



UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE VETERINARIA

VÍNCULO MADRE-CRÍA EN OVINOS DURANTE LA LACTANCIA: EFECTOS DE LA OFERTA DE FORRAJE DE CAMPO NATURAL DURANTE LA GESTACIÓN Y DEL SEXO DEL CORDERO

por

María Belén LÓPEZ PÉREZ

TESIS DE GRADO presentada como uno
de los requisitos para obtener el título
de Doctor en Ciencias Veterinarias
Orientación: Producción Animal

MODALIDAD: Ensayo Experimental

MONTEVIDEO

URUGUAY

2018

PÁGINA DE APROBACIÓN

Tesis de grado aprobada por:

Presidente de mesa: Livia Pinto

Segundo miembro (Tutor): Aline Freitas de Melo

Tercer miembro: Lorena Lacuesta

Cuarto Miembro (Co-Tutor): Rodolfo Ungerfeld

Fecha:

Autora: María Belén López Pérez

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mi tutora Aline por todo el aprendizaje, las oportunidades, la dedicación y la confianza a mi tesis y mi formación. A mi co-tutor Rodolfo por todo el tiempo dedicado, por los valiosos aportes y las minuciosas correcciones.

A Nacho y Nicolás, el personal de ovinos de la Estación Experimental Bernardo Rosengurt, por la ayuda durante el experimento y por el manejo de la majada durante todo el año. También quiero agradecer a todo el personal de la EEBR, el de ayer y de hoy, y a su director, Carlos, por acompañarme hace tantos años; es la infraestructura donde se realizó este experimento y el lugar donde me encariñé con los ovinos.

A los estudiantes que ayudaron en el trabajo de campo: Dermidio Hernández, Jesús Heras, Julio César Vázquez y especialmente a Camila Crosa, con quien compartimos tantos lindos momentos entre el trabajo de campo y el Departamento de Bioquímica.

A María José por el manejo de las pasturas y por ayudarme a entender el consumo, los requerimientos y los balances nutricionales de los ovinos.

A la Facultad de Veterinaria, por la formación que me brindó, porque en esta casa de estudio crecí y conocí muchas personas maravillosas. Agradezco particularmente al Departamento de Bioquímica y al Programa CIDEK por la oportunidad brindada.

A mis familias, por todo el cariño y el apoyo a lo largo de esta carrera.

A Guido por su apoyo moral, logístico y culinario, y por siempre recordarme que lograría seguir adelante, incluso en la adversidad.

A mis mascotas, Ammy y Zero, por acompañarme en la preparación de tantos parciales y exámenes, por ayudarme a practicar semiología, y por estar conmigo ahora, en la redacción de mi tesis.

A mis amigas entrañables Camila y Victoria, por todos los recuerdos que creamos juntas dentro y fuera del aula, y agradezco especialmente a Florencia, por el camino que recorrimos, me llena de alegría poder alcanzar la meta juntas.

A Marcelo, por ayudarme con la redacción del summary, por todo el afecto, por entenderme y aceptarme, por escucharme una y otra vez, y por creer en mí incluso cuando yo dudaba.

Esta tesis está dedicada a mi madre, Raquel, y a mi padre, Álvaro. En primer lugar les agradezco por todo el amor y todas las oportunidades que me han brindado, por mostrarme la investigación, la academia y sobre todo esta profesión tan hermosa y amplia. En segundo lugar y más concretamente, agradezco lo mucho que aportaron a este proyecto: la participación en el diseño experimental, el abundante trabajo de campo, la ayuda con los análisis estadísticos y la revisión bibliográfica. No hace falta decir que sin ustedes no estaría aquí.

TABLA DE CONTENIDO

PÁGINA DE APROBACIÓN	2
TABLA DE CONTENIDO	4
LISTA DE CUADROS Y FIGURAS	5
RESUMEN	6
SUMMARY	8
1. INTRODUCCIÓN	10
2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA	12
2.1 <i>La producción ovina en Uruguay</i>	12
2.2 <i>Establecimiento del vínculo madre-cría, su evolución y ruptura al destete</i>	13
2.3 <i>Factores que influyen en la respuesta de estrés a la separación madre-cría al destete</i>	15
2.4 <i>Efectos de la subnutrición materna en la madre, la cría y en el vínculo madre-cría</i>	16
2.5 <i>Influencia del sexo de la cría sobre el comportamiento</i>	18
3. HIPÓTESIS GENERAL	21
Hipótesis específicas	21
4. OBJETIVO GENERAL	22
Objetivos específicos	22
5. MATERIALES Y MÉTODOS	23
5.1 <i>Localización, animales, diseño experimental y tratamientos</i>	23
5.2 <i>Registros</i>	26
5.3 <i>Análisis estadísticos</i>	27
6. RESULTADOS	29
6.1 <i>Peso y condición corporal de las madres durante la gestación y el posparto</i>	29
6.2 <i>Volumen de la ubre, producción y calidad de la leche</i>	32
6.3 <i>Escala de comportamiento materno</i>	32
6.4 <i>Peso de los corderos</i>	32
6.5 <i>Prueba de separación maternal corta</i>	33
7. DISCUSIÓN	35
8. CONCLUSIÓN	38
9. BIBLIOGRAFÍA	39

LISTA DE CUADROS Y FIGURAS

CUADRO 1. OFERTAS DE FORRAJE (KG MS/100 KG PV/DÍA) EN TRATAMIENTOS DE OFERTA DE FORRAJE ALTA (OFA) O BAJA (OFB) SEGÚN LOS DÍAS DE GESTACIÓN Y MES.	23
CUADRO 2. DISPONIBILIDAD DE FORRAJE Y ALTURA PROMEDIO (MEDIA ± DESVÍO ESTANDAR) EN LOS TRATAMIENTOS DE OFERTA DE FORRAJE ALTA (OFA) O BAJA (OFB) SEGÚN DÍAS DE GESTACIÓN.	24
CUADRO 3. ESTIMACIÓN DE CONSUMO, ENERGÍA METABOLIZABLE Y PROTEÍNA CRUDA DE LA PASTURA, DE OVEJAS QUE PASTOREARON UNA OFERTA DE FORRAJE DE CAMPO NATURAL ALTA (OFA) O BAJA (OFB) DURANTE LA GESTACIÓN.	25
CUADRO 4. ESTIMACIÓN DE LOS BALANCES ENERGÉTICO Y PROTEICO DE OVEJAS QUE PASTOREARON UNA OFERTA DE FORRAJE DE CAMPO NATURAL ALTA (OFA) O BAJA (OFB) DURANTE LA GESTACIÓN.	26
CUADRO 5. CONCENTRACIONES PLASMÁTICAS DE COLESTEROL, GLUCOSA, PROTEÍNAS TOTALES, ALBÚMINA Y GLOBULINA.....	30
CUADRO 6. VOLUMEN DE LA UBRE A LOS 143 DÍAS DE GESTACIÓN, PRODUCCIÓN DE LECHE Y PROPORCIÓN DE GRASA, LACTOSA Y PROTEÍNA A LOS 91 DÍAS.....	32
CUADRO 7. COMPORTAMIENTOS ESTUDIADOS DURANTE UNA PRUEBA DE SEPARACIÓN MATERNAL CORTA A LOS 91 DÍAS DE EDAD.	34
FIGURA 1. ESQUEMA DE LA ESTRUCTURA DE LA PRUEBA DE SEPARACIÓN MATERNAL CORTA.....	27
FIGURA 2. PESO VIVO (A) Y CONDICIÓN CORPORAL (B) DE OVEJAS GESTANTES QUE PASTOREARON CAMPO NATURAL A UNA ASIGNACIÓN 14 A 20 KG MS/100 KG PV/DÍA (OFA, LÍNEAS NEGRAS) O 6 A 10 KG MS/100 KG PV/DÍA (OFB, LÍNEAS GRISES) DESDE EL DÍA 30 HASTA EL 143.....	29
FIGURA 3. CONCENTRACIONES DE COLESTEROL, GLUCOSA, PROTEÍNA TOTAL, ALBUMINA Y GLOBULINA EN OVEJAS GESTANTES.....	31
FIGURA 4. PESO CORPORAL DE CORDEROS.....	33

RESUMEN

El adecuado establecimiento y mantenimiento del vínculo madre-cría es fundamental para la supervivencia del cordero y para su desarrollo durante la lactancia. La cría ovina en la región está basada en un sistema pastoril con el campo natural como mayor o única fuente de forraje. Éste tiene su mínima producción en invierno, coincidiendo con la gestación de las ovejas. La subnutrición materna afecta el comportamiento materno y del neonato, la producción de leche y desarrollo de los corderos, por lo que la intensidad del vínculo madre-cría puede verse afectada. Por otra parte, la cría macho presenta mayores demandas de nutrientes dada su mayor tasa de crecimiento. Por lo que la subnutrición durante la gestación podría afectar de manera diferencial el comportamiento durante la lactancia de las crías machos y hembras. El objetivo del presente trabajo fue determinar si una oferta de forraje de campo natural baja ofrecida a ovejas gestantes influye sobre el vínculo madre-cría durante la lactancia, y si estos efectos son sexo dependientes. El trabajo se llevó a cabo en la Estación Experimental Bernardo Rosengurtt, Cerro Largo, Uruguay (32 ° LS). Se utilizaron 41 ovejas Corriedale multíparas con gestación simple, las cuales fueron asignadas al azar a dos tratamientos desde el día 30 al 143 de la gestación. Veintidós ovejas (13 gestantes de machos y 9 de hembras) pastorearon una oferta de campo natural de 14-20 kg/MS 100 kg PV/día (grupo OFA) y 19 ovejas (12 gestantes de machos y 7 de hembras) pastorearon a una oferta de 6-10 kg/MS 100 kg PV/día (grupo OFB). A partir del día 100 de gestación, todas las ovejas fueron suplementadas con 300g de afrechillo de arroz. A partir del día 143 de gestación todas las ovejas pastorearon campo natural a una oferta de forraje no restrictiva. Se determinó el peso vivo (PV) y la condición corporal (CC) de las madres a los 30, 100 y 143 días de la gestación, en la misma ocasión se determinó la concentración plasmática de glucosa, colesterol, proteínas totales, albúmina y globulina. Los corderos fueron pesados al nacer y a los 45 y 91 días de edad, en esa oportunidad también se registró el PV y CC de las madres. El volumen de ubre se estimó a los 143 días de gestación; la escala de comportamiento materno se registró a las 12-24 h posparto y la producción y la calidad de leche a los 91 días posparto. Los corderos fueron sometidos a una prueba de separación maternal corta a los 91 días de edad. La prueba consistió en separar al cordero de su madre durante los 30-60 min previos a la prueba y luego introducirlo en el corral de prueba. Durante los primeros 5 min se mantuvo solo al cordero y se registraron el número de vocalizaciones y el tiempo caminando. Pasado ese tiempo, se introdujo a la madre en un corral opuesto, separado del corral del cordero por una malla, y se registraron durante 5 min: número de vocalizaciones, tiempo caminando, número de veces que el cordero cruza la línea (a 80 cm del corral de la madre), tiempo que está dentro del área más cercana a la madre e intentos de reunirse con la madre. El PV y la CC de las madres OFA fueron mayores durante la gestación y el posparto ($P \leq 0,03$). Se encontraron tendencias a que los PV de las madres durante la gestación y el posparto fueran influidos por la interacción tratamiento y sexo ($P = 0,06$) y a que el PV durante la gestación fuera influido por la triple interacción tratamiento, sexo y días ($P = 0,06$). Las ovejas OFA también tuvieron mayores concentraciones de proteínas totales, albúmina y globulina durante la gestación ($P \leq 0,002$), mayor volumen de ubre ($P = 0,009$), mayor producción de leche ($P = 0,02$) y una mayor escala de comportamiento materno ($P = 0,01$). La

concentración de glucosa tendió a ser afectada por la triple interacción tratamiento, sexo y días ($P = 0,07$). El PV promedio de los corderos fue mayor en los hijos de las madres OFA ($P = 0,03$) y se encontró una tendencia a que fuera afectado por la interacción tratamiento y sexo ($P = 0,09$). Los tratamientos nutricionales y el sexo del cordero no influenciaron los comportamientos registrados durante la prueba de separación maternal corta. Se encontró una tendencia ($P = 0,09$) a que las corderas hembras hicieran más intentos de reunirse con sus madres. Se concluyó que el vínculo afectivo de los corderos con sus madres a los 91 días de edad no se afectó por una oferta de forraje baja de campo natural durante la gestación, ni por el sexo del cordero.

SUMMARY

The adequate establishment and development of the ewe-lamb bond is imperative for the survival of the lamb and its development during lactation. In the extensive sheep production systems, the main source of food are native pastures, which has its minimal production during winter, at the same time as the gestation of the ewes. Maternal undernutrition affects ewe-lamb behaviors, the milk production and the body development of the lamb, therefore the intensity of the ewe-lamb bond may be diminished. On the other hand, the male lamb has higher nutrient demands due to its higher growth rate. Thus, the undernutrition during the pregnancy could affect differently the behaviors of male and female lambs during lactation. Therefore, the first aim of this study was to determine if the level of pasture allowance from before conception until late pregnancy affects ewe-lamb behaviours at lambing. In addition, a second aim was to determine if those behaviours differ according to the sex of the lambs. The experiment was performed at the Estación Experimental Bernardo Rosengurtt, Cerro Largo, Uruguay (32 ° LS). Forty-one Corriedale multiparous single-bearing ewes were used. They were randomly assigned to two treatments from day 30 to day 143 of gestation. Twenty two ewes (13 pregnant of males, 9 of females) grazed on native pasture at 14-20kg/DM 100 kg BW/day (HPA Group) and 19 ewes (12 pregnant of males, 7 of females) grazed on 6-10 kg/DM 100 kg BW/day (Group LPA). From day 100 of gestation, all of the ewes were supplemented with 300g of rice bran until weaning. Since day 143 of gestation until weaning, all ewes grazed on a non-restrictive native pasture allowance. Body weight and body condition score (BCS) were recorded at 30, 100 and 143 days of gestation, at the same time, plasmatic concentration of glucose, cholesterol, total proteins, albumin and globulin were determined. The lambs were weighted at birth, and at day 45 and day 91 of age, at the same time, LW and BCS of the mothers were recorded. The udder volume was estimated at 143 days of gestation; the maternal behavior score was registered at 12-24 h post-partum, and the production and quality of the milk were determined at 91 days post-partum. The lambs were subjected to a short-term maternal separation test at 91 days of age. Lambs were separated from their mothers 30-60 min previous to the test and then each lamb was introduced in the testing pen. During the first 5 min the lamb was kept alone in the testing pen and the number of vocalizations and time spent walking were registered. Afterwards, its mother was introduced in an opposite pen, separated by a wire mesh, and during the next 5 min the number of vocalizations, time spent walking, number of times the lamb crosses the line (placed 80 cm from its mother pen), time spent inside the area closer to its mother pen, and number of attempts to reunite with its mother were registered. The BW and BCS of the HPA mothers group were higher during gestation and lactation ($P \leq 0.03$). Some statistical trends were found suggesting that mother's BW during gestation and lactation was influenced by the interaction of treatment and sex ($P = 0.06$), and that BW during gestation was influenced by the triple interaction of treatment, sex and days ($P = 0.06$). The HPA ewes also had higher concentration of total protein, albumin and globulin ($P \leq 0.02$), greater udder volume ($P = 0.009$), greater milk production ($P = 0.002$) and a greater maternal behavior score ($P = 0.01$). Plasmatic concentration of glucose tended to be affected by the triple interaction of treatment, sex and days ($P = 0.007$). The average BW of HPA lambs was greater than those of the LPA group ($P = 0.03$), and a tendency was found towards it being affected by the

interaction treatment and sex ($P = 0.09$). The nutritional treatments and the sex of the lamb did not influence the registered behaviors during the short maternal separation test. A tendency was found ($P = 0.09$) towards female lambs making more attempts to reunite with their mothers than the males. It was concluded that the emotional bond between the lamb and its mother at 91 days of age is not affected by a low native pasture allowance during gestation nor the lamb's sex.

1. INTRODUCCIÓN

La producción ovina en Uruguay se realiza mayoritariamente a base de campo natural, el que tiene su mínima producción y calidad en los meses de invierno (Berretta y col., 1994). Como la encarnera se realiza tradicionalmente en otoño, la mayor parte de la gestación se lleva a cabo durante el invierno (SUL, 2016), siendo entonces frecuente la subnutrición de las ovejas durante su gestación. Esto puede tener consecuencias tanto para las madres como para sus crías, afectando negativamente el bienestar y la productividad de la majada. En condiciones de oferta de campo natural bajas se han observado pérdidas de peso vivo (PV) y de condición corporal (CC) de las ovejas durante la gestación (Freitas-de-Melo y col., 2015) así como pesos bajos de los corderos al nacer (Pérez-Clariget y Abud, 2016). Además, la subnutrición materna también afecta la producción de calostro y de leche materna (Banchemo y col., 2006; Freitas-de-Melo y col., 2017a), así como el reconocimiento madre-cría inmediatamente después del parto (Nowak, 1996). En efecto, las madres pasan menos tiempo lamiendo a sus crías y despliegan una mayor frecuencia de comportamientos agresivos hacia las mismas (Dwyer y col., 2003; Olazábal y col., 2013). Todos estos factores comprometen la supervivencia de los corderos (Dwyer y Lawrence, 2000), lo que puede generar importantes pérdidas productivas y económicas.

La subnutrición materna también puede afectar el desarrollo del vínculo madre-cría durante el crecimiento del cordero. Los corderos nacidos de madres que durante la gestación pastorean campo natural con una oferta de forraje menor se estresan menos al destete artificial (Freitas de Melo y col., 2017b) que los corderos nacidos de madres que pastorean una oferta de forraje mayor. Esto podría deberse a que las ovejas que pastorearon una oferta de forraje baja produjeron menos leche, por lo que sus corderos tienen que complementar su alimentación con forraje más tempranamente, adelantando así su independencia nutricional, y por lo tanto, debilitando el vínculo con su madre (Freitas-de-Melo y col., 2018a).

Por otra parte, la nutrición de las madres durante la gestación puede afectar de manera diferente a las crías de acuerdo a su sexo. Ya en 1972, Trivers planteó el concepto de inversión parental como la energía que invierte una madre o un padre en aumentar la probabilidad de supervivencia de su cría. Posteriormente, Triver y Willard (1973) plantearon la hipótesis de que madres con una buena condición corporal priorizan a sus crías machos, ya que tienen mayor probabilidad de dejar una descendencia más numerosa que las hembras. Sin embargo, en condiciones adversas priorizan a sus hijas, ya que estas tienen mayor probabilidad que los machos de dejar descendencia aunque estén en condiciones desfavorables.

Los corderos machos hijos de ovejas que pastorearon una oferta de forraje baja tardan más en mamar por primera vez que las hembras o los corderos hijos de madres mejor alimentadas (Freitas de Melo y col., 2015). Las modificaciones del comportamiento inducidas por factores deletéreos durante la gestación también pueden estar moduladas por el sexo de la cría. Las ratas con gestación normal prestan más atención a sus crías machos que hembras. Sin embargo, cuando

se estresan en el último tercio de gestación, este comportamiento se inhibe y prestan la misma atención a crías machos y hembras (Power y Moore, 1986). Por otra parte, las ovejas de razas lecheras tienen una mayor producción láctea cuando tienen una cría hembra que cuando esta es macho (Abecia y Palacios, 2017). Considerando que los machos suelen nacer con mayor peso (Ganzabal, 2005; Gardner y col., 2007) y tener mayor tasa de ganancia durante la lactancia (Yilmaz y col., 2007), podrían requerir un mayor aporte nutricional que las hembras por parte de sus madres. Si los machos sufren una mayor restricción alimenticia intrauterina, y a la vez acceden a una menor cantidad de leche en su vida temprana, se podría considerar que su desarrollo fetal y neonatal fuera más afectado por la subnutrición materna que el de las hembras. Esto podría llevar a que los corderos machos busquen complementar la falta de leche alimentándose con una mayor proporción de pasturas antes que las hembras, adelantando así su independencia nutricional, lo que afectaría la intensidad del vínculo de los corderos machos con sus madres.

2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1 *La producción ovina en Uruguay*

La producción ovina en Uruguay forma parte del sector agroexportador y tiene una larga tradición dentro de las cadenas agroindustriales del país. Actualmente existen 6,5 millones de ovinos, de los que 3,5 millones son ovejas de cría (DIEA, 2018). Si bien en los últimos años se ha observado una tendencia a especializar la producción ovina ya sea para carne o lana fina, la raza mayoritaria de Uruguay continúa siendo la Corriedale, raza doble propósito que representa el 42% de la majada nacional (OPYPA, 2011). La producción ovina se distribuye mayoritariamente en el norte del país: el 67 % del total de ovinos se localizan en los departamentos de Salto, Artigas, Paysandú, Tacuarembó, Durazno y Cerro Largo (DIEA, 2018). Las ovejas pastorean sobre los suelos menos fértiles del país ya que han sido desplazadas por otras alternativas productivas. La excepción a este fenómeno es el Departamento de Canelones, única región donde la población de ovinos crece en sistemas más intensivos de producción (DIEA, 2018).

El sistema de producción predominante en Uruguay es pastoreo a cielo abierto sobre campo natural con ovinos y bovinos de carne en forma conjunta (Del Campo y col., 2016). La cría ovina utiliza fundamentalmente el campo natural como fuente de forraje. El campo natural tiene un crecimiento marcadamente estacional; si bien depende del tipo de suelo, la producción y calidad de forraje es máxima en primavera y mínima en invierno (Berretta y col., 1994). Además, presenta importantes variaciones interanuales debidas a la variabilidad del clima, especialmente de la precipitación pluvial (Campal y Casenave, 1967). La oferta de forraje es una herramienta importante en los sistemas pastoriles, ya que relaciona la producción de materia seca (MS) de la pastura de un área determinada con los animales que pastorean sobre ella en un determinado periodo. Es decir, vincula la disponibilidad del forraje o forraje ofrecido con la carga animal.

La mayoría de las razas ovinas tienen reproducción poliéstrica estacional de día corto, es decir, ciclan cuando se está reduciendo la cantidad de horas de luz solar (Hafez, 1952). En Uruguay, la encarnerada se realiza tradicionalmente en otoño para que las pariciones se produzcan a finales del invierno o comienzo de la primavera, de forma que los nacimientos y la lactancia coincidan con la época de mayor producción forrajera y condiciones climáticas favorables para aumentar la probabilidad de supervivencia del cordero. Sin embargo, este manejo también trae como consecuencia que la mayor parte de la gestación coincida con la época de menor producción y calidad de forraje, dada principalmente por una disminución en el contenido de proteína cruda de la pastura. En estas condiciones, las ovejas sometidas a demandas crecientes por el feto en desarrollo no ingieren la cantidad de nutrientes requeridos, utilizando sus reservas corporales (Abud, 2015; Freitas de Melo y col., 2015).

El período más exigente en cuanto a demandas de nutrientes es el último tercio de la gestación, cuando se produce el mayor crecimiento fetal (Koong y col., 1975) y de la glándula mamaria (Banchemo y col., 2006; NRC, 2007). Por ello, tradicionalmente, se recomienda mejorar el plano nutricional de las ovejas

durante el último tercio de la gestación, ya sea aumentando la oferta de forraje de campo natural, moviendo los animales a praderas sembradas o campo mejorado, u ofreciéndoles suplementos alimenticios (SUL, 2016). Esta mejora en el plano nutricional disminuye el riesgo de toxemia de la gestación (Sargison, 2007), aumenta la producción de calostro de las madres, el peso al nacer, y la sobrevivencia de los corderos (Martin y col., 2004). Sin embargo, en muchos de los sistemas extensivos de producción ovina no se realizan manejos para evitar la subnutrición materna durante esta etapa (Freitas de Melo y col., 2018a).

2.2 Establecimiento del vínculo madre-cría, su evolución y ruptura al destete

En ovinos, los cambios fisiológicos que ocurren durante el parto generan un período de receptividad materna, durante el cual se establece el vínculo madre-cría de manera selectiva y recíproca (Poindron y col., 2007). El vínculo se consolida entre los 30 y 120 min posteriores al parto (Nowak, 1996). Para que la madre acepte a su cría y permita la ingestión de calostro es necesario que se produzca el reconocimiento entre los miembros de la díada. En el reconocimiento materno participan señales olfatorias, visuales y auditivas (Poindron y col., 1980; Levy y col., 2004). Luego del parto, el cordero tarda entre 20 y 60 min en pararse (Slee y Springbett, 1986), concomitantemente, la madre lo ayuda a mamar, quedándose en el lugar del parto y guiándolo con la cabeza hacia la zona inguinal (Levy y Porter, 1996). El cordero mama por primera vez entre los 30 y 90 min de nacido (Arnold y Morgan, 1975). El amamantamiento del cordero es fundamental para el establecimiento del vínculo madre-cría, ya que la succión induce la liberación de oxitocina tanto en la madre como en la cría, y esta hormona estimula el comportamiento maternal, así como el apego de la cría hacia la madre (Keverne, 1983). La ingestión de calostro aporta nutrientes, inmunoglobulinas, hormonas y enzimas fundamentales para la sobrevivencia de las crías, ya que nacen con escasas reservas energéticas que se agotan rápidamente y un sistema inmune inmaduro (Nowak y Poindron, 2006). Las inmunoglobulinas aportadas por el calostro son de especial importancia ya que en los rumiantes la placenta no permite la transferencia intrauterina de las mismas (Tizard, 1992). En los rumiantes, la capacidad intestinal de absorber macro moléculas como las inmunoglobulinas se mantiene durante el primer día de vida y es máxima en las primeras horas (Sangild, 2003). El retraso en la ingesta de calostro, ya sea por falta de vigor del cordero o por rechazo de la madre, así como la ingesta en cantidad y/o calidad insuficientes son importantes causas de mortandad neonatal. Los corderos que reciben escasos aportes de inmunoglobulinas son más propensos a morir en la primer semana de vida que aquellos que ingirieron mayor cantidad de inmunoglobulinas (Ahmad y col., 2000). Por eso es necesario que la madre permanezca en el lugar del parto hasta que la cría consuma una cantidad suficiente de calostro y posteriormente sea capaz de seguirla (Nowak y Poindron, 2006).

Durante el posparto temprano la oveja y el cordero se mantienen muy cerca: en el primer mes mantienen una distancia inferior a 5 m la mayor parte del tiempo (Hinch y col. 1987). El comportamiento materno influye en la probabilidad de supervivencia de la cría y el peso al destete: madres más protectoras de sus corderos en el posparto destetan corderos más pesados (O'Connor y col., 1985).

Los corderos tardan más en reconocer a sus madres, que las ovejas a ellos; en distancias cortas, los corderos reconocen a sus madres dentro de las 12-24 h de nacidos (Olazábal y col., 2013). La habilidad de los corderos para reconocer a sus madres las primeras horas posparto está relacionada positivamente con la probabilidad de supervivencia (Nowak y Lindsay, 1992). A medida que el cordero crece, el vínculo con su madre se va modificando. El cordero aprende a pastorear y lentamente va sustituyendo el consumo de leche por el de forraje (Hinch y col., 1987). La distancia entre la oveja y el cordero se va haciendo mayor, y la producción de leche de la oveja va decreciendo (Weary y col., 2008). Con el tiempo, el cordero obtiene independencia nutricional y social de su madre. Arnold y col. (1979), observaron que el destete - considerándolo como la supresión total del amamantamiento- se produce de manera natural entre los 4 y 5 meses en la raza Merino. No obstante, existe gran variabilidad, en ovinos salvajes de montaña el destete natural ocurre entre los 6 y 12 meses (Geist, 1971). El destete natural es consecuencia de que el cordero deja de intentar mamar y/o de que la oveja no se lo permite (Arnold y col., 1979).

En los sistemas productivos ovinos rara vez se llega al destete natural. Lo más frecuente es realizar un destete artificial que genera una marcada respuesta de estrés en las ovejas y corderos, cuya intensidad depende de entre otros factores, la edad del cordero (Schichowski y col, 2010). La edad del cordero al destete varía según el sistema productivo y el objetivo de la producción. En muchos sistemas intensivos de producción de leche ovina el destete se realiza tan temprano como el día del nacimiento a 2 días: se deja al cordero con la madre el tiempo suficiente para que mame calostro y luego se los separa abruptamente, alimentándolo con sustitutos lácteos hasta el desleche (Napolitano y col., 2008). Sin embargo, en sistemas de producción de leche en pastoreo, el destete se realiza cuando los corderos pesan como mínimo 10 kg y tienen más de 30 días de edad (Kremer y col., 2015). En sistemas pastoriles de carne y lana como los de Uruguay, los destetes artificiales son más tardíos, entre los 60 y 150 días de edad (Freitas-de-Melo y Ungerfeld, 2016). Si bien, las madres se estresan durante el destete artificial, es necesario que dejen de producir leche para mejorar su PV y CC antes de la encarnerada. Se recomienda realizar el destete entre los 90 a 120 días del posparto (diciembre – enero) para que las ovejas tengan aproximadamente 3 meses de recuperación antes de la encarnerada (SUL, 2016). Sin embargo, si bien es importante la recuperación de las madres, también se debe intentar minimizar los efectos negativos del destete artificial sobre los corderos, y considerar la alimentación y sanidad posterior, ya que estos son una importante fuente de ingresos y/o de reposición para la majada.

El tipo de destete más frecuentemente utilizado en Uruguay y en la región es el destete abrupto, pero también es uno de los que genera mayor respuesta de estrés (Freitas-de-Melo y Ungerfeld, 2016). El destete implica diversos cambios que provocan estrés tanto en la madre como en el cordero: la separación de la madre y del cordero con la ruptura del vínculo madre-cría, los cambios para el cordero en la obtención y composición del alimento a causa de la supresión total del amamantamiento; el traslado (generalmente de los corderos) a un nuevo ambiente, y también puede involucrar la separación de sus pares etarios, por ejemplo, si se venden corderos al destete para engorde, o si se separan machos y hembras para diferentes recrias (Weary y col., 2008, Damián y col., 2013; Freitas-de-Melo y col., 2013).

Como consecuencia de los cambios al destete artificial, se observan alteraciones en el comportamiento indicadoras de estrés, tanto en la oveja como en el cordero. Estos incluyen el aumento de las vocalizaciones, un aumento del tiempo que el animal pasa parado y caminando, y el costeo (caminar contra el alambrado repetidamente) (Freitas-de-Melo y Ungerfeld, 2016). Estos comportamientos reflejan un estrés emocional y tienen un impacto productivo negativo, ya que los animales reducen el tiempo de ingesta y de descanso para dedicarlo a buscar a la madre o a la cría (Damián y col., 2013; Freitas-de-Melo y Ungerfeld, 2016; Freitas de Melo y col., 2017). Además, el destete disminuye la concentración de proteínas totales y globulinas en ovejas (Freitas-de-Melo y col., 2013; 2017b), aumenta la concentración de cortisol en corderos (Rhind y col., 1998; Sowińska y col., 2001) y afecta la inmunidad de los corderos y las ovejas (Orgeur y col., 1998; Napolitano y col., 2008).

La intensidad del vínculo madre–cría se refleja en la intensidad de los cambios comportamentales a la separación. Damián y col. (2013) reportaron que los corderos criados artificialmente presentaron escasos cambios comportamentales al destete en comparación con corderos criados por sus madres, reflejado en mayor tiempo caminando y vocalizando. Por otra parte, la intensidad del vínculo madre–cría también está influenciada por la producción de leche de la oveja, siendo más débil en ovejas que producen menor cantidad (Arnold y col., 1979). Los corderos hijos de madres que producen menor cantidad de leche pueden adelantar su independencia nutricional, sustituyendo mayor proporción de su dieta láctea con pastura, lo que podría repercutir en la intensidad del vínculo madre–cría al momento del destete artificial (Freitas de Melo y col. 2018a).

2.3 Factores que influyen en la respuesta de estrés a la separación madre–cría al destete

Existe abundante información disponible sobre los factores que influyen en la tasa de crecimiento durante la lactancia y el peso al destete de los corderos, pero la información sobre los factores que influyen en el comportamiento madre – cría a la separación es más escasa. La intensidad de la respuesta de estrés al destete varía con la intensidad que tiene el vínculo madre–cría en ese momento, la edad, el sexo y raza de los corderos, así como el estatus nutricional de las ovejas (Freitas-de-Melo y Ungerfeld, 2016). La edad a la que los corderos se destetan es uno de los factores que más influye en la respuesta de estrés: los corderos destetados más jóvenes son más afectados por el destete artificial que los corderos destetados más tardíamente. Esto probablemente se explique porque los corderos más jóvenes tienen un vínculo más fuerte con sus madres y una mayor dependencia social y nutricional de ellas, por lo que la ruptura del vínculo los afecta en mayor magnitud (Freitas-de-Melo y Ungerfeld, 2016). Por ejemplo, los corderos que son destetados a los 147 días vocalizan menos al destete que los corderos destetados a los 42 y 91 días de edad (Schichowski y col., 2010). Corderos separados de sus madres a los 10 días de edad comen más concentrado que aquellos que siguen mamando hasta los 2 meses, pero tienen una menor ganancia diaria de peso y un menor peso al destete (Alvez y col., 2016). También se observan diferencias en la concentración sanguínea de cortisol: esta hormona indicadora de estrés se eleva más de 250% en los

corderos destetados a los 50 días, mientras que en los corderos destetados a los 100 días aumenta solamente 27% (Sowińska y col., 2001). Por otra parte, corderos que son destetados tempranamente y alimentados artificialmente con sustitutos lácteos sufren efectos negativos en su comportamiento, inmunidad y función endócrina, mientras que en corderos destetados a los 3-4 meses solo se ve afectado su comportamiento (Napolitano y col., 2008).

El tipo de destete también puede afectar la respuesta de estrés. Las ovejas y sus corderos que fueron separadas a los 90 días posparto por una malla manteniendo contacto visual y auditivo vocalizaron más que las ovejas y corderos que fueron separadas completamente, perdiendo todo tipo de contacto (Orgeur y col., 1999). También el destete abrupto produjo una fuerte respuesta de estrés en corderos de 90 días, con un marcado aumento en la cantidad de vocalizaciones y una disminución del tiempo descansando, mientras que los corderos que fueron separados de su madre diariamente por períodos crecientes tuvieron escasos cambios comportamentales cuando se destetaron definitivamente (Orgeur y col., 1998).

El biotipo del cordero puede influir en su comportamiento al destete. Los corderos F1 Texel x Corriedale cuyas madres eran Corriedale puras sufrieron menos el estrés de la separación definitiva de sus madres que los corderos Corriedale puros. Los corderos cruzas tuvieron una mayor tasa de crecimiento durante la lactancia y mayor frecuencia de rumia durante la lactancia y después del destete, por lo que los autores interpretaron que la diferencia sería consecuencia de un adelanto de la independencia nutricional en los corderos cruzas (Freitas-de-Melo y col., 2018b). La nutrición materna también es un factor que influye en el comportamiento tanto de la madre como de la cría al destete, pero este punto será discutido en el próximo ítem.

2.4 Efectos de la subnutrición materna en la madre, la cría y en el vínculo madre-cría

La subnutrición materna durante la gestación afecta tanto a la madre como a la cría, repercutiendo en sus comportamientos productivos y en su bienestar. Ya en 1939, Thomson y Fraser reportaron que las ovejas que sufrieron restricción nutricional durante la gestación parían corderos más livianos y débiles que las ovejas alimentadas con mejores planos nutricionales. Las ovejas subnutridas pierden PV y CC durante la gestación (Freitas de Melo y col., 2015), y sufren cambios metabólicos indicativos de un balance energético negativo, como ser bajas concentraciones de glucosa, insulina y proteínas séricas, así como aumento de los ácidos grasos no esterificados y el β -hidroxibutirato (Charismiadou y col., 2000; Pérez-Clariget y col., 2003; Corner y col., 2008). Las concentraciones de proteínas totales y albúmina reflejan la disponibilidad de proteínas, por lo que son buenos indicadores del estatus nutricional, disminuyendo, por ejemplo, cuando existen carencias en la dieta (Ndlovu y col., 2007). La glucosa es la principal fuente de energía del organismo, siendo especialmente importante para el tejido nervioso (McDonald y col., 2006). La concentración plasmática de glucosa también está estrechamente vinculada con el consumo energético (Schmidt y Keith, 1983). Por otra parte, el colesterol, componente estructural de las membranas plasmáticas, es sintetizado en el hígado e intestino delgado (Lenhinger y col., 2005), pero también es obtenido de

la dieta (Grummer y Carroll, 1988). Una mayor concentración sanguínea de este metabolito está asociada a una mejor CC al parto en vacas (Quintans y col., 2015). En ovejas, la CC es un indicador sencillo y fiable para indicar la cantidad de depósitos energéticos corporales y tiene una importante relación con el estado metabólico, reflejado en la concentración de metabolitos y hormonas (Caldeira y col., 2007a). En la escala de CC de 1,0: emaciado a 5,0: obeso (Jefferies, 1961; Russel y col.; 1969), los estados de 2,5 a 3,0 evidencian bienestar metabólico (no evidencias de resistencia a insulina y bajos niveles séricos de ácidos grasos no esterificados (AGNE)). En cambio, los estados inferiores a 1,5 o superiores a 3,5 deben ser evitados para prevenir posibles disturbios metabólicos (Caldeira y col., 2007b).

A pesar de que sus corderos nacen con menor peso, las ovejas que sufrieron subnutrición durante la gestación tienen más dificultades al parto y requieren asistencia más frecuentemente que las ovejas que estuvieron bien alimentadas (Dwyer y col., 2003). La subnutrición materna también compromete el crecimiento de la glándula mamaria y la lactogénesis, lo que afecta la producción de calostro en cantidad y calidad (Banchemo y col., 2006), la producción de leche total y la curva de producción durante la lactancia (Treacher, 1970; Terrazas y col., 2012; Freitas-de-Melo y col., 2017). Las repercusiones de la subnutrición en ovejas gestantes sobre el peso de los corderos al nacer son mayores cuando esta se produce durante el último tercio de la gestación (Anderson 1975; Kenyon y Blair, 2014). Durante este período se da el crecimiento exponencial del feto (Koong y col., 1975) y, por lo tanto, la máxima demanda nutricional. Los corderos gestados por madres subnutridas nacen con menor peso (Bielli y col., 2002; Abud, 2015), lo que repercute negativamente en su probabilidad de supervivencia y en su futuro crecimiento (Pérez-Clariget y Abud, 2016).

La subnutrición de las madres puede afectar el establecimiento del vínculo con sus crías, lo que compromete aún más la supervivencia de los corderos durante las primeras horas de vida (Dwyer y Lawrence, 2000). Los corderos con bajo peso al nacimiento tardan más en pararse, buscar la ubre y mamar que los de mayor peso (Dwyer y col., 2003). La restricción alimenticia de las ovejas afecta negativamente su comportamiento materno. Las madres restringidas nutricionalmente tienden a tardar más en empezar a lamer a sus crías (Freitas-de-Melo y col., 2015), pasan menos tiempo lamiéndolas y presentan una mayor frecuencia de comportamientos agresivos hacia las mismas (Dwyer y col., 2003; Olazábal y col., 2013). Las ovejas primíparas subnutridas despliegan una mayor cantidad de comportamientos agresivos hacia su cordero que las ovejas primíparas bien alimentadas (Terrazas y col., 2012). Además, el reconocimiento de la madre hacia su cría y de la cría hacia su madre, así como el establecimiento del amamantamiento se retrasan cuando la madre estuvo restringida nutricionalmente durante la gestación (Nowak, 1996). Los corderos nacidos de madres restringidas nutricionalmente también tardan más en discriminar a su madre de una oveja ajena (Olazábal y col., 2013). A su vez, las ovejas subalimentadas durante la gestación se alejan del lugar del parto antes que las que fueron mejor alimentadas, ya que pueden verse más atraídas por el alimento que por su propio cordero (Nowak 1996). Todos estos factores comprometen la supervivencia de las crías (Dwyer y Lawrence, 2000). Durante separaciones cortas de la oveja y sus corderos (por ejemplo para la colocación de caravanas), los corderos trillizos hijos de madres que pastorearon sobre una baja oferta de

forraje durante la gestación fueron menos propensos a pararse, localizar la ubre de su madre y seguirla a las 12 h de nacidos que los hijos de madres que pastorearon una oferta de forraje mayor (Everett-Hincks y col., 2005). Ante una separación de corta duración de su madre, corderos hijos de ovejas que pastorearon una baja oferta de forraje durante la gestación desplegaron comportamientos indicativos de una alta dependencia materna (Corner y col., 2010).

La subnutrición materna también influye en la evolución del vínculo madre-cría y sobre la respuesta al destete artificial. Los corderos hijos de ovejas alimentadas con dietas bajas en proteínas durante la gestación se destetaron antes que aquellos hijos de ovejas con dietas altas en proteínas (Arnold y col., 1979). Por su parte, los corderos nacidos de madres que pastorearon campo natural a una oferta de forraje baja se estresaron menos (costearon y vocalizaron menos) al destete que los hijos de madres que pastorearon con una oferta de forraje mayor, posiblemente como consecuencia de la menor producción de leche de sus madres (Freitas-de-Melo y col., 2017). Probablemente el acceso a una menor cantidad de leche para alimentarse conduciría a los corderos a adelantar su independencia nutricional (Freitas-de-Melo y col., 2017). Esta independencia nutricional anticipada podría modificar la intensidad del vínculo madre-cría.

2.5 Influencia del sexo de la cría sobre el comportamiento

Existen comportamientos en las madres y en su descendencia que pueden ser influenciados por el sexo de la cría. Las ratas con gestación normal prestan más atención a sus crías machos, pero cuando se estresan en el último tercio de gestación, este comportamiento se inhibe y prestan la misma atención a crías machos y hembras (Powers y Moore, 1986). Los corderos machos recién nacidos buscan la ubre y empiezan a mamar antes que las hembras, y maman durante más tiempo (Ramírez y col., 2011). Sin embargo, recientemente se demostró que al igual que en bovinos lecheros (Hinde y col., 2014), las ovejas de razas lecheras tienen una mayor producción láctea cuando tienen una cría hembra que cuando esta es macho (Abecia y Palacios, 2017). También se ha estudiado que las cabras que tienen crías hembras producen más leche con más grasa, proteína y lactosa (Abecia y col., 2018). Esto podría indicar que las hembras son priorizadas por encima de los machos en la producción láctea de la madre.

Además de que un menor consumo de leche por parte de los corderos significa una menor ingesta de nutrientes, la cantidad de leche disponible para la cría también puede afectar el vínculo de la misma con su madre. La oxitocina es un nonapétido sintetizado en el hipotálamo que actúa tanto como hormona o como neurotransmisor. En humanos, esta hormona se libera durante el amamantamiento en el cerebro de la madre y del hijo; en la madre el estímulo para su liberación comienza en el pezón y en la cría en la mucosa oral. Esta hormona es responsable del comportamiento materno y el amamantamiento profundiza el vínculo entre la madre y su hijo, y el apego del hijo a la madre (Uvnäs Moberg y Prime, 2013). En las ovejas también se libera oxitocina durante el amamantamiento, tanto en la madre como en la cría, y esta hormona estimula la conducta filial (Keverne, 1983). Las ovejas que producen más leche mantienen un vínculo con su cría durante más tiempo, y tardan más en rechazar sus intentos

de amamantamiento que las ovejas que tienen una menor producción (Arnold y col., 1979). Nowak y col. (2011) reportaron que los corderos que habían sido privados de mamar no demostraron preferencia por su madre frente a una oveja desconocida a las 12 h de vida. Lo mismo sucedió cuando estos autores evaluaron a las 12 h a corderos que habían mamado, pero a los que se les había administrado un antagonista de la oxitocina. Si los machos tienen una menor disponibilidad de leche, succionarían menos, por lo que es posible que sus niveles de oxitocina sean inferiores a los de las hembras, lo que podría traducirse en un menor apego hacia sus madres.

El sexo también influye en la conducta de los animales ante estímulos novedosos y sorprendentes. En ratas, los machos cuyas madres fueron estresadas durante la gestación demostraron una menor memoria para objetos y lugares novedosos, mientras que las hembras cuyas madres fueron estresadas durante la gestación tuvieron mayor cantidad de comportamientos relacionados a estrés en una prueba de laberinto (Zagron y Weinstock, 2006). Los corderos machos tardaron menos tiempo en acercarse a explorar un objeto extraño que las corderas, mientras que las corderas vocalizaron más veces y más seguido que los machos ante un elemento sorprendente (Erhard y col., 2004).

La respuesta a la separación de la madre también puede modificarse de acuerdo al sexo de la cría. En efecto, las corderas sometidas a una prueba de aislamiento en la que se separan de sus madres, presentaron concentraciones de cortisol más altas, vocalizaron más y fueron más activas que los corderos machos, independientemente del tratamiento nutricional aplicado a las madres (Hernandez y col., 2010). En el mismo trabajo, los machos de partos simples fueron los que hicieron más intentos de escape, mientras que en partos de mellizos fueron las hembras. También se encontró que las corderas preferían más a sus madres que a otra oveja en mayor medida que los machos, que se estresaban más cuando no estaban en presencia de su madre, y que en presencia de su madre tenían más comportamientos exploratorios que los machos (Gaudin y col., 2015).

Si bien los corderos machos suelen nacer con mayor PV que las hembras (Ganzabal, 2005; Gardner y col., 2007), ha sucedido en condiciones de subnutrición materna que no se encuentren diferencias entre sexos en el peso al nacer (Freitas de Melo y col., 2015). Esto podría traducirse a que, al menos durante el posparto temprano, los machos no se vean restringidos por una disminución en la producción de leche de sus madres. Sin embargo, la tasa de crecimiento es mayor en los machos que en las hembras (Andrews y Orskov, 1970), por lo que probablemente aparezcan diferencias de PV entre machos y hembras a medida que avanza la lactancia a favor de los machos. Sin embargo, no se ha encontrado diferencia en el peso al destete entre sexos, independientemente si las madres estaban subnutridas o no (Freitas de Melo y col., 2017a). Es posible que los machos se hayan visto restringidos por una menor producción de leche de sus madres y comiencen a pastorear antes que las hembras, lo que podría repercutir en la intensidad del vínculo madre-cría debido a que el mismo es dependiente de la producción de leche, y de la liberación de oxitocina durante el amamantamiento.

Por otra parte, la intensidad de los efectos de la subnutrición materna está mediada con el sexo de la cría. En términos generales, los machos son más propensos que las hembras a sufrir alteraciones moleculares y fenotípicas como consecuencia de la subnutrición de sus madres durante la gestación (Aiken y Ozanne, 2013). En humanos, el crecimiento de los fetos machos es más sensible a la subnutrición materna que el de las hembras (Rivers y Crawford, 1974). Se han encontrado efectos sexo dependientes en la incidencia de patologías cardiovasculares como la hipertensión, siendo los machos de bajo peso al nacimiento los que presentan presión arterial más elevada que las hembras (Grigore y col., 2008). Por otra parte, la tasa de supervivencia de las corderas es mayor que la de los machos (Oldham y col., 2011). Los corderos machos presentan una menor temperatura corporal que las hembras al parto (Moore y col., 1986), y a su vez, los corderos con menor temperatura tardan más en mamar por primera vez (Dwyer y Morgan, 2006). Por otra parte, los corderos que maman antes establecen el vínculo madre-cría antes, aumentando su probabilidad de supervivencia (Nowak, 1996). Todo esto podría explicar la diferencia en la supervivencia entre ambos sexos. Además, los corderos machos hijos de ovejas que pastorearon una oferta de forraje baja durante la gestación tardaron más en mamar por primera vez que las corderas hembras hijas de ovejas que pastorearon una oferta de forraje baja, y que todos los corderos hijos de ovejas que pastorearon una oferta de forraje alta (Freitas-de-Melo y col., 2015).

3. HIPÓTESIS GENERAL

La oferta de forraje de campo natural durante la gestación de las ovejas afecta el vínculo madre-cría durante la lactancia, teniendo consecuencias más intensas en los machos que en las hembras.

Hipótesis específicas

- 1- Una oferta de forraje de campo natural baja desde el día 30 de gestación hasta el parto:
 - a. Disminuye el balance de nutrientes de las madres, lo que se refleja en menores PV, CC y concentración de indicadores metabólicos, afectando negativamente el tamaño de la ubre, la escala de comportamiento maternal al parto y la producción de leche.
 - b. Disminuye el peso al nacimiento de las crías, el cual no se recupera durante la lactancia.
 - c. Disminuye la intensidad del vínculo madre-cría, afectando los comportamientos del cordero a una prueba de separación maternal corta a los 90 días.
- 2- Los efectos de una oferta de forraje de campo natural baja desde el día 30 de gestación hasta el parto, tanto sobre la madre como en la cría son sexo dependientes, siendo los corderos machos los más afectados.

4. OBJETIVO GENERAL

Determinar si una oferta de forraje de campo natural baja ofrecida a ovejas gestantes influye sobre el vínculo madre-cría durante la lactancia, y si estos efectos son sexo dependientes.

Objetivos específicos

- 1- Determinar los efectos de una oferta de forraje de campo natural baja en ovejas gestantes desde el día 30 hasta el parto sobre:
 - a. El peso, la CC, la concentración sanguínea de colesterol, glucosa, proteínas totales, albúmina y globulina en las madres.
 - b. El comportamiento materno al parto, el volumen de la ubre al parto y la producción y composición de la leche a los 90 días posparto.
 - c. El peso de los corderos desde el nacimiento hasta los 90 días de edad.
 - d. El comportamiento de los corderos a una prueba de separación maternal corta a los 90 días de edad.
- 2- Determinar si los efectos producidos por el tratamiento nutricional son sexo dependientes.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1 Localización, animales, diseño experimental y tratamientos

Todos los procedimientos fueron aprobados por el Comité de Ética en el Uso de Animales (CEUA) de la Facultad de Agronomía, Udelar. El trabajo se llevó a cabo en la Estación Experimental Bernardo Rosengurtt, Cerro Largo, Uruguay (32° LS). Se utilizaron ovejas Corriedale, múltiparas, con gestación simple. Se sincronizó el celo de todas las ovejas con una esponja intravaginal impregnada con 60 mg de medroxiprogesterona (Syntex, Buenos Aires, Argentina) durante 6 días. En el mismo momento de la introducción de la esponja se aplicó una dosis de 10 mg de un análogo sintético de prostaglandina (Dinoprost tromethamine, Lutalyse, Pfizer, Kalamazoo, MI, EEUU) por vía intramuscular, y al momento del retiro de las mismas se aplicó también por vía intramuscular 200 UI de gonadotrofina coriónica equina (Novormón, Syntex, Buenos Aires, Argentina). Se inseminó a las ovejas (IA) a mediados de abril (estación reproductiva) a las 12 h de observar la marca dejada en la grupa por carneros vasectomizados provistos de arneses. Se colectó semen de dos carneros Corriedale, y se las inseminó con semen fresco sin diluir. A los 30 días de la IA se realizó el diagnóstico de gestación y la determinación de la carga fetal utilizando ultrasonografía transrectal. Hubo 41 ovejas gestantes de un solo feto, las que se asignaron al azar teniendo en cuenta su PV y CC a una de dos ofertas de campo natural desde el día 30 al 143 de gestación: a) oferta de forraje alta (OFA, n= 22, 13 gestantes de machos y 9 gestantes de hembras), o b) oferta de forraje baja (OFB, n=19, 12 gestantes de machos y 7 gestantes de hembras). Las ofertas de forraje se presentan en el Cuadro 1. A partir de los 100 días de gestación hasta el destete (90 días), las ovejas fueron suplementadas con 300 g de afrechillo de arroz entero [88% MS, 14% proteína cruda (PC), 9% fibra ácido detergente (FDA) y 24% fibra neutro detergente (FDN)] por día en forma colectiva. A partir del día 143 de gestación hasta el destete todas las ovejas pastorearon campo natural con una oferta de forraje no restrictiva. Durante todo el experimento el pastoreo fue continuo y todas las ovejas tuvieron libre acceso al agua.

Los tratamientos se aplicaron en 20 ha de campo natural divididas en dos, utilizando alambre eléctrico de acuerdo a la topografía del terreno (zonas altas, laderas y zonas bajas) y las mitades fueron usadas en forma secuencial. La primera mitad se utilizó desde el día 30 al 110 de gestación, y la segunda mitad, que permaneció cerrada al pastoreo, desde el día 111 al 143 de gestación, lo que permitió aumentar la oferta de forraje en el último tercio de gestación. Cada mitad (10 ha) fue dividida con hilo eléctrico por topografía en tres bloques de tal manera que las zonas altas, laderas y zonas bajas quedaran representadas de forma similar en cada bloque, las que a su vez fueron divididas en dos también con hilo eléctrico y por topografía, de tal manera que cada tratamiento estuvo representado en cada bloque. El diseño experimental utilizado fue bloques al azar con tres repeticiones. En el Cuadro 2 se presenta la disponibilidad y altura promedio del forraje de los tres bloques de OFA y OFB.

Cuadro 1. Ofertas de forraje (kg MS/100 kg PV/día) en tratamientos de oferta de forraje alta (OFA) o baja (OFB) según los días de gestación y mes.

Días de gestación	Mes	OFA	OFB
30-60	mayo-junio	14	6
61-110	Julio	15	5
111-143	Agosto	20	10

Cuadro 2. Disponibilidad de forraje y altura promedio (media \pm desvío estandar) en los tratamientos de oferta de forraje alta (OFA) o baja (OFB) según días de gestación.

Días de Gestación	Disponibilidad (kg (MS/ha))		Altura (cm)	
	OFA	OFB	OFA	OFB
30-60	2208,2 \pm 268,5	2135,4 \pm 35,3	15,5 \pm 1,5	10,0 \pm 1,0
61-110	2062,5 \pm 173,9	1738,3 \pm 59,5	13,4 \pm 0,1	11,6 \pm 0,1
111-143*	2503,1 \pm 146,8	2503,1 \pm 107,6	13,0 \pm 0,4	9,6 \pm 0,8

* Los cálculos incluyen la suplementación con 300 gr de afrechillo de arroz

Se estimó mensualmente la disponibilidad de materia seca por ha (kg MS/ha) en cada parcela utilizando el método de doble muestreo para ajustar la oferta de forraje, (Haydock y Shaw, 1975). Se utilizó una escala de 5 puntos estimada por apreciación visual según la heterogeneidad de la pastura. En cada punto de la escala se realizaron 3 repeticiones tomando en cuenta la topografía de cada parcela. La altura de la pastura se midió tres veces dentro del rectángulo (50 x 20 cm) en forma diagonal previo al corte de la misma, y se estimó la altura promedio. La escala promedio de cada parcela se estimó realizando entre 80 y 100 mediciones a lo largo de cada parcela. Las muestras de pasturas se pesaron en fresco y luego de permanecer 48 h en estufa a 60 °C hasta lograr peso constante. Se estimó los kg de MS/ha, y se calculó la disponibilidad de forraje por ha. Se ajustó la ecuación de regresión entre altura de la pastura y la disponibilidad de materia seca, y entre el valor de escala visual y la disponibilidad de materia seca, y se determinó que ecuación presentó mayor coeficiente de regresión. Con la función con mayor coeficiente se calculó la disponibilidad de forraje/ha utilizando los promedios de altura y de escala de cada parcela, y se los sustituyó en la función. La oferta de forraje se estimó teniendo en cuenta la disponibilidad y el peso de las ovejas del grupo experimental. Para el ajuste de la oferta se utilizaron animales volantes pertenecientes a la misma majada y de similar peso y condición fisiológica que las ovejas experimentales.

En cada muestreo se extrajo una muestra del forraje para analizar su composición química en el Laboratorio de Nutrición de la Facultad de Agronomía. Se evaluó el contenido de MS (AOAC, 1990; N.167.03), PC (AOAC, 2007; N.984.13), FDN y FDA de la materia orgánica de forma secuencial con tecnología ANKOM (Van Soest y col., 1991).

El consumo de forraje por oveja y por día fue estimado como el forraje disponible/ha restándole el forraje disponible el mes siguiente, sumándole la tasa de crecimiento de la pastura (estimada según Berretta, 1994), dividido entre el periodo de días en que se hicieron ambas estimaciones de forraje y los animales/ha. El contenido energético del forraje ofrecido se estimó utilizando una ecuación derivada de NRC (2007) y los resultados de FDA. La ecuación fue: EM (Mcal/ kg MS) = 3,2534 – (0,0308FDA). El resultado se multiplicó por el consumo de MS. El contenido proteico del forraje derivó de los resultados de los análisis de composición química. El porcentaje de PC obtenido se calculó por 10, dando así el valor de proteína en g/kg, y al igual que con la energía, se multiplicó por el consumo de MS. El contenido energético y proteico del afrechillo de arroz fue estimado con las tablas de la Fundación Española para el Desarrollo de la Nutrición Animal (2010).

Los requerimientos energéticos de las ovejas fueron tomados de tablas de NRC de 2007, y los proteicos de tablas de NRC de 1985, según el peso y el estado fisiológico de las ovejas. Las estimaciones de consumo, energía metabolizable, PC de la pastura, así como las estimaciones de los balances de energía y proteínas de las ovejas que pastorearon OFA o OFB durante la gestación se presentan en los Cuadros 3 y 4.

Cuadro 3. Estimación de consumo, energía metabolizable y proteína cruda de la pastura, de ovejas que pastorearon una oferta de forraje de campo natural alta (OFA) o baja (OFB) durante la gestación.

Días de gestación	Consumo estimado (kg MS/animal/día)		EM (Mcal/kg MS)		PC (%)	
	OFA	OFB	OFA	OFB	OFA	OFB
30-60	1,8	1,3	2,1	2,1	7,3	6,7
61-110	1,4	0,7	2,1	2,0	5,8	6,4
111-143	1,8	1,7	2,0	2,0	6,6	6,6

Desde el día 143 de gestación hasta el parto se mantuvo a las ovejas como un solo grupo en un potrero de 5 ha de campo natural dividido en dos con hilo eléctrico, cerca de las instalaciones de manejo. Luego del parto, las ovejas eran ubicadas en la otra mitad del potrero durante una semana y posteriormente trasladadas a un potrero de campo natural donde pastoreaban a una oferta no restrictiva, con disponibilidad de agua y sombra. Durante todo el periodo las ovejas continuaron siendo suplementadas con 300 g de afrechillo de arroz/animal/día hasta el destete.

Cuadro 4. Estimación de los balances energético y proteico de ovejas que pastorearon una oferta de forraje de campo natural alta (OFA) o baja (OFB) durante la gestación.

Días de gestación	Balance energético (%)		Balance proteico (%)	
	OFA	OFB	OFA	OFB
30-60	175	122	117	76
61-110	134	69	78	41
111-143	165	156	92	88

5.2 Registros

Peso y condición corporal de ovejas y corderos

El PV y la CC de las madres fueron registrados a los 30, 100 y 143 días de la gestación. El peso de los corderos y de las madres fue registrado al nacimiento, a los 45 y 91 días posparto.

Bioquímica sanguínea

Se tomaron muestras de sangre de las ovejas por venopunción de la yugular en la mañana de los días 30, 100 y 143 de la gestación. Las muestras se colocaron en tubos con heparina, fueron centrifugadas y el plasma resultante fue separado y congelado a -20 °C. Se midieron la glucemia, y las concentraciones de colesterol, proteínas totales y albúmina por colorimetría utilizando kits comerciales (Bio-Systems, Barcelona, España). La concentración de globulinas fue estimada restándole la concentración de albúmina a la de las proteínas totales (Freitas-de-Melo et al., 2013).

Escala de comportamiento materno

Entre las 12 y 24 h posparto se registró el comportamiento materno de la oveja. El mismo fue evaluada de acuerdo con la escala de comportamiento materno (ECM) utilizada por O'Connor y col., (1985), donde 1 equivale a un comportamiento materno muy pobre (la oveja se aleja cuando el observador se acerca, no muestra interés por el cordero y no regresa) y 5 equivale a un comportamiento materno muy fuerte (la oveja se mantiene a menos de un metro del cordero, establece contacto físico con él, vocaliza, camina alrededor del mismo y/o patea el piso).

Dimensiones de ubre y producción láctea

En la mañana del día 143 de la gestación se midieron la circunferencia, ancho (de la inserción izquierda a la inserción derecha) y profundidad (de la inserción de la ubre a la extremidad inferior) de la ubre. Se calculó el volumen de la ubre asumiendo que era una semiesfera:

$$V=2/3 \pi.R1.R2.R3$$

donde cada R corresponde a cada semi eje.

Todas las ovejas fueron ordeñadas manualmente para estimar la producción de leche de acuerdo a Freitas-de-Melo y col. (2013) el día 91 posparto. Se trasladaron los corderos a otro corral, luego se inyectaron a todas las ovejas con 5 UI de oxitocina (Hipofamina, Laboratorios Dispert, Montevideo Uruguay) vía IM, y se las ordeñó por completo. Seis horas más tarde, se volvieron a ordeñar con el mismo protocolo, y se las reunió con sus corderos. La producción láctea diaria fue estimada extrapolando la cantidad de leche obtenida en las 6 h a 24 h. La composición de la leche, incluyendo grasa, proteínas y lactosa fue determinada a partir de una muestra individual, preservada en lactopol (2-bromo-2-nitropropano-1,3-diol) y congelada a -20 °C. La composición de la leche fue determinada en el Laboratorio de Calidad de Leche (INIA La Estanzuela), utilizando un Lactoscan Milk analyzer (Nova Zagora, Bulgaria).

Prueba de separación maternal corta

Los corderos fueron sometidos a una prueba de separación maternal corta similar a la descrita por Barnard y col. (2016; Figura 1) a los tres meses de edad. Para la prueba se utilizó un corral dividido por una malla en dos partes iguales, y con una línea dibujada en el piso a 80 cm de la malla. Primero se separó a los corderos de sus madres, manteniendo a todos en un mismo corral durante los 30-60 min previos a la prueba, a por lo menos 30 m de las madres. Posteriormente, un cordero se introdujo en el corral de prueba y se mantuvo sólo durante 5 min durante los que se registraron el número de vocalizaciones y el tiempo caminando. Pasado ese tiempo, se introdujo a la madre en el corral opuesto y se registraron los siguientes comportamientos de los corderos durante 5 min: número de vocalizaciones, tiempo caminando, número de veces que cruza la línea, tiempo que está dentro del área más cercana a la madre e intentos de reunirse con la madre (el cordero golpeaba la malla con alguna parte de su cuerpo).

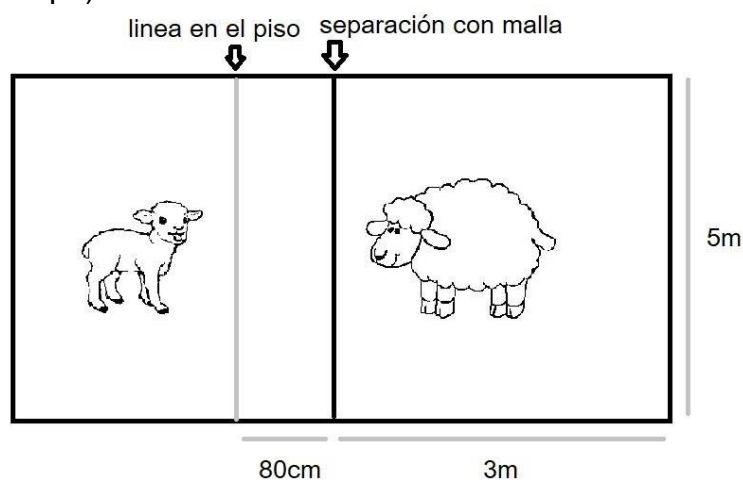


Figura 1. Esquema de la estructura de la prueba de separación maternal corta.

5.3 Análisis estadísticos

Los datos fueron analizados utilizando el paquete estadístico SAS (SAS 9.0V; SAS Institute, Cary, NC, EEUU) en un diseño de bloques al azar. Las variables que se midieron más de una vez fueron analizadas como medidas repetidas (procedimiento MIXED), utilizando el día de la medición como factor de repetición. Los modelos incluyeron el efecto del tratamiento (OFA vs OFB), el

sexo del cordero (macho vs hembra), el tiempo y las interacciones respectivas como efectos fijos, y el bloque y la interacción tratamiento*bloque como efectos aleatorios. Las variables de respuestas cuantitativas medidas una sola vez fueron analizadas utilizando modelos mixtos (procedimiento MIXED), incluyendo el efecto del tratamiento, sexo de la cría y su interacción como efectos fijos en el modelo, y el bloque y la interacción tratamiento*bloque como efectos aleatorios. Los datos de PV, CC y bioquímica sanguínea de las madres al inicio del tratamiento fueron incluidos en los modelos respectivos como covariables.

La distribución de los datos de las variables comportamentales fue evaluada con el test de Shapiro-Wilk. En variables cuya distribución no fue normal se usó la prueba de Kruskal-Wallis y modelos generalizados utilizando el procedimiento Genmod, y la transformación logit. La separación de medias de variables con distribución normal se hizo utilizando el test de Tukey-Kramer y Mann-Whitney para las variables no paramétricas. Los efectos se consideraron significativos cuando $P \leq 0,05$, y se consideró como tendencia estadística cuando $0,05 < P < 0,1$. Los datos se presentan como medias ajustadas \pm error estándar de la media.

6. RESULTADOS

6.1 Peso y condición corporal de las madres durante la gestación y el posparto

Durante la gestación, el PV y la CC de las madres OFA ($48,5 \pm 0,3$ kg y $3,5 \pm 0,05$, respectivamente) fueron mayores que las madres OFB ($44,3 \pm 0,3$ kg y $3,0 \pm 0,05$, respectivamente) ($P < 0,03$). Los días de gestación afectaron el PV y la CC de las ovejas ($P < 0,0001$), y se encontró una interacción entre el tratamiento y los días de gestación para ambas variables ($P < 0,0001$). Si bien todas las ovejas perdieron PV y CC hasta el día 100, las ovejas de OFA perdieron menos que las de OFB. Durante la suplementación ambos grupos ganaron PV, pero no CC. Las ovejas de OFA llegaron con mayor PV y CC al parto que las de OFB (Figura 2).

Por otra parte, mientras que el sexo del feto no influyó ni el PV ni la CC, se encontró una tendencia a una interacción entre tratamiento y sexo en el PV de las madres ($P = 0,06$). La diferencia de PV entre las ovejas gestantes de hembras de OFA y OFB fue de 4,1 kg (8,4% del PV), mientras que la diferencia entre los pesos de las ovejas gestantes de machos fue de tan solo 2,4 kg (5% del PV). También se encontró una tendencia a una interacción entre el tratamiento, el sexo y el día de gestación sobre el PV de las madres ($P = 0,06$). El PV de las ovejas de OFA gestantes de fetos hembras al día 100 de gestación no fue diferente al de las que gestaban machos ($42,1 \pm 0,6$ kg vs $41,0 \pm 0,6$ kg, respectivamente), pero el peso de las madres de OFB gestantes de fetos hembras fue menor que el de las que gestaban machos ($35,7 \pm 0,6$ kg vs $37,5 \pm 0,8$ kg, respectivamente).

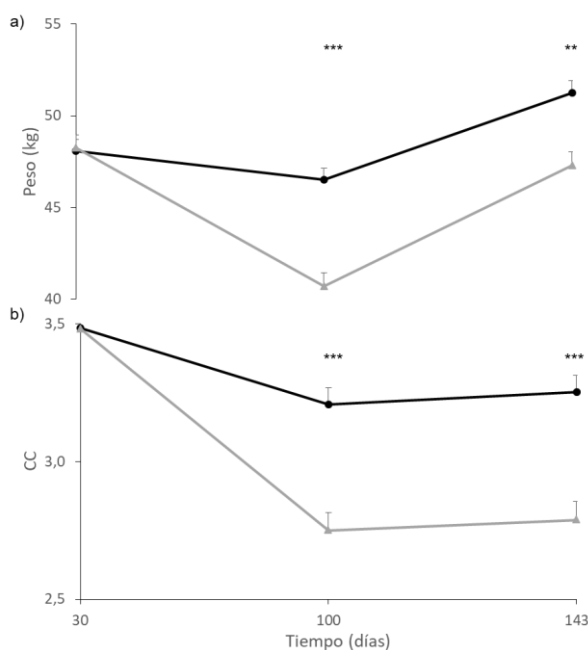


Figura 2. Peso vivo (a) y condición corporal (b) de ovejas gestantes que pastorearon campo natural a una asignación 14 a 20 kg MS/100 kg PV/día (OFA, líneas negras) o 6 a 10 kg MS/100 kg PV/día (OFB, líneas grises) desde el día 30 hasta el 143 y fueron suplementada desde el día 100 de gestación con 300 g

de afrechillo de arroz (88% materia seca, 14% proteína cruda, 9% fibra ácido detergente y 24% fibra neutro detergente). Los asterisco indican diferencias significativas entre los grupos y días de gestación. ** = $P < 0,001$ y *** = $P < 0,0001$.

Durante el posparto, las ovejas OFA continuaron siendo más pesadas ($P = 0,02$) que las OFB ($45,0 \pm 1,2$ kg vs $40,6 \pm 1,4$ kg). Independientemente de los tratamientos, ambos grupos disminuyeron el PV desde el día 45 al 91 ($P < 0,0001$). Se encontró una fuerte tendencia a que el PV fuera influido por la interacción tratamiento y sexo ($P = 0,06$). El PV de las madres OFB amamantando corderos machos fue menor que aquellas que amamantaron corderas hembras ($38,6 \pm 2,2$ kg vs $42,6 \pm 1,5$ kg, respectivamente), mientras que no se observó diferencias en las madres OFA amamantando machos o hembras ($46,3 \pm 1,8$ kg vs $43,6 \pm 1,5$ kg, respectivamente). La CC no fue diferente entre grupos durante el posparto. Independientemente de los tratamientos, la CC disminuyó desde el día 45 ($2,9 \pm 0,9$) al 91 ($2,8 \pm 0,9$) posparto ($P = 0,03$).

Bioquímica sanguínea

El tratamiento no afectó las concentraciones plasmáticas de colesterol ni de glucosa, pero si afectó las concentraciones de proteínas totales ($P < 0,0001$), albúmina ($P = 0,0002$) y globulinas ($P = 0,002$) (Cuadro 5). Los días de gestación afectaron todas las variables ($P < 0,0001$). Además, se encontró interacción tratamiento y día de la gestación para la concentración de proteína total ($P = 0,0002$; Figura 3c), albúmina ($P = 0,0007$; Figura 3d) y una tendencia a interacción tratamiento y día de gestación para la concentración de globulinas ($P = 0,06$; Figura 3e). Por último, la concentración de glucosa tendió a ser afectada por la triple interacción tratamiento, sexo y días ($P = 0,07$). La concentración de glucosa en las madres de OFA gestantes de fetos hembras disminuyó desde el día 30 de gestación al 143, mientras que en las madres de OFA gestantes de fetos machos la concentración de glucosa no fue diferente entre los días 100 a 143 de gestación. Por otra parte, las ovejas de OFB madres de hembras no presentaron diferencias en la concentración de glucosa durante toda la gestación, pero las madres de fetos machos presentaron una marcada disminución de la concentración de glucosa desde el día 30 a 143 de gestación. Los demás factores estudiados no afectaron las concentraciones sanguíneas de metabolitos.

Cuadro 5. Concentraciones plasmáticas de colesterol, glucosa, proteínas totales, albúmina y globulina en ovejas que pastorearon campo natural a una asignación de 14 a 20 kg MS/100 kg PV/día (OFA) o 6 a 10 kg MS/100 kg PV/día (OFB) desde el día 30 hasta el 143 de la gestación y fueron suplementadas desde el día 100 de gestación con 300 g de afrechillo de arroz (88% MS, 14% proteína cruda, 9% fibra ácido detergente y 24% fibra neutro detergente). Los valores se presentan como medias \pm eem.

Variable	OFA	OFB
Colesterol (mg/dl)	81,7 ± 1.9	76,8 ± 2,1
Glucosa (mg/dl)	51,7 ± 1,7	53,0 ± 1,8
Proteínas totales (g/dl)	6,55 ± 0,08 ^a	6,17 ± 0,09 ^b
Albumina (g/dl)	3,23 ± 0.02 ^a	3,09 ± 0,03 ^b
Globulina (g/dl)	3,3 ± 0.1 ^a	3,0 ± 0,1 ^b

Literales diferentes indican diferencias significativas (P < 0,05).

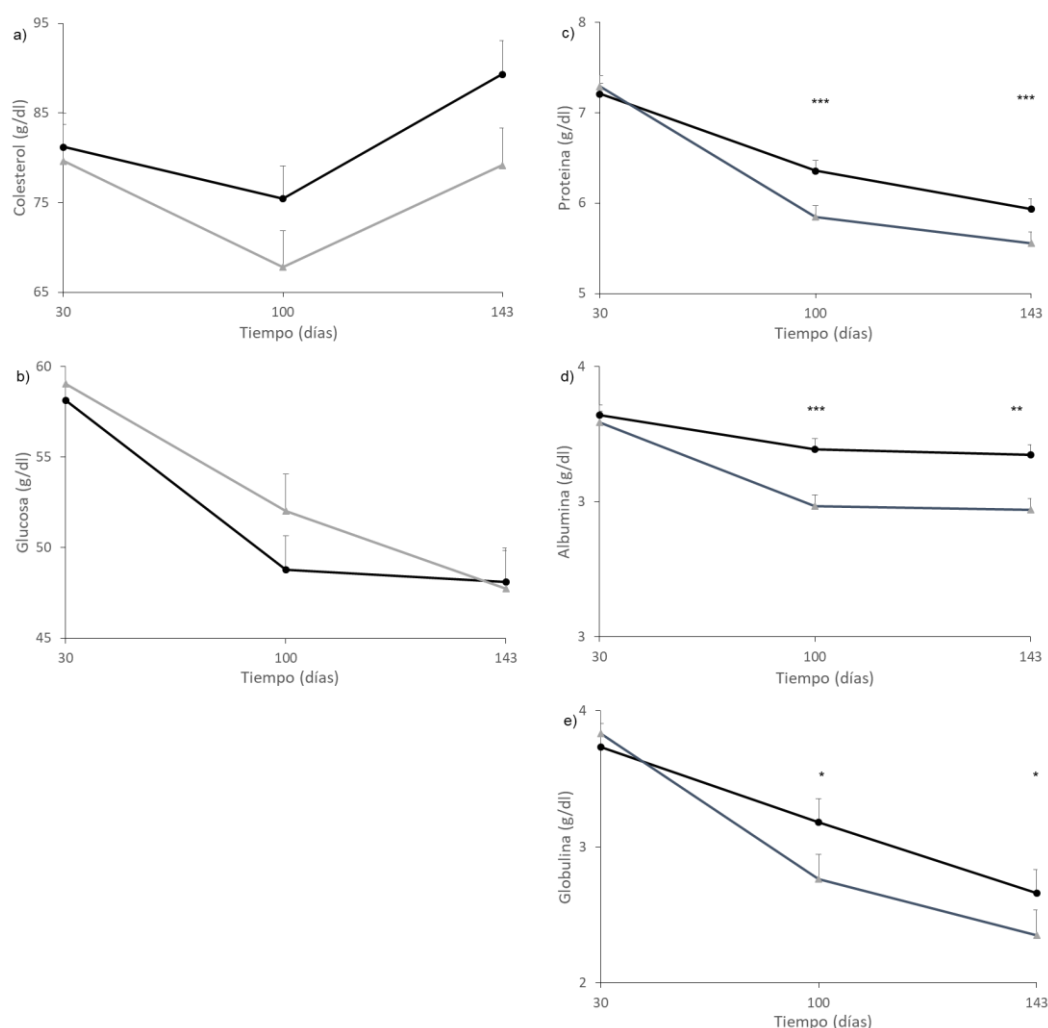


Figura 3. Concentraciones de colesterol (a), glucosa (b), proteína total (c), albumina (d) y globulina (e) de ovejas gestantes que pastorearon campo natural a una asignación 14 a 20 kg MS/100 kg PV/día (OFA, líneas negras) o 6 a 10 kg MS/100 kg PV/día (OFB, líneas grises) desde el día 30 hasta el 143 de la gestación y fueron suplementadas desde el día 100 de gestación con 300 g de afrechillo de arroz (88% MS, 14% proteína cruda, 9% fibra ácido detergente y 24% fibra neutro detergente).

6.2 Volumen de la ubre, producción y calidad de la leche

El volumen de la ubre a los 143 días de gestación de las ovejas OFA fue mayor que el de las ovejas OFB ($P = 0,009$). No se encontraron diferencias en el volumen de ubre según el sexo del feto y tampoco se detectaron diferencias estadísticas de la interacción tratamiento y sexo.

La producción de leche a los 91 días posparto de las ovejas de OFA fue mayor que la de las ovejas OFB ($P = 0,02$). No se encontraron diferencias en la producción de leche según el sexo del feto y tampoco se detectaron diferencias estadísticas de la interacción tratamiento y sexo. Ninguno de los efectos estudiados afectó la composición de grasa, lactosa y proteína de la leche. Los valores de volumen de ubre, producción y calidad de leche por tratamiento se presentan en el Cuadro 6.

Cuadro 6. Volumen de la ubre a los 143 días de gestación, producción de leche y proporción de grasa, lactosa y proteína a los 91 días en ovejas que pastorearon campo natural a una asignación de 14 a 20 kg MS/100 kg PV/día (OFA) o 6 a 10 kg MS/100 kg PV/día (OFB) desde el día 30 hasta el 143 de la gestación y fueron suplementadas desde el día 100 de gestación con 300 g de afrechillo de arroz (88% MS, 14% proteína cruda, 9% fibra ácido detergente y 24% fibra neutro detergente). Los valores se presentan como medias \pm eem. Literales diferentes indican diferencias significativas ($P < 0,05$).

Variable	OFA	OFB
Volumen de ubre a los 143 días de gestación (cm ³)	1575,7 \pm 136,7 ^a	985,2 \pm 159,1 ^b
Producción de leche a los 91 días posparto (kg)	0,54 \pm 0,04 ^a	0,39 \pm 0,04 ^b
Grasa (%)	7,34 \pm 0,22	7,5 \pm 0,24
Lactosa (%)	5,10 \pm 0,06	5,16 \pm 0,07
Proteína (%)	4,98 \pm 0,12	4,85 \pm 0,13

Literales diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($P < 0,05$)

6.3 Escala de comportamiento materno

El comportamiento materno fue influido por los tratamientos ($P = 0,01$). Las madres OFA tuvieron un nivel más alto en la prueba de ECM que las madres OFB (4,6 \pm 0,2 vs 4,0 \pm 0,2, respectivamente). El comportamiento materno no fue influido por el sexo de la cría ni por la interacción tratamiento y sexo.

6.4 Peso de los corderos

El peso de los corderos fue afectado por los tratamientos aplicados en sus madres (OFA: 12,7 \pm 0,5 kg vs. OFB: 11,3 \pm 0,5 kg; $P = 0,03$). El sexo del cordero no afectó el peso, pero se encontró una tendencia a que fuera afectado por la interacción tratamiento y sexo ($P = 0,09$). La edad influyó fuertemente ($P < 0,0001$) el peso de los corderos, y además, se encontró una tendencia ($P = 0,09$) para la interacción tratamiento y edad del cordero. Si bien todos los corderos aumentaron el peso desde el nacimiento al destete, los corderos de OFA fueron

más pesados al destete que los de OFB ($P < 0,05$; Figura 4). No se encontró efecto de la triple interacción tratamiento, sexo y días para esta variable.

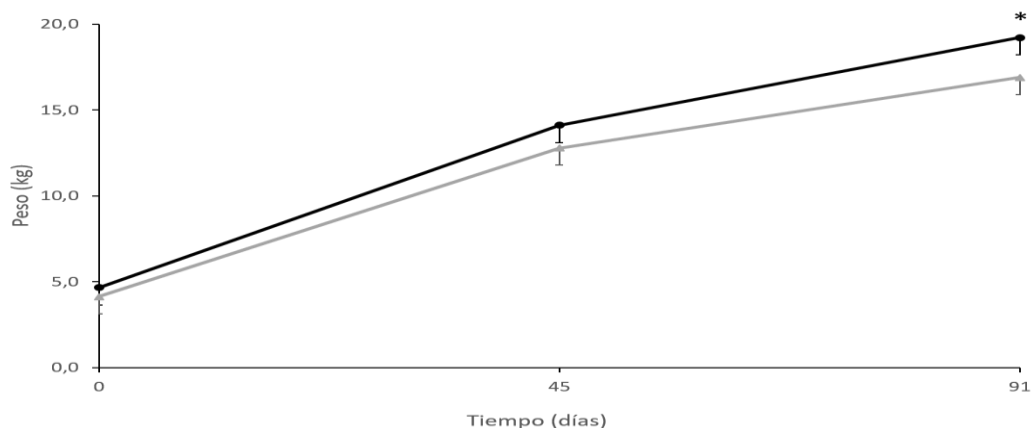


Figura 4. Peso corporal de corderos cuyas madres pastorearon campo natural a una asignación de 14 a 20 kg MS/100 kg PV/día (OFA, línea negra) o 6 a 10 kg MS/100 kg PV/día (OFB, línea gris) desde el día 30 hasta el 143 y fueron suplementadas desde el día 100 de gestación con 300 g de afrechillo de arroz (88% MS, 14% proteína cruda, 9% fibra ácido detergente y 24% fibra neutro detergente). Los asteriscos indican diferencias significativas. * = $P < 0,05$.

6.5 Prueba de separación maternal corta

Ninguno de los comportamientos registrados durante la prueba de separación maternal corta fue influido por los tratamientos nutricionales de las madres. Se encontró una tendencia a que el número de intentos de contacto con la madre fuera influido por el sexo del cordero (Machos: $7,6 \pm 2,3$ vs Hembras: $12,7 \pm 1,8$; $P = 0,09$). La interacción tratamiento y sexo no influyó en ninguno de los comportamientos analizados. Los valores para las variables de comportamiento según el tratamiento se presentan en el Cuadro 7.

Cuadro 7. Comportamientos estudiados durante una prueba de separación maternal corta a los 91 días de edad en corderos hijos de ovejas que pastorearon campo natural a una asignación de 14 a 20 kg MS/100 kg PV/día (OFA) o 6 a 10 kg MS/100 kg PV/día (OFB) desde el día 30 hasta el 143 de la gestación y fueron suplementadas desde el día 100 de gestación con 300 g de afrechillo de arroz (88% MS, 14% proteína cruda, 9% fibra ácido detergente y 24% fibra neutro detergente). Los valores se presentan como medias \pm eem.

Variables	OFA	OFB
Comportamiento del cordero aislado		
Tiempo caminando (s)	25,0 \pm 4,1	23,5 \pm 4,5
Número de vocalizaciones	26,2 \pm 4,3	34,0 \pm 4,7
Comportamiento del cordero con la madre presente		
Tiempo caminando (s)	55,3 \pm 8,2	47,0 \pm 9,0
Número de vocalizaciones	24,1 \pm 3,0	28,6 \pm 3,3
Veces que cruzó la línea	6,1 \pm 0,7	5,8 \pm 0,8
Tiempo dentro de la zona (s)	218,3 \pm 14,7	204,3 \pm 16,1
Intentos de contacto con la madre	11,3 \pm 2,0	9,0 \pm 2,2

7. DISCUSIÓN

Diferentes planos nutricionales de las madres durante la gestación no afectaron los comportamientos de los corderos durante la prueba de separación maternal corta a los 91 días de edad. Los comportamientos de los corderos no se modificaron por los tratamientos nutricionales ni por el sexo de las crías. Por lo tanto, en las condiciones del presente trabajo, la hipótesis general no se cumplió. Al ser una prueba de separación maternal de corta duración, los comportamientos de los corderos no fueron influenciados por el componente nutricional (la producción de leche de la madre), por lo que nos permitió determinar que el vínculo afectivo que los corderos tenían con sus madres era de similar intensidad entre los tratamientos nutricionales y según el sexo de las crías. Se han utilizado diferentes pruebas de separación de la madre y del cordero para estudiar exclusivamente el componente afectivo del vínculo (Nowak y Boivin, 2015). Todas tienen en común que son separaciones temporales de corta duración, por lo que la dependencia nutricional no influencia los cambios comportamentales del cordero en este tipo de prueba. Arnold y col. (1979) demostraron la importancia de la producción de leche en el vínculo madre cría, pero utilizando una prueba de separación madre–cría de 4 h. Si bien el vínculo madre-cría está influenciado por la producción de leche, este no es el único factor. Hay un componente emocional y social por el cual los corderos se estresan al separarse de sus madres. Damián y col. (2013) encontraron que la presencia y el vínculo con la madre es un componente importante en la respuesta de estrés durante la separación madre-cría. Por lo que podría decirse que el vínculo afectivo no estaría influido por una subnutrición moderada producto de una oferta de forraje menor de campo natural durante la gestación.

En cuanto a la influencia del sexo, las hembras tendieron a estar más apegadas a sus madres que los machos, lo que se manifestó en más intentos de reunirse con ellas. Esta tendencia a una diferencia en el vínculo con la madre a favor de las hembras concuerda con trabajos anteriormente mencionados en la revisión bibliográfica (Hernández y col., 2010; Gaudin y col., 2015). Si bien esto sucedió en una única variable, podría llegar a considerársela como una de las más relevantes. En la visión etológica, un comportamiento se considera de apego si promueve la proximidad hacia el individuo al que se está apegado (Cohen, 1974). Los intentos de reunirse con la madre no solo son indicativos de estrés, sino que también es un comportamiento de búsqueda activo que representa una dependencia emocional de la madre.

La subnutrición materna durante la gestación inducida por el tratamiento OFB repercutió en el peso promedio de las crías. Si bien al nacimiento los pesos no fueron diferentes entre tratamientos, a los 45 días los corderos hijos de madres OFA tendieron a ser más pesados que los hijos de madres OFB, y a los 91 días fueron significativamente más pesados. Esta diferencia de peso durante la lactancia probablemente fue consecuencia de una menor producción láctea en madres OFB. Es posible que durante la gestación, las madres de OFB amortiguaran el déficit nutricional a sus fetos, sacrificando reservas corporales tanto lipídicas como proteicas. Aún más, la alimentación durante el último tercio de gestación es la que más impacto tiene sobre el peso al nacimiento (Kenyon y Blair, 2014), durante este periodo ambos grupos de ovejas estaban con mejores ofertas de forraje y con suplementación, por lo que estaban ganando PV. Sin

embargo, durante la lactancia las diferencias de peso entre los corderos OFA y OFB se hicieron cada vez más visibles, probablemente debido a la diferencia en la producción de leche de las madres, que a pesar de que después del parto estuvieron mejor alimentadas, no pudieron compensar la restricción nutricional previa.

Los tratamientos nutricionales tuvieron impacto negativo sobre el PV, la CC y la concentración sanguínea de proteínas totales, albumina y globulina en las ovejas durante la gestación, el tamaño de la ubre y el comportamiento materno al parto, así como la producción de leche a los 91 días posparto. Todos estos resultados tomados en conjunto demuestran que los tratamientos aplicados fueron lo suficientemente diferentes como para que las madres (y por lo tanto los fetos) estuvieran en distintos balances nutricionales durante la gestación. La pérdida de PV ocurre rápidamente en condiciones de subnutrición, sobre todo en las primeras dos semanas (Chilliard y col., 1998). Por otro lado, en ovejas, la tasa de cambio de la CC es un excelente indicador sobre cuál es la situación metabólica en que se encuentran los animales: catabolismo o anabolismo (Caldeira et al, 2007a). En este trabajo, la reducción de la oferta de forraje de campo natural a ovejas gestantes a partir del día 30 de gestación hasta el parto profundizó su balance nutricional negativo. Este déficit nutricional se reflejó en la mayor pérdida de PV y CC que sufrieron las madres de OFB y menores concentraciones de proteína total, albúmina y globulina. La alta oferta ofrecida a las madres del grupo OFA no evitó la disminución de PV y CC entre el día 30 y 100, pero estas fueron menos profundas que en las ovejas de OFB. Estos resultados sugerirían que más allá de la cantidad de pastura de campo natural ofrecida, la calidad de la misma, sobre todo el contenido de PC, no fue suficiente para cubrir los requerimientos de las ovejas gestantes. De hecho, los requerimientos proteicos de las ovejas OFB no fueron cubiertos en ningún momento de la gestación. La glucemia, junto a la concentración de los AGNE e insulina son los mejores indicadores del metabolismo energético en ovejas, mientras que la concentración de albúmina y urea los de balance proteico (Caldeira et al, 2007b). La restricción energética no fue tan fuerte como la restricción proteica, lo que se tradujo en las marcadas repercusiones a nivel sanguíneo de concentraciones de proteínas totales, albúmina y globulina, mientras que las de colesterol y glucosa no fueron afectadas por el tratamiento. Además, la concentración de glucosa disminuyó durante la gestación en ovejas de OFB gestantes de fetos macho, pero no en las madres de fetos hembras. Los fetos machos posiblemente sean más demandantes energéticamente que las hembras, por lo que sus madres habrían tenido que aportarles más glucosa, disminuyendo así su glucemia. De todas maneras, parecería que los fetos machos no alcanzaron su potencial de crecimiento, ya que no se encontraron diferencias entre sexos en el peso al nacer, resultados que coinciden con Freitas de Melo y col. (2015).

La menor escala a la prueba de comportamiento materno observada en las madres de OFB coincide con otros trabajos como los de Dwyer y col. (2003) y Terrazas y col. (2012). Sin embargo, Freitas-de-Melo y col. (2015) no encontraron diferencias en la prueba de comportamiento materno cuando compararon dos ofertas de forraje de campo natural. Dicho experimento se realizó en los mismos potreros y majada que los utilizados en esta tesis, pero en ese caso la restricción nutricional materna finalizó a los 105 o 122 días de

gestación y luego las madres fueron alimentadas *ad libitum* hasta el parto. En este sentido, el comportamiento de la madre al parto parece estar influido principalmente por la alimentación durante la última etapa de la gestación. Independientemente de la diferencia entre tratamientos, ambos grupos de ovejas demostraron un muy fuerte comportamiento materno, mostrando que la majada con la que se trabajó tiene madres muy protectoras.

En el presente trabajo, las ovejas de OFB presentaron volúmenes de ubres menores. Se ha reportado que el tamaño de la ubre aumenta considerablemente durante el último tercio de la gestación (Banchemo y col., 2006) y el plano nutricional de las ovejas gestantes condiciona el desarrollo de la ubre (Charismiadou y col., 2000). En ovejas sub alimentadas durante la gestación, la disponibilidad de nutrientes para una correcta mamogénesis y lactogénesis es restringida. Aún más, se conoce que la glándula mamaria responde a efectos de corto plazo de la nutrición. Banchemo y col. (2002) reportaron que suplementar ovejas en las últimas tres semanas de la gestación, aumenta significativamente la cantidad y proporción de sólidos del calostro al parto. La producción láctea a los 90 días también fue menor en las ovejas de OFB, sin que el tratamiento modificara la calidad de la leche. Esto probablemente fue debido a que la alimentación de las ovejas gestantes durante las últimas seis semanas de gestación influye la producción de leche y la curva de lactancia en ovejas lecheras (Treacher, 1970).

8. CONCLUSIÓN

En conclusión, una oferta de forraje baja de campo natural ofrecida a ovejas desde el día 30 al 143 de la gestación, afectó el estado metabólico y la producción de leche de las madres y repercutió en el peso de los corderos, sin debilitar el vínculo afectivo de los corderos con sus madres a los 91 días de edad. El vínculo madre cría no fue modificado por el tratamiento nutricional, el sexo de la cría, ni la interacción del tratamiento y el sexo.

9. BIBLIOGRAFÍA

1. Abecia JA, Palacios C (2017). Ewes giving birth to female lambs produce more milk than ewes giving birth to male lambs. *Ital J Anim Sci* 3: 736-739.
2. Abecia JA, Arrebola F, Sánchez M, López MD, Palacios C (2018). Goats kidding females produce more milk, fat, protein and lactose than goats kidding males. *Large Animal Review* 24: 1-5.
3. Abud MJ. (2015). Efecto de la oferta de forraje de campo natural sobre el desarrollo fetal de corderos con especial énfasis en el desarrollo muscular. Tesis Magíster en Ciencias Agrarias opción Ciencias Animales, Facultad de Agronomía, UdelaR, Uruguay, 99p.
4. Alves AC, Gomes Alves N, Ascari IJ, Barbosa Junqueira F, Smith Maciel LF, Ferreira Furusho Garcia I, Ribeiro Lima R. (2016). Performance and serum cortisol concentration in Santa Inês lambs under different suckling schemes. *R Bras Zootec* 45(9):546-553.
5. Ahmad R, Khan A, Javed MT, Hussain I. (2000). The level of immunoglobulins in relation to neonatal lamb mortality in Pak-Karakul sheep. *Veterinarski Archiv* 70 (3):129-139.
6. Aiken CE, Ozanne SE. (2013). Sex differences in developmental programming models. *Reproduction* 45 (1): R1-13.
7. Anderson RR. (1975). Mammary Gland Growth in Sheep. *J Anim Sci* 41: 118-123.
8. Andrews RP, Orskov ER. (1970). The nutrition of the early weaned lamb. I. The influence of protein concentration and feeding level on rate of gain in body weight. *J Agric Sci, (Camb)* 75:11-18.
9. Arnold GW, Morgan PD. (1975). Behaviour of the ewe and lamb at lambing and its relationship to lamb mortality. *Appl Anim Ethol* 2: 25-46.
10. Arnold GW, Wallace SR, Maller RA. (1979). Some factors involved in natural weaning processes in sheep. *Appl Anim Ethol* 5: 43–50.
11. Banchemo GE, Quintans G, Milton JTB, Lindsay DR. (2002). Supplementation of Corriedale ewes with maize during the last week of pregnancy increases production of colostrum. *Anim Prod Austr* 24:273.
12. Banchemo GE, Pérez-Clariget R, Bencini R, Lindsay DR, Milton JTB, Martin, GM. (2006). Endocrine and metabolic factors involved in the effect of nutrition on the production of colostrum in female sheep. *Reprod Nutr Dev* 46:447-460.
13. Barnard S, Matthews L, Messori S, Podaliri-Vulpiani M, Ferri N. (2016). Laterality as an indicator of emotional stress in ewes and lambs during a separation test. *Anim Cogn* 19: 207–214.
14. Berretta EJ, San Julián R, Montossi F, Silva JA. (1994). Pasturas naturales y producción ovina en la región de basalto en Uruguay. Congreso Mundial del Merino (4°, 1994, Montevideo, Uruguay). Memorias. Montevideo. S.U.L. 2p.
15. Bielli A, Pérez-Clariget R, Pedrana G, Milton JTB, López A, Blackberry M, Duncombe G, Rodríguez-Martínez H, Martin GB. (2002). Low maternal nutrition during pregnancy reduces the number of Sertoli cells in the newborn lamb. *Reprod Fertil Dev* 14: 333-337.
16. Caldeira RM, Belo AT, Santos CC, Vazques MI, Portugal AV. (2007a). The effect of long-term feed restriction and over-nutrition on body condition

- score, blood metabolites and hormonal profiles in ewes. *Small Ruminant Research* 68:233–241.
17. Caldeira RM, Belo AT, Santos CC, Vazques MI, Portugal AV. (2007b). The effect of body condition score on blood metabolites and hormonal profiles in ewes. *Small Ruminant Research* 68:242–255.
 18. Campal EF, Casenave G. (1967). *La ganadería Extensiva en Suelos Superficiales Basálticos del Uruguay*. Montevideo, IICA, 89p.
 19. Charismiadou MA, Bizelis JA, Rogdakis E. (2000). Metabolic changes during the perinatal period in dairy sheep in relation to level of nutrition and breed. I. Late pregnancy. *Anim Physiol Anim Nutr* 84:61–72.
 20. Chilliard Y, Bocquier F, Doreau M. (1998). Digestive and metabolic adaptation of ruminants to undernutrition, and consequences of reproduction. *Reprod Nutr Dev* 38:131-152.
 21. Cohen LJ (1974). The operational definition of human attachment. *Psychological Bulletin*. 81 (4): 207-217.
 22. Corner A, Kenyon PR, Stafford KJ, West M, Lopez-Villalobos N, Morris ST, Oliver MH. (2008). Effect of nutrition from mid to late pregnancy on the performance of twin- and triplet-bearing ewes and their lambs. *Aust J Exp Agr* 48:666-671.
 23. Corner RA, Kenyon PR, Stafford KJ, West DM, Morris ST, Oliver MH. (2010). The effects of pasture availability for twin- and triplet-bearing ewes in mid and late pregnancy on ewe and lamb behavior 12 to 24 h after birth. *Animal* 4:108-115.
 24. Damian JP, Hötzel MJ, Banchemo G, Ungerfeld R. (2013). Behavioural response of grazing lambs to changes associated with feeding and separation from their mothers at weaning. *Research in Veterinary Science* 95:913–918.
 25. Del Campo M, Abella I, Otegui P. (2016). Guía para la producción ética de ovinos en Uruguay. Disponible en: <http://www.fagro.edu.uy/index.php/documentos/category/115-departamento-de-produccion-animal-y-pasturas?download=996:guia-para-la-produccion-etica-de-ovinos-en-uruguay>. Fecha de consulta: 28 de noviembre de 2018.
 26. DIEA, (2018). Anuario Estadístico, Dirección de Estadística Agropecuaria, Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca, Uruguay. Disponible en: https://descargas.mgap.gub.uy/DIEA/Anuarios/Anuario2018/Anuario_2018.pdf. Fecha de consulta: 28 de noviembre de 2018.
 27. Dwyer C, Lawrence AB (2000). Maternal behaviour in domestic sheep (*Ovis aries*): constancy and change with maternal experience. *Behaviour*. 137: 1391-1413.
 28. Dwyer C, Lawrence A B, Bishop S C, Lewis M (2003). Ewe–lamb bonding behaviours at birth are affected by maternal undernutrition in pregnancy. *British Journal of Nutrition*, 89: 123–136.
 29. Dwyer C, Morgan CA. (2006). Maintenance of body temperature in the neonatal lamb: effects of breed, birth weight and litter size. *J Anim Sci* 84:1093-1191.
 30. Erhard HW, Boissy A, Rae MT, Rhind ST. (2004). Effects of prenatal under nutrition on emotional reactivity and cognitive flexibility in adult sheep. *Behavioural Brain Research* 151:25-35.

31. Everett-Hincks JM, Blair HT, Stafford KJ, Lopez-Villalobos N, Kenyon PR, Morris ST (2005). The effect of pasture allowance fed to twin- and triplet-bearing ewes in late pregnancy on ewe and lamb behaviour and performance to weaning. *Livestock Production Science*. 97: (2–3), 253-266.
32. FEDNA (Fundación Española para el Desarrollo de la Nutrición Animal) (s/f), Tablas FEDNA para glicerina y salvado de arroz blanco. Disponible en: http://www.fundacionfedna.org/ingredientes_para_piensos/salvado-de-arroz-blanco-14-ee Consultada el 28 de noviembre de 2018.
33. Freitas-de-Melo A, Banchemo G, Hotzel MJ, Damian, JP, Ungerfeld R (2013). Progesterone administration reduces the behavioural and physiological responses of ewes to abrupt weaning of lambs. *Animal*. 7:(8):1367–1373.
34. Freitas-de-Melo A, Ungerfeld R, Hötzel MJ, Abud MJ, Alvarez-Oxiley A, Orihuela A, Damián JP, Pérez-Clariget, R (2015). Mother–young behaviours at lambing in grazing ewes: effects of lamb sex and food restriction in pregnancy. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 168:31–36.
35. Freitas-de-Melo A, Ungerfeld R (2016). Destete artificial en ovinos: respuesta de estrés y bienestar animal. Revisión. *Rev. Mex. Cienc. Pecu.* 7:361-375.
36. Freitas-de-Melo A, Ungerfeld R, Orihuela A, Hötzel MJ, Pérez-Clariget R (2017a). Early mother–young relationship and feeding behaviour of lambs are unaffected by low pasture allowance until the beginning of the last third of gestation in single bearing ewes. *Anim. Prod. Sci.* 58:930-936.
37. Freitas-de-Melo A, Ungerfeld R, Hötzel MJ, Orihuela A, Pérez-Clariget R (2017b). Low pasture allowance until late gestation in ewes: behavioural and physiological changes in ewes and lambs from lambing to weaning. *Animal*. 11:285–294.
38. Freitas-de-Melo A, Ungerfeld R, Orihuela A, Hötzel MJ, Pérez-Clariget, R (2018^a). Restricción alimenticia durante la gestación y vínculo madre-cría en ovinos: una revisión. *Veterinaria (Montevideo)*. 54:19-28.
39. Freitas-de-Melo A, Ungerfeld R, Pérez-Clariget R (2018b). Behavioral pattern in Texel x Corriedale terminal crossbreeding: maternal behavior score at birth, lambs' feeding behaviors and behavioral responses of lambs to abrupt weaning. *Journal of Veterinary Behavior*. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jveb.2018.10.007>.
40. Ganzabal A (2005). Análisis de registros reproductivos en ovejas Corriedale. INIA Serie Actividades de Difusión. 401, 69-83p.
41. Gardner DS (2007). Factors affecting birth weight in sheep: maternal environment. *Reproduction* 133(1):297–307.
42. Gaudin S, Chaillou E, Cornilleau F, Moussu C, Boivin X, Nowak R. (2015). *Animal Behaviour* 102:33-43.
43. Geist V. (1971). *Mountain Sheep: A Study in Behaviour and Evolution*. Chicago, Ed. University of Chicago Press, 383p.
44. Grigore D, Ojeda NB, Alexander BT (2008). Sex differences in the fetal programming of hypertension. *Gender Med.* 5:121-132.
45. Grummer RR, Carrol DJ (1988). A review of lipoprotein cholesterol metabolism: importance to ovarian function. *J. Anim. Sci.* 66:3160-3173.
46. Hafez ESE (1952). Studies on the breeding season and reproduction of the ewe Part I. The breeding season in different environments Part II. The

- breeding season in one locality. *The Journal of Agricultural Science*, 42 (3): 189-231.
47. Haydock KP, Shaw NH (1975). The comparative yield method for estimating dry matter yield of pastures. *Aust. J. Exp. Agric. Anim. Husbandry* 5: 663-670.
 48. Hernandez CE, Matthews LR, Oliver MH, Bloomfield FH, Harding JE. (2010). Effects of sex, litter size and periconceptional ewe nutrition on offspring behavioural and physiological response to isolation. *Physiology & Behavior* 101:588-594.
 49. Hinch GN, Lecrivain E, Lynch JJ, Elwin RL (1987). Changes in maternal-young associations with increasing age of lambs. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 17:305-318.
 50. Hinde K, Carpenter AJ, Clay JS, Bradford BJ (2014). Holsteins favor heifers, not bulls: biased milk production programmed during pregnancy as a function of fetal sex. *PLoS ONE* 9: e86169.
 51. Jefferies BC. (1961). Body condition scoring and its use in management. *Tasmanian J Agr* 32:19-21.
 52. Kenyon PR, Blair, HT (2014). Foetal programming in sheep – Effects on production. *Small Ruminant Res* 118:16-30.
 53. Keverne EB, Levy F, Poindron P, Lindsay DR (1983). Vaginal stimulation: an important determinant of maternal bonding in sheep. *Science*. 219(4580):81-3.
 54. Kremer R, Giordano JP, Rosés L, Rista L (2015). Producción de ovejas Milchschaef en un sistema lechero en pastoreo. *Veterinaria (Montevideo)*. 51:(2)12-23.
 55. Koong LJ, Garrett WN, Rattray PV (1975). A Description of the Dynamics of Fetal Growth in Sheep. *J Anim Sci* 41:1065-1068.
 56. Lenhinger AL, Nelson DL, Cox M (2005). *Principios de Bioquímica*. 4a ed, Barcelona, omega, 1232p.
 57. Levy F, Porter RH (1996). Physiological, Sensory, and Experiential Factors of Parental Care in Sheep. *Adv. Study Behav.* 25:385-422.
 58. Levy F, Keller M, Poindron P (2004). Olfactory regulation of maternal behavior in mammals. *Horm. Behav.* 46:284-302.
 59. Martin GB, Milton JTB, Davidson RH, Banchero GE, Lindsay DR, Blache D (2004). Natural methods for increasing reproductive efficiency in small ruminants. *Animal Reproduction Science* 82–83:231–246.
 60. McDonald P, Edwards RA, Morgan CA (2006). *Nutrición animal*. 6a ed, Zaragoza, acribia, 587p.
 61. Moore RW, Millar CM, Lynch PR (1986). The effects of prenatal nutrition and type of birth and rearing of lambs on vigour, temperature and weight at birth and weight and survival at weaning. *Proc NZ Soc Anim Prod* 46:259-262.
 62. Napolitano F, Rosa D, Sevi A (2008). Welfare implications of artificial rearing and early weaning in sheep. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 110:58-72.
 63. Ndlovu T, Chimonyo M, Okoh AI, Muchenje V, Dzama K, Raats JG (2007). Assessing the nutritional status of beef cattle: current practices and future prospects. *African Journal of Biotechnology*. 6:(24)2727-2734.
 64. Nowak R, Lindsay DR (1992). Discrimination of Merino ewes by their newborn lambs: important for survival? *Applied Animal Behaviour Science*. 34:61-74.

65. Nowak R. (1996). Neonatal survival: contributions from behavioural studies in sheep. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 49:61–72.
66. Nowak R, Poindron P (2006). From birth to colostrum: early steps leading to lamb survival. *Reprod. Nutr. Dev.* 46:431–446.
67. Nowak R, Levy F, Cornilleu F, Williams PD, Marnet PG, Keller M (2011). Suckling, oxytocin and the development of attachment behavior in infants. 43rd European brain and behavior society meeting, Seville, Spain, 43p.
68. Nowak R, Boivin X (2015). Filial attachment in sheep: similarities and differences between ewe-lamb and human-lamb relationships. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 164:12–28.
69. NRC - National Research Council. (1985). Nutrient requirements of sheep. 6a ed, Washington, D.C., p111.
70. NRC - National Research Council (2007). Nutrient Requirements of Small Ruminants: Sheep, Goats, Cervids and New World Camelids. National Academy Press, Washington, D.C., 384p.
71. O'Connor CE, Jay NP, Nicol AM, Beatson PR (1985). Ewe maternal behaviour score and lamb survival. *Proc. N.Z. Soc. Anim. Prod.* 45:159-162.
72. Olazábal Fenocho A, Vera Ávila HR, Serafín López N, Medrano Hernández JA, Sánchez Saucedo H, Terrazas García AM (2013). Reconocimiento mutuo madre-cría en ovinos Columbia con restricción nutricional durante la gestación. *Rev. Mex. Cienc. Pecu.* 4:127-147.
73. Oldham CM, Thompson AN, Ferguson MB, Gordon DJ, Kearney GA, Paganoni BL (2011). The birthweight and survival of merino lambs can be predicted from the profile of live weight change of their mothers during pregnancy. *Anim. Prod. Sci.* 51:776-783.
74. OPYPA, (2011). Censo 2011, Oficina de Programación y Política Agropecuaria, Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca, Uruguay. Disponible en: <http://www.mgap.gub.uy/unidad-organizativa/oficina-de-programacion-y-politicas-agropecuarias/descarga/censo-general>. Fecha de consulta: 28 de noviembre de 2018.
75. Orgeur P, Mavric N, Yvone P, Bernard S, Nowak R, Schaal B, Levy F. (1998). Artificial weaning in sheep: consequences on behavioural, hormonal and immuno-pathological indicators of welfare. *Applied Animal Behaviour Science.* 58:87–103.
76. Orgeur P, Bernard S, Naciri M, Nowak R, Schaal B, Lévy F (1999). Psychobiological consequences of two different weaning methods in sheep. *Reproduction Nutrition Development.* 39:(2)231-244.
77. Pérez-Clariget R, Banchemo G, López A, Blacjberry MA, Blache D, Milton JTB, Martin GB. (2003). A low energy diet fed to pregnant ewes affects the metabolism of ewes and their lambs. IX World Conference on Animal Production, Porto Alegre, Brasil, 220-225p.
78. Pérez-Clariget R, Abud MJ, Freitas-de-Melo A, Ramírez S, Álvarez-Oxiley A (2015). Effect of native pasture allowance on productive performance of ewes. 66th Annual Meeting of the European Federation of Animal Science, Varsovia, Polonia, 367p.
79. Pérez-Clariget R, Abud MJ (2016). Efecto de la oferta de forraje de campo natural en ovejas gestantes sobre la sobrevivencia de las crías. XXV Reunión de la Asociación Latinoamericana de Producción Animal, Recife, Brasil.

80. Poindron P, Neindre P (1980). Endocrine and sensory regulation of the maternal behavior in the ewe. *Adv Study Behav*: 11:75-119.
81. Poindron P, Levy F, Keller M, (2007). Maternal responsiveness and maternal selectivity in domestic sheep and goats: the two facets of maternal attachment. *Dev Psychobiol* 49:54–70.
82. Power KL, Moore CL (1986). Prenatal Stress Eliminates Differential Maternal Attention to Male Offspring in Norway Rats. *Physiology & Behavior* 38:667-671.
83. Quintans G, Scarsi A, Roig G, Banchero G. (2015). Influence of a short-term prepartum supplementation on beef cows and calves. *Anim Prod Sci*. 56(11):1913-1919.
84. Ramírez MG, González RS, Poindron P, Ramirez LA, Valencia JJ, González FR, Terrazas AM. (2011). Comportamiento maternal alrededor del parto y reconocimiento madre-cría en ovinos Pelibuey. *Vet Méx* 42:27-46.
85. Rhind SM, Reid HW, McMillen SR, Palmarini G (1998). The role of cortisol and β -endorphin in the response of the immune system to weaning in lambs. *Animal Science*. 66:(2)397–402.
86. Rivers JP, Crawford MA (1974). Maternal nutrition and the sex ratio at birth. *Nature*. 252:297–298.
87. Russel AJF, Doney JM, Gunn RG (1969). Subjective assessment of body fat in live sheep. *The Journal of Agricultural Science*. 72:(3)451-454.
88. Sanguild PT. (2003). Uptake of Colostral Immunoglobulins by the Compromised Newborn Farm Animal. *Acta Vet Scand* 98:105-122.
89. Sargison ND (2007). Pregnancy toxæmia. En: *Diseases of Sheep*. Aitken ID, 4a ed, Edinburgo, Blackwell, 359-363p.
90. Schichowski C, Moors E, Gauly M (2010). Influence of weaning age and an experimental *Haemonchus contortus* infection on behaviour and growth rates of lambs. *Applied Animal Behaviour Science*. 125:103–108.
91. Schmidt SP, Keith RK (1983). Effects of diet and energy intake on kinetics of glucose metabolism in steers. *J Nutr* 113:2155-2163.
92. Slee J, Springbett A (1986). Early post-natal behavior in lambs of ten breeds. *Appl Anim Behav Sci* 15:229-240.
93. Sowinska J, Tanski Z, Czaja K (2001). The weaning stress response in lambs of different age. *Czech Journal of Animal Science*. 46(11):465-468.
94. Secretariado Uruguayo de la Lana (2016). Manual práctico de producción ovina. Disponible en: <https://es.scribd.com/document/368401702/SUL-Manual-Practico-de-Produccion-Ovina> Fecha de consulta: 28 de noviembre de 2018.
95. Terrazas A, Hernández H, Delgadillo JA, Flores JA, Ramírez-Vera S, Fierros A, Rojas S, Serafín N (2012). Undernutrition during pregnancy in goats and sheep, their repercussion on mother-young relationship and behavioural development of the young. *Trop Subtrop Agroecosyst* 15:161-174.
96. Thomson W, Fraser AHH (1939). Feeding concentrates to the in-lamb ewe. The effects in lambing results. *Scottish Journal of Agriculture*. 22:71-73.
97. Tizard IR (2009). *Introducción a la Inmunología Veterinaria*. 8va ed, Barcelona, Saunders, 574p.

98. Treacher TT. (1970). Effects of nutrition in late pregnancy on subsequent milk production in Ewes. *Animal Production*. 12:23-36.
99. Trivers RL. (1972). Parental investment and Sexual Selection. En: Campbell B. *Sexual Selection and the Descent of Man. 1871-1971*. Los Angeles, University of California, 136-207p.
100. Trivers RL, Willard DE (1973). Natural Selection of Parental Ability to Vary the Sex Ratio of Offspring. *Science*. 179:90-92.
101. Uvnäs Moberg K, Prime DK (2013). Oxytocin effects in mothers and infants during breastfeeding. *Infant*. 9(6):201-206.
102. Weary DM, Jasper J, Hötzel MJ (2008). Understanding weaning distress. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 110:24–41.
103. Yilmaz O, Denk H, Bayrama D (2007). Effects of lambing season, sex and birth type on growth performance in Norduz lambs. *Small Ruminant Res.* 68:336-339.
104. Zagron G, Weinstock M (2006). Maternal adrenal hormone secretion mediates behavioural alterations induced by prenatal stress in male and female rats. *Behavioural Brain Research*. 175:(2)323–328.