

Journal of the Hellenic Veterinary Medical Society

Vol 58, No 1 (2007)



Patterns of maternal behaviour of ewes and sucking behaviour of lambs

D. A. GOUGOULIS (Δ.Α. ΓΚΟΥΓΚΟΥΛΗΣ), I. KYRIAZAKIS (Η. ΚΥΡΙΑΖΑΚΗΣ), G. C. FTHENAKIS (Γ. Χ. ΦΘΕΝΑΚΗΣ)

doi: [10.12681/jhvms.14974](https://doi.org/10.12681/jhvms.14974)

To cite this article:

GOUGOULIS (Δ.Α. ΓΚΟΥΓΚΟΥΛΗΣ) D. A., KYRIAZAKIS (Η. ΚΥΡΙΑΖΑΚΗΣ) I., & FTHENAKIS (Γ. Χ. ΦΘΕΝΑΚΗΣ) G. C. (2017). Patterns of maternal behaviour of ewes and sucking behaviour of lambs. *Journal of the Hellenic Veterinary Medical Society*, 58(1), 44–60. <https://doi.org/10.12681/jhvms.14974>

Πρότυπα μητρικής συμπεριφοράς προβατίνων και συμπεριφοράς θηλασμού αρνιών

Δ.Α. Γκουγκουλής, Η. Κυριαζάκης,
Γ.Χ. Φθενάκης

ΠΕΡΙΛΗΨΗ. Στο παρόν άρθρο ανασκοπείται η σχετική με τη μητρική συμπεριφορά των προβατίνων και τη συμπεριφορά θηλασμού των αρνιών, βιβλιογραφία. Το άρθρο διαρθρώνεται σε πέντε ενότητες: (i) Προετοιμασία των προβατίνων - τοκετός, (ii) Έναρξη μητρικής συμπεριφοράς - αναγνώριση νεογέννητων αρνιών, (iii) Αναγνώριση μεταξύ προβατίνων και νεογέννητων αρνιών (ηχητικά ερεθίσματα και ακουστική αναγνώριση μεταξύ προβατίνων και αρνιών, οπτική αναγνώριση μεταξύ προβατίνων και αρνιών, οσφρητικά ερεθίσματα και ο ρόλος τους στη μητρική συμπεριφορά, η συμβολή της αφής στην ανεύρεση των θηλών από τα νεογέννητα αρνιά), (iv) Άλλα πρότυπα συμπεριφοράς προβατίνων και αρνιών (άλλα πρότυπα συμπεριφοράς αμέσως μετά τον τοκετό, πρότυπα συμπεριφοράς κατά τη γαλακτική περίοδο), (v) Νευρο-ενδοκρινική ρύθμιση της μητρικής συμπεριφοράς. Γενικά, οι προσπάθειες κατανόησης της μητρικής και της νεογνικής συμπεριφοράς των προβάτων συμβάλλουν στην ανάπτυξη και καθιέρωση διαχειριστικών παρεμβάσεων, με αποτέλεσμα τη μείωση της νεογνικής θνησιμότητας, την αύξηση των αποδόσεων σε κρέας και τη βελτίωση της ευζωίας και της υγείας των προβάτων. Ταυτόχρονα, επιβεβαιώνουν τη μελέτη της συμπεριφοράς των ζώων ως κατ' εξοχήν κτηνιατρικό πεδίο.

Λέξεις ευρετηρίασης: πρόβατο, συμπεριφορά, επιλόχεια περίοδος, θηλασμός

ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Αμέσως μετά τον τοκετό, η γρήγορη και επιτυχής αναγνώριση του νεογέννητου αρνιού και η αποδοχή του από τη μητέρα του αποτελούν σημαντικές παραμέτρους για τη μείωση της συχνότητας νεογνικών θανάτων. Η εκδήλωση αυτής της σχέσης είναι το σημεινικό αποτέλεσμα μακρόχρονης εξελικτικής διεργασίας για την επιβίωση και την εξέλιξη των προβάτων. Η σχέση αυτή υποβοηθά την καλύτερη ανάπτυξη των αρ-

Patterns of maternal behaviour of ewes and sucking behaviour of lambs

Gougoulis D.A., Kyriazakis I., Fthenakis G.C.

ABSTRACT. In the present article the literature of maternal and sucking behaviour of sheep is reviewed. The article is divided into five sections: (i) Preparation of the ewe - lambing, (ii) Initiation of maternal behaviour - recognition of newborn lambs, (iii) Recognition between ewe and newborn lambs (auditory stimuli and ewe-lamb recognition, visual ewe-lamb recognition, olfactory cues for maternal behaviour, haptic cues in teat seeking by newborn lambs), (iv) Other patterns of ewe - lamb behaviour (other behavioural patterns immediately post-partum, behavioural patterns during lactation) and (v) Neuro-hormonal control of maternal behaviour. In general, studies of maternal and neonatal behaviour of sheep contribute to development of management practices, resulting to decreased neonatal mortality, increase of meat production and improvement of animal health and welfare. They also confirm the importance of animal ethology as a veterinary speciality.

Key words: sheep, behaviour, post-partum period, sucking

νιών. Έτσι, επιβεβαιώνεται και η σημασία της μελέτης της συμπεριφοράς των ζώων στα δεδομένα της υγείας και της παραγωγής.

Τα νεογέννητα αρνιά είναι ικανά να ακολουθούν τη μητέρα τους σχεδόν αμέσως μετά τον τοκετό. Σε εκατοντάδες συνθήκες εκτροφής τα πρόβατα βρίσκονται σε συνεχή αναζήτηση τροφής, προφυλασσόμενα ταυτόχρονα από τους φυσικούς θηρευτές τους (Nowak 1990). Επιπλέον, καθώς οι περισσότεροι τοκετοί λαμβάνουν

χώρα σε συγκεκριμένη εποχή, συνυπάρχουν πολλά νεογέννητα ζώα στο κοπάδι, οπότε υπάρχει το ενδεχόμενο το γάλα μίας προβατίνας να καταναλώνεται και από άλλα αρνιά. Γι' αυτό, είναι απαραίτητη η γρήγορη ανάπτυξη δεσμού μεταξύ της μητέρας και του νεογέννητου. Επιπλέον, οι προβατίνες έχουν την ικανότητα αναγνώρισης του νεογέννητού τους, απομακρύνοντας ξένα αρνιά που πιθανόν πλησιάζουν σε αυτές για να θηλάσουν. Έτσι, η ανάπτυξη ισχυρού δεσμού μεταξύ των προβατινών και των νεογέννητων αρνιών τους μέσα σε λίγες ώρες μετά τον τοκετό, αποτελεί σημαντική συμπεριφορά αυτού του ζωικού είδους (Alexander και συν. 1981, Nowak και Lindsay 1992, Nowak και συν. 2000).

Ο δεσμός εκδηλώνεται, διαμορφώνεται και εξελίσσεται ως εξής (Nowak και συν. 2000):

- Αναγνώριση, αποδοχή και περιποίηση των νεογέννητων αρνιών από την προβατίνα
- Αναγνώριση της προβατίνας από τα αρνιά και προσπάθεια για τον πρώτο θηλασμό
- Ανάπτυξη στενής σχέσης μεταξύ προβατινών και αρνιών

Για την ολοκλήρωση αυτών των σταδίων συνεργάζονται πολύπλοκοι ενδοκρινολογικοί και νευρολογικοί μηχανισμοί, τόσο στις προβατίνες όσο και στα νεογέννητα αρνιά, λαμβάνοντας και ερμηνεύοντας εσωτερικά και εξωτερικά ερεθίσματα. Στην ανασκόπηση αυτή θα παρουσιαστούν οι εκδηλώσεις της μητρικής συμπεριφοράς των προβατινών και της συμπεριφοράς θηλασμού των αρνιών τους, καθώς και οι παράγοντες που πιθανώς να τις επηρεάζουν.

ΠΡΟΕΤΟΙΜΑΣΙΑ ΤΩΝ ΠΡΟΒΑΤΙΝΩΝ - ΤΟΚΕΤΟΣ

Στις προβατίνες η εγκυμοσύνη διαρκεί 140 έως 155 ημέρες (Τσακάλωφ 1998, Noakes 2001). Υπάρχουν πολλοί παράγοντες που επιδρούν στη διάρκεια της κύησης: η ηλικία της προβατίνας, η διατροφή της στη διάρκεια της εγκυμοσύνης, το φύλο των εμβρύων, ο αριθμός των εμβρύων και η εποχή του έτους (Τσακάλωφ 1998, Noakes 2001). Μετά την 140η ημέρα της κύησης και καθώς πλησιάζει ο τοκετός, έχουν περιγραφεί αλλαγές στη συμπεριφορά των προβατινών (Nowak και συν. 2000).

Συγκεκριμένα, οι προβατίνες κινούνται λιγότερο, προτιμώντας να βρίσκονται περισσότερη ώρα σε κατάκλιση. Τις τελευταίες ημέρες ειδικότερα, οι έγκυες προβατίνες απομονώνονται από το κοπάδι, ευρισκόμενες σε κάποια απόσταση από αυτό. Σε ομάδες ζώων που βοσκούν, είναι συνήθης η παρέκκλισή τους από την κύρια πορεία της ομάδας. Σε νομαδικά κοπάδια όπου δεν λαμβάνεται κάποια ιδιαίτερη μέριμνα για επίτοκα ζώα, είναι δυνατόν μία προβατίνα να σταματήσει την

πορεία της γεννώντας επίτοπου (Smith 1965, Gonyou και Stookey 1987).

Οντογενετικά, η παρατηρούμενη απομόνωση των επίτοκων ζώων αποτελεί το προκαταρκτικό βήμα για τη διαμόρφωση του δεσμού μεταξύ της μητέρας και του νεογέννητου, αφού τα προστατεύει από τους πιθανούς θηρευτές και συμβάλλει στη συνεχή και απρόσκοπτη ενασχόληση μεταξύ τους (Nowak και συν. 2000). Κατά το Smith (1965), η επιλογή απομονωμένου χώρου, που πιθανόν θα προφύλασσε από δύσκολες καιρικές συνθήκες, δεν είναι συνηθισμένη, εκτός εάν επικρατούν ιδιαίτερα αντίξοες περιβαλλοντικές συνθήκες. Όταν όμως γίνεται, φαίνεται ότι ο χώρος επιλέγεται με βάση τις ανάγκες των εγκύων και όχι ανάλογα με τις μελλοντικές ανάγκες των αρνιών τους (Gonyou και Stookey 1987). Οι Pollard και συν. (1999) ανέφεραν ότι η αναζήτηση χώρου διαβίωσης παρουσιαζόταν συνηθέστερα μετά τον τοκετό.

Καθώς ο τοκετός πλησιάζει, οι προβατίνες συχνά γυρίζουν το κεφάλι τους προς τους κενεώνες, καταναλώνουν τροφή και μηρυκάζουν συχνότερα, περνούν περισσότερο χρόνο σε κατάκλιση, παρουσιάζουν συχνές αλλαγές στάσης (συχνές κατακλίσεις και ανεγέρσεις, άσκοπες κινήσεις) και "ελέγχουν" (οσμίζονται, σκαλίζουν με τα πρόσθια άκρα) μια συγκεκριμένη περιοχή (Arnold και Morgan 1975, Gonyou και Stookey 1987). Εάν δεν ενοχληθούν έντονα, σπάνια αποχωρούν από εκείνη την περιοχή (Smith 1965).

Με την έξοδο περιεχομένου της μήτρας από τη γεννητική οδό, λαμβάνουν χώρα συχνές εκτάσεις του σώματος με τα πρόσθια άκρα λυγισμένα και την κεφαλή σε κάμψη. Οι επίτοκες προβατίνες λαμβάνουν θέση κατάκλισης σε μια πλευρά, κάμπτοντας την κεφαλή προς τα πίσω. Σε αυτό το στάδιο λαμβάνει χώρα η έξοδος των εμβρυϊκών υγρών και αργότερα, η πρώτη, μερική εμφάνιση της κεφαλής ή των άκρων του εμβρύου. Οι Arnold και Morgan (1975) ανέφεραν ότι η πλειονότητα των προβατινών γεννούσαν στο σημείο όπου έγινε η πρώτη έξοδος υγρών από την γεννητική οδό. Αν και οι περισσότερες προβατίνες γεννούν σε κατάκλιση, αρκετά (έως 28%) ζώα παραμένουν όρθια σε όλη τη διάρκεια του τοκετού. Σημειώνεται ότι λίγο πριν από την έξοδο των οπίσθιων άκρων του εμβρύου (σε περίπτωση κεφαλικής προβολής του), οι προβατίνες σηκώνονται για την τελική εξώθηση των εμβρύων (Arnold και Morgan 1975).

Οι ερευνητές δεν συμφωνούν ως προς τη χρονική στιγμή της ημέρας, όπου λαμβάνουν χώρα οι περισσότεροι τοκετοί. Ο George (1969) ανέφερε ότι προβατίνες φυλής Merinos γεννούσαν συνηθέστερα την ημέρα, ενώ αντίθετα προβατίνες της φυλής Dorset-Horn γεννούσαν στη διάρκεια της νύχτας. Οι Arnold και Morgan

(1975) ανέφεραν ότι οι τοκετοί κατανέμονταν σε όλη τη διάρκεια του 24ωρου. Οι Dwyer και Lawrence (1998) παρατήρησαν ότι οι περισσότερες προβατίνες γεννούσαν κατά τη διάρκεια της ημέρας και εξήγησαν αυτήν την τάση ως συνέπεια της φυσικής ανάγκης των προβάτων για προστασία από τους θηρευτές τους, η οποία μπορεί να εκπληρωθεί καλύτερα με το φως της ημέρας. Πάντως θεωρείται ότι διάφοροι παράγοντες (π.χ. η ώρα χορήγησης τροφής) επηρεάζουν την ώρα του τοκετού (Dwyer και Lawrence 1998).

Σύμφωνα με τους Arnold και Morgan (1975) και τον Τσακάλωφ (1998), το δεύτερο στάδιο του τοκετού συνήθως διαρκεί 1 h, σπάνια δε υπερβαίνει τις 2 h. Σύμφωνα με τους Dwyer και Lawrence (1998), σε περιπτώσεις δίδυμης κύησης η έξοδος του δεύτερου εμβρύου ολοκληρώνεται 45 min μετά την έξοδο του πρώτου. Οι Arnold και Morgan (1975) και ο Haughey (1991) ανέφεραν ότι το μεσοδιάστημα γέννησης μεταξύ των δύο εμβρύων μπορούσε να φθάσει έως 3 h, σπάνια όμως υπερέβαινε τα 45 min. Βέβαια, η διαδικασία εξόδου του δεύτερου εμβρύου διαρκεί λιγότερο από αυτήν του πρώτου, καθώς η γεννητική οδός της προβατίνας είναι ήδη έτοιμη.

Η διάρκεια του τοκετού επηρεάζεται από πολλούς παράγοντες. Οι Dwyer και συν. (1996) και οι Dwyer και Lawrence (1998) ανέφεραν ότι σε προβατίνες φυλής Scottish-Blackface ο τοκετός διαρκούσε λιγότερο απ' ό,τι σε προβατίνες φυλής Suffolk, οι δε Fahmy και συν. (1997) ανέφεραν ότι σε καθαρόαιμες προβατίνες αναπαραγωγής φυλών Finnish, Romanon και Suffolk, ο τοκετός διαρκούσε λιγότερο απ' ό,τι σε ζώα ίδιων φυλών που χρησιμοποιούνταν σε εμπορικές εκτροφές. Οι Cloete και συν. (1998) παρατήρησαν ότι σε περίπτωση κύησης αρσενικών εμβρύων, ο τοκετός διαρκούσε περισσότερο απ' ό,τι σε περίπτωση κύησης θηλυκών. Οι Cloete και συν. (2002) ανέφεραν ότι η διάρκεια του τοκετού μειωνόταν αντιστρόφως ανάλογα προς την ηλικία της προβατίνας. Τέλος, οι Dwyer και συν. (2003) κατέγραψαν σε προβατίνες με ελλιπή διατροφή στη διάρκεια της κνοφορίας, αυξημένη διάρκεια τοκετού και συνακόλουθα, ανάλογη αύξηση της συχνότητας μαιευτικών επεμβάσεων.

ΕΝΑΡΞΗ ΜΗΤΡΙΚΗΣ ΣΥΜΠΕΡΙΦΟΡΑΣ

Αμέσως μετά τη γέννηση των αρνιών, οι προβατίνες γυρίζουν προς το μέρος τους και αρχίζουν την περιποίησή τους εκδηλώνοντας μια απόλυτα ειδική συμπεριφορά. Συγκεκριμένα, γλείφουν όλο το σώμα κάθε νεογέννητου, συνηθέστερα ξεκινώντας από την κεφαλή και καταλήγοντας στην περιοχή του περινέου (McGlone και Stobart 1986). Η διαδικασία αυτή είναι ιδιαίτερα έντονη αμέσως μετά την έξοδο των εμβρύων

και μειώνεται σταδιακά με το πέρας του χρόνου (Vince και συν. 1987). Με τον τρόπο αυτό, οι προβατίνες στεγνώνουν τα νεογέννητα από τα εμβρυϊκά υγρά, αυξάνουν τη θερμοκρασία του σώματός τους, απελευθερώνουν την αναπνευστική οδό από υπολείμματα εμβρυϊκών υγρών ή εμβρυϊκών υμένων, ενεργοποιούν δε την αναπνευστική λειτουργία και τη γενικότερη κινητικότητα των νεογέννητων. Επιπλέον, δημιουργείται ο δεσμός μεταξύ μητέρας - νεογέννητου και υποβοηθάται η περαιτέρω αναγνώριση των αρνιών από τις προβατίνες (Levy και Poindron 1987).

Κατά τη διάρκεια αυτής της διαδικασίας, οι προβατίνες τρώγουν τους εμβρυϊκούς υμένες και γλύφουν τα εμβρυϊκά υγρά. Η συμπεριφορά αυτή παρατηρείται μόνο στην περιτοκιαία περίοδο. Σε οποιοδήποτε άλλο στάδιο της ζωής τους, οι προβατίνες εκδηλώνουν έντονη αποστροφή προς τους εμβρυϊκούς υμένες (Levy και συν. 1983). Η κατανάλωση των εμβρυϊκών υμένων από τις προβατίνες θεωρήθηκε ως προσπάθεια εξαφάνισης όλων των υπολειμμάτων του τοκετού, τα οποία θα προσέλκυαν θηρευτές (Nowak και συν. 2000).

Μετά τον καθαρισμό των νεογέννητων, οι προβατίνες συνεχίζουν να τα ακουμπούν με το ακρορρόνιό τους, σπρώχνοντάς τα και παροτρύνοντάς τα να σηκωθούν και να θηλάσουν (Sharafeldin και Kandeel 1971). Γενικώς, υπάρχουν αντικρουόμενες απόψεις ως προς την κατανομή του χρόνου, τον οποίο αφιερώνει μία προβατίνα σε καθένα από τα νεογέννητά της. Κάποιοι ερευνητές υποστήριξαν ότι ο χρόνος επιμέλειας κατανεμόταν ισόχρονα σε όλα τα νεογέννητα ανεξάρτητα από τη σειρά γέννησής τους (Owens και συν. 1985), ενώ άλλοι ανέφεραν προοδευτική μείωση του χρόνου επιμέλειας σε κάθε νέο αρνί (Holmes 1976, Atroshi και Osterberg 1979). Σε περιπτώσεις διδυμίας, καταγράφηκε έντονη μείωση της φροντίδας στο πρώτο αρνί μετά τη γέννηση του δεύτερου (Dwyer και Lawrence 1998). Μάλιστα, ακόμη και το αρνί που γεννήθηκε πρώτο, δεχόταν λιγότερη φροντίδα από ένα μονόδυμο (O'Connor και συν. 1992).

Η ηλικία και συνακόλουθα η εμπειρία των προβατινών είναι σημαντικοί παράγοντες για τη μητρική συμπεριφορά τους. Έχει βρεθεί ότι προβατίνες που γεννούσαν για πρώτη φορά καθυστερούσαν την εκδήλωση της μητρικής συμπεριφοράς τους και εμφάνιζαν μεγάλη συχνότητα απόρριψης των νεογέννητων (Sharafeldin και Kandeel 1971, Dwyer και Lawrence 2000, Dwyer 2003). Επιπλέον, βρέθηκε ότι πολύτοκες προβατίνες ενάλλασαν γρηγορότερα τη φροντίδα τους μεταξύ των αρνιών τους, σε σχέση με πρωτότοκες (O'Connor και συν. 1992).

Η φυλή φαίνεται ότι παίζει και αυτή ρόλο στη μητρική φροντίδα. Σύμφωνα με τους Dwyer και Lawrence

(1998), οι προβατίνες της φυλής Suffolk φρόντιζαν σημαντικά λιγότερο τα νεογέννητά τους απ' ό,τι οι προβατίνες της φυλής Scottish-Blackface. Επιπρόσθετα, μεταξύ των φυλών αναφέρονται και διαφορές στον τρόπο εκδήλωσης της μητρικής συμπεριφοράς: οι ίδιοι ερευνητές ανέφεραν ότι οι προβατίνες Suffolk φρόντιζαν τα νεογέννητά τους για μικρά χρονικά διαστήματα με συνεχείς κινήσεις γύρω τους, σε αντίθεση με τις προβατίνες Scottish-Blackface, οι οποίες στέκονταν ακίνητες φροντίζοντας συνεχώς και έντονα τα αρνιά τους. Επίσης, οι Kuchel και Lindsay (1999) παρατήρησαν ότι σε εριοπαραγωγές προβατίνες, η μητρική φροντίδα ήταν σημαντικά λιγότερη σε ζώα με άριστη ποιότητα ερίου. Αυτή η διαφορά στην ποιότητα της μητρικής συμπεριφοράς πιθανώς να οφείλεται στη συνεχή βελτίωση των παραγωγικών χαρακτηριστικών με την επιλογή των ζώων, οπότε τα χαρακτηριστικά της μητρικής συμπεριφοράς αμβλύνονται. Ανάλογα ευρήματα έχουν αναφερθεί και σε άλλα είδη ζώων, όπως οι χοίροι και τα βοοειδή, όπου παρατηρήθηκε ότι ζώα με υψηλά παραγωγικά χαρακτηριστικά εκδήλωναν ελλιπή μητρική συμπεριφορά (Le Neindre 1989, Meunier-Salaun και συν. 1991)

Επίσης, η εμπειρία θεωρείται ότι βελτιώνει την εκδήλωση της μητρικής συμπεριφοράς (O'Connor και συν. 1992), καθώς η ωρίμανση των νευροφυσιολογικών διεργασιών με την ηλικία υποβοηθά τη μητρική συμπεριφορά (Kendrick και συν. 1991β, Levy και συν. 1992). Επιπλέον, η ένταση και η ποιότητα της μητρικής φροντίδας επηρεάζονται και από τη διατροφή των προβατίνων κατά τη διάρκεια της κύησης. Θεωρείται ότι προβατίνες με ελλιπή διατροφή κατά την κύηση εκδήλωναν στη συνέχεια μειωμένη μητρική φροντίδα (Dwyer και συν. 2003).

Η περιποίηση των νεογέννητων αρνιών από τη μητέρα τους συμβάλλει καθοριστικά στην επιβίωσή τους. Επιπλέον, αποσκοπεί στην ανάπτυξη ενός πολύ ισχυρού μεταξύ τους δεσμού, που αναπτύσσεται με βάση ακουστικά, οπτικά και κυρίως οσφρητικά ερεθίσματα και αλληλεπιδράσεις μεταξύ των δύο ζώων. Η παραμονή των προβατίνων σε στενή σχέση με τα νεογέννητα αρνιά τους, επί τουλάχιστον 6 h μετά τον τοκετό, οδηγεί σε άριστη ανάπτυξη του μεταξύ τους δεσμού, μειώνοντας σημαντικά την πιθανότητα θανάτου των νεογέννητων (Nowak 1996). Όλες αυτές οι παρατηρήσεις συμφωνούν με τη γενικότερη θεωρία ότι σε περίπτωση τοκετού με επιπλοκές ή με μεγάλη διάρκεια, δεδομένης της καταπόνησης της μητέρας και των νεογέννητων και εξαιτίας της ελλιπούς επιμέλειας που δέχονται τα νεογέννητα, υπάρχει αύξηση της θνησιμότητάς τους (Haughey 1991, Dwyer και Lawrence 1998).

ΑΝΑΓΝΩΡΙΣΗ ΜΕΤΑΞΥ ΠΡΟΒΑΤΙΝΩΝ ΚΑΙ ΝΕΟΓΕΝΝΗΤΩΝ ΑΡΝΙΩΝ

Ουσιαστικά υπάρχουν δύο τύποι αναγνώρισης των νεογέννητων αρνιών από τις προβατίνες. Ο ένας αναφέρεται στην αναγνώριση από απόσταση χρησιμοποιώντας οπτικά και ακουστικά ερεθίσματα. Ο δεύτερος αναφέρεται στην εκ του σύνεγγυς αναγνώριση, η οποία αποτελεί τον τελευταίο "έλεγχο" των αρνιών πριν από την αποδοχή τους για θηλασμό, χρησιμοποιώντας οσφρητικά ερεθίσματα. Η διαδικασία αναγνώρισης μεταξύ προβατίνων και νεογέννητων αρνιών λαμβάνει χώρα μέσω οπτικών, ακουστικών και οσφρητικών ερεθισμάτων και διαμορφώνεται στις πρώτες 24 h μετά τον τοκετό. Θεωρείται ότι τα ερεθίσματα αυτά δρουν ανεξάρτητα μεν, αλλά συμπληρωματικά μεταξύ τους, δεδομένου ότι κάθε είδος ερεθίσματος επιτρέπει από μόνο του την αναγνώριση των αρνιών από την προβατίνα (Keller και συν. 2003, Searby και Jouventin 2003).

Ηχητικά ερεθίσματα και ακουστική αναγνώριση μεταξύ προβατίνων και αρνιών

Τα πρόβατα χρησιμοποιούν σε μειωμένο βαθμό τη φωνητική επικοινωνία, ώστε να μην αποκαλύπτεται η θέση τους στους θηρευτές τους. Έτσι, έχουν αναπτύξει έναν τρόπο επικοινωνίας που βασίζεται κυρίως στις κινήσεις και στις στάσεις του σώματος. Μολοταύτα, τα φωνητικά ερεθίσματα χρησιμοποιούνται για αναγνώριση από απόσταση μεταξύ προβατίνων και αρνιών, καθώς και ως συμπληρωματικός παράγοντας στην οπτική αναγνώριση (Alexander και Shillito 1977, Shillito-Walser 1978, Searby και Jouventin 2003). Επιπλέον, στα αρνιά οι φωνητικές εκδηλώσεις αποτελούν εκδηλώσεις ανάγκης (π.χ. πείνα) ή δύσκολης κατάστασης (π.χ. αποχωρισμός από τη μητέρα).

Αμέσως μετά τον τοκετό ακολουθεί μια περίοδος έντονων φωνητικών εκδηλώσεων από τα ζώα. Σε κάποιες φυλές προβάτων, οι οποίες φυσιολογικά θεωρούνται ως "ήσυχες", αρχίζουν συχνότερα φωνητικές εκδηλώσεις ("βελάσματα") μετά τον τοκετό, ενώ σε άλλες φυλές παρατηρούνται σχεδόν συνεχώς ανάλογες φωνητικές εκδηλώσεις (Shillito 1972). Ταυτόχρονα με τον καθαρισμό των αρνιών, οι προβατίνες παράγουν ήχους χαμηλής έντασης με κλειστό το στόμα, οι οποίοι μάλιστα συνοδεύονται από αντιστοίχους ήχους των νεογέννητων. Οι ήχοι αυτοί παράγονται μόνο στην αμέσως μετά τον τοκετό περίοδο και έχουν σημασία στην ανάπτυξη δεσμού με τα νεογέννητα αρνιά, αλλά και στη γενικότερη φροντίδα τους (Smith 1965, Dwyer και συν. 1998). Καθώς αυτοί οι χαμηλής έντασης ήχοι δεν γίνονται αντιληπτοί από μεγάλη απόσταση, δεν αποκαλύπτεται έτσι η θέση των ζώων (μητέρας και νεογέννητων), οπότε δεν κινδυνεύουν από τους θηρευτές τους. Θεωρείται, λοιπόν, ότι τα χαμηλής έντασης ακου-

στικά ερεθίσματα βοηθούν στην ανάπτυξη μιας πρώτης επαφής μεταξύ των αρνιών και των προβατίνων και συμμετέχουν στην εκ του σύνεγγυς αναγνώριση (Terrazas και συν. 2002).

Φωνητική συμπεριφορά της μητέρας

Οι παράγοντες που επηρεάζουν την εκδήλωση των χαμηλής έντασης ήχων αφορούν κυρίως στις προβατίνες: εμπειρία και φυλή. Αντίθετα, χαρακτηριστικά που αφορούν στα νεογέννητα, π.χ. μέγεθος τοκετοομάδας ή φυλή (σε περίπτωση βέβαια μεταφοράς εμβρύων από πρόβατα άλλης φυλής), έχουν μικρή επίδραση. Για παράδειγμα, οι πρωτότοκες προβατίνες εκδηλώνουν ήχους πιο συχνά από τις πολύτοκες (Dwyer και συν. 1998). Γενικότερα, πάντως, θεωρείται ότι προβατίνες φυλών με μικρότερη εξέλιξη και εξημέρωση (όπως η φυλή Scottish-Blackface), οι οποίες μάλιστα θεωρούνται καλύτερες μητέρες, εκδηλώνουν πιο συχνά ήχους χαμηλής έντασης (Dwyer και συν. 1998).

Σύμφωνα με τους Dwyer και συν. (1998), οι διαφορές μεταξύ προβατίνων ίδιας φυλής, αλλά διαφορετικής ηλικίας και εμπειρίας, αποδεικνύουν ότι η εμπειρία της επιμέλειας ενός νεογέννητου αρνιού έχει σημαντική επίδραση στη φωνητική συμπεριφορά των προβατίνων. Οι Poindron και συν. (1993) ανέφεραν ότι σε πρωτότοκες προβατίνες, όπου ο δεσμός με τα νεογέννητα αναπτυσσόταν με αργό ρυθμό, ήταν απαραίτητη η παραμονή των νεογέννητων κοντά στις μητέρες τους για μεγάλη χρονική διάρκεια. Παρατηρήθηκε ότι νεογέννητα αρνιά έκαναν λιγότερες προσπάθειες έγερσης όταν άκουγαν μαγνητοφωνημένους ήχους χαμηλής έντασης, σε σχέση με άλλα αρνιά που δεν άκουγαν τέτοιους ήχους. Έτσι, θεωρήθηκε ότι οι χαμηλής έντασης ήχοι μειώναν τη δραστηριότητα των αρνιών (Vince 1986). Αυτή η συμπεριφορά φαίνεται ότι βοηθά τις άπειρες πρωτότοκες προβατίνες, για τις οποίες έχει βρεθεί ότι εκδηλώναν περιστασιακά αρνητικής συμπεριφοράς σε πολύ δραστήρια αρνιά, προτιμώντας να φροντίζουν λιγότερο δραστήρια νεογέννητα (Dwyer και συν. 1998).

Οι Levy και Poindron (1987) ανέφεραν ότι σε πρωτότοκες προβατίνες μειώθηκαν οι ήχοι χαμηλής έντασης μετά τον καθαρισμό των νεογέννητων και τη συνακόλουθη αποδρομή της χαρακτηριστικής οσμής των εμβρυϊκών υγρών. Έτσι, θεωρήθηκε ότι οι ήχοι αυτοί ήταν ορμονοεξααρτώμενοι και επηρεάζονταν από την παρουσία και την οσμή του αρνιού, αλλά όχι από τα χαρακτηριστικά του (Dwyer και συν. 1998). Σημειώνεται ότι οι μαιευτικές επεμβάσεις ακολουθούνται συνήθως από μείωση της συχνότητας αυτών των ήχων (Dwyer 2003), μάλλον διότι συνοδεύονται από κτηνιατρική νεογεννητική φροντίδα, με την οποία αλλοιώνεται η διαδικασία αναγνώρισης.

Οι ήχοι υψηλής έντασης θεωρούνται αντίδραση σε έντονη ενόχληση, παρατηρούνται δε κυρίως σε περιπτώσεις αποχωρισμού, καθώς οι προβατίνες καλούν τα αρνιά κοντά τους (Shillito-Walser και συν. 1984, Terrazas και συν. 2002). Η συχνότητα των ήχων αυξάνεται με την πρόοδο της γαλακτικής περιόδου: καθώς τα αρνιά γίνονται περισσότερο δραστήρια, καταγράφονται περισσότερα επεισόδια απομάκρυνσής τους από τις προβατίνες, οι οποίες πλέον τα καλούν να επιστρέψουν. Γι' αυτό και σε μεγάλες τοκετοομάδες, όπου παρατηρούνται συχνότερα απομακρύνσεις των αρνιών, καταγράφεται και αυξημένη φωνητική δραστηριότητα των προβατίνων μετά τον τοκετό (Pollard 1992). Οι Terrazas και συν. (2002) παρατήρησαν ότι οι προβατίνες εκδηλώναν ήχους υψηλής έντασης όταν τις προσέγγιζε ξένο αρνί και θεώρησαν ότι οι φωνητικές συμπεριφορές εξυπηρετούσαν και την αναγνώριση των προβατίνων από τα αρνιά.

Κάθε αρνί αναπτύσσει σταδιακά την ικανότητα αναγνώρισης της μητέρας του, με βάση τα φωνητικά χαρακτηριστικά της. Η λειτουργία αυτή ολοκληρώνεται σε ηλικία δύο έως τριών ημερών (Terrazas και συν. 2002), λαμβάνει δε χώρα σε δύο χρόνους. Στον πρώτο χρόνο, οι προβατίνες εκδηλώνουν υψηλής έντασης φωνητικές εκδηλώσεις προκειμένου να προσελκύσουν τα απομακρυσμένα αρνιά. Στη συνέχεια και μόλις τα αρνιά φτάσουν κοντά τους, εκδηλώνουν χαμηλής έντασης ήχους, τους οποίους τα αρνιά έχουν συσχετίσει με θετική μητρική συμπεριφορά (Terrazas και συν. 2002). Αντίθετα, όταν ένα αρνί προσεγγίσει κάποια άλλη προβατίνα, η μητέρα του συνεχίζει τους ήχους υψηλής έντασης.

Θεωρείται ότι η φωνητική συμπεριφορά ως μέσο αναγνώρισης μεταξύ μητέρας - νεογέννητου είναι αυξημένη σε "εξελιγμένες" φυλές προβάτων (Shillito-Walser και συν. 1984, Dwyer και συν. 1984, Dwyer και συν. 1998), δηλαδή σε ζώα τα οποία κινδυνεύουν λιγότερο από θηρευτές. Αν και η θέση των προβάτων στη φύση ως θηρευόμενων ζώων έχει επιβάλλει περιορισμένη χρήση της φωνητικής επικοινωνίας, η εξημέρωση και η γενετική βελτίωση έχουν οδηγήσει σε ανάπτυξη περισσότερων φωνητικών συμπεριφορών για ενίσχυση του δεσμού μητέρας - νεογέννητων (Nowak 1990).

Φωνητική συμπεριφορά των αρνιών

Η φωνητική συμπεριφορά των νεογέννητων αρνιών έχει και αυτή ιδιαίτερη σημασία, καθώς συμβάλλει καθοριστικά στην αναγνώριση και στην ανάπτυξη δεσμού με τις μητέρες τους, και συνακόλουθα στην επιβίωσή τους. Η συχνότητα φωνητικών εκδηλώσεων από τα νεογέννητα στα πρώτα 30 min της ζωής τους συσχετίζεται αντίστροφα με το χρόνο που αφιερώνουν οι μητέ-

ρες στη φροντίδα τους τις πρώτες 12 h μετά τη γέννησή τους. Έτσι, γίνεται αντιληπτό ότι οι ήχοι από τα νεογέννητα αρνιά αφενός βοηθούν στην ανάπτυξη του δεσμού με τις μητέρες τους και αφετέρου συντελούν στη μη απομάκρυνσή τους στην κρίσιμη εκείνη περίοδο (Nowak 1990). Η παρατήρηση αυτή βρίσκεται σε συμφωνία με την άποψη των Weary και Fraser (1995), οι οποίοι παρατήρησαν ότι οι φωνητικές εκδηλώσεις των ζώων αντικατόπτριζαν ανάγκες τους και μπορούσαν να χρησιμοποιηθούν ως δείκτης για τη φροντίδα που δέχονταν.

Η αναγνώριση των νεογέννητων αρνιών από τους ήχους τους στην πρώτη περίοδο της ζωής τους επηρεάζεται σημαντικά από την εμπειρία των προβατινών. Οι φωνές ("βελάσματα") των αρνιών εξαρτώνται από τη φυλή και την εμπειρία της μητέρας τους, καθώς και από το μέγεθος της τοκετοομάδας. Η συχνότητά τους είναι μεγαλύτερη σε αρνιά πρωτότοκων παρά πολύτοκων προβατινών (Dwyer και συν. 1998). Ειδικότερα, οι Keller και συν. (2003) ανέφεραν ότι σε πολύτοκες προβατινές η αναγνώριση των νεογέννητων με βάση τους ήχους τους ολοκληρωνόταν σε λιγότερο από 6 h μετά τον τοκετό, ενώ σε πρωτότοκες το διάστημα αυτό έφθανε τις 24 h. Το μεσοδιάστημα από τη γέννηση στον πρώτο επιτυχημένο θηλασμό είναι μεγαλύτερο σε αρνιά πρωτότοκων προβατινών και συνεπώς, η αυξημένη συχνότητα φωνητικών συμπεριφορών από ένα νεογέννητο πιθανώς να υποδηλώνει έλλειψη ή ανεπάρκεια θηλασμού (O'Connor και συν. 1992). Επιπρόσθετα, η γέννηση του δεύτερου αρνιού οδηγεί σε αύξηση της συχνότητας ήχων, καθώς η προβατίνα πρέπει να μοιράσει τη φροντίδα της μεταξύ δύο αρνιών (O'Connor και συν. 1992, Dwyer και συν. 2005).

Οι προβατινές αντιδρούν ιδιαίτερα σε φωνές από δικά τους αρνιά (Gonyou και Stookey 1987). Πάντως, η σχετική βιβλιογραφία είναι περιορισμένη και αντιφατική. Οι μεν Shillito-Walser και συν. (1981) θεώρησαν ότι οι προβατινές αναγνώριζαν ηχογραφημένους ήχους από τα αρνιά τους μόνο μετά από 2 εβδομάδες από τη γέννηση τους, ενώ αντίθετα οι Terrazas και συν. (1999) και οι Keller και συν. (2003) ανέφεραν ότι η ακουστική αναγνώριση των νεογέννητων λάμβανε χώρα εντός 6 h έως 8 h μετά από τον τοκετό.

Οπτική αναγνώριση μεταξύ προβατινών και αρνιών

Οπτική αναγνώριση από τη μητέρα

Η δυνατότητα αναγνώρισης των αρνιών με βάση τα εξωτερικά χαρακτηριστικά τους αποτελεί σημαντική παράμετρο στην ανάπτυξη ισχυρού δεσμού μεταξύ της μητέρας και των νεογέννητών της. Σύμφωνα με τους Keller και συν. (2003), οι πολύτοκες προβατινές μπορούν να αναγνωρίσουν τα νεογέννητά τους από

σημαντική απόσταση (9 m έως 10 m) ήδη τις πρώτες 6 h μετά τον τοκετό. Αντίθετα για τις πρωτότοκες, το χρονικό αυτό διάστημα μπορεί να φτάσει και τις 24 h.

Η οπτική αναγνώριση δεν επηρεάζεται από τα ακουστικά και οσφρητικά χαρακτηριστικά των νεογέννητων, καθώς οι Ferreira και συν. (2000) ανέφεραν ότι προβατινές χωρίς δυνατότητα όσφρησης αναγνώριζαν οπτικά τα αρνιά τους, όπως ακριβώς και οι φυσιολογικές. Επιπρόσθετα, οι προβατινές μπορούν να εντοπίσουν τα αρνιά τους μόνο με την ύπαρξη οπτικών ερεθισμάτων, χωρίς να είναι απαραίτητη η ύπαρξη και ηχητικών (Alexander και Shillito 1977, Ferreira και συν. 2000).

Σύμφωνα με τους Alexander και Shillito (1977), τα οπτικά ερεθίσματα που βοηθούν τις προβατινές να αναγνωρίσουν τα αρνιά τους, προέρχονται κυρίως από την περιοχή της κεφαλής των νεογέννητων. Επιπλέον, οι Alexander και Shillito (1978) ανέφεραν ότι όταν προβατινές καλούνταν να επιλέξουν μεταξύ αναισθητοποιημένων νεογέννητων αρνιών (δηλαδή, ζώων που δεν συνεισέφεραν στη διαδικασία αναγνώρισης), επέλεξαν αρνιά ίδιου χρώματος με τα δικά τους. Οι ίδιοι ερευνητές ανέφεραν ότι οι προβατινές ανέπτυσσαν διαφορετική συμπεριφορά ακόμη και απέναντι στα δικά τους αρνιά, όταν αυτά χρωματιζόνταν διαφορετικά.

Η εμπειρία των προβατινών επηρεάζει σημαντικά τη διαδικασία οπτικής αναγνώρισης, αφού σύμφωνα με τους Keller και συν. (2003), αρκεί μόνον ένας προηγούμενος τοκετός για την επιτάχυνση της αναγνώρισης μέσω οπτικών χαρακτηριστικών. Για την ερμηνεία αυτής της διαφοράς παρουσιάστηκαν τρεις διαφορετικές υποθέσεις. Σύμφωνα με την πρώτη υπόθεση, η προηγούμενη εμπειρία του τοκετού αυξάνει την προσήλωση των προβατινών σε κάποια οπτικά ή ηχητικά χαρακτηριστικά των νεογέννητων. Η δεύτερη υπόθεση βασίζεται στο γεγονός ότι η εμπειρία (δηλαδή ο τοκετός) βελτιώνει την ικανότητα μάθησης, συμπεριλαμβανομένης και της μητρικής μάθησης. Τέλος, η τρίτη υπόθεση αναφέρεται στη συσχέτιση των οπτικών και ακουστικών ερεθισμάτων που απαιτούνται για την αναγνώριση των νεογέννητων: καθώς η πολύπλοκη διεργασία συσχετισμού είναι πιο δύσκολη από την αναγνώριση ενός μόνον είδους ερεθισμάτων, πιθανώς να απαιτεί μητρική εμπειρία.

Οπτική αναγνώριση από τα αρνιά

Όσον αφορά στην αναγνώριση της μητέρας από τα αρνιά, ο σημαντικός ρόλος της όρασης αποδείχθηκε στις μελέτες του Bareham (1975) και των Vince και συν. (1987). Σε αυτές τεκμηριώθηκε ότι τυφλά νεογέννητα σηκώνονταν πιο αργά, αποπροσανατολιζόνταν και έκαναν ελάχιστες προσπάθειες να αγγίξουν τη μη-

τέρα τους ή να θηλάσουν, ακόμα και όταν οι προβατίνες εξακολουθούσαν να τα φροντίζουν. Επιπλέον, σε αρνιά ηλικίας 2 d, στα οποία τοποθετήθηκαν σκιάστρα στα μάτια τους, παρατηρήθηκε αδυναμία θηλασμού.

Τα αρνιά είναι ικανά να ξεχωρίσουν το μαστό της μητέρας τους σε 25 min έως 30 min μετά τη γέννησή τους (Slee και Springbett 1986, Vince και συν. 1987). Αρχικά, όμως, η ικανότητά τους για οπτική αναγνώριση είναι περιορισμένη: έχει αποδειχθεί (Nowak 1990) ότι μπορούσαν να διακρίνουν τη μητέρα τους από άλλες προβατίνες μόνο σε πολύ κοντινή απόσταση (μικρότερη από 50 cm). Στις επόμενες δύο ημέρες, όμως, μπορούν πλέον να αναγνωρίζουν τη μητέρα τους και από απόσταση αρκετών μέτρων (Nowak 1990).

Σε παρατηρήσεις σε πρόβατα φυλής Merinos βρέθηκε ότι αν και οι προβατίνες δεν αφιέρωναν πολύ χρόνο στην επιμέλεια των αρνιών τους, η απομάκρυνσή τους από αυτά γινόταν με αργές και σταδιακές κινήσεις, πάντα δε με στραμμένη την προσοχή τους στα αρνιά τους. Συνεπώς, την 1η ημέρα της ζωής τους τα αρνιά "μαθαίνουν" χαρακτηριστικά της μητέρας τους διακριτά από πολύ κοντινή απόσταση, τα οποία σε μακρινή απόσταση δεν θα είχαν καμία χρησιμότητα. Όμως, τη 2η και την 3η ημέρα, καθώς ο αποχωρισμός των νεογέννητων από τις προβατίνες είναι πιο συχνός (Nowak 1990), οι προβατίνες και τα αρνιά τους αναγκάζονται να επικοινωνήσουν από απόσταση, και έτσι θεμελιώνεται η οπτική αναγνώριση της μητέρας από τα νεογέννητα.

Οι Terrazas και συν. (2002) ανέφεραν ότι αρνιά ηλικίας 1 d δεν διέκριναν τις ανοσμικές μητέρες τους από άλλες ανοσμικές προβατίνες, μπόρεσαν όμως να αναγνωρίσουν τις μητέρες τους όταν οι προβατίνες ήταν φυσιολογικές. Με βάση αυτή τη διαπίστωση μπορεί να θεωρηθεί ότι στην αναγνώριση των προβατινών από τα νεογέννητα έχει συντελέσει και η επιλόχεια συμπεριφορά τους, οπότε η αναγνώριση δεν βασίζεται μόνο σε μορφολογικά χαρακτηριστικά. Οι Nowak και Lindsay (1992) ανέφεραν ότι σε δίδυμα αρνιά καθυστέρωσε η αναγνώριση της μητέρας τους σε σχέση με μονόδυμα. Δεδομένου ότι προβατίνες με δύο αρνιά αφιερώνουν λιγότερο χρόνο στο καθένα σε σχέση με προβατίνες με ένα αρνί, προφανώς τα δίδυμα αρνιά δεν έχουν επαρκή χρόνο για αφομοίωση της συμπεριφοράς και των μορφολογικών χαρακτηριστικών της μητέρας τους.

Τελικά, φαίνεται ότι τα αρνιά αναπτύσσουν σταδιακά την ικανότητα αναγνώρισης των μητέρων τους, αρχικά βασιζόμενα κυρίως σε ηθολογικά χαρακτηριστικά τους, αργότερα όμως λαμβάνοντας υπόψη και τα ειδικότερα μορφολογικά χαρακτηριστικά.

Οσφρητικά ερεθίσματα και ο ρόλος τους στη μητρική συμπεριφορά

Η περιποίηση των νεογέννητων αμέσως μετά την έξοδό τους από τη γεννητική οδό συντελεί στην ανταλλαγή οσφρητικών ερεθισμάτων μεταξύ των προβατινών και των αρνιών, η οποία θα οδηγήσει στην ανάπτυξη της οσφρητικής αναγνώρισης. Στην οσφρητική αναγνώριση συμμετέχουν δύο συστήματα: το κυρίως οσφρητικό και το συμπληρωματικό οσφρητικό (Keverne 1999, Booth και Katz 2000). Οι υποδοχείς του κυρίως οσφρητικού συστήματος είναι κατανεμημένοι σε όλη τη ρινική κοιλότητα. Το σύστημα συμμετέχει στην αναγνώριση ουσιών με πτητικά μόρια. Οι υποδοχείς του συμπληρωματικού οσφρητικού συστήματος εντοπίζονται στο ινιορρινικό όργανο (όργανο του Jacobson - vomeronasal organ), το οποίο βρίσκεται στη βάση του ρινικού διαφράγματος. Το σύστημα συμμετέχει στην αναγνώριση μη πτητικών ουσιών, κυρίως δε των φερομονών (Keverne 1999, Booth και Katz 2000).

Οσφρητική αναγνώριση από τη μητέρα

Αμέσως μετά τον τοκετό, οι προβατίνες "έλκονται" από την οσμή των εμβρυϊκών υγρών και των εμβρυϊκών υμένων και έτσι γλείφουν τα νεογέννητα, για να τους καταναλώσουν ταυτόχρονα απομακρύνοντάς τους από τα νεογέννητα (Levy και συν. 1983). Τα πρώτα οσφρητικά ερεθίσματα από τα νεογέννητα προέρχονται ακριβώς από τους εμβρυϊκούς υμένες (Levy και συν. 2004). Έτσι, ο καθαρισμός των νεογέννητων με νερό ή σαπούνη μείωσε σημαντικά τη μητρική φροντίδα. Μάλιστα, σε πρωτότοκες προβατίνες παρακωλύθηκε η αποδοχή των νεογέννητων και αυξήθηκε η επιθετική συμπεριφορά των μητέρων. Η προέλευση των εμβρυϊκών υμένων (δηλαδή εάν αφορούν σε αρνί αυτής της ίδιας ή κάποιας άλλης προβατίνας) δεν έχει καμία ουσιαστική επίδραση στην αποδοχή των νεογέννητων, αποδεικνύοντας έτσι ότι οι εμβρυϊκοί υμένες και τα εμβρυϊκά υγρά περιέχουν παράγοντες υπεύθυνους απλώς για την προσέλκυση των προβατινών προς τα νεογέννητα και όχι για τη συνακόλουθη αναγνώρισή τους (Levy και συν. 2004). Ο ίδιος ερευνητής ανέφεραν ότι αν σε κάποια προβατίνα, η οποία ήδη επιμελείτο ένα αρνί καλυπτόμενο από εμβρυϊκούς υμένες, παρουσιαζόταν και άλλο στεγνό αρνί (δηλαδή χωρίς εμβρυϊκούς υμένες ή εμβρυϊκά υγρά), η προβατίνα θα επιμελείτο και αυτό. Η παρατήρηση αυτή απέδειξε ότι τα εμβρυϊκά υγρά αποτελούσαν ένα έναυσμα για τη διαδικασία αποδοχής των νεογέννητων από τις μητέρες τους. Οσφρητικά ερεθίσματα από τα εμβρυϊκά υγρά είναι απαραίτητα για τη διασφάλιση της κατάλληλης μητρικής συμπεριφοράς μετά τον τοκετό (Levy και συν. 1983, Levy και συν. 2004).

Σημειώνεται ότι οι ανοσομικές προβατίνες δεν αποστρέφονται (ανεξάρτητα της αναπαραγωγικής περιόδου στην οποία βρίσκονται), αλλά ούτε προσελκύονται από τους εμβρυϊκούς υμένες (Levy και συν. 1983). Επιπλέον, η καταστροφή του ινιορρινικού οργάνου δεν είχε κάποια επίδραση στην αποστρόφη - προσέλκυση των προβατίνων έναντι των εμβρυϊκών υμένων (Levy και συν. 1995α). Έτσι, συνάγεται ότι όλη αυτή η διαδικασία ρυθμίζεται από το κυρίως οσφρητικό σύστημα, το οποίο θεωρείται το κατ' εξοχήν υπεύθυνο για την εκδήλωση της μητρικής συμπεριφοράς.

Όσον αφορά στην αναγνώριση των νεογέννητων από τις προβατίνες, παρατηρήθηκε ότι ζώα με βλάβες στο οσφρητικό σύστημά τους (π.χ. με εκτομή των οσφρητικών λοβών του εγκεφάλου, με διατομή των οσφρητικών νεύρων ή με καταστροφή του οσφρητικού επιθηλίου μετά από έκπλυση με θειικό ψευδάργυρο), αποδέχθηκαν ως δικό τους οποιοδήποτε αρνί τους προσκομίστηκε (Romeyer και συν. 1994, Levy και συν. 1995α). Επιπρόσθετα, αυτά τα ζώα αφιέρωσαν λιγότερο χρόνο επιμέλειας στα νεογέννητά τους και εκδήλωσαν λιγότερους ήχους χαμηλής έντασης και περισσότερους υψηλής (Levy και συν. 2004). Αντίθετα, ζώα, στα οποία προκλήθηκαν αποκλειστικά βλάβες στο ινιορρινικό όργανο, δεν παρουσίασαν αλλαγές στη μητρική συμπεριφορά τους. Έτσι, θεωρήθηκε ότι το συμπληρωματικό οσφρητικό σύστημα μάλλον δεν συμμετείχε στη διαδικασία αναγνώρισης των νεογέννητων (Levy και συν. 1995α). Μολοταύτα, άλλοι ερευνητές θεώρησαν ότι και τα δύο οσφρητικά συστήματα έπαιζαν ρόλο στη διαδικασία αναγνώρισης των νεογέννητων. Συγκεκριμένα, οι Booth και Katz (2000) και ο Booth (2006) ανέφεραν ότι προβατίνες με λειτουργικό ινιορρινικό όργανο και μη λειτουργικό οσφρητικό επιθήλιο εκδήλωναν μητρική συμπεριφορά όμοια με αυτήν των φυσιολογικών ζώων.

Η απομνημόνευση των ιδιαίτερων οσφρητικών χαρακτηριστικών των αρνιών αποτελεί καθοριστικό παράγοντα για τη συμπεριφορά των προβατίνων. Πολύτοκες προβατίνες με ανέπαφο οσφρητικό βλεννογόνο, που δεν είχαν απομνημονεύσει την ιδιαίτερη οσμή των νεογέννητών τους (εξαιτίας της άμεσης απομάκρυνσής τους από αυτές), δεν επέδειξαν στη συνέχεια καλή μητρική συμπεριφορά όταν ξαναβρέθηκαν με τα αρνιά, έστω και αν εν τω μεταξύ είχαν οπτική και ακουστική επαφή μαζί τους (Poindron και συν. 1988).

Με βάση τα παραπάνω, θεωρήθηκε ότι τα οσφρητικά ερεθίσματα συντελούσαν στην αναγνώριση των νεογέννητων σε δύο στάδια. Το πρώτο στάδιο λαμβάνει χώρα αμέσως μετά τον τοκετό. Σε αυτό, οι προβατίνες προσελκύονται από τη χαρακτηριστική οσμή των εμβρυϊκών υμένων και υγρών και αρχίζουν τη φροντί-

δα των νεογέννητων. Το δεύτερο στάδιο λαμβάνει χώρα 2 h έως 4 h αργότερα. Σε αυτό, οι προβατίνες απομνημονεύουν την ιδιαίτερη οσμή των νεογέννητών τους, εκδηλώνοντας την αποδοχή τους και τη μητρική συμπεριφορά (Poindron και συν. 1980, Porter και συν. 1991, Ferreira και συν. 1999, Keller και συν. 2003). Ο έλεγχος των αρνιών από τις προβατίνες μέσω της όσφρησης αποτελεί πρωταρχικό παράγοντα για την ανάπτυξη της μητρικής αποδοχής, ιδιαίτερα κατά τις προσπάθειες θηλασμού που καταβάλλουν τα αρνιά. Αυτή η συμπεριφορά δεν παρατηρείται σε ανοσομικές προβατίνες, οι οποίες δεν μπορούν να αναγνωρίσουν τα νεογέννητά τους, αποδεχόμενες πλέον οποιαδήποτε αρνιά. Αυτή η σειρά παρατηρήσεων ενισχύει τη θεωρία ότι τις πρώτες ώρες μετά τον τοκετό, η μητρική συμπεριφορά καθορίζεται από την όσφρηση (Levy και συν. 1995α).

Καθώς όμως η γαλακτική περίοδος προχωρά, η μητρική συμπεριφορά καθορίζεται πλέον από περισσότερα συστήματα. Μετά την πάροδο κάποιου χρονικού διαστήματος (2 εβδομάδες), δεν τροποποιείται η μητρική συμπεριφορά των προβατίνων, ακόμη και αν μεσολαβήσει καταστροφή του οσφρητικού επιθηλίου (Poindron και Le Neindre 1980) ή καθαρισμός των νεογέννητων με νερό ή σαπούνη (Alexander και Stevens 1981). Άλλωστε ένα μήνα μετά τον τοκετό, προβατίνες, οι οποίες εν τω μεταξύ έγιναν ανοσομικές, αναγνώρισαν τα αρνιά τους μεταξύ πολλών (Ferreira και συν. 2000). Οι παρατηρήσεις αυτές αποδεικνύουν ότι προοδευτικά η μητρική συμπεριφορά εξαρτάται και από άλλες αισθήσεις, οι οποίες πλέον μπορούν να καλύψουν την πιθανή απώλεια της όσφρησης (Ferreira και συν. 2000, Keller και συν. 2003, Poindron και συν. 2003).

Οσφρητική αναγνώριση από τα αρνιά

Ο ρόλος της οσφρητικής αναγνώρισης από τα νεογέννητα δεν έχει διαλευκανθεί πλήρως. Οι Vince και συν. (1987) βρήκαν ότι αμέσως μετά τον τοκετό, τα αρνιά αναζητούσαν τη θηλή σε οποιαδήποτε προβατίνα βρισκόταν κοντά τους. Επιπλέον, σε αρνιά που ψεκάστηκε αναισθητική ουσία στον οσφρητικό βλεννογόνο, αυξήθηκε σημαντικά το μεσοδιάστημα γέννησης - πρώτου επιτυχούς θηλασμού. Πιστεύεται ότι το έκκριμα των σημηματογόνων αδένων στη βουβωνική περιοχή και στις βουβωνικές πτυχές της μητέρας δρα συνεργικά με απτικά ερεθίσματα, κατευθύνοντας τα αρνιά στην ανεύρεση της θηλής (Nowak και συν. 2000).

Η συμβολή της αφής στην ανεύρεση των θηλών από τα νεογέννητα αρνιά

Πέραν των άλλων αισθήσεων, τα νεογέννητα αρνιά βασίζονται και στην επαφή τους με τις μητέρες τους. Συγκεκριμένα, χρησιμοποιούν την επαφή του άνω χεί-

λους τους με το σώμα της, για να εντοπίσουν τις θηλές της (Vince και συν. 1984). Άλλωστε, σε αρνιά με αναισθητοποιημένο άνω χείλος παρατηρήθηκε αδυναμία προσέγγισης της θηλής (Vince και συν. 1987). Οι Billing και Vince (1987β) ανέφεραν ότι τα νεογέννητα αρνιά μπορούσαν να χρησιμοποιήσουν την υφή και την ελαστικότητα του δέρματος των μητέρων τους για τον εντοπισμό των θηλών της. Επιπρόσθετα, οι ίδιοι ερευνητές ανέφεραν ότι τα νεογέννητα αρνιά χρησιμοποιούσαν και τη θερμοκρασία του δέρματος για τον εντοπισμό των θηλών, δείχνοντας ιδιαίτερη προτίμηση σε επιφάνειες των οποίων η θερμοκρασία ήταν πλησιέστερα στη θερμοκρασία του μαστού (Vince 1984).

ΑΛΛΑ ΠΡΟΤΥΠΑ ΣΥΜΠΕΡΙΦΟΡΑΣ ΠΡΟΒΑΤΙΝΩΝ ΚΑΙ ΑΡΝΙΩΝ

Άλλα πρότυπα συμπεριφοράς αμέσως μετά τον τοκετό

Πρότυπα συμπεριφοράς των νεογέννητων αρνιών

Αμέσως μετά τον τοκετό, τα νεογέννητα βρίσκονται σε κατάσταση διέγερσης ως συνέπεια της όλης διαδικασίας. Αυτή η κατάσταση ευνοεί την εξερεύνηση του σώματος της μητέρας, φέροντας έτσι τα νεογέννητα αρνιά σε επαφή με τις μητέρες τους και υποβοηθώντας τον εντοπισμό των θηλών (Nowak και συν. 2000). Η ανέγερση και ο επιτυχής θηλασμός των αρνιών σε σύντομο χρονικό διάστημα μετά τον τοκετό συντελούν στη μείωση της νεογνικής θνησιμότητας στις εκτροφές. Αυτό δεν οφείλεται μόνο στα θρεπτικά και ανοσολογικά οφέλη που αποκομίζουν τα αρνιά με τη γρήγορη λήψη πρωτογάλακτος, αλλά επίσης και στην ανάπτυξη σταθερού δεσμού μεταξύ των αρνιών και των προβατινών (Dwyer και συν. 1999, Napolitano και συν. 2003, Val-Laillet και συν. 2004). Φυσιολογικά, τα νεογέννητα αρνιά αρχίζουν αμέσως τις προσπάθειες ανέγερσής τους, κάτι που πετυχαίνουν σε 15 min έως 30 min μετά τη γέννησή τους (Smith 1965, Arnold και Morgan 1975, Gonyou και Stookey 1987).

Οι πρώτες ενέργειες των νεογέννητων μόλις σηκωθούν είναι η αναζήτηση των θηλών και η απόπειρα θηλασμού. Με τις συνεχείς προσπάθειες των νεογέννητων, ο θηλασμός και η λήψη πρωτογάλακτος επιτυγχάνονται το πολύ εντός 60 min. Η λήψη πρωτογάλακτος από το αρνί λειτουργεί ως "επιβράβυσή του", εγκαθιστώντας έτσι την προτίμηση σε συγκεκριμένες προβατίνες από τα αρνιά (Goursaud και Nowak 1999). Η συμπεριφορά των νεογέννητων αρνιών την πρώτη ημέρα της ζωής τους είναι αξιοσημείωτη. Τα αρνιά εκδηλώνουν προτίμηση θηλασμού μόνο στη συγκεκριμένη προβατίνα, όπου πρώτα θήλασαν (Nowak 1995, Nowak και συν. 2001). Μόλις δημιουργηθεί ο δεσμός προβατίνας - αρνιού, η παρεμπόδιση του θηλασμού

δεν έχει πλέον καμία αρνητική επίδραση σε αυτόν (Alexander και Williams 1966, Poindron και συν. 1979, Nowak και συν. 1997, Orihuela και συν. 2004).

Οι Gonzalez και Goddard (1998) ανέφεραν ότι η συμπληρωματική παροχή πρωτογάλακτος στα αρνιά, αν και μείωνε τον κίνδυνο υποθερμίας και νεογνικού θανάτου, ίσως είχε και κάποια αρνητική επίπτωση στη σωστή ανάπτυξη της σχέσης μεταξύ των προβατινών και των αρνιών. Αντίθετα, οι Goursaud και Nowak (1999) βρήκαν ότι η συμπληρωματική παροχή πρωτογάλακτος είχε τα ίδια θετικά αποτελέσματα με έναν επιτυχημένο θηλασμό, εφόσον πραγματοποιείτο με παρουσία της μητέρας.

Τα αρνιά προσελκύονται από τις προβατίνες κυρίως από οπτικά και ηχητικά ερεθίσματα, έρχονται δε σε επαφή μαζί τους για πρώτη φορά συνθέστερα στην περιοχή της κεφαλής, του θώρακα ή των πλευρών. Η αναζήτηση των θηλών γίνεται κυρίως με βάση οσφρητικά και απτικά ερεθίσματα. Καθώς το πρόσωπο των αρνιών εφάπτεται στο σώμα της μητέρας τους, ενεργοποιείται η "στοματική εξερεύνηση" και ο προσανατολισμός των αρνιών. Όμως, η ένταση της αντίδρασης αυτής εξαρτάται από τα χαρακτηριστικά της επιφάνειας, με την οποία έρχονται σε επαφή τα νεογέννητα. Συγκεκριμένα, τα αρνιά δείχνουν προτίμηση σε ζεστές, απαλές, άτριχες, ελαστικές περιοχές, όπως ο μαστός (Vince 1984, Billing και Vince 1987α, β). Μάλιστα, όταν τα νεογέννητα προσεγγίζουν το μαστό, οι προβατίνες στέκονται ακίνητες με τα πίσω άκρα σε έκταση, ώστε να γίνει πιο εύκολη η εντόπιση των θηλών. Συχνά επίσης "καθοδηγούν" τα αρνιά, σπρώχνοντας με το κεφάλι τους το πίσω μέρος του σώματος του αρνιού (Sharafeldin και Kandeel 1971, McGlone και Stobart 1986, Nowak και συν. 2000).

Παράγοντες που επηρεάζουν τα πρότυπα συμπεριφοράς των νεογέννητων αρνιών

Η ανάπτυξη της φυσιολογικής νεογνικής συμπεριφοράς επηρεάζεται από πολλούς παράγοντες, οι οποίοι αφορούν στις προβατίνες και στα νεογέννητα. Το μεσοδιάστημα γέννησης - πρώτου θηλασμού κυμαίνεται από 20 min έως 60 min, ποικίλλει δε μεταξύ των διάφορων φυλών (Slee και Springbett 1986, Fahmy και συν. 1997, Cloete και συν. 2002, Dwyer 2003). Οι Dwyer και συν. (1996) παρατήρησαν ότι σε περιπτώσεις μεταφοράς εμβρύων, η φυλή της δότριας προβατίνας (και όχι της προβατίνας που κυοφόρησε), δηλαδή ο γενότυπος του ζώου, επηρέασε τη συμπεριφορά των νεογέννητων αρνιών.

Το μέγεθος της τοκετοομάδας και το φύλο των νεογέννητων παίζουν σαφή ρόλο στην εκδήλωση της συμπεριφοράς, δεδομένου ότι μονόδυμα αρνιά σηκώνο-

νται και θηλάζουν πιο γρήγορα από δίδυμα, και αυτά με τη σειρά τους πιο γρήγορα από τριδύμα (Arnold και Morgan 1975, O'Connor και συν. 1992, Cloete και συν. 2002). Οι Dwyer και Lawrence (1998) και οι Cloete και συν. (2002) ανέφεραν ότι αρσενικά αρνιά εκδήλωναν τη συμπεριφορά αυτή πιο αργά από τα θηλυκά.

Η εμπειρία της μητέρας επηρεάζει σημαντικά τη συμπεριφορά των νεογέννητων. Συγκεκριμένα, αρνιά από πρωτότοκες προβατίνες χρειάστηκαν περισσότερο χρόνο για να σηκωθούν και να θηλάσουν, σε σχέση με αρνιά από πολύτοκες προβατίνες (O'Connor και συν. 1992, Dwyer 2003).

Άλλος παράγοντας που επηρέαζε την ικανότητα εκδήλωσης αυτής της συμπεριφοράς, ήταν η διατροφή των προβατίνων κατά την κυοφορία. Όπως είναι γνωστό, η ανεπαρκής διατροφή των εγκύων, ιδιαίτερα στο τελευταίο τρίτο της κύησης, οδηγεί σε γέννηση ελλιποβαρών αρνιών (Menzies 1997), τα οποία καθυστερούν να σηκωθούν και να θηλάσουν σε σχέση με φυσιολογικά αρνιά. Ίδια αποτελέσματα παρατηρήθηκαν και σε περίπτωση μεγάλης απώλειας βάρους της εγκύου (Nowak 1996, Dwyer 2003, Dwyer και συν. 2005). Όμως, και η υπερσίτιση των εγκύων οδηγεί σε υπέρβαρα έμβρυα, οπότε υπάρχει δυστοκία λόγω εμβρυομητρικής δυσαναλογίας. Αποτέλεσμα είναι ο συχνότερος τραυματισμός νευρικών ιστών ή η υποξία, με τελική συνέπεια την αργή και ατελή εκδήλωση αυτής της συμπεριφοράς (Dwyer 2003). Οι καιρικές συνθήκες είναι σημαντικές, διότι σε χαμηλή θερμοκρασία, υψηλή υγρασία και έντονο άνεμο, αυξάνεται η νεογνική θνησιμότητα των αρνιών, εξαιτίας της αδυναμίας τους να σηκωθούν και να θηλάσουν (Arnold και Morgan 1975, Bareham 1976, Nowak 1996) (Εικόνα 1).

Ακόμα και τα παραγωγικά χαρακτηριστικά μιας φυλής, όπως η εριοπαραγωγή ή η κρεοπαραγωγή, φαίνεται ότι επηρεάζουν το μεσοδιάστημα γέννησης - πρώτου θηλασμού. Για παράδειγμα, οι Kuchel και Lindsay (1999) ανέφεραν ότι σε πρόβατα εριοπαραγωγικών φυλών με άριστη ποιότητα ερίου, το μεσοδιάστημα αυτό ήταν περισσότερο αυξημένο σε σχέση με ζώα της ίδιας φυλής με μέση ποιότητα ερίου. Οι Dwyer και συν. (2001) παρατήρησαν ότι η αυξημένη ποσότητα λίπους σε νεογέννητα αρνιά επηρέαζε αρνητικά το χρόνο φυσιολογικής εκδήλωσης αυτής της συμπεριφοράς.

Πρότυπα συμπεριφοράς της μητέρας

Αμέσως μετά τον τοκετό, στις προβατίνες (ιδιαίτερα στις πρωτότοκες) παρατηρείται έντονη κινητικότητα: κινήσεις προς τα εμπρός, κινήσεις προς τα πίσω ή κυκλικές κινήσεις γύρω από τα νεογνά, καθώς αυτά προσπαθούν να θηλάσουν (Dwyer και Lawrence 1998). Η συχνότητά τους ποικίλλει μεταξύ των διάφορων φυ-

λών προβάτων.

Οι κυκλικές κινήσεις ερμηνεύονται ως προσπάθειες, ιδιαίτερα των άπειρων προβατίνων, να συνεχίσουν την επιμέλεια των νεογέννητων (Sharafeldin και Kandeel 1971). Σημειώνεται ότι τα αρνιά συνήθως ξεκινούν τις προσπάθειες θηλασμού από την κεφαλή των προβατίνων και με "οδηγό" το σώμα τους καταλήγουν στη θηλή (McGlone και Stobart 1986, Vince 1992). Έτσι, αυτές οι κυκλικές κινήσεις μπορούν να θεωρηθούν και ως υποβοήθηση των προβατίνων στα νεογέννητα σε περιπτώσεις αποτυχίας του θηλασμού, δεδομένου ότι με αυτόν τον τρόπο τα αρνιά επιστρέφουν στην κεφαλή των προβατίνων και μπορούν να ξεκινήσουν νέα προσπάθεια θηλασμού (O'Connor και συν. 1992).

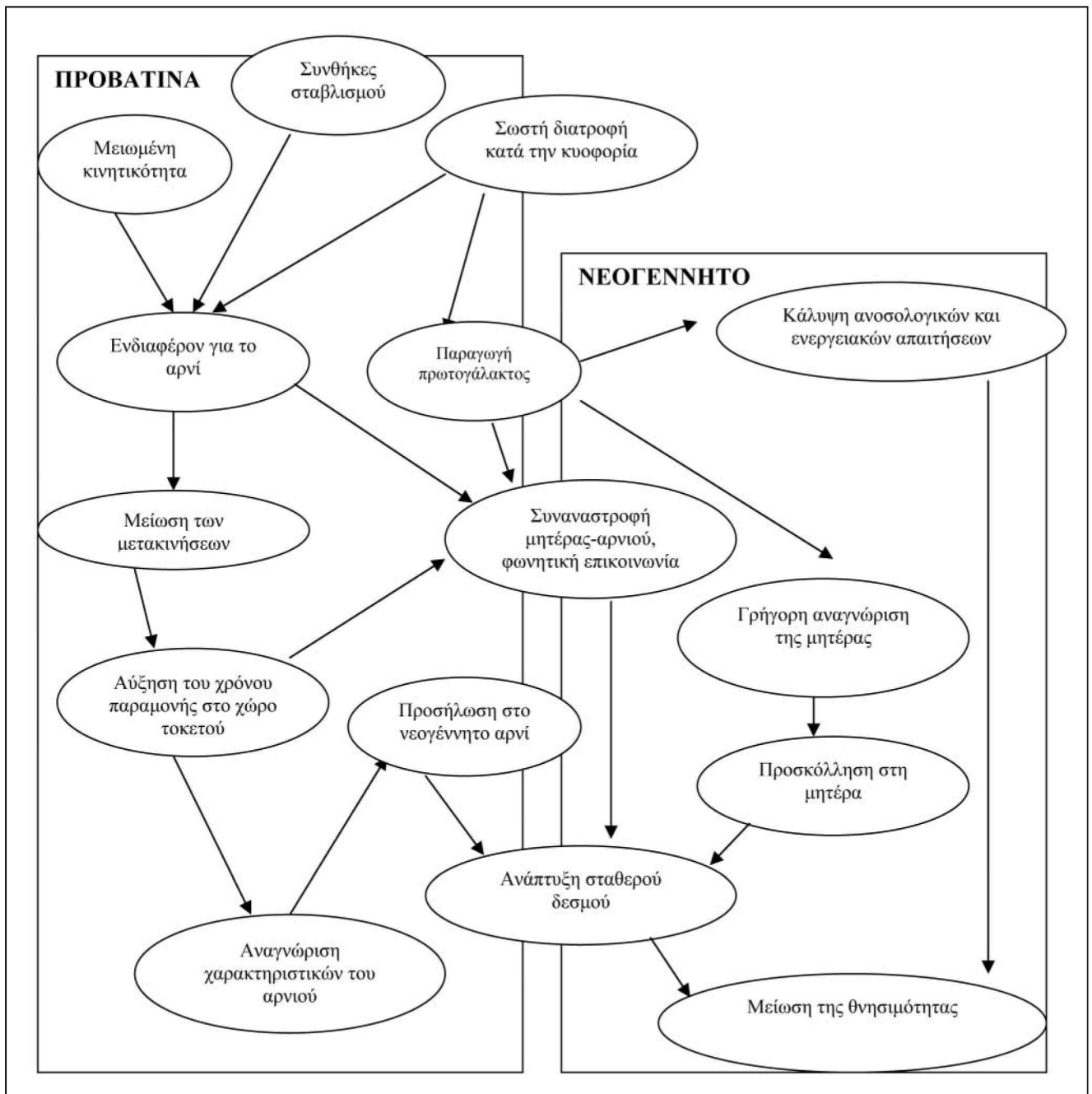
Αντίθετα, οι κινήσεις προς τα εμπρός ή προς τα πίσω θεωρούνται ως εκδηλώσεις αρνητικής συμπεριφοράς. Αυτές δεν σχετίζονται με την περιποίηση των νεογέννητων, αλλά μάλλον τα απομακρύνουν από τη μητέρα τους (Dwyer και Lawrence 1998).

Άλλα πρότυπα συμπεριφοράς κατά τη γαλακτική περίοδο

Τα αρνιά δεν θηλάζουν συνεχώς, αλλά διακόπτουν για κάποια δευτερόλεπτα συνεχίζοντας από την ίδια ή την άλλη πλευρά (Ewbank 1964). Αυτό επαναλαμβάνεται πολλές φορές, έτσι ένα "επεισόδιο θηλασμού" (sucking bout) περιλαμβάνει περισσότερους από έναν επιμέρους θηλασμούς, που απέχουν μεταξύ τους μόνο λίγα δευτερόλεπτα. Έως τη δεύτερη εβδομάδα της ζωής τους, τα αρνιά συνήθως θηλάζουν οποιαδήποτε στιγμή και για όσο χρόνο επιθυμούν (Ewbank και Mason 1967). Στη συνέχεια, όμως, οι προβατίνες απομακρύνονται από τα αρνιά τους σε συγκεκριμένες στιγμές, διακόπτοντας έτσι το θηλασμό.

Σε δίδυμες τοκετομάδες, η έναρξη των επεισοδίων θηλασμού συχνά καθορίζεται από τη μητέρα. Συνήθως μετά την 3η εβδομάδα, οι προβατίνες δεν επιτρέπουν το θηλασμό, παρά μόνον όταν και τα δύο αρνιά είναι παρόντα (Hinch 1989, Gordon & Siegmann 1991). Αντίθετα σε μονόδυμες τοκετομάδες, η έναρξη των επεισοδίων θηλασμού καθορίζεται συνήθως από τα ίδια τα αρνιά. Στα αρχικά στάδια της γαλακτικής περιόδου τα επεισόδια θηλασμού συνήθως τερματίζονται, καθώς η μητέρα κινείται εμπρός ή πίσω.

Μετά την 6η εβδομάδα, παρατηρείται σημαντική αύξηση της συχνότητας τερματισμού των επεισοδίων θηλασμού από τα ίδια τα αρνιά, προφανώς λόγω μείωσης της διαθέσιμης ποσότητας γάλακτος και των αυξημένων αναγκών των αρνιών, τα οποία πλέον καταναλώνουν και ποσότητες στερεάς τροφής (Hinch 1989). Επιπλέον, από την ηλικία αυτή τα περισσότερα αρνιά



Εικόνα 1. Αλληλεπιδράσεις συμπεριφοράς και περιβάλλοντος στην επιβίωση των νεογέννητων αρνιών (τροποποιημένο από Nowak 1996)

προοδευτικά απομακρύνονται από τη μητέρα τους (Ewbank και Mason 1967), εξαρτώμενα πλέον λιγότερο από αυτήν για τη διατροφή τους.

Σε μονόδυμα αρνιά φυλής Merinos, οι Gordon και Siegmann (1991) παρατήρησαν ότι τα αρνιά θήλαζαν και από τους δύο μαστικούς αδένες, εναλλάσσοντάς τους κάθε 10 s έως 20 s. Η συχνότητα των θηλασμών μειωνόταν σταδιακά από 36 επεισόδια θηλασμού καθημερινά τις πρώτες δύο εβδομάδες σε 14 επεισόδια καθημερινά μετά την 6η εβδομάδα. Κατά τη διάρκεια

της νύχτας παρατηρήθηκαν λιγότερα επεισόδια θηλασμού (1,2 και 0,5, αντίστοιχα) απ' ό,τι κατά τη διάρκεια της ημέρας (1,7 και 0,6, αντίστοιχα). Ανάλογα μειώθηκε και η διάρκεια των επεισοδίων θηλασμού: από 41 s στην αρχή της γαλακτικής περιόδου σε 12 s στο τέλος της. Ανάλογα αποτελέσματα σε άλλες φυλές αναφέρθηκαν από τους Ewbank και Mason (1967), τους Hess και συν. (1974) και τον Hinch (1989). Προφανώς, αυτή η μείωση της συχνότητας και της διάρκειας των επεισοδίων θηλασμού παρατηρείται καθώς τα αρ-

Πίνακας 1. Στοιχεία συμπεριφοράς αρνιών σε τοκετοομάδες διαφόρου μεγέθους (Hinch 1989).

Ηθολογική παράμετρος	Μονόδυμα	Δίδυμα	Τρίδυμα
Συχνότητα θηλασμού (επεισόδια / h)	0.32	0.40	0.44
Μέση διάρκεια επεισοδίων θηλασμού (s)	13.1	11.5	10.2
Αναλογία (%) επεισοδίων θηλασμού, η έναρξη των οποίων καθορίστηκε από τα αρνιά	94.7	88.3	91.2
Αναλογία (%) επεισοδίων θηλασμού, ο τερματισμός των οποίων καθορίστηκε από τα αρνιά	3.6	6.1	8.9
Συχνότητα αποτυχημένων προσπαθειών θηλασμού (απόπειρες / h)	0.09	0.11	0.30

νιά προοδευτικά αυξάνουν την κατανάλωση στερεάς τροφής (Rattray 1992, Haenlein 2001), ενώ ταυτόχρονα μειώνεται και η ποσότητα του διαθέσιμου γάλακτος (Haenlein 2001, Haenlein και Abdellatif 2004). Τα ευρήματα αυτά βρίσκονται σε συμφωνία με τις παρατηρήσεις σχετικά με τον καθορισμό της λήξης των επεισοδίων θηλασμού από τα ίδια τα αρνιά, όπως αναφέρθηκε παραπάνω.

Όσον αφορά στη συχνότητα θηλασμού σε πολύδυμα αρνιά, τα στοιχεία είναι αντιφατικά. Αφενός, ο Ewbank (1964) και ο Hinch (1989) ανέφεραν ότι σε δίδυμα ή τρίδυμα αρνιά, η συχνότητα των επεισοδίων θηλασμών αυξανόταν με το μέγεθος της τοκετοομάδας, αλλά η διάρκεια θηλασμού τους ήταν μικρότερη από αυτή των μονόδυμων αρνιών (Πίνακας 1). Αφετέρου, οι Hess και συν. (1974) ανέφεραν ότι τρίδυμα αρνιά θήλαζαν λιγότερο συχνά και για μικρότερη διάρκεια από δίδυμα ή μονόδυμα.

Η συχνότητα θηλασμού επηρεάζεται σημαντικά από τη φυλή των προβατινών (Dwyer και Lawrence 1999). Σε προβατίνες φυλής Suffolk έγιναν περισσότερες προσπάθειες θηλασμού απ' ότι σε προβατίνες φυλής Scottish-Blackface, ακόμη και όταν αυτές γέννησαν αρνιά μετά από μεταφορά εμβρύων (δηλαδή από προβατίνες άλλης φυλής). Αρνιά πρωτότοκων προβατινών θήλαζαν πιο συχνά απ' ότι αρνιά πολύτοκων ζώων (Dwyer 2003). Το βάρος των αρνιών πιθανώς να αποτελεί παράγοντα που σχετίζεται με τη συχνότητα του θηλασμού: τα ελαφρύτερα αρνιά θήλαζαν πιο συχνά (Ewbank και Mason 1967, Slee και Springbett 1986). Τέλος, η σταδιακή μείωση της ποσότητας του γάλακτος κατά την εξέλιξη της γαλακτικής περιόδου, οδηγεί και σε μείωση της συχνότητας και της διάρκειας του θηλασμού (Hinch 1989).

Όσον αφορά στην προτίμηση για θηλασμό ενός συγκεκριμένου μαστικού αδένου, οι Hess και συν. (1974) δεν κατέγραψαν καμία ιδιαίτερη προτίμηση κατά τη διάρκεια των ερευνών τους. Αντίθετα, ο Ewbank (1964) ανέφερε ότι από το μέσον της γαλακτικής περιόδου, η πλειονότητα των δίδυμων αρνιών εκδήλωνε σταθερή προτίμηση σε συγκεκριμένο μαστικό αδένου. Όμως, σε επόμενη μελέτη (Ewbank 1967), ανέφερε ότι σε περι-

πτωση απομάκρυνσης ενός από τα δίδυμα αρνιά από τη μητέρα του, το δεύτερο αρνί δεν έδειχνε πλέον προτίμηση σε συγκεκριμένο αδένου.

ΝΕΥΡΟ-ΕΝΔΟΚΡΙΝΙΚΗ ΡΥΘΜΙΣΗ ΤΗΣ ΜΗΤΡΙΚΗΣ ΣΥΜΠΕΡΙΦΟΡΑΣ

Στις προβατίνες δύο κύριοι παράγοντες δρουν ενεργικά για την εκδήλωση της μητρικής συμπεριφοράς: α) η οιστραδιόλη και β) ο ερεθισμός του τραχήλου και του κόλπου κατά τον τοκετό (Poindron και συν. 1988, Broad και συν. 1999, Dwyer και συν. 2004).

Η έκκριση της οιστραδιόλης αυξάνεται στο τέλος της εγκυμοσύνης, με τη μεγαλύτερη συγκέντρωσή της 24 h πριν από τον τοκετό. Η δίοδος του εμβρύου από τη γεννητική οδό προκαλεί τον ερεθισμό του τραχήλου και του κόλπου και τη συνακόλουθη έκλυση ωκυτοκίνης (αντανακλαστικό του Ferguson). Η ωκυτοκίνη ενισχύει τις συσπάσεις της μήτρας, καθώς και την περαιτέρω σύνθεσή της στον υποθάλαμο, οπότε με τη σειρά της ενεργοποιεί τη μητρική συμπεριφορά.

Αυτοί οι δύο παράγοντες, εφόσον δρουν χωριστά, δεν προκαλούν το συνεργικό αποτέλεσμα, όπως αποδείχθηκε σε προσπάθειες για την εκδήλωση της μητρικής συμπεριφοράς σε μη έγκυες προβατίνες (Poindron και συν. 1989, Kendrick και Keverne 1991, Kendrick και συν. 1991α). Όμως, η συνεργική δράση τους προκαλεί πάντα άμεση εκδήλωση της μητρικής συμπεριφοράς. Η αυξημένη συγκέντρωση οιστραδιόλης πριν από τον τοκετό προετοιμάζει το νευρικό σύστημα για τη σύνθεση ωκυτοκίνης και των υποδοχέων της, μετά τον ερεθισμό του τραχήλου και του κόλπου. Η ακριβής επίδραση της οιστραδιόλης στο κεντρικό νευρικό σύστημα δεν έχει εξακριβωθεί, αν και οι Dwyer και συν. (2004) ανέφεραν ότι η οιστραδιόλη μάλλον ρύθμιζε τα ιδιαίτερα ατομικά χαρακτηριστικά μητρικής συμπεριφοράς σε κάθε προβατίνα.

Σε έρυνες στους νευρώνες με υποδοχείς οιστρογόνων, παρατηρήθηκε αυξημένη λειτουργικότητά τους λίγες ημέρες πριν από τον τοκετό, ειδικότερα δε στους πυρήνες του υποθαλάμου (παρακοιλιακός πυρήνας, υπεροπτικός πυρήνας, μέσος αμυγδαλοειδής πυρήνας), που σχετίζονται με τη σύνθεση και την έκκριση ωκυ-

τοκίνης (Poindron 2005). Όμως, σε πρωτότοκες (δηλαδή άπειρες προβατίνες), οι Meurisse και συν. (2005) βρήκαν ότι η λειτουργία αυτών των υποδοχέων στις ίδιες εγκεφαλικές δομές ήταν σχετικά μειωμένη.

Η ενδοεγκεφαλική έγχυση ωκυτοκίνης είχε ως αποτέλεσμα την έναρξη μητρικής συμπεριφοράς, συμπεριλαμβανομένης της παραγωγής ήχων χαμηλής έντασης, υποδηλώνοντας ότι η φωνητική αυτή μητρική συμπεριφορά ρυθμίζεται από την ωκυτοκίνη. Επιπλέον, η εμφάνιση των ήχων χαμηλής έντασης σε σχέση με το χρόνο συμβαδίζει με τις αλλαγές της συγκέντρωσης της ωκυτοκίνης στο εγκεφαλονωτιαίο υγρό κατά τη διάρκεια της περιτοκιαίας περιόδου (Kendrick και Keverne 1991).

Εκτός όμως από αυτούς τους δύο, και άλλοι κεντρικοί και περιφερικοί παράγοντες συμμετέχουν στην ενεργοποίηση της μητρικής συμπεριφοράς κατά τον τοκετό. Για παράδειγμα, η μείωση της συγκέντρωσης προγεστερόνης στο αίμα διευκολύνει την επίδραση του ερεθισμού του τραχήλου και του κόλπου (Kendrick και Keverne 1991). Επιπλέον, οι Keverne και Kendrick (1991) ανέφεραν ότι οι χαμηλής έντασης ήχοι σε προβατίνες που είχαν γεννήσει, ενεργοποιούνταν από τη χορήγηση οπιοειδών, ενώ επιπλέον οι Caba και συν. (1995) βρήκαν ότι η χορήγηση ανταγωνιστών των οπιοειδών (για παράδειγμα ναλτρεξόνης) μπορούσε να τους ελαττώσει. Σε αντίθεση με τα παραπάνω, αν και η συγκέντρωση της προλακτίνης αυξάνεται τις τελευταίες τέσσερις εβδομάδες πριν τον τοκετό και παραμένει υψηλή κατά τη διάρκεια της γαλουχίας, η ορμόνη αυτή δεν φαίνεται να συμμετέχει σημαντικά στην εκδήλωση της μητρικής συμπεριφοράς στις προβατίνες (Poindron και συν. 1980, Kendrick και συν. 1997, Poindron 2005).

Υπό την επίδραση όλων αυτών των παραγόντων, πιθανόν δε και άλλων που δεν έχουν ακόμη αναγνωριστεί, η πρώτη εκδήλωση μητρικής συμπεριφοράς παρουσιάζεται 3 h έως 4 h πριν από τον τοκετό, κορυφώνεται δε αμέσως μετά από αυτόν. Όμως, η διατήρηση αυτής της συμπεριφοράς εξαρτάται από την ενσχόληση της μητέρας με τα νεογένητα.

Σε προβατίνες, στις οποίες δεν επιτράπηκε η επαφή με τα νεογένητά τους, η μητρική συμπεριφορά μειώθηκε ραγδαία (Alexander και συν. 1983). Ακόμη και 24 h μετά τον τοκετό οι περισσότερες από αυτές (>75%) δεν μπόρεσαν να επιδείξουν μητρική φροντίδα, ακόμη και όταν ήρθαν πάλι σε επαφή με τα νεογένητά τους (Smith και συν. 1966, Levy και συν. 1991, Poindron και συν. 1993). Αυτή θεωρείται ως "κρίσιμη" περίοδος για την ανάπτυξη δεσμού μεταξύ μητέρων και νεογέννητων, καθώς, εάν ο αποχωρισμός λάβει χώρα 24 h μετά τον τοκετό, οι περισσότερες προβατί-

νες αναγνωρίζουν τα νεογένητά τους και τα αποδέχονται μόλις επιστρέψουν σε αυτές (Poindron και Le Neindre 1980). Αυτή ακριβώς η εμπειρία που αποκομίζουν οι προβατίνες από την πρώτη συναναστροφή τους με τα νεογένητα, είναι απολύτως απαραίτητη για την εδραίωση του μεταξύ τους δεσμού.

Σε αυτήν την "κρίσιμη" περίοδο η ρύθμιση της μητρικής συμπεριφοράς μεταβάλλεται και από νευρο-ενδοκρινική γίνεται νευρο-αισθητηριακή, καθώς αρχίζει η επίδραση των οσφρητικών δεδομένων (Hernez και συν. 2002). Με την πάροδο 60 min έως 120 min από τον τοκετό και την πρώτη επαφή τους με τα νεογένητα, οι προβατίνες απομνημονεύουν πλέον τα ιδιαίτερα οσφρητικά χαρακτηριστικά των αρνιών τους και έτσι τα αναγνωρίζουν, τα αποδέχονται και πλέον επιμελούνται μόνον αυτά (Poindron και Le Neindre 1980). Η απομνημόνευση των οσφρητικών χαρακτηριστικών ελέγχεται μέσω της παραγωγής ορισμένων νευροδιαβιβαστών. Κατά τον τοκετό, νοραδρεναλίνη, ακετυλοχολίνη και ωκυτοκίνη εκκρίνονται στους οσφρητικούς βολβούς των προβατίνων, συμμετέχοντας στην απομνημόνευση της χαρακτηριστικής οσμής των νεογέννητων (Pissonnier και συν. 1985, Kendrick 2000).

Σε νεότερες μελέτες βρέθηκε ότι η απομνημόνευση αυτή αφορά και σε οπτικά και σε ακουστικά ερεθίσματα από τα αρνιά, ήδη 6 h μετά τον τοκετό (Keller και συν. 2003, Poindron και συν. 2003). Όμως, διαδικασία απομνημόνευσης μέσω νευροδιαβιβαστών δεν έχει ακόμη αναφερθεί στο σύστημα της όρασης και της ακοής (Poindron 2005).

Όπως κατ' επανάληψη αναφέρθηκε παραπάνω, η μητρική συμπεριφορά, και ιδιαίτερα ο βαθμός εκδήλωσής της, επηρεάζεται από την εμπειρία των προβατίνων. Σε πολύτοκες προβατίνες βρέθηκε ότι ο αριθμός των υποδοχέων οιστρογόνων και ωκυτοκίνης στους πυρήνες του υποθαλάμου ήταν σημαντικά μεγαλύτερος απ' ότι σε άπειρες προβατίνες (Broad και συν. 1999, Meurisse και συν. 2005). Έτσι, πιθανώς να εξηγείται η ανεπαρκής μητρική συμπεριφορά των πρωτότοκων, άπειρων προβατίνων, καθώς και η καθυστέρηση στην εκδήλωσή της. Επιπλέον, έχει αναφερθεί ότι στους οσφρητικούς βολβούς πολύτοκων προβατίνων παρατηρείται εντονότερη απελευθέρωση νευροδιαβιβαστών, καθώς και μεγαλύτερη ευαισθητοποίηση στην ωκυτοκίνη (Levy και συν. 1993, Levy και συν. 1995β). Αυτή η διαφορά ίσως συμβάλλει περαιτέρω στις παρατηρούμενες διαφορές μεταξύ πρωτότοκων - πολύτοκων ζώων.

ΚΑΤΑΛΗΚΤΙΚΑ ΣΧΟΛΙΑ

Η ανάπτυξη ενός σταθερού και αποκλειστικού δεσμού μεταξύ της προβατίνας και του(ων) νεογέννη-

του(ων) αρνιού(ών) προσέλυσε το ενδιαφέρον των ερευνητών ήδη πριν από 50 χρόνια (Sojetado 1952, Munro 1956). Οι αρχικές μελέτες περιορίζονταν μόνο στην καταγραφή και περιγραφή των συμπεριφορών. Σε μετέπειτα έρευνες αναλύθηκαν οι μηχανισμοί που καθόριζαν την εκδήλωση του δεσμού αυτού και διερευνήθηκαν οι παράγοντες που μπορεί να τους επηρέαζαν (Keverne & Kendrick 1994, Kendrick και συν. 1997, Dwyer & Lawrence 1998).

Οι προσπάθειες κατανόησης της μητρικής και της νεογνικής συμπεριφοράς των προβάτων συνέβαλαν στην ανάπτυξη και καθιέρωση διαχειριστικών παρεμβάσεων, οι οποίες οδήγησαν σε μείωση της νεογνικής θνησιμότητας (Henderson 2000, Nowak και Poindron 2006), σε αύξηση των αποδόσεων σε κρέας (Kaasschietter και συν. 1992, Boyazoglu και Morand-Fehr 2001), σε βελτίωση της ευζωίας (Winter 2000) και σε διατήρηση της υγείας (Fitzpatrick και συν. 2006) των προβάτων.

Όμως, οι περισσότερες ερευνητικές μελέτες στη συμπεριφορά των προβάτων έχουν πραγματοποιηθεί σε φυλές προβάτων κρεοπαραγωγικής κατεύθυνσης. Η μελέτη της μητρικής συμπεριφοράς και της συμπεριφοράς των νεογέννητων αρνιών σε φυλές γαλακτοπαραγωγικής κατεύθυνσης αποτελεί πεδίο που δεν έχει διερευνηθεί. Γενικώς, όσον αφορά στις προβατίνες γαλακτοπαραγωγικής κατεύθυνσης, οι οποίες είναι ζώα με μεγάλη εξέλιξη και εξημέρωση (Zygoiannis 2006),

πιστεύεται ότι αυτές δεν είναι τόσο καλές μητέρες όσο τα ζώα κρεοπαραγωγικής κατεύθυνσης (Rattray 1992). Όμως, στις γαλακτοπαραγωγές προβατίνες, η υγεία των μαστικών αδένων αποτελεί τον κρισιμότερο παράγοντα για την αυξημένη γαλακτοπαραγωγή.

Η πιθανή μετάδοση μικροβίων στο μαστικό αδένά κατά το θηλασμό έχει πιθανολογηθεί (Scott και Jones 1998, Jones και Watkins 2000), αλλά δεν έχει αποδειχθεί. Σε πρόσφατες έρευνες έχει τεκμηριωθεί η σημασία των παθήσεων των θηλών ως παραγόντων προδιάθεσης στη μαστίτιδα (Μανρογιάννη και συν. 2005, Μανρογιάννη και συν. 2006), αλλά δεν έχει μελετηθεί η πιθανή συμβολή της διαδικασίας θηλασμού στην ανάπτυξη αλλοιώσεων στις θηλές (π.χ. τραυματισμών ως αποτέλεσμα δαγκωμάτων από τα αρνιά). Σε παλαιότερες έρευνες (Kirk και συν. 1980, Fthenakis και Jones 1990, Keisler και συν. 1992), διατυπώθηκε η υπόθεση της πιθανής επίδρασης της μαστίτιδας στη συμπεριφορά θηλασμού των αρνιών, αλλά η υπόθεση δεν έχει ακόμη εξετασθεί.

Αυτές οι μελέτες αποτελούν ενδιαφέροντα πεδία έρευνας, τα οποία μπορούν να δώσουν απαντήσεις σε ζητήματα που αφορούν στην υγεία και ευζωία των προβάτων. Ταυτόχρονα, επιβεβαιώνουν τη σημασία της μελέτης της συμπεριφοράς των ζώων ως ένα κατ' εξοχήν κτηνιατρικό πεδίο. □

BIBLIOΓΡΑΦΙΑ - REFERENCES

- Τσακάλωφ Π (1998) Μαιευτική των Κατοικίδιων Θηλαστικών, 2η εκδ. Υπηρεσία Δημοσιευμάτων ΑΠΘ, Θεσσαλονίκη
- Alexander G, Shillito EE (1977) The importance of odour, appearance and voice in maternal recognition of the young in Merino sheep (*Ovis aries*). Appl Anim Ethol, 3:127-135
- Alexander G, Shillito EE (1978) Maternal responses in Merino ewes to artificially coloured lambs. Appl Anim Behav Sci, 4:141-152
- Alexander G, Stevens D (1981) Recognition of washed lambs by Merinos ewes. Appl Anim Ethol, 7:77-86
- Alexander G, Stevens D, Kilgour R, de Langen H, Motterhead BE, Lynch JJ, (1983) Separation of ewes from twin lambs: incidence in several sheep breeds. Appl Anim Ethol, 10:301-317
- Alexander G, Williams D (1966) Teat-seeking activity in lambs during the first hours of life. Anim Behav, 14:166-176
- Arnold G W, Morgan PD (1975) Behaviour of the ewe and lamb at lambing and its relationship to lamb mortality. Appl Anim Ethol, 2:25-46
- Atroshi F, Osterberg S (1979) The behaviour of Finnsheep during and shortly after lambing. Acta Agric Scand, 29:258-162
- Barcham JR (1975) The effect of lack of vision on suckling behaviour of lambs. Appl Anim Ethol, 1:245-250
- Barcham JR (1976) The behaviour of lambs on the first day after birth. Br Vet J, 132:152-162
- Billing AE, Vince M (1987a) Teat-seeking behaviour in newborn lambs. I. Evidence for the influence of maternal skin temperature. Appl Anim Behav Sci, 18:310-313
- Billing AE, Vince M (1987b) Teat-seeking behaviour in newborn lambs. II. Evidence for the influence of the dam's surface texture and degree of surface yield. Appl Anim Behav Sci, 18:315-325
- Booth KK (2006) The significance of the vomeronasal organ for offspring recognition in sheep. Small Rumin Res, 62:39-41
- Booth KK, Katz LS (2000) Role of the vomeronasal organ in neonatal offspring recognition in sheep. Biol Reprod, 63:953-958
- Boyazoglu J, Morand-Fehr P (2001) Mediterranean dairy sheep and goat products and their quality. A critical review. Small Rumin Res, 40:1-11
- Broad KD, Levy F, Evans G, Kimura T, Keverne EB, Kendrick KM (1999) Previous maternal experience potentiates the effect of parturition on oxytocin receptor mRNA expression in the paraventricular nucleus. Eur J Neurosci, 11:3725-3737
- Caba M, Poindron P, Krehbiel D, Levy F, Romeyer A, Venier G (1995) Naltrexone delays the onset of maternal behavior in primiparous parturient ewes. Pharmacol Biochem Behav, 52:743-748
- Cloete SWP, Olivier JJ, Schlotz AJ, ten Hoop JM, Lombard PJA, Franken MC (1998) Ease of birth in relation to pelvic dimensions, litter weight and conformation in sheep. Small Rumin Res, 31:51-60

- Cloete SWP, Scholtz AJ, Gilmour AR, Olivier JJ (2002) Genetic and environmental effects on lambing neonatal behaviour of Dormer and SA Mutton Merino lambs. *Liv Prod Sci*, 78:183-193
- Dwyer CM (2003) Behavioural development in the neonatal lamb: effect of maternal birth-related factors. *Theriogenology*, 59:1027-1050
- Dwyer CM, Calvert SK, Farish M, Donbav J, Pickup HE (2005) Breed, litter and parity effects on placental weight placentome number and consequences for the neonatal behaviour of the lamb. *Theriogenology*, 63:1092-1110
- Dwyer CM, Dingwall WS, Lawrence AB (1999) Physiological correlates of maternal-offspring behaviour in sheep: a factor analysis. *Physiol Behav*, 67:443-454.
- Dwyer CM, Lawrence AB (1998) Variability in the expression of maternal behaviour in primiparous sheep: effects of genotype and litter size. *Appl Anim Behav Sci*, 58:311-330
- Dwyer CM, Lawrence AB (1999) Does the behaviour of the neonate influence the expression of maternal behaviour in sheep? *Behaviour*, 136:367-389
- Dwyer CM, Lawrence AB (2000) Maternal behaviour in domestic sheep (*Ovis Aries*): constancy and change with maternal experience. *Behaviour*, 137:1391-1413
- Dwyer CM, Lawrence AB, Bishop SC (2001) The effects of selection for lean tissue content on maternal and neonatal lamb behaviours in Scottish Blackface sheep. *Anim Sci*, 72:555-571
- Dwyer CM, Lawrence AB, Bishop SC, Lewis M (2003) Ewe-lamb bonding behaviours at birth are affected by maternal undernutrition in pregnancy. *Br J Nutr*, 89:123-136
- Dwyer CM, Lawrence AB, Brown HE, Simm G (1996) Effect of ewe and lamb genotype on gestation length, lambing ease and neonatal behaviour of lambs. *Reprod Fertil Dev*, 8:1123-1129
- Dwyer CM, McLean KA, Dean LA, Chirnside J, Calvert SK, Lawrence AB (1998) Vocalisations between mother and young in sheep: effects of breed and maternal experience. *Appl Anim Behav Sci*, 58:105-119
- Ewbank R (1964) Observation on the suckling habits of twin lambs. *Anim Behav*, 12:34-37
- Ewbank R (1967) Nursing and suckling behaviour amongst Clun Forest ewe-lambs. *Anim Behav*, 15:251-258
- Ewbank R, Mason AC (1967) A note on the suckling behaviour of the twin lambs reared as single. *Anim Prod*, 9:417-420
- Fahmy MH, Roberts S, Castonguay F (1997) Ewe lamb behaviour at parturition in prolific and non-prolific sheep. *Can J Anim Sci*, 77:9-15
- Ferreira G, Gervais R, Durkin TP, Levy F (1999) Postacquisition scopolamine treatments reveal the time course for the formation of lamb odor recognition memory in parturient ewes. *Behav Neurosci*, 113:136-142
- Ferreira G, Terrazas A, Poindron P, Nowak R, Orgeur P, Levy F (2000) Learning of olfactory cues is not necessary for early lamb recognition by the mother. *Physiol Behav*, 69:405-412
- Fitzpatrick J, Scott M, Nolan A (2006) Assessment of pain and welfare in sheep. *Small Rumin Res*, 62:55-61
- Fthenakis GC, Jones JET (1990) The effect of experimentally induced subclinical mastitis on milk yield of ewes and on the growth of lambs. *Br Vet J*, 146:43-49
- George JM (1969) Variation in the time of parturition of Merino and Dorset Horn ewes. *J Agric Sci (Camb)*, 73:295-299.
- Gonyou HW, Stookey JM (1983) Use of lambing cubicles and the behaviour of ewes at parturition. *J Anim Sci*, 56:787-791
- Gonyou HW, Stookey JM (1987) Maternal and neonatal behaviour. *Vet Clin NA - Food Anim Pract*, 3:231-249
- Gonzalez SG, Goddard PJ (1998) The provision of supplementary colostrum to newborn lambs: effects on post natal lamb and ewe behaviour. *Appl Anim Behav Sci*, 61:41-50
- Gordon K, Siegmund M (1991) Suckling behavior of ewes in early lactation. *Physiol Behav*, 50:1079-1081
- Goursaud AP, Nowak R (1999) Colostrum mediates the development of mother preference by newborn lambs. *Physiol Behav*, 67:49-56
- Haughey KG (1991) Perinatal lamb mortality-its investigation, causes and control. *J S Afr Vet Assoc*, 62:78-91
- Haenlein GFW (2001) Past, present, and future perspectives of small ruminant dairy research. *J Dairy Sci*, 84:2097-2115
- Haenlein GFW, Abdellatif MA (2004) Trends in small ruminant husbandry and nutrition and specific reference to Egypt. *Small Rumin Res*, 51:185-200
- Henderson DC (2000) Neonatal conditions. In: *Diseases of Sheep*, 3rd edn. Blackwell, Oxford, 58-65
- Hernez H, Scerfin N, Terrazas AM, Marnet PG, Kann G, Delgadoillo JA, Poindron P (2002) Maternal olfaction differentially modulates oxytocin and prolactin release during suckling in goats. *Horm Behav*, 42:232-244
- Hess CE, Graves HB, Wilson LL (1974) Individual preweaning suckling behavior of single, twin and triplet lambs. *J Anim Sci*, 38:1313-1318
- Hinch GN (1989) The suckling behaviour of triplet, twin and single lambs at pasture. *Appl Anim Behav Sci*, 22:39-48
- Holmes RJ (1976) Relationship of parturient behaviour to reproductive efficiency of Finn Sheep. *Proc NZ Soc Anim Prod*, 36:253-257
- Jones JET, Watkins GH (2000) Mastitis and contagious agalactia. In: *Diseases of Sheep*, 3rd edn. Blackwell, Oxford, 75-80
- Kaasschieter GA, Dejong R, Schiere JB, Zwart D (1992) Towards a sustainable livestock production in developing countries and the importance of animal health strategy therein. *Vet Q*, 14:66-75
- Keisler DH, Andrews ML, Moffatt RJ (1992) Subclinical mastitis and its effect on lamb performance. *J Anim Sci*, 70:1677-1681
- Keller M, Meurisse M, Poindron P, Nowak R, Ferreira G, Shayit M, Levy F (2003) Maternal experience influences the establishment of visual/auditory, but not olfactory recognition of the newborn lamb by ewes at parturition. *Dev Psychobiol*, 43:167-176
- Kendrick KM (2000) Oxytocin, motherhood and bonding. *Exp Physiol*, 85:111-124
- Kendrick KM, Da Costa APC, Broad KD, Ohkura S, Guevara R, Levy F, Keverne EB (1997) Neural control of maternal behaviour and olfactory recognition of offspring. *Brain Res Bull*, 44:383-395
- Kendrick KM, Keverne EB (1991) Importance of progesterone and estrogen priming for the induction of maternal behavior by vaginocervical stimulation in sheep: effects of maternal experience. *Physiol Behav*, 49:745-750
- Kendrick KM, Keverne EB, Hinton MR, Goode JA (1991a) Cerebrospinal fluid and plasma concentrations of oxytocin and vasopressin during parturition and vaginocervical stimulation in the sheep. *Brain Res Bull*, 26:803-807.
- Kendrick KM, Levy F, Keverne EB (1991b) Importance of vaginocervical stimulation for the formation of maternal bonding in primiparus and multiparous parturient ewes. *Physiol Behav* 50:595-600
- Keverne EB (1999) The vomeronasal organ. *Science*, 286:716-720
- Keverne EB, Kendrick KM (1991) Morphine and corticotrophin-releasing factor potentiate maternal acceptance in multiparous

- ewes after vaginocervical stimulation. *Brain Res*, 540:55-62
- Keverne EB, Kendrick KM (1994). Maternal behaviour in sheep and its neuroendocrine regulation. *Acta Paediatr* 397 Suppl:47-56
- Kirk JH, Huffman EM, Anderson BC (1980) Mastitis and udder abnormalities as related to neonatal lamb mortality in shed-lambing ewes. *J Anim Sci*, 50:610-616
- Kuchel RC, Lindsay DR (1999) Maternal behaviour and the survival of lambs in superfine wool sheep. *Reprod Fertil Dev*, 11:391-394
- Le Neindre P (1989) Influence of cattle rearing conditions and breed on social relationship of mother and young. *Appl Anim Behav Sci*, 23:117-127
- Levy F, Gervais R, Kindermann U, Litterio M, Poindron P, Porter R (1991) Effects of early post-partum separation on maintenance of maternal responsiveness and selectivity in parurient ewes. *Appl Anim Behav Sci*, 31:101-110
- Levy F, Guevara-Guzman R, Hinton MR, Kendrick KM, Keverne EB (1993) Effects of parturition and maternal experience on noradrenaline and acetylcholine release in the olfactory bulb of sheep. *Behav Neurosci*, 107:662-668
- Levy F, Keller M, Poindron P (2004) Olfactory regulation of maternal behavior in mammals. *Horm Behav*, 46:284-302
- Levy F, Kendrick KM, Goode JA, Guevara-Guzman R, Keverne EB (1995β) Oxytocin and vasopressin release in the olfactory bulb of parturient ewes: changes with maternal experience and effects on acetylcholine, gamma-aminobutyric acid, glutamate and noradrenaline release. *Brain Res*, 669:197-206
- Levy F, Kendrick KM, Keverne EB, Piketty V, Poindron P (1992) Intracerebral oxytocin is important for the onset of maternal behaviour in inexperienced ewes delivered under peridural anesthesia. *Behav Neurosci*. 106:427-432
- Levy F, Locatelli A, Piketty V, Tillet Y, Poindron P (1995α) Involvement of the main but not the accessory olfactory system in maternal behavior of primiparous and multiparous ewes. *Physiol Behav*, 57:97-104
- Levy F, Poindron P (1987) The importance of amniotic fluids for the establishment of maternal behaviour in experienced and inexperienced ewes. *Anim Behav*, 35:1188-1192
- Levy F, Poindron P, Le Neindre P (1983) Attraction and repulsion by amniotic fluids and their olfactory control in the ewe around parturition. *Physiol Behav*, 31:687-692
- McGlone JJ, Stobart RH (1986) A quantitative ethogram of behavior of yearling ewes during two hours post-parturition. *Appl Anim Behav Sci*, 16:157-164
- Mavrogiani VS, Cripps PJ, Papaioannou N, Taitzoglou I, Fthenakis GC (2006) Teat disorders predispose ewes to clinical mastitis after challenge with *Mannheimia haemolytica*. *Vet Res*, 37:89-105
- Mavrogiani VS, Fthenakis GC, Brooks H, Papaioannou N, Cripps PJ, Taitzoglou I, Brellou G, Saratsis P (2005) The effects of inoculation of *Mannheimia haemolytica* into the teat of lactating ewes. *Vet Res*, 36:13-25
- Menzies PI (1997) Reproductive health management programs. In: *Current Therapy in Large Animal Theriogenology*. Saunders, Philadelphia, 643-649
- Meunier-Salaun MC, Gort F, Prunier A, Schouten WPG (1991) Behavioural patterns and progesterone, cortisol and prolactin levels around parturition in European (Large-White) and Chinese (Meishan) sows. *Appl Anim Behav Sci*, 31:43-59
- Meurisse M, Gonzalez A, Delsol G, Caba M, Levy F, Poindron P (2005) Estradiol receptor-alpha expression in hypothalamic and limbic regions of ewes is influenced by physiological state and maternal experience. *Horm Behav*, 48:34-43
- Munro J (1956). Observation on the suckling behaviour of young lambs. *Br J Anim Behav*, 4:34-36
- Napolitano F, Annicchiarico G, Caroprese M, De Rosa G, Taibi L, Sevi A (2003) Lambs prevented from suckling their mothers display behavioural, immune and endocrine disturbances. *Physiol Behav*, 78:81-89
- Noakes DE (2001) Pregnancy and its diagnosis. In: *Arthurs' Veterinary Reproduction and Obstetrics*, 8th edn. Saunders, Edinburgh, 69-118
- Nowak R (1990) Mother and sibling discrimination at a distance by three- to seven-day-old lambs. *Dev Psychobiol*, 23:285-295
- Nowak R (1995) Lambs' attachment to their mother: importance of the first sucking bouts. *Appl Anim Behav Sci*, 44:257-283
- Nowak R (1996) Neonatal survival: contribution from behavioural studies in sheep. *Appl Anim Behav Sci*, 49:61-72
- Nowak R, Breton G, Mellot E (2001) CCK and development of mother preference in sheep: a neonatal time course study. *Peptides*, 22:1309-1316
- Nowak RF, Lindsay DR (1992) Discrimination of Merino ewes by their newborn lambs: important for survival? *Appl Anim Behav Sci*, 34:61-74
- Nowak R, Murphy TM, Lindsay DR, Alster P, Andersson R, Uvnas-Moberg K (1997) Development of a preferential relationship with the mother by the newborn lamb: importance of the sucking activity. *Physiol Behav*, 62:681-688
- Nowak R, Poindron P (2006) From birth to colostrum: early steps leading to lamb survival. *Reprod Nutr Dev*, 46:431-446
- Nowak R, Porter RH, Levy F, Orgeur P, Schaal B (2000) Role of mother-young interactions in the survival of offspring in domestic mammals. *Rev Reprod*, 5:153-163
- O'Connor CE, Lawrence AB, Woodgush DGM (1992) Influence of litter size and parity on maternal behaviour at parturition in Scottish Blackface sheep. *Appl Anim Behav Sci*, 33:345-355
- Orihuela A, Suarez E, Vazquez R (2004) Effect of restricting suckling on the social bond between ewes and their 10-week-old lambs. *Liv Prod Sci*, 87:259-264
- Owens JL, Bindon BM, Edey TN, Piper LR (1985) Behaviour at parturition and lamb survival of Booroola Merino sheep. *Liv Prod Sci*, 13:359-372
- Pissonnier D, Thiery JC, Fabre-Nys C, Poindron P, Keverne EB (1985) The importance of olfactory bulb noradrenalin for maternal recognition in sheep. *Physiol Behav*, 35:361-362
- Poindron P (2005) Mechanisms of activation of maternal behaviour in mammals. *Reprod Nutr Dev*, 45:341-351
- Poindron P, Gilling G, Hernandez H, Serafin N, Terrazas A (2003). Early recognition of newborn goat kids by their mother: I. Non-olfactory discrimination. *Dev Psychobiol*, 43:82-89
- Poindron P, Le Neindre P (1980) Endocrine and sensory regulation of maternal behavior in the ewe. *Adv Study Behav*, 11:75-119
- Poindron P, Le Neindre P, Raksanyi I, Trillat G, Orgeur P (1980) Importance of the characteristics of the young in the manifestation and establishment of maternal behaviour in sheep. *Reprod Nutr Dev*, 20:817-826
- Poindron P, Levy F, Krehbiel D (1988) Genital, olfactory, and endocrine interactions in the development of maternal behaviour in the parturient ewe. *Psychoneuroendocrinology*, 13:99-125
- Poindron P, Martin GB, Hooley RD (1979) Effects of lambing induction on the sensitive period for the establishment of maternal behaviour in sheep. *Physiol Behav*, 23:1081-1087
- Poindron P, Nowak R, Levy F, Porter RH, Schaal B (1993)

- Development of exclusive mother-young bonding in sheep and goats. Oxf Rev Reprod Biol, 15:311-364
- Poindron P, Orgeur P, Le Neindre P, Kann G, Raksanyi I (1980) Influence of the blood concentration of prolactin on the length of the sensitive period for the establishing maternal behaviour in sheep at parturition. Hormon Behav, 14:173-177
- Poindron P, Rempel N, Troyer A, Krehbiel D (1989) Genital stimulation facilitates maternal behavior in estrous ewes. Horm Behav, 23:305-316
- Pollard JC (1992) Effects of litter size on the vocal behaviour of ewes. Appl Anim Behav Sci, 34:75-84
- Pollard JC, Shaw KJ, Littlejohn RP (1999) A note on sheltering behaviour by ewes before and after lambing. Appl Anim Behav Sci 61:313-318
- Porter RH, Levy F, Poindron P, Litterio M, Schaal B, Beyer C (1991) Individual olfactory signatures as major determinants of early maternal discrimination in sheep. Dev Psychobiol, 24:151-158
- Ratray PV (1992) Nutrition of the ewe during gestation and lactation. In: Progress in Sheep and Goat Research. CAB International, Wallingford, 85-106
- Romeyer A, Poindron P, Orgeur P (1994) Olfaction mediates the establishment of selective bonding in goats. Physiol Behav, 56:693-700
- Scott MJ, Jones JET (1998). The carriage of *Pasteurella haemolytica* in sheep and its transfer between ewes and lambs in relation to mastitis. J Comp Pathol, 118:359-363
- Searby A, Jouventin P (2003). Mother-lamb acoustic recognition in sheep: a frequency coding. Proc Biol Sci, 270:765-771
- Sharafeldin MA, Kandeel AA (1971) Post-lambing maternal behaviour. J Agric Sci Camb, 77:33-36
- Shillito EE (1972) Vocalisation in sheep. J Physiol, 226:45-46
- Shillito-Walser EE (1978) A comparison of the role of vision and hearing in ewes finding their own lamb. Appl Anim Ethol, 4:71-79
- Shillito-Walser EE, Hague P, Walters E (1981) Vocal recognition of recorded lamb voices by ewes of three breeds of sheep. Behaviour, 78:260-272
- Shillito-Walser EE, Walters E, Ellison J (1984) Observation on vocalization of ewes and lambs in the field. Behaviour, 91:190-203
- Slee J, Springbett A (1986) Early post-natal behaviour in lambs of ten breeds. Appl Anim Behav Sci, 15:229-240
- Smith FV (1965) Instinct and learning in the attachment of lamb ewe. Anim Behav, 13:84-86
- Smith FV, Van-Toller C, Boyes T (1966) The "critical period" in the attachment of lambs and ewes. Anim Behav, 14:120-125
- Sojetoado RM (1952) The growth and habits of lambs. Philippine Agric, 35:572-578
- Terrazas A, Ferreira G, Levy F, Nowak R., Serafin N, Orgeur P, Soto R, Poindron P (1999) Do ewes recognize their lambs within the first day postpartum without the help of olfactory cues? Behav Process, 47:19-29
- Terrazas A, Nowak R, Serafin N, Ferreira G, Levy F, Poindron P (2002) Twenty-four-hour-old lambs rely more on maternal behavior than on the learning of individual characteristics to discriminate between their own and an alien mother. Dev Psychobiol, 40:408-418
- Val-Laillet D, Simon M, Nowak R (2004) A full belly and colostrum: two major determinants of filial love. Dev Psychobiol, 45:163-173
- Vince MA (1984) Teat-seeking or pre-sucking behaviour in newly-born lambs: possible effects of maternal skin temperature. Anim Behav, 32:249-254
- Vince MA (1986) The response of the newly-born Clun Forest lamb to maternal vocalizations. Behaviour, 96:164-170
- Vince MA (1992) The newly born lamb's patterns of movement before, during and after the first sucking bout. Appl Anim Behav Sci, 33:27-33
- Vince MA, Lynch JJ, Motterhead BE, Green GC, Elwin RL (1987) Interactions between normal ewes and newly born lambs deprived of visual, olfactory tactile sensory information. Appl Anim Behav Sci, 19:119-136
- Vince MA, Ward TM, Reader M (1984) Tactile stimulation and teat-seeking behaviour in newly born lambs. Anim Behav, 32:1179-1184
- Weary DM, Fraser D (1995) Calling by domestic piglets: reliable signals of need? Anim Behav, 50:1047-1055
- Winter AC (2000) Sheep welfare: standards and practice. In: Diseases of Sheep, 3rd edn. Blackwell, Oxford, 9-14
- Zygyiannis D (2006) Sheep production in the world and in Greece. Small Rumin Res, 62:143-147