud de zancada en relación al peso corporal de las crías desnutridas resulta de un mayor desplazamiento horizontal de la cadera por gramo de peso, esto es, las extremidades de las ratas desnutridas avanzan con mayor velocidad debido a que van dando pequeños saltos hacia adelante, en lugar de alterar el ángulo de flexión o de extensión de las rodillas durante las zancadas.

Entonces, la observación de que los animales desnutridos se desplazaron por medio de pequeños saltos podría deberse a diversos factores, entre los que destaca la posibilidad de que los músculos desnutridos presenten características que los diferencia de los músculos de animales control y realimentados.

Respecto a esto, es bien conocido que el peso corporal de un mamífero corresponde en su mayoría al sistema músculo-esquelético (80%; Falkner y Tanner, 1978) y en los animales desnutridos, el peso corporal se encuentra por debajo del peso óptimo (entre un 30 y 70%; Russell y cols., 1984; Ihemelandu, 1985). En relación a esto último, existen reportes que plantean que el decremento en el peso de los animales desnutridos se debe, entre otras razones, a una reducción en el contenido de agua presente en el músculo, lo que disminuye el volumen sarcoplásmico de las células musculares (Segura, 2003). Lo anterior, conlleva al detrimento del diámetro (o área transversal) de las fibras musculares y con ello a un incremento en la densidad de miofibrillas por área transversal de las fibras musculares. Esto a su vez, podría inducir al aumento en la fuerza desarrollada por área de sección transversal de músculos desnutridos o malnutridos (Segura, 2003).

Por otra parte, se ha observado una estrecha relación entre el bajo peso al nacimiento y las alteraciones en el metabolismo de la glucosa. Es decir, el crecimiento fetal restringido ocasiona una disminución en el número de células beta del páncreas y, por consiguiente, una reducción en la capacidad de producir insulina. La glucosa, la insulina y los factores de crecimiento similares a la insulina tienen una función preponderante en la estimulación de la división celular durante la vida fetal. Entonces, la resistencia específica de ciertos tejidos a la insulina, como el del músculo esquelético, puede ser un mecanismo de conservación de concentraciones de glucosa y, como

consecuencia reducir el crecimiento, por lo que se obtiene un músculo de menor masa y más delgado, lo cual se denomina “fenotipo ahorrador” (Zambrano y Guzmán, 2002).

A nivel histológico (Bedi et al., 1978, 1982; Ithemelandu, 1985), se ha determinado que la desnutrición altera la proporción normal de tipos de fibras, de sacudida rápida, lenta o intermedia en los músculos, manteniendo una predominancia de fibras rojas de sacudida lenta y de sacudida rápida resistentes a la fatiga (tipo I y IIA, respectivamente) (Handel y Stickland, 1987). Este efecto está asociado probablemente a las propiedades de las fibras primarias localizadas en los músculos, de tal manera que el desarrollo de las fibras del tipo I aparentemente no se ve afectado por la desnutrición *in utero*, debido a que éstas se originan a partir de miotubos primarios (Ward & Stickland, 1991). Por lo anterior, la principal reducción observada en el volumen de un músculo sujeto a desnutrición perinatal se debe a una baja proporción de fibras del tipo II (rápidas, fatigables), provocado por la reducción en el número inicial de miotubos secundarios. En ratas desnutridas, la menor cantidad de fibras del tipo II (oxidativas-glucolíticas) presentes en sus músculos, exhiben menor área en sección transversal y tienen un aspecto similar a las fibras F (Fetales), lo cual indica un retraso en la maduración y en la eliminación postnatal de las isoformas inmaduras de la miosina (MHCneo) (Bedi et al., 1982; Nascimento et al., 1990; Brozanski et al., 1991; Ward & Stickland, 1991; Dwyer & Stickland, 1992) y, en el aspecto funcional, se relaciona con cambios retrasados y prolongados en el desarrollo locomotor, el cual permanece anormal por lo menos hasta el día 30 postnatal (Gramsbergen & Westerga, 1992). Tocante a la gran proporción de fibras de sacudida rápida en animales desnutridos y malnutridos, estas fibras podrían tener un metabolismo altamente eficiente, debido en parte a que han incrementado su capacidad oxidativa (Dauncey y cols., 1994; Katsumata y cols., 1997) sin comprometer su capacidad glucolítica (Bissonnette y Jeejeebhoy, 1998). Por otra parte, la preservación de las fibras musculares de sacudida lenta posiblemente esté relacionada con el hecho de que ellas son componentes importantes de los músculos antigravitatorios y cualquier alteración en su función podría comprometer la vida del animal ya que impediría contrarrestar la acción de la gravedad y estabilizar su cuerpo en respuesta a cambios en el medio ambiente o durante el inicio de movimientos voluntarios como la locomoción (Brocard y cols., 1999).

En un estudio relativamente reciente, Segura (2003) muestra que el músculo extensor digitorum longus (EDL), de contracción rápida, de animales desnutridos o malnutridos perinatalmente y con 15, 25 y 35 días de edad postnatal, produce más fuerza contráctil por gramo de

tejido o por área de sección transversal (entre 80% y 230% más) y es menos fatigable que el mismo músculo pero de animales control con las mismas edades postnatales; mientras que los músculos soleo (SOL; de sacudida lenta) tanto de animales control como experimentales (desnutridos y malnutridos) de todas las edades estudiadas, no presentaron diferencias significativas en la fuerza contráctil. En base a sus observaciones, Segura (2003) sugiere que la desnutrición y/o malnutrición perinatales afectan selectivamente a las fibras musculares de sacudida rápida que a las de contracción lenta. En base a lo anterior, es factible suponer que el mayor desplazamiento de cadera por gramo de peso corporal que se observa en los animales desnutridos podría ser resultado de una la mayor cantidad de fuerza por gramo de tejido que desarrollan los músculos de contracción rápida durante la marcha, proveyendo así de un mayor impulso a las extremidades para la ejecución de las zancadas.

Es así que el desplazamiento de la cadera toma trascendental importancia, pues permite al organismo desnutrido incrementar considerablemente su velocidad, puesto que al acelerar la marcha, el movimiento de la cadera, además de moverse horizontalmente también se desplaza de manera vertical, probablemente debido a la ligereza del cuerpo (el peso de una rata adulta llega a ser hasta un 70% inferior al de una rata normal).

Aunado a lo anterior, la mayor fuerza contráctil por gramo de tejido que manifiestan los músculos de crías desnutridas (en la sacudida simple EDL:40%-98%, SOL:31%-74%), y el incremento en los tiempos de contracción y relajación (respectivamente EDL:5%-35%, SOL:24%-48% y EDL:5%-10%, SOL:10%-40%; Martínez, 2000) les proporciona un efecto de “rebote o resorteo”, lo que propicia que tales animales recorran mayor distancia (incremento de la tasa de longitud de zancada por gramo de peso corporal) en igual tiempo que las crías de los grupos control y realimentado.

El estudio también mostró que las crías realimentadas después del destete presentaron características locomotoras similares a los animales control, mostrando en etapas tempranas del desarrollo (primeras dos semanas) un comportamiento locomotor típico de animales desnutridos hasta alcanzar gradualmente el patrón locomotor de las crías control, o inclusive llegar al grado de no mostrar diferencias significativas con respecto al grupo control. Estas observaciones concuerdan con las de Segura (2003) en relación a los músculos de las extremidades, donde sugiere que si se somete a los animales desnutridos a un período de rehabilitación alimenticia postnatal, las

alteraciones observadas en las fibras musculares por desnutrición podrían ser parcial o totalmente revertidas.

Respecto al efecto de la Desnutrición sobre el desarrollo de la marcha, analizado desde un punto de vista cualitativo puede inferirse que, el marcado tiempo de retraso para adquirir el patrón de la marcha típico de adultos en animales desnutridos, probablemente se debió a la alteración del proceso de Macroneurogénesis y Microneurogénesis ocasionado por las deficiencias hipocalóricas de la dieta. Dicho de otra forma, la formación de grandes conglomerados neuronales y la sucesiva formación de redes y circuitos neuronales involucrados en la generación de conductas motoras, probablemente se vieron afectadas por la desnutrición, retrasando significativamente la maduración de la marcha típica de animales adultos. De lo que se deduce que la Desnutrición perinatal afecta en mayor medida a los sistemas sensoriales que a los motores de la rata en desarrollo.

CONCLUSIONES

- La restricción alimenticia durante el desarrollo, produjo desnutrición severa en la rata, caracterizada por una disminución en la ganancia de peso y talla corporales, así como un retraso en la maduración del patrón de la marcha típica de adultos.
- No hubo diferencias significativas en la expresión de los siguientes parámetros de la marcha: Duración de la Fase de Balanceo y Soporte (y por ende de la duración de zancada); Longitud de zancada; Cambio de ángulo de la articulación de la rodilla; Desplazamiento de cadera y Velocidad de zancada. Lo cual indica que el desempeño en los parámetros anteriores fue el mismo para cada grupo experimental ($P < 0.05$).
- Algunos parámetros analizados con respecto al peso corporal, como: la tasa de Longitud de zancada/peso, la tasa de Desplazamiento de cadera/peso y la tasa de Velocidad de zancada/peso, fueron significativamente mayores en el grupo desnutrido que en los demás grupos ($P < 0.05$).
- La longitud de zancada incrementó (linealmente) de manera gradual en relación a la edad de los animales, independientemente del tratamiento administrado.
- La desnutrición perinatal no afecta el desarrollo de la coordinación y sincronización temporal de los músculos y articulaciones que participan en la ejecución de la marcha, es decir, no altera los circuitos locomotores espinales (CGP's) generadores de la marcha en la rata.
- La desproporcionada tasa de longitud de zancada por gramo de peso en animales desnutridos no guarda relación con sus cambios de ángulo de la articulación de la rodilla, sino con la tasa del desplazamiento de cadera; misma que ocasionó un desplazamiento y velocidad superior al presentado por los grupos restantes.
- El desplazamiento de cadera posee trascendental importancia, pues permite al organismo desnutrido incrementar su velocidad, debida probablemente a la ligereza de su cuerpo (del 30-70% menos), proporcionándoles un efecto de "rebote o resorteo", que propicia que tales animales recorran mayor distancia en igual tiempo que las crías de los grupos control y realimentado
- El comportamiento de la tasa de desplazamiento de cadera coincide con el comportamiento de los valores de la tasa de longitud y velocidad de zancada.

- El tiempo que tarda en madurar la locomoción y alcanzar el patrón de marcha típico de animales adultos varía en relación a la dieta recibida.
- La rehabilitación alimenticia postnatal indujo la recuperación del peso y talla corporales, así como de las características cinemáticas del patrón de la marcha típica de adultos.
- Los dos estadios de desarrollo y maduración de la marcha (P1-P21 y P21-P61), ocurren de manera independiente a la condición alimenticia de los animales.
- La desnutrición perinatal provoca el retraso de la maduración del patrón de la marcha típica de adultos, por lo que probablemente afecte en mayor proporción al sistema nervioso que al sistema muscular de la rata en desarrollo.

PERSPECTIVAS

- Análisis cinemático de la marcha en crías con diversas alteraciones fisiológicas que se relacionen con la formación y desarrollo de estructuras y procesos involucrados con la locomoción (deficiencias endocrinas).
- Determinar si efectivamente el sistema nervioso es el más perjudicado durante una desnutrición severa aguda (perinatal) y/o crónica (perinatal y postnatal).
- Análisis cinemático de la marcha en crías de madres con rehabilitación alimenticia en diversas etapas de la gestación.
- Análisis cinemático de la marcha en crías de madres diabéticas.
- Análisis cinemático de la marcha en crías con deficiencias alimenticias selectivas (alimentadas con dietas hipo proteicas, o deficiente en vitaminas, etc.)

REFERENCIAS

Altman J., Brunner R.L., Bulut F., Sundarshan K. (1974) The development of behavior in normal and brain-damage infant rats, studied with homing (nest-seeking) as motivation. En: *Drugs and the Developing Brain* Eds. Vernadakis A. y N. Weiner. Plenum Press: New York. Pp. 321-348.

Altman J. & Sundarshan K. (1975) Postnatal development of locomotion in the laboratory rat. *Anim. Behav.* 23:896-920.

Bedi K.S., Mahon A.R. & Smart J.L. (1978) A quantitative light microscopical study of muscles from adults rats previously undernourished in early life. *Proc. Nutr. Soc.* 37 (2): 59A-68A.

Bedi K.S., Birzgalis A.R., Mahon M., Smart J.L. & Whareham A.C. (1982) Early Undernutrition in rats. 1. Quantitative histology from underfed young and refeed adult animals. *Br. J. Nutr.* 47: 417-431.

Bedi K.S. (1994) Undernutrition of rats during early life does not affect the total number of cortical neurons. *Comp. Neurol.* 342:595-602.

Bekoff A. & Trainer W. (1979) The development of interlimb co-ordination during swimming in postnatal rats. *J. Exp Biol.* 83: 1-11.

Beloozerova I.N., Zelenin P.V., Popova L.B., Orlovsky G.N., Grillner S., Deliagina T.G. (2003) Postural control in the rabbit maintaining balance on the tilting platform. *J. Neurophysiol.* 90: 3783-3793.

Bissonnette D.J. & Jeejeebhoy K.N. (1998) Feeding a low energy diet and refeeding a control diet affect glycolysis differently in the slow – and fast- twitch muscles of adult male wistar rats. *J. Nutr.* 128(10):1723- 1730.

Blakburn G.L. (2001) Pasteur Quadrant and Malnutrition. *Nature*. 409: 397-401.

Bolles R.C., Woods P.J. (1964) The ontogeny of behaviour in the albino rat. *Anim. Behav.* 12:427-441.

Bradley N.S. & Smith J.L. (1988) Neuromuscular patterns of stereotypic hindlimb behaviors in the first two postnatal months I. Stepping in normal kittens. *Dev. Brain Res.* 38: 37-52.

Brocard F., Vinay L., Clarac F. (1999) Development of hindlimb postural control during the first postnatal week in the rat. *Dev. Brain Res. (Elsevier)*. 81-89 (117).

Brozanski B.S., Daood M.J., Laframboise W.A., Watcho J.F., Foley Jr. T.P., Butler-Browne G.S., Whalen R.G., Guthiere R.D. & Ontel M. (1991) Effects of perinatal undernutrition on elimination of immature myosin isoforms in the rats diaphragm. *Am. J. Physiol.* 261:49-54.

Bruce I.C., Tatton W.C. (1980) Sequential output-input maturation of kitten motor cortex *Exp. Brain Res.* 39: 411-419.

Cazalets J.R., Menard I., Crémieux J., Clarac F. (1990) Variability as a characteristic of immature motor systems: and electromyographic study of swimming in the newborn rat *Behav. Brain Res.* 40: 215-225.

Dauncey M.J. & Gilmour R.S. (1996) Regulatory factors in the control of muscle development. *Proc. Nut. Soc.* 55: 543-559.

Deliagina T.G., Orlovsky G.N. (2002) Comparative neurobiology of postural control. *Curr. Opin. Neurobiol.* Dec. 12(6): 652-7.

Dijkstra J.R., Meek M.F., Robinson P.H., Gramsbergen A. (2000) Methods to evaluate functional nerve recovery in adults rats: walking track analysis, video analysis and the withdrawal reflex. *J. Neurosc. Met.* (96): 89-96 pp.

Dwyer C.M. & Stickland N.C. (1992) Does the anatomical location of a muscle affect the influence of undernutrition on muscle fiber number? *N.Anat.* 181:373-376.

Eayrs J.T., Goodhead B. (1959) Postnatal development of the cerebral cortex in the rat. *J. Anat.* 93:385-402.

Eilam D., Golani I. (1988) The ontogeny of exploratory behavior in the house rat (*Rattus rattus*): the mobility Gradient. *Dev. Psychobiol.* 21 (7):679-710.

Escobar C. (2001) Trastornos de la migración neuronal por desnutrición. C.I.M.A.C. México D.F.

Falkner F. & Tanner J.M. (1978) Human growth, postnatal growth. Plenum Press. New York. U.S.A.

Fentress J.C. (1972) Development and patterning of movement sequences in inbred mice En: *The biology of behavior*. Ed. J.A. Kiger Corvallis: Oregon State University Press. Pp. 83-132.

Fentress J.C. (1984) The development of coordination. *J. Mot. Behav.* Jun. 16 (2): 99-134.

Fentress J.C. & McLeod J. (1986) Developmental Psychobiology and Developmental Neurobiology. *Handbook of Behavioral Neurobiology*. Pp. 99-134.

Finger S. & Formmer G.P. (1968) Effects of cortical lesions on tactile discriminations graded in difficulty. *Life Sci.* 7:897-904.

Gard C., Hard E., Larsson K., Petersson V.A. (1967) The relationship between sensory stimulation and gross motor behaviour during the postnatal development in the rat. *Anim. Behav.* 15:563-567.

Geisler H.C., Westerga J., Gramsbergen A. (1993) Development of posture in the rat. *Acta Neurobiol. Exp.* 53:517-523.

Goldspink G. & Ward P. (1979) Changes in rodent Muscle Fibre types During Postnatal Growth, Undernutrition and Exercise. *J. Physiol.* 296: 453-469.

Gramsbergen A. & Westerga J. (1992) Locomotor development in undernourished rats. *Behav. Brain. Res.* 8 (48):57-64.

Gramsbergen A. (1998) Posture and locomotion in the rat: Independent or Interdependent Development? *Neurosc. Bio Behav. Rev.* 22 (4):547-553.

Gramsbergen A., Geisler H.C., Taekema H., Van Eykern L.A. (1999) The activation of back muscles during locomotion in the developing rat. *Dev. Brain Res.* (112):217-228pp.

Grillner S. (1975) Locomotion in vertebrates: central mechanisms and reflex interaction. *Physiol. Rev.* 55: 247-304.

Grillner S. (1981) Control of locomotion in bipeds, tetrapods, and fish. En: *Handbook of Physiology: Neurophysiology Motor Control Part 2* Eds. Brokhardt, J.M., V.B. Mountcastle, V.B. Brooks y S.R. Geiger. American Physiological Society. USA.

Gruner J.A., Altman J. (1980) Swimming in the rat: Analysis of locomotor performance in comparison to stepping. *Exp. Brain. Res.* (40):374-382.

Handel S. E. & Stickland N. C. (1987) The Growth and differentiation of porcine skeletal muscle fibre types and the influence of birthweight. *J. Anat.* 152: 107-119.

Hudson R., Distel H. (1982) The pattern of behaviour of rabbit pups in the nest. *Behav.* 79: 255-272.

Hruska R.E., Kennedy S., Silbergeld E.K. (1979) Quantitative aspects of normal locomotion in rats. *Life Science* 25: 171-180.

Ihemelandu E.C. (1985) Fibre number and size of mouse soleus muscle in early postnatal protein malnutrition. *Acta anat.* 124: 89-92.

Jamon M. & Clarac F. (1998) Early walking in the Neonatal rat a Kinematic study. *Behav. Neurosc.* 112(5): 1218-1228.

Jansen J.K.S., Fladby T. (1990) The perinatal reorganization of the innervation of skeletal muscle in mammals. *Progr. Neurobiol.* 34: 34-90.

Jiménez I. (1998) La locomoción en los vertebrados. *Rev. Elementos. Ciencia y Cultura.* U.A.P. 31(5): 25-31.

Jiménez I. y Segura B. (2003) Bases Neurobiológicas y Ecológicas de la conducta. Ed. M. Martínez-Gómez y J. Velázquez-Moctezuma. U.A.T., U.A.M., México. Pp.165-189.

Jiménez I. y Segura B. Ontogenia de los sistemas sensoriales de la rata. En: *Fisiología, Ecología y Comportamiento: Una propuesta Multidisciplinaria.* Martines, M., Y. Cruz, R. Hudson y R.A. Lucio (Coords). U.A.T., UNAM, México. Pp. 99-106.

Kandell E.R., Schwartz J.H., Jessell T.M. (1991) *Principles of neural science* Appleton & Lange. Norwalk, Connecticut. Pp. 349-351.

Katsumata M., Burton K. A., White P., Cattaneo D. & Dauncey M. J. (1997) Growth hormone receptor gene expression is related to metabolic and contractile properties of muscle. *J. Endocrinol.* 152: 125.

López A.L. (2000) *Anatomía Funcional del Sistema Nervioso.* (C.O.F.A.A.) U.T.E.H.A., Noriega editores. Ed. LIMUSA. México D.F. 784 pp.

Lowenberg M.E., Wilson E.D., Todhunter E.N., Feenen M.C., Savage J.R. (1979) *Los Alimentos y el Hombre*. Editorial LIMUSA. 1ª edición México. 374pp.

Macpherson J.M., Fung J. (1999) Weight support and balance during perturbed stance in the chronic spinal cat. *J. Neurophysiol.* 82: 3066-3081.

Martínez P. M. (2000) Efectos provocados por la Desnutrición y la Malnutrición Perinatales sobre la actividad contráctil de los músculos EDL y SOL de la rata en Desarrollo (Rattus Norvegicus, variedad Wistar). Tesis Profesional. FES Iztacala, UNAM. Los Reyes Iztacala. 98pp.

Miller S., Van Der Burg J., Van Der Meché F.G.A. (1975) Coordination of movements of the hindlimbs and forelimbs in different forms of locomotion in normal and decerebrate cats. *Brain. Res.* 91: 217-237.

Morgane P.J., Miller M., Kemper T., Stern W., Forbes W., Hall R., Brozino J., Kissane J., Hawrylewicz E. & Resnick O. (1978) The effects of protein malnutrition on the developing central nervous system in the rat. *Neurosc. & Biobehav. Rev.* 2: 137-230.

Morgane P.J., Austin-Lafrance R. J., Broncino J. D., Tonkiss J., Díaz-Cintra S., Cintra L., Kemper T. & Geller J.R. (1993) Prenatal malnutrition and Development of the Brain. *Neurosc. Biobehav. Rev.* 17:91-98.

Muybridge E. (1984) *The male and female figure in motion. 60 classic photographic sequences.* Dover Publications, New York. Pp. 121.

Nascimento O.J., Medi K.J.B., Guedes e Silva P.J., Soares F., Hanh M.D., Couto B., Freitas M.R. (1990) Striated muscle in protein malnutrition: an experimental study in albino rats. *Arq. Neuropsiquiatr.* 48:395-402.

Norreel J.C., Pflieger J.F., Pearlstein E., Simeoni-Alias J., Clarac F. & Vinay L.. (2003) Reversible disorganization of the locomotor pattern after neonatal spinal cord transection in the rat. *J. Neurosc.* 23 (5): 1924-1932.

Parker J.A., Clarke K.A. (1990) Gait Topography in rat locomotion. *Phys. & Behav.* Pergamon Press plc. USA. (8):41-47.

Pereyra V.J. (2002). Efecto de la Desnutrición perinatal sobre el desarrollo postnatal de la respuesta contráctil de músculos lentos y rápidos de la rata. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias UNAM. México, DF. 82pp.

Philippson M. (1905) L'autonomie et la centralisation dans le système nerveux des animaux. *Trav. Lab. Physiol.* Inst. Solvay, Bruxelles 7: 1-208. Citada en: Grillner, S. (1975) Locomotion in vertebrates: central mechanisms and reflex interaction. *Physiol. Rev.* 55: 247-304.

Rosenblatt J.S., Lehrman D.S. (1963) Maternal behavior of the laboratory rat En: *Maternal behavior in mammals* Ed. HL Rheingold New York: Wiley. Pp. 8-57.

Rossignol S. (1996) Neural Control of stereotypic limb movements. *Handbook of Physiology.* Cap. 5, Section 12. American Physiological Society. Pp. 173-216.

Rusell D., Atwood H., Whittaker S.I., Walker M., Mickle D. & Jeejeebhoy K. (1984) The effect of fasting and hypocaloric diets on the functional and metabolic characteristics of rat gastrocnemius muscle. *Clin. Science.* 67:185-194.

Salas M. (1972) Effects of early malnutrition on the development of swimming ability in the rat. *Physiol. & Behav. Brain Res. Pub.* 8:119-122.

Salas M. (1996) Factores perinatales que contribuyen al desarrollo cerebral. Tesis de Doctorado Universidad Nacional Autónoma de México. 4: 42-50.

Salas M., Cintra L. (1973) Efectos conductuales de la desnutrición en rata recién nacida. *Bol.Estud. Méd.Biol. México* 28:23-27.

Salas M., Torrero S.C., Regalado O.M. (2002) El juego y otras conductas en la ontogenia temprana. En: *Motivación y conducta: Sus bases biológicas*. Escobar B.C., R.R.A. Aguilar. Ed. Manual Moderno México. Pp. 363-383.

Segura A.B. (1993) Efecto de la Desnutrición neonatal sobre las propiedades funcionales del músculo esquelético de la rata. Tesis de maestría. Fisiología, Biofísica y Neurociencias CINVESTAV. México.

Segura B., Jiménez I. (1998) Desarrollo ontogenético de las propiedades contráctiles del músculo esquelético. En: *Bases neurobiológicas y ecológicas de la conducta*. Martínez-Gómez, M. y J. Velásquez-Moctezuma. UAT, UAM México. Pp. 165-189.

Segura B., Guadarrama J.C., Gutiérrez A.L., Merchant H., Cintra L., Jiménez I. (2001) Effects of perinatal food deficiencies on the compound action potential evoked in sensory nerves of developing rats. *Nut. Neurosci.* 4:475-488.

Segura B. (2003) Efectos de la desnutrición y malnutrición sobre la actividad contráctil del músculo esquelético y potencial de acción compuestos de nervios cutáneos en la rata en desarrollo. *Tesis de doctorado*. UNAM, México.

Sima A. (1974) Relation between the number of myelin lamellae and axon circumference in fibres of ventral and dorsal roots and optic nerve in normal, undernourished and rehabilitated rats. An ultrastructural morphometric study. *Acta Physiol. Scand. Suppl.* 410: 3-38.

Ward S.S. & Stickland N.C. (1991) Why are slow and fast muscles differentially affected during prenatal undernutrition? *Muscle & Nerve.* 14 (3):259-267.

Wareham A.C., Mahon M., Bedi K.S., Smart J.L. (1982) Early life undernutrition in rats 2. Some contractile properties of skeletal muscles from adult animals. *Br. J. Nutr.* 84: 185-194.

Westerga J. & Gramsbergen A. (1990) The development of locomotion in the rat. *Dev. Brain. Res.* 57:163-174.

Westerga J. & Gramsbergen A. (1993) Changes in the electromyogram of two major hindlimb muscles during locomotor development in the rat. *Exp. Brain. Res.* 92:479-488p.

Secretaría de Salud, en colaboración con el Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. (1999) Encuesta Nacional de Nutrición. Estado Nutricio de Niños y Mujeres en México. En www.salud.gob.mx

Miranda R.F. 1995. *Pediatría Fundamental*. Tercera edición. Editorial Disinlimed, C.A., Caracas, Venezuela. Pp.127-131.

Zambrano E., Guzmán C. (2002) Desnutrición intrauterina y factores de riesgo de la obesidad. *Nutrición Clínica*. 5(4):241-246.

Zeman F.J. (1984) Growth and reproduction in the cronicly nutrient- deprived rat growth. *Growth*. 1B:234-253.

Zuurveld J.G.E.M., Wirtz P., Loermans H.M.T., and Veerkamp J.H. (1985) Postnatal growth and differentiation in three hindlimb muscles of the rat. Characterization with biochemical and enzyme –histochemical methods. *Cell.Tissue Res.* 241:183-192.

www.revistapediatria.cl

www.salud.gob.mx