

Restricción alimenticia durante la gestación y vínculo madre-cría en ovinos: una revisión

Aline Freitas-de-Melo¹, Rodolfo Ungerfeld², Agustín Orihuela³, María José Hötzel⁴, Raquel Pérez-Clariget⁵

¹ Departamento de Biología Molecular y Celular, Universidad de la República, Lasplacas 1620, Montevideo 11600, Uruguay

Autor para correspondencia: Aline Freitas-de-Melo: alinefreitasdemelo@hotmail.com

² Departamento de Fisiología, Facultad de Veterinaria, Universidad de la República, Uruguay

³ Facultad de Ciencias Agropecuarias de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Mexico

⁴ Laboratório de Etologia Aplicada e Bem-Estar Animal, Departamento de Zootecnia e Desenvolvimento Rural, Universidade Federal de Santa Catarina, Brazil

⁵ Departamento de Producción Animal y Pasturas, Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Uruguay

Veterinaria (Montevideo) Volumen 54
Nº 210 - 5 (2018) 27-36

DOI: 10.29155/VET.54.210.5

Recibido : 03/04/2018

Aceptado: 03/08/2018

Resumen

El objetivo de esta revisión fue sintetizar y discutir información disponible sobre los efectos de la subnutrición durante la gestación de ovejas sobre el vínculo madre-cría al parto y durante el posparto. La oveja y su(s) cordero(s) establecen un vínculo fuerte y selectivo inmediatamente después del parto, el que es mediado por señales olfativas, auditivas y visuales. Luego del parto, si la oveja acepta su cría como propia, le permite la ingesta de calostro, pero en el caso contrario rechaza a la cría con comportamientos agresivos. Durante el periodo de lactación los cuidados maternos evolucionan hasta la independencia alimenticia total de la cría, finalizando con el destete natural. Sin embargo, en la mayoría de los sistemas de producción ovina se realiza un destete artificial que provoca cambios comportamentales y fisiológicos indicativos de estrés. En el caso de Uruguay el sistema de cría ovina predominante es extensivo, basado en el pastoreo de campo natural, el que presenta una marcada disminución en la producción de forraje durante el invierno, momento en el que las ovejas están gestando. En estas condiciones las ovejas preñadas sufren una restricción nutricional, pierden peso y condición corporal, lo que afecta negativamente el peso y las reservas energéticas de sus crías al nacimiento, así como el establecimiento del vínculo entre la oveja y su cordero. Las fallas en el establecimiento del vínculo madre-cría, son las principales causas de los altos índices de mortalidad posnatal de corderos y de la baja eficiencia reproductiva de estos sistemas. La disminución en la producción de leche de las ovejas compromete el desarrollo de los corderos, lo que también repercute en la evolución del vínculo madre-cría y la respuesta de estrés al destete.

Palabras clave: comportamiento materno, subnutrición, gestación, producción de leche, crecimiento del cordero, destete

Summary

The aim of this review was to summarize and to discuss the available information about the effects of subnutrition during gestation on ewe-lamb bond at lambing and during lactation period. The bond between the ewe and the lamb, that is highly selective, is established immediately after lambing through olfactory, auditory and visual signals. Immediately after lambing, if the ewe accepts the lamb, it allows it to suckle colostrum; however, if it does not accept it, she rejects it with aggressive behaviours. During the lactation period, the maternal care changes until the total independence of the lamb, ending in natural weaning. However, in most productive systems, lambs are separated from the dams at an earlier age, provoking behavioural and physiological responses indicative of stress in both, the ewe and the lamb. In Uruguay, sheep breeding systems that predominate are extensive, based on grazing native pastures, presenting a great decrease in forage availability in winter, when ewes are pregnant. Thus, pregnant ewes suffer a nutritional restriction, losing body weight, and consequently achieving lower birth weight and less body energetic reserves of their lambs, weakening the ewe-lamb bond. Failures in the establishment of mother-young bond are one of the main causes of the high neonatal mortality rates, and thus, the low reproductive efficiency achieved in these systems. Moreover, undernourished pregnant ewes produce less milk yield, compromising the development of their lambs and affecting the ewe-lamb bond during the lactation period, and modifying the stress response at artificial weaning.

Key words: sheep, maternal behaviour, attachment, subnutrition during gestation, milk production, artificial weaning

Introducción

En el 2015 existían en Uruguay 6,6 millones de ovinos, según datos del Anuario Estadístico Agropecuario de 2016 (DIEA, 2016), siendo la eficiencia reproductiva una de las principales limitantes para el desarrollo del sector ovino. De acuerdo al Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca, el 42% de las ovejas del país son Corriedale, seguido del 27% de Merino Australiano (MGAP, 2016). En nuestro país, la producción ovina se desarrolla bajo sistemas predominantemente semi-extensivos y extensivos, con pastoreo en campo natural a cielo abierto, con mínima intervención humana, frecuentemente compartiendo los potreros con bovinos. En estos sistemas, el campo natural es la principal o única fuente de alimento, por lo que es importante considerar que tanto la producción como la calidad del forraje cambian en forma estacional, disminuyendo acentuadamente durante el invierno (Carámbula, 1991). Esta crisis forrajera invernal coincide con el periodo de gestación de las ovejas, y por tanto incide negativamente en el bienestar de los animales, fundamentalmente durante el último tercio de la preñez, cuando la demanda nutricional es mayor.

La subnutrición durante la gestación puede producir toxemia de la preñez, muerte de animales, nacimiento de crías con bajo peso, así como bajas reservas energéticas y vitalidad pobre. Además, la restricción alimenticia durante la gestación afecta negativamente el comportamiento materno, incrementando los rechazos de crías al parto, y disminuyendo la producción de calostro y leche. Todos estos factores aumentan las probabilidades de muerte de los corderos, conduciendo a pérdidas productivas y económicas.

En Uruguay el porcentaje de señalada (cantidad de corderos señalados/ovejas encarnadas en un año) es bajo, fluctúa en el entorno del 70%, debido fundamentalmente a la alta mortandad de corderos durante los primeros días posparto (Mari, 1979; Otero, 2017). El 95% de los corderos mueren en las primeras 72 h de vida y lo hacen mayormente como consecuencia del síndrome inanición-exposición al clima (Azzarini, 2000; Mari, 1979). Estas muertes pueden relacionarse con un peso bajo al nacer, establecimiento inadecuado del vínculo oveja-cordero, y producción de calostro y leche insuficientes para cubrir las necesidades del cordero, lo que además les pone en una situación de mayor exposición y vulnerabilidad ante un clima hostil y ante la posible presencia de predadores (Dutra, 2005; Mari, 1979). Por eso, un vínculo consolidado y la provisión de calostro y leche en cantidades adecuadas son determinantes de un buen crecimiento, y por tanto claves para aumentar el porcentaje de señalada, así como el peso y la adaptación de los corderos al destete artificial. Asimismo, se han realizado varios trabajos en Uruguay que han determinado que una alta proporción de muertes de corderos durante el posparto temprano están relacionadas a lesiones cerebrales de encefalopatía hipóxico-isquémica (Dutra, 2007; Dutra y col., 2007). Por lo que las condiciones de la oveja que faciliten el parto, incluyendo el biotipo del cordero, sería una alternativa

para disminuir la mortalidad temprana de corderos.

En base a todo ello, el objetivo de esta revisión fue sintetizar y discutir información disponible sobre los efectos de la subnutrición durante la gestación de ovejas sobre el vínculo madre-cría al parto y durante el posparto.

Preparto, parto y posparto temprano: comportamiento de la oveja y de su cordero

La gestación de la oveja dura entre 145 y 150 días (Lynch, 1992; Zeleznik y Pohl, 2015), por lo que la mayor parte de la misma ocurre durante el invierno, y los partos se producen mayoritariamente en la primavera (Dwyer, 2008). Durante la gestación el abdomen de la oveja se distiende alcanzando su tamaño máximo en el preparto, momento en el que se observan cambios comportamentales y la presencia de una secreción mucosa en la vulva como consecuencia del aumento de estrógenos (Senger, 2003). Entre los cambios comportamentales se incluyen olfateos en la zona de la vulva, inquietud (la oveja se echa y se levanta frecuentemente, y camina en círculos), micciones más frecuentes, la oveja patea el suelo, vocaliza y se lame los labios con movimientos rápidos de lengua (Lynch, 1992). La oveja frecuentemente se aísla de la majada durante el preparto, demostrando interés por crías y líquido amniótico de otras ovejas recién paridas (Lynch, 1992; Nowak y col., 2008).

Antes del parto ocurren cambios endócrinos que permiten la expulsión del feto y de las membranas fetales al ambiente extrauterino gracias a la contracción del miometrio y la dilatación del cérvix (Challis y col., 2000). La activación del eje hipotálamo-pituitario-adrenal fetal, con el consecuente aumento del cortisol fetal, es esencial para que se desencadene el parto (Bernal, 2001; Liggins, 2000). El aumento de la concentración de cortisol fetal estimula la actividad de las enzimas placentarias 17 α -hidroxilasa y C17-20 liasa, posibilitando la formación de andrógenos a partir de la progesterona (Bernal, 2001). Los andrógenos son rápidamente convertidos a estrógenos por el sistema placentario P450 aromatasa (Bernal, 2001; Senger, 2003). El aumento de los estrógenos estimula la producción y liberación de prostaglandina F2 α (PGF2 α), la que induce la regresión del cuerpo lúteo, y por tanto contribuye a la disminución de las concentraciones de progesterona. Estos cambios también determinan un aumento de la sensibilidad del miometrio a la oxitocina y el ablandamiento del cérvix (Noakes y col., 2001). Los principales cambios hormonales en la madre antes del parto incluyen la disminución en la concentración de progesterona, el aumento de estrógenos, de PGF2-alfa, de prolactina y de oxitocina. Esta última hormona es liberada como consecuencia del estímulo vagino-cervical (reflejo neuro-endócrino de Fergusson), desencadenado a partir de la entrada del feto al cérvix (Noakes y col., 2001; Nowak y col., 2000). Las concentraciones de estrógenos retornan a los niveles basales algunas horas después del parto, pero las concentraciones de oxitocina y prolactina se mantienen elevadas por el estímulo de la succión durante el amamantamiento (Nowak y col., 2000).

Durante el parto las ovejas frecuentemente se echan en el lugar elegido para parir, extendiendo las patas y el cuello, o pueden permanecer paradas durante la expulsión del feto (Nowak y col., 2008). El parto puede dividirse de manera general en tres fases: 1) la primera fase es caracterizada por el inicio de las contracciones del miometrio y de la dilatación cervical, etapa que dura entre 2 y 6 h; 2) en la segunda fase o expulsión fetal, ocurren contracciones vigorosas del miometrio y de la musculatura abdominal, además de la dilatación progresiva del cérvix, ruptura de las membranas fetales y expulsión del feto; esta etapa dura entre pocos minutos hasta más de tres horas, dependiendo de la paridad, raza, peso y sexo de la cría y número de corderos; y 3) y en la tercera fase es cuando ocurre la expulsión de las membranas fetales, lo que puede llevar entre 5 y 8 h (Challis y col., 2000; Mesiano y col., 2015; Senger, 2003). Durante la fase de expulsión fetal la presentación anterior longitudinal es la más frecuente (94,5%) por lo que lo primero que emerge del feto son los miembros anteriores seguidos de la cabeza, aunque en forma menos frecuente se observa la salida de los miembros posteriores primero (Noakes y col., 2001). Para aumentar las probabilidades de supervivencia de los corderos es importante que la oveja permanezca en el lugar del parto durante el mayor tiempo posible (Nowak, 1996).

Inmediatamente después de terminada la expulsión del feto se establece un vínculo fuerte y selectivo entre la oveja y su cordero (Poindron y LeNeindre, 1980). En este momento, la oveja tiene una fuerte atracción hacia el líquido amniótico que recubre al cordero, realiza el acicalamiento del mismo, empezando por la cabeza y siguiendo por otras partes del cuerpo, emitiendo balidos de tono bajo (Levy y Keller, 2008; Nowak y col., 2008; Poindron y LeNeindre, 1980). Durante los primeros 20-30 min luego del parto la oveja limpia al cordero, lo que la ayuda a identificarlo (Smith y col., 1966). Luego del parto, la oveja reconoce a su cría después de 30 a 120 min de contacto con la misma (Poindron y LeNeindre, 1980; Smith y col., 1966). Una vez concluido el periodo de reconocimiento, la madre rechaza agresivamente las crías ajenas o que no fueron identificadas como propias (Poindron y LeNeindre, 1980; Poindron y col., 2007). Los criterios para determinar que la madre aceptó a una cría como propia incluyen el despliegue normal de los comportamientos de acicalamiento, la emisión de balidos bajos, y su posición mientras el cordero mama, es decir, que se mantenga parada y orientada en forma paralela al cordero mientras este intenta mamar (Poindron y LeNeindre, 1980).

El cordero recién nacido sacude la cabeza, mueve sus patas, se pone en posición esternal y vocaliza. Posteriormente, flexiona sus miembros anteriores, empuja su cuerpo con sus extremidades posteriores, luego extiende sus miembros anteriores e intenta pararse (Nowak y col., 2008). Los balidos del cordero estimulan las vocalizaciones de la oveja favoreciendo la formación y consolidación del vínculo y aumentando las probabilidades de supervivencia de las crías (Nowak, 1996). Aunque puede haber diferencias raciales, la mayoría de los corderos se paran entre 20 y 60 min después de nacidos y acceden a la ubre entre 20 y 95

min luego del parto (Slee y Springbett, 1986). Es importante que el cordero se pare lo antes posible y logre una acción coordinada con la madre, quien lo orientará para encontrar la ubre y así logre ingerir el calostro (Nowak, 1996). Los episodios de succión e ingestión de calostro por parte del cordero son claves para el reconocimiento temprano por parte de su madre. Cuanto mayor es el tiempo de succión, más rápido es el reconocimiento de la madre hacia su cordero (Nowak, 2006). El comportamiento de la oveja y de su cordero al parto en sistemas de producción ovina extensivos como los de Uruguay están afectados por los factores ambientales como las temperaturas bajas. La demanda energética para mantener la temperatura corporal de los corderos es alta, proviniendo esta energía y el calor de la presencia de la madre, del metabolismo del tejido adiposo marrón y del calostro (Cannon y Nedergaard, 1985; Nowak, 1996).

Al parto y durante el posparto, el reconocimiento entre la oveja y el cordero ocurre a partir de señales olfativas, auditivas y visuales (Keller y col., 2003; Nowak, 1990; 1991; Sèbe y col., 2007). En las primeras horas posparto (1 a 2 h), el olfato tiene relevancia fundamental en la formación de la memoria de la madre hacia su cría (Lévy y col., 2004), aunque a distancia la audición y la visión se tornan más importantes (Ferreira y col., 2000). Las ovejas reconocen a los corderos pocas horas luego del parto (Poindron y LeNeindre, 1980; Smith y col., 1966), mientras que los corderos pueden identificar a sus madres a cortas distancias recién a partir de las 24 h después de nacidos (Nowak, 1991; Nowak y Lindsay, 1990). Las tasas de supervivencia mayores están relacionadas con la habilidad de los corderos de discriminar a su madre de una oveja que no es su madre hasta 12 h después del parto (Nowak y Lindsay, 1992). En resumen, al parto hay una interacción y un reconocimiento mutuo entre la oveja y el cordero que permiten el establecimiento adecuado del vínculo entre ellos, aumentando la tasa de supervivencia de la cría.

Comportamiento oveja-cordero durante el periodo de lactación

La interacción madre-cría durante el periodo de lactación puede ser caracterizada por la aceptación del acceso del cordero a la ubre por parte de la oveja, la duración y frecuencia de amamantamientos, el rechazo a corderos ajenos y las reacciones comportamentales de la diada luego de su separación (Orgeur y col., 1999; Poindron y LeNeindre, 1980). La relación de la oveja y su cordero cambia a lo largo del periodo de lactación: por ejemplo, al nacimiento la oveja acicala a su cordero, pero este comportamiento desaparece rápidamente luego del parto (Poindron y LeNeindre, 1980). Asimismo, durante las primeras dos semanas de vida las ovejas permiten al cordero mamar todas las veces que ellos lo requieren, pero gradualmente, a medida que la lactación avanza, lo rechazan con mayor frecuencia (Ewbank, 1967; Fletcher, 1971). Durante la primera semana de vida, los corderos maman una vez o más por hora, disminuyendo esta frecuencia a medida que avanza el posparto, llegando a uno o dos amamanta-

mientos cada 6 h (Ewbank, 1964, 1967; Fletcher, 1971; Munro, 1956). Con el avance del periodo de lactación, la frecuencia de amamantamientos disminuye aún más, al tiempo que aumenta la distancia física entre la oveja y el cordero (Hinch, 1989; Hinch y col., 1987;). Para amamantarse el cordero camina enfrente de la madre; generalmente ésta realiza una inspección olfatoria del cordero antes y durante el amamantamiento, y el cordero accede a la ubre en posición paralela a la madre, pero en sentidos opuestos (Poindron y LeNeindre, 1980). La inversión parental de la oveja está limitada a su progenie (Clutton-Brock, 1991), por lo que olfatear al cordero que intenta acceder a su ubre permite rechazar a los corderos ajenos. Un aspecto importante para que se produzca el amamantamiento es la capacidad del cordero y su madre para reconocerse mutuamente. El reconocimiento a larga distancia permite a la madre localizar a su cría, mientras que el reconocimiento a corta distancia posibilita el amamantamiento (Lindsay y Fletcher, 1968).

Durante el proceso de destete natural la producción de leche de la madre y la duración de los amamantamientos se van reduciendo conforme avanza la lactación, al mismo tiempo que los corderos aumentan el tiempo dedicado a ingerir alimento sólido (Arnold y col., 1979; Berger, 1979; Weary y col., 2008). La producción de leche de las ovejas es uno de los factores principales que determina la edad del destete natural de los corderos (Arnold y col., 1979), aunado al crecimiento de la cría proporcional a la producción de leche de la madre (Senger, 2003). Asimismo, la disminución de la frecuencia de amamantamientos está asociada a un mayor desarrollo ruminal (Lyford, 1988). Por ejemplo, en corderos Santa Inés el desarrollo del rumen se completa al alcanzar los 15 kg (Geraseev y col., 2008), peso que implica que el cordero está apto para la sustitución total de la leche por alimentos sólidos. A medida que el cordero crece va ganando independencia nutricional y social, va reemplazando gradualmente la leche por comida sólida, e interactúa más con otros individuos del grupo (Weary y col., 2008). El amamantamiento finaliza con el destete espontáneo del cordero, el que en la raza Merino ocurre entre los 4 y 5 meses de edad (Arnold y col., 1979), mientras que en ovinos silvestres ocurre entre los 6 y 12 meses de edad (Geist, 1971; Grubb, 1974).

Destete artificial en ovinos

El destete artificial es la finalización forzada del amamantamiento normal del cordero e implica la separación física de la madre (Brown, 1964; Napolitano y col., 2008; Weary y col., 2008). El momento del destete artificial varía según el objetivo de cada establecimiento y de la alimentación a la que los corderos puedan tener acceso después del destete. En cualquier caso, el momento en que se realiza el destete artificial también va a depender de la edad, peso y habilidad del cordero para comer alimento sólido (Napolitano y col., 2008). En Uruguay, la mayor parte de los productores ovinos de carne y lana destetan los corderos entre los 60 y 150 días de edad, sin necesitar realizar la crianza artificial, facilitando el manejo y reduciendo los costos de producción (Freitas-de-Melo y Ungerfeld, 2016).

El destete artificial es una situación estresante tanto para la oveja como para el cordero, provocada por diferentes estresores que se superponen: 1) estrés emocional, generado por la ruptura del vínculo madre-cría; 2) cambios en el ambiente físico y social, ya que al menos un miembro de la diada se alojará en un ambiente nuevo, muchas veces con otros animales con los que no tenía contacto previo; 3) en el cordero, el cese de la succión, lo que implica la interrupción de un comportamiento innato; y 4) en el cordero, el cambio nutricional, generado por la pérdida de la leche y su sustitución completa por alimentos sólidos (Damián y col., 2013; Freitas-de-Melo y Ungerfeld, 2016; Weary y col., 2008). Luego de la separación, la oveja y el cordero aumentan la frecuencia de comportamientos relacionados con la búsqueda del otro, observándose también un incremento en la cantidad de vocalizaciones emitidas (Orgeur y col., 1999), en el tiempo que pasan parados y caminando, además de que frecuentemente costean (cuando los animales se mueven repetidas veces de forma paralela a la cerca modificando la dirección de ida y vuelta en forma continua (Damián y col., 2013). El aumento en la cantidad de vocalizaciones y de tiempo costeando son los cambios de comportamiento más indicativos de la respuesta de estrés al destete. Al aumentar los comportamientos relacionados con la búsqueda de la cría o de la madre, las ovejas y los corderos reducen su tiempo de alimentación y descanso, pasando menos tiempo echados, pastando o rumiando (Cockram y col., 1993; Damián y col., 2013; Freitas-de-Melo y col., 2013).

El destete también provoca cambios fisiológicos agudos indicadores de estrés en las ovejas y sus corderos, como un aumento rápido en la concentración sérica de cortisol (Pérez-León y col., 2006; Rhind y col., 1998), afectando negativamente la función inmune, tanto en los corderos (Napolitano y col., 1995) como en las ovejas (Orgeur y col., 1998). Además, disminuye la concentración sérica de proteínas totales y globulinas (Freitas-de-Melo y col., 2013; 2017).

El destete también afecta negativamente el crecimiento de los corderos, pudiendo ser más marcado en los corderos destetados antes de completar el desarrollo del rumen, si no son criados artificialmente con sustituto lácteo (Caneque y col., 2001; Lee y col., 1990). De manera general, las respuestas comportamentales y fisiológicas indicadoras de estrés tienen repercusión negativa en el bienestar de los animales.

Subnutrición durante la gestación y sus impactos negativos sobre la oveja, el feto, el neonato y el vínculo madre-cría

Las consecuencias negativas de las deficiencias nutricionales durante la gestación de las ovejas sobre el vínculo madre-cría son mayores cuando la subnutrición ocurre durante el último tercio de la gestación, que es la etapa de mayor crecimiento del feto y de la glándula mamaria (Anderson, 1975; Kenyon y Webb, 2007). Durante el periodo de la gestación en que las ovejas sufren una restricción alimenticia pierden peso (Russel y col., 1968) y sufren cambios metabólicos característicos de un balance energético negativo, como por ejemplo bajas concentraciones de glucosa, proteínas séricas y un aumento en las concentra-

ciones de ácidos grasos no esterificados (Corner y col., 2008; Freitas-de-Melo y col., 2018a). Este marcado balance energético negativo en las ovejas puede incluso provocar toxemia de la preñez, que en casos extremos produce la muerte de las ovejas y del feto. En otras ocasiones puede ocurrir una restricción en el desarrollo fetal y de la glándula mamaria (Harding y Johnston, 1995; Kenyon y Blair, 2014; Mellor y Murray, 1985), una menor producción de calostro (Mellor y Murray, 1985), y menor peso en los corderos al nacer (Kenyon, 2008; Roca Fraga y col., 2018). Cuando los partos ocurren en condiciones de temperaturas bajas, la falta de vigor, el peso bajo y las reservas corporales insuficientes son factores de riesgo para las crías nacidas de ovejas mal nutridas durante la gestación (Dwyer, 2014; Dwyer y Lawrence, 2005; Mari, 1979; Terrazas y col., 2012).

Los corderos que tienen un peso bajo al nacer tienen más dificultades para pararse y dirigirse a la ubre, y finalmente para mamar (Dwyer y col., 2003), lo que afecta las probabilidades de un adecuado reconocimiento temprano por parte de la madre (Nowak y col., 1987). La falta de vigor del cordero al parto retrasa y disminuye la ingestión de calostro, lo que es fundamental para su supervivencia, ya que es la única fuente de alimento, y es imprescindible para su protección inmunológica (Nowak, 1996). Asimismo, los corderos con menor peso al nacer, o los hijos de madres que sufrieron una restricción alimenticia durante la gestación, tienen mayores dificultades para diferenciar a su madre de otra oveja durante las primeras 12 h posparto (Nowak y col., 1987; Olazábal-Fenochio y col., 2013), disminuyendo sus probabilidades de supervivencia (Nowak y Lindsay, 1992). Por ejemplo, luego de una corta separación, los corderos trillizos hijos de ovejas que pastorearon sobre una menor oferta de pastura durante la gestación, son menos propensos a pararse, localizar a la ubre de su madre y seguirlas a las 12 h de nacidos (Everett-Hincks y col., 2005). Al separar la oveja de su cordero durante periodos cortos, como ocurre mientras se colocan las caravanas, los corderos hijos de madres que pastorearon con una oferta de forraje menor durante la gestación despliegan comportamientos indicativos de una alta dependencia de su madre (Corner y col., 2010). Además de afectar el comportamiento del cordero, la subnutrición durante la gestación también afecta el comportamiento materno; la madre invierte menos tiempo aseando a su cría, lo que retrasa su reconocimiento y aumenta la cantidad de comportamientos agresivos hacia la misma (Dwyer y col., 2003; Olazábal-Fenochio y col., 2013). Esto, puede explicarse en parte por una relación de estrógenos y progesterona baja cerca del parto (Dwyer y col., 2003), lo que tiene como consecuencia mayor mortalidad neonatal de corderos, tanto en partos únicos como en partos de mellizos (Lindsay y col., 1990; Thomson y Thomson, 1949). Además, estas ovejas son menos propensas a quedarse con su cría durante el establecimiento del vínculo madre-cría (Everett-Hincks y col., 2005), ya que son más proclives a verse más atraídas por comida que por sus corderos (Nowak, 1996).

El rechazo del cordero al parto incrementa el porcentaje de mortalidad de los mismos (Kuchel y Lindsay, 1999), lo que es frecuente en los sistemas extensivos como los de Uruguay, en los

que hay poca intervención humana. Aunque en la mayor parte de los sistemas extensivos de producción ovina no se realizan manejos nutricionales para evitar este tipo de problemas, se recomienda aumentar la oferta de alimento durante el tercio final de gestación para mejorar la condición corporal de las ovejas, el peso de los corderos al parto, el acúmulo y la producción de calostro, y por tanto, aumentar las probabilidades de supervivencia de las crías (Banchero y col., 2002; Martin y col., 2004; Mukasa-Mugerwa y col., 1994). Putu y col. (1988) demostraron que la suplementación con lupino durante las 6 últimas semanas de gestación mejora el comportamiento materno de las ovejas que paren corderos mellizos en comparación con las que paren un solo cordero, resultando en una menor cantidad de rechazos comparados con las ovejas que no recibieron suplemento. Recientemente, Pedernera y col. (2017) observaron que los corderos hijos de ovejas que recibieron concentrado proteico durante el último tercio de gestación demoraron 10 min menos para mamar por primera vez que los hijos de ovejas con una dieta control. En síntesis, la suplementación preparto es un manejo práctico y de fácil aplicación con resultados importantes en la supervivencia de los corderos en sistemas pastoriles en que pueda haber subnutrición de las ovejas gestantes, pero el tiempo y tipo de suplementación será determinante del resultado que pueda lograrse.

Dado que las diferencias en las características del vínculo al parto pueden persistir durante el periodo de lactación (Pickup y Dwyer, 2011), la subnutrición prenatal también puede afectar el vínculo madre-cría en otras etapas del posparto. Como se mencionó anteriormente, la restricción nutricional durante la gestación reduce la condición corporal de las ovejas durante la gestación y el posparto, por lo que las crías nacen con un peso bajo y las madres producen menos calostro. Además, la restricción alimenticia durante la gestación afecta negativamente la producción de leche de la madre a lo largo del posparto (Freitas-de-Melo y col., 2017; Louca y col., 1974), y por tanto, el crecimiento y el peso de los corderos al destete (Corner y col., 2008). Sin embargo, la menor producción de leche puede determinar que los corderos adelanten el consumo de pasturas para compensar la dieta, alcanzando la maduración nutricional antes. Todo lo anterior podría modificar la interacción madre-cría durante el proceso de destete natural, alterando los episodios de amamantamiento y el comportamiento alimenticio. En este sentido, Arnold y col. (1979) encontraron que el vínculo madre-cría se debilitó antes en ovejas Merino que producían menor cantidad de leche, adelantando el proceso de destete natural.

Recientemente nuestro grupo de investigación realizó algunos trabajos en Uruguay para determinar si diferentes ofertas de forraje de campo natural durante la gestación afectan el vínculo-madre cría al parto y durante el posparto en ovinos. Cuando se compararon ovejas que pastorearon en una oferta de forraje de campo natural baja y alta (5-8 kg de materia seca/100 kg de peso vivo/día vs. 10-12 kg de materia seca/100 kg de peso vivo/día) desde antes de la concepción hasta los 105 días de gestación, seguido de un importante aumento en el plano nutricional

hasta el parto (pastoreo sobre una pradera de festuca a 14 kg de materia seca/100 kg de peso vivo/día y suplementación con 200 g afrechillo de arroz/oveja/día y 50 mL de glicerol/oveja/día) no se afectó el vínculo madre-cría al parto. Este tratamiento nutricional tampoco afectó los pesos de las ovejas al parto, la producción de leche, ni los pesos de las ovejas y de los corderos durante el posparto (Freitas-de-Melo y col., 2015; 2017). En cambio, cuando la restricción en la disponibilidad de forraje se prolongó hasta los 122 de gestación, seguido por el mismo incremento del trabajo anterior en la oferta de alimento hasta el parto no fue suficiente para evitar efectos negativos en el peso de las ovejas y el comportamiento de los corderos al parto, los pesos de las ovejas durante el posparto, su producción de leche, y la respuesta de estrés al destete de los corderos (Freitas-de-Melo y col., 2015; 2017). En estos dos trabajos los pesos al nacimiento de los corderos no fueron diferentes según la oferta de forraje, siendo además mayores que los habitualmente observados en la raza Corriedale (Suárez y col., 2000).

Las crías machos de las ovejas que pastorearon campo natural a una oferta de forraje baja desde antes de la concepción hasta los 122 de gestación tardaron más tiempo para mamar por primera vez en comparación con las crías hembras, y con las crías hembras y machos de las ovejas que pastorearon una oferta de forraje alta de campo natural (Freitas-de-Melo y col., 2015). Aunque en general los corderos machos son más pesados que las hembras (Gardner, 2007; Yilmaz y col., 2007), en nuestro trabajo el sexo del cordero no afectó el peso al nacimiento. Los fetos machos parecen crecer intrauterinamente más rápido que las hembras por lo que una restricción nutricional de la madre podría tener consecuencias más severas en la cría macho que en la hembra. Es posible, que la transferencia de nutrientes de las madres restringidas por la menor oferta de forraje a sus fetos machos fuera menor en proporción a sus demandas, colocándolos en desventaja al nacer con respecto a los machos de madres no restringidas y aún de las hembras de madres restringidas. La diferencia en el tiempo requerido para el primer amamantamiento también podría explicarse por las cantidades menores de reservas corporales y tejido adiposo pardo al parto (Budge y col., 2000), y por tanto, una menor capacidad para regular su temperatura corporal (Mellor y Murray, 1985). En este sentido, los corderos machos presentan una menor temperatura corporal que las hembras al parto (Moore y col., 1986), y a su vez, los corderos que con menor temperatura demoran más en mamar por primera vez (Dwyer y Morgan, 2006). Según Nowak (1996), los corderos que maman antes establecen el vínculo madre-cría antes, y tienen mayor probabilidad de supervivencia. Todo esto en conjunto podría explicar la mayor tasa de supervivencia de corderas que de corderos observada en otros estudios (Bahri Binabaj y col., 2013; Oldham y col., 2011).

Al destete, los corderos hijos de ovejas que pastorearon una oferta de forraje baja de campo natural costearon y vocalizaron menos que aquellos nacidos de ovejas que pastorearon una oferta alta (Freitas-de-Melo y col., 2017). Además, si bien en todos los corderos disminuyó la concentración de albúmina después

del destete, esta disminución fue menor en corderos nacidos de ovejas que pastorearon una oferta baja de campo natural que en los nacidos de ovejas que pastorearon una oferta alta de campo natural (Freitas-de-Melo y col., 2017). Estas diferencias podrían tener al menos dos explicaciones: 1) los corderos estaban en diferentes etapas de su proceso de independencia nutricional, o 2) mantenían intensidades de vínculo madre-cría diferentes. Dado que las ovejas que pastorearon una oferta de forraje baja de campo natural produjeron menos leche, sus corderos probablemente consumieron una menor cantidad de leche, y por tanto necesitaron consumir más forraje ya que mantuvieron el mismo peso que los hijos de las ovejas que pastorearon una oferta de forraje alta de campo natural. Esta interpretación coincide con la mayor frecuencia de pastoreo observada en los corderos de ovejas que pastorearon una oferta de forraje baja de campo natural antes del destete artificial. Es interesante observar que estas diferencias en la frecuencia de pastoreo y en la producción lechera desaparecieron cuando las ovejas quedaron 17 días más en un plano nutricional alto durante el tercio final de la gestación (Freitas-de-Melo y col., 2018b). Se podría asumir que los corderos hijos de ovejas que pastorearon una oferta de forraje baja de campo natural estarían más adelantados en el proceso de destete natural como consecuencia de una mayor independencia nutricional de la madre, y por tanto se adaptarían mejor a los cambios al destete. La diferencia en la producción de leche entre las ovejas de acuerdo a la oferta de forraje que recibieron durante la gestación podría explicar la diferencia en la intensidad del vínculo madre-cría. Las madres que pastorearon una oferta de forraje baja de campo natural produjeron menos leche y en ovinos, al igual que en bovinos (Ungerfeld y col., 2009), la producción lechera es un factor que influye positivamente reforzando el vínculo madre-cría (Arnold y col., 1979).

Dado que los efectos de los tratamientos nutricionales mencionados anteriormente estaban condicionados por el aumento de la disponibilidad de alimento al final de la gestación, comparamos el vínculo madre-cría al parto y durante posparto cuando las ovejas pastorearon una oferta de forraje baja o alta de campo natural (6-10 kg de materia seca/100 kg de peso vivo/día vs 14-20 kg de materia seca/100 kg de peso vivo/día) desde los 30 días de gestación hasta el parto (Freitas-de-Melo y col., 2018a). Además, se suministró a todas las ovejas 300 g de afrechillo de arroz/oveja/día a partir de los 100 días de gestación. De manera general, se observaron diferencias de peso en las ovejas y corderos al parto, el tamaño de la ubre y la producción de leche, pero no se observaron efectos del tratamiento sobre los comportamientos de las ovejas y de los corderos al parto ni durante el posparto (Freitas-de-Melo y col. 2018a). En este trabajo, las ovejas que pastorearon una oferta de forraje baja de campo natural también produjeron menos leche, aunque no se observaron diferencias entre grupos en la respuesta a una prueba de separación materna corta a los 3 meses posparto. Este resultado sugiere que las diferencias en la respuesta al destete artificial de los corderos observadas anteriormente (Freitas-de-Melo y col., 2017), probablemente se debieron a diferencias entre grupos en la etapa de independencia nutricional de los corderos más que a

diferencias en la intensidad del vínculo madre-cría (Freitas-de-Melo y col., 2018a).

Por todo lo anterior, es importante profundizar en el conocimiento de en qué etapas es importante suplementar a las ovejas, y con qué tipo de suplemento para poder disminuir las tasas de mortalidad neonatal, mejorando la eficiencia reproductiva de estos sistemas. Por otro lado, dado que una mejor alimentación durante la gestación genera corderos más dependientes nutricionalmente de su madre y una mayor respuesta de estrés al destete, se recomienda aplicar manejos que mejoren el bienestar de estos animales al destete (Freitas-de-Melo y col., 2013; Freitas-de-Melo y Ungerfeld, 2016; Pascual-Alonso y col., 2015).

Síntesis

En resumen, la restricción alimenticia durante la gestación, como la que ocurre generalmente en los sistemas extensivos de cría ovina en Uruguay, tiene consecuencias negativas en el comportamiento madre-cría, así como en los resultados productivos al parto y durante el posparto. Esta subnutrición durante la gestación puede generar toxemia de la preñez, pérdida en la condición corporal de las ovejas, disminución en la producción de calostro y leche, disminución del peso de los corderos al parto, durante el desarrollo y al destete, así como, aumento de la mortalidad posnatal. Esta última es una de las principales causas de la eficiencia reproductiva baja de los sistemas de cría ovina en Uruguay. Los problemas anteriores ocurren como consecuencia de fallas en el establecimiento del vínculo madre-cría, por el síndrome inanición-exposición al clima y por lesiones neurológicas al parto. En este sentido, en condiciones de cría extensiva, hemos determinado recientemente que una mala alimentación durante la gestación de las ovejas afecta negativamente el establecimiento del vínculo madre-cría, lo que por ejemplo determina un retraso en el primer amamantamiento de los corderos machos, lo que podría incidir en la mortalidad perinatal. Por lo tanto, con el objetivo de contrarrestar los efectos negativos de la subnutrición durante la gestación, y mejorar los resultados productivos y el bienestar de los animales, se recomienda aumentar la oferta de alimento en el tercio final de gestación. Asimismo, según datos de nuestro grupo, cuando las ovejas reciben una alimentación adecuada durante la gestación, especialmente durante el último tercio, se observa una mejora en el vínculo madre-cría al parto y una mayor producción de leche de la madre. Sin embargo, sus corderos pueden presentar una mayor dependencia nutricional de la madre, y por lo tanto, una mayor respuesta de estrés al destete. En este caso es importante buscar alternativas de manejo que disminuyan esta respuesta al destete, para así mejorar el bienestar de los animales y disminuir los riesgos de salud de los animales y la pérdida de peso que puede ocurrir en seguida del destete. De manera general, la subnutrición durante la gestación afecta negativamente el vínculo madre-cría al parto, teniendo repercusiones durante el posparto avanzado y en la respuesta al destete.

Referencias

1. Anderson RR. (1975). Mammary Gland Growth in Sheep. *J Anim Sci* 41: 118-123.
2. Arnold GW, Wallace SR, Maller RA. (1979). Some factors involved in natural weaning processes in sheep. *Appl Anim Ethol* 5:43-50.
3. Azzarini M. (2000). Una propuesta para mejorar los procreos ovinos. *Boletín de difusión SUL*, 3-35.
4. Bahri Binabaja F, Tahmoorespura M, Aslaminejada AA, Vatankeh M. (2013). The investigation of non-genetic factors affecting survival of Karakul lambs from birth to one year of age using linear and nonlinear models. *Small Ruminant Res* 113:34-39.
5. 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. *Proc Aust Soc Anim Prod* 24:273.
6. Berger J. (1979). Weaning conflict in desert and mountain bighorn sheep (*Ovis canadensis*): an ecological interpretation. *Z Tierpsychol* 50:188-200.
7. Bernal AL. (2001). Uterine Contractility Symposium Overview of current research in parturition. *Exp Physiol* 86.2:213-222.
8. Brown TH. (1964). Early weaning of lambs. *J Agr Sci* 63:191-204.
9. Budge H, Bispham J, Dandrea J, Evans E, Heasman L, Ingleton PM, Sullivan C, Wilson V, Stephenson T, Symonds ME. (2000). Effect of maternal nutrition on brown adipose tissue and its prolactin receptor status in the fetal lamb. *Pediatr Res* 47:781-786.
10. Caneque V, Velasco S, Diaz M, Perez C, Huidobro F, Lauzurica S, Manzanares C, Gonzalez J. (2001). Effects of weaning age and slaughter weight on carcass and meat quality of Talaverana breed lambs raised at pasture. *Anim Sci* 73:85-95.
11. Cannon B, Nedergaard J. (1985). The biochemistry of an inefficient tissue: brown adipose tissue. *Essays Biochem* 20:110-164.
12. Carámbula M. (1991). Aspectos relevantes para la producción forrajera. Serie técnica INIA Treinta y Tres, n. 19.
13. Challis JRG, Matthews SG, Gibb W, Lye SJ. (2000). Endocrine and paracrine regulation of birth at term and preterm. *Endocr Rev* 21:514-550.
14. Clutton-Brock TH. (1991). The evolution of parental care. Princeton University Press, New Jersey, USA.
15. Cockram MS, Imlah P, Goddard PJ, Harkiss GD, Waran NK. (1993). The behavioural, endocrine and leucocyte response of ewes to repeated removal of lambs before the age of natural weaning. *Appl Anim Behav Sci* 38:127-142.
16. 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.

17. 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.
18. Damián JP, Hötzel MJ, Banchero G, Ungerfeld R. (2013). Behavioural response of grazing lambs to changes associated with feeding and separation from their mothers at weaning. *Res Vet Sci* 95:913-918.
19. DIEA, (Anuario Estadístico Agropecuario). (2016). Producción Animal: ganadería vacuna y lanar. <http://www.mgap.gub.uy/unidad-organizativa/oficina-de-programacion-y-politicas-agropecuarias/publicaciones/anuarios-diea/anuario2016>. Accedido: 14/10/2018.
20. Dutra F. (2005). Nuevos enfoques sobre la patología de la mortalidad perinatal de corderos. *Serie Técnica INIA*, n.401.
21. Dutra F. (2007). Nuevos enfoques sobre la mortalidad perinatal de corderos. *Arch Latinoam Prod Anim* 15:288-289.
22. Dutra F, Quintans G, Banchero G. (2007). Lesions in the central nervous system associated with perinatal lamb mortality. *Aust Vet J* 85:405-413.
23. Dwyer CM, Lawrence AB, Bishop SC, Lewis M. (2003). Ewe-lamb bonding behaviours at birth are affected by maternal undernutrition in pregnancy. *Brit J Nutr* 89:123-136.
24. Dwyer CM, Lawrence AB. (2005). A review of the behavioural and physiological adaptations of extensively managed breeds of sheep that favour lamb survival. *Appl Anim Behav Sci* 92:235-260.
25. Dwyer CM, Morgan CA. (2006). Maintenance of body temperature in the neonatal lamb: effects of breed, birth weight and litter size. *J Anim Sci* 84:1093-1101.
26. Dwyer CM. (2008). The welfare of the neonatal lamb. *Small Ruminant Res* 76:31-41.
27. Dwyer CM. (2014). Maternal behaviour and lamb survival: from neuroendocrinology to practical application. *Animal* 8:102-112.
28. 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. *Livest Prod Sci* 97:253-266.
29. Ewbank R. (1964). Observations on the suckling habits of twin lambs. *Anim Behav* 12:34-37.
30. Ewbank E. (1967). Nursing and suckling behaviour amongst Clun Forest ewes and lambs. *Anim Behav* 15:251-258.
31. Ferreira G, Terrazas A, Poindron P, Nowak R, Orgeur P, Levy F. (2000). Learning of olfactory cues is not necessary for early lamb recognition by the mother. *Physiol Behav* 69:405-412.
32. Fletcher IC. (1971). Relations between frequency of suckling, lamb growth and post-partum oestrus behaviour in ewes. *Anim Behav* 19:108-111.
33. Freitas-de-Melo A, Banchero G, Hötzel MJ, Damián JP, Ungerfeld R. (2013). Progesterone administration reduces the behavioural and physiological responses of ewes to abrupt weaning of lambs. *Animal* 8:1367-1373.
34. Freitas-de-Melo A, Ungerfeld R, Hötzel M, Abud M, Alvarez-Oxley A, Orihuela A, Damián JP, Pérez-Clariget R. (2015). Mother-young bonding in grazing ewes: Effects of 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, Hötzel M, Orihuela A, Pérez-Clariget R. (2017). Low pasture allowance until late gestation in ewes: behavioural and physiological changes in ewes and lambs from lambing to weaning. *Animal* 11:285-294.
37. Freitas-de-Melo A, Angélica T, Ungerfeld R, Orihuela A, Hötzel M, Pérez-Clariget R. (2018a). Influence of low pasture allowance during pregnancy on the attachment between ewes and their lambs at birth and during lactation. *Appl Anim Behav Sci* 199:9-16.
38. Freitas-de-Melo A, Ungerfeld R, Orihuela A, Hötzel M, Pérez-Clariget R. (2018b). 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.
39. Gardner DS. (2007). Factors affecting birth weight in sheep: maternal environment. *Reproduction* 133:297-307.
40. Geist V. (1971). *Mountain Sheep: A Study in Behaviour Evolution*. Chicago, Ed. University of Chicago Press.
41. Geraseev LC, Perez JRO, Pedreira BC, Quintão FA, Oliveira RP. (2008). Effects of pre and postnatal nutritional restriction on visceral mass growth of Santa Ines lambs. *Arq Bras Med Vet Zoo* 60:960-969.
42. Grubb P. (1974). Social organization of Soay sheep and the behaviour of ewes and lambs. En: Jewell P, Milner C, Boyd J. *Island Survivors*. London, Ed. Athlone Press pp. 131-159.
43. Harding JE, Johnston BM. (1995). Nutrition and fetal growth. *Reprod Fert Develop* 7:539-547.
44. 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.
45. Hinch GN. (1989). The suckling behaviour of triplet, twin and single lambs at pasture. *Appl Anim Behav Sci* 22:39-48.
46. Keller M, Meurisse M, Poindron P, Nowak R, Ferreira G, ShayitM, Lévy F. (2003). Maternal experience influences the establishment of visual/auditory, but not olfactory recognition of the newborn lamb by ewes at parturition. *Dev Psychobiol* 43:167-176.
47. Kenyon PR, Webby RW. (2007). Pastures and supplements in sheep production systems. En: Rattray PV, Brookes IM, Nicol AM. *Pasture and Supplements for Grazing Animals*. New Zealand, Ed. New Zealand Society of Animal Production pp. 255-274.

48. Kenyon PR. (2008). A review of in-utero environmental effects on sheep production. *Proc New Zeal Soc Anim Prod* 68:142-155.
49. Kenyon PR, Blair HT. (2014). Foetal programming in sheep – Effects on production. *Small Ruminant Res* 118:16-30.
50. Kuchel RC, Lindsay DR. (1999). Maternal behavior and the survival of lambs in superfine wool sheep. *Reprod Fert Develop* 11:391-394.
51. Lee GJ, Harris D, Ferguson BD, Jelbart RA. (1990). Growth and carcass fatness of ewe, wether, ram and cyprtorchid crossbred lambs reared at pasture: effects of weaning age. *Aust J Exp Agr* 30:743-747.
52. Lévy F, Keller M, Poindron P. (2004). Olfactory regulation of maternal behavior in mammals. *Horm Behav* 46:284-302.
53. Lévy F, Keller M. (2008). Neurobiology of maternal behavior in sheep. En: Brockman HJ, Roper TJ, Naguib M, Wynne-Edwards KE, Barnard C, Mitani M. *Advances in the Study of Behavior*. Amsterdam, Ed. Elsevier pp. 399-437.
54. Liggins GC. (2000). The role of the hypothalamic-pituitary-adrenal axis in preparing the fetus for birth. *Amer J Obstet Gyn* 182:475-477.
55. Lindsay DR, Fletcher C. (1968). Sensory involvement in the recognition of lambs by their dams. *Anim Behav* 16:415-417.
56. Lindsay DR, Nowak R, Putu IG, McNeill D. (1990). Behavioural interactions between the ewe and her young at parturition: a vital step for the lamb. En: Oldham CM, Martin GB, Purvis IW (Eds). *Reproductive physiology of Merino sheep: concepts and consequences*. Australia, Ed. University of Western Australia pp. 191-205.
57. Louca A, Mavrogen A, Lawlor MJ. (1974). Effects of plane of nutrition in late pregnancy on lamb birth-weight and milk-yield in early lactation of Chios and Awassi sheep. *Anim Prod* 19:341-349.
58. Lyford SJ. (1988). Growth and development of the ruminant digestive system. En: Curch DC. *The Ruminant Animal*. USA, Ed. Prentice-Hall pp. 44-63.
59. Lynch JJ, Hinch GN, Adams DB. (1992). The behaviour of sheep: biological principles and implications for production, 1^{er} edición. Australia, Ed. CSIRO.
60. Mari JJ. (1979). Pérdidas perinatales en corderos. 1^a Jornadas Ovinas Veterinarias. Tucumán, Uruguay, 1-12.
61. Martin GB, Milton JTB, Davidson RH, Banchemo G, Lindsay DR, Blache D. (2004). Natural methods for increasing reproductive efficiency in small ruminants. *Anim Reprod Sci* 82/83:231-246.
62. Mellor DJ, Murray L. (1985). Effects of maternal nutrition on the availability of energy in the body reserves of foetuses at term and in colostrum from Scottish Blackface ewes with twin lambs. *Res Vet Sci* 39:235-240.
63. Mesiano S, DeFranco E, Muglia LJ. (2015). Parturition. En: Tony MP, Zeleznik AJ. *Physiology of reproduction*. UK, Ed. Elsevier pp. 1875-1925.
64. MGAP, Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca (2016). Encuesta ganadera Nacional 2016. <http://www.mgap.gub.uy/noticia/unidad-organizativa/oficina-de-programacion-y-politica-agropecuaria/14-12-2017/expusieron-datos> Accedido: 12/07/2018.
65. 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.
66. Mukasa-Mugerwa E, Said AN, Lahlou-Kassi A, Sherington J, Mutiga ER. (1994). Birth weight as a risk factor for perinatal lamb mortality, and the effects of stage of pregnant ewe supplementation and gestation weight gain in Ethiopian Menz sheep. *Prev Vet Med* 19:45-56.
67. Munro J. (1956). Observations on the suckling behaviour of young lambs. *Anim Behav* 4:34-36.
68. Napolitano F, Marino V, De Rosa G, Capparelli R, Bordini A. (1995). Influence of artificial rearing on behavioral and immune response of lambs. *Appl Anim Behav Sci* 45:245-253.
69. Napolitano F, Rosa D, Sevi A. (2008). Welfare implications of artificial rearing and early weaning in sheep. *Appl Anim Behav Sci* 110:58-72.
70. Noakes DE, Parkinson TJ, England GCW. (2001). *Arthur's Veterinary Reproduction and Obstetrics*, 8^a edición. Elsevier, Inglaterra.
71. Nowak R, Poindron P, Le Neindre P, Putu IG. (1987). Ability of 12-hour-old merino and crossbred lambs to recognise their mothers. *Appl Anim Behav Sci* 17:263-271.
72. Nowak R. (1990). Mother and sibling discrimination at a distance by three to seven day old lambs. *Dev Psychobiol* 23:285-295.
73. Nowak R, Lindsay DR. (1990). Effect of genotype and litter size on discrimination of mothers by their twelve-hour-old lambs. *Behaviour* 115:1-13.
74. Nowak R. (1991). Senses involved in discrimination in merino ewes at close contact and from distance by their newborn lambs. *Appl Anim Behav Sci* 42:357-366.
75. Nowak RF, Lindsay DR. (1992). Discrimination of merino ewes by their newborn lambs: important for survival. *Appl Anim Behav Sci* 34:61-74.
76. Nowak R. (1996). Neonatal survival: contributions from behavioural studies in sheep. *Appl Anim Behav Sci* 49:61-72.
77. Nowak R, Porter RH, Levy F, Orgeur P, Schaal B. (2000). Role of mother–young interactions in the survival of offspring in domestic mammals. *Rev Reprod* 5:153-163.
78. Nowak R. (2006). Suckling, milk, and the development of preferences towards maternal cues by neonates: from early learning to filial attachment? En: Brockmann HJ, Slater PJB, Snowdon CT, Roper TJ, Naguib M, Wynne-Edwards KE. *Advances in the Study of Behaviour*. Amsterdam, Ed. Elsevier pp. 1-358.
79. Nowak R, Porter RH, Blanche D, Dwyer CM. (2008). Behaviour and the welfare of the Sheep. En: Dwyer C. *The Welfare of sheep*. Edinburgh, Ed. Springer pp. 81-134.
80. Olazábal-Fenochio 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.
81. Oldham CM, Thompson AN, Ferguson MB, Gordon DJ, Kearney GA, Paganoni BL. (2011). The birthweight and survival of merino lambs can be predicted from de profile of live weight change of their mothers during pregnancy. *Anim Prod Sci* 51:776-783.
 82. 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. *Appl Anim Behav Sci* 58:87-103
 83. Orgeur P, Bernard S, Naciri M, Nowak R, Schaal B, Levy F. (1999). Psychological consequences of two different weaning methods in sheep. *Reprod Nutr Dev* 39:231-44.
 84. Otero J. (2017). Javier Otero, gerente del SUL: “el producto bruto nos indica que es mejor negocio el ovino que el vacuno” <http://www.diarioelpueblo.com.uy/titulares/javier-otero-gerente-del-sul-el-producto-bruto-nos-indica-que-es-mejor-negocio-el-ovino-que-el-vacuno.html> Accedido: 24/06/2017.
 85. Pascual-Alonso M, Miranda-de la Lama GC, Aguayo-Ulloa L, Ezquerro L, Villarroel M, Marín RH and Maria GA. (2015). Effect of postweaning handling strategies on welfare and productive traits in lambs. *J Appl Anim Welf Sci* 18:42-56.
 86. Pedernera M, Pérez-Sánchez LA, Romero-Aguilar LD, Aguirre V, Flores-Pérez I, Vázquez R, Orihuela A. (2017). Effects of high concentrate supplementation of Saint Croix sheep during peripartum on neonatal lamb behaviour. *J App Anim Res* 46:720-724.
 87. Pérez-León I, Orihuela A, Lidfors L, Aguirre V. (2006). Reducing mother young separation distress by inducing ewes into oestrous into day of weaning. *Anim Welf* 15:383-389.
 88. Pickup H, Dwyer M. (2011). Breed differences in the expression of maternal care at parturition persist throughout the lactation period in sheep. *Appl Anim Behav Sci* 132:33-41.
 89. Poindron P, LeNeindre P. (1980). Endocrine and sensory regulation of the maternal behavior in the ewe. *Adv Stud Behav* 11:75-119.
 90. 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.
 91. Putu IG, Poindron P, Lindsay DR. (1988). A high level of nutrition during late pregnancy improves subsequent maternal behavior of merino ewes. *Aust Soc Anim Prod* 17:294-297.
 92. Rhind SM, Reid HW, McMillen SR, Palmarini G. (1998). The role of cortisol and b-endorphin in the response of the immune system to weaning in lambs. *Anim Sci* 66:397-402.
 93. Roca Fraga FJ, Lagisz M, Nakagawa S, Lopez-Villalobos N, Blair H, Kenyon P. (2018). Meta-analysis of lamb birth weight as influenced by pregnancy nutrition of multiparous ewes. *J Anim Sci*. 96:1962-1977.
 94. Russel JF, Gunna RG, Doneya JM. (1968). Components of weight loss in pregnant hill ewes during winter. *Anim Prod* 10:43-51.
 95. Sèbe F, Nowak R, Poindron P, Aubin T. (2007). Establishment of vocal communication and discrimination between ewes and their lamb in the first two days after parturition. *Dev Psychobiol* 49:375-386.
 96. Senger PL. (2003). *Pathways to Pregnancy and Parturition*. Washington DC, Ed. Current Concepts Inc.
 97. Slee J, Springbett A. (1986). Early post-natal behaviour in lambs of ten breeds. *Appl Anim Behav Sci* 15:229-240.
 98. Smith FV, Van Toller C, Boyes T. (1966). The “critical period” in the attachment of lambs and ewes. *Anim Behav* 14:120-125.
 99. Suárez VH, Busetti MR, Garriz CA, Gallinger MM, Babinec FJ. (2000). Preweaning growth, carcass traits and sensory evaluation of Corriedale, Corriedale Pampinta and Pampinta lambs. *Small Ruminant Res* 36:85-89.
 100. Terrazas A, Hernández H, Delgadillo JA, Flores JA, Ramírez-Vera S, Fierros A, Rojas S, Serafin 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.
 101. Thomson AM, Thomson W. (1949). Lambing in relation to the diet of the pregnant ewe. *Brit J Nutr* 2:290-305.
 102. Ungerfeld R, Quintans DG, Enríquez DH, Hötzel MJ. (2009). Behavioural changes at weaning in 6-month-old beef calves reared by cows of high or low milk yield. *Anim Prod Sci* 49: 637-642.
 103. Weary DM, Jasper J, Hötzel MJ. (2008). Understanding weaning distress. *Appl Anim Behav Sci* 110:24-41.
 104. Yilmaz O, Denkb H, Bayrama D. (2007). Effects of lambing season, sex and birth type on growth performance in Norduz lambs. *Small Ruminant Res* 68:336-339.
 105. Zeleznik AJ, Pohl CR (2015). Control of follicular development, corpus luteum function, the maternal recognition of pregnancy, and the neuroendocrine regulation of the menstrual cycle in higher primates. En: Neill JD, Plant TM, Pfaff DW, Challis JRG, de Kretser DM, JoAnne AO, Richards S, Wassarman PM. *Knobil and Neill’s Physiology of reproduction*. St. Louis, Ed. Elsevier pp. 2389-2448. al systems pp. 122-141.