

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE AGRONOMÍA

ESTUDIO DE LA CAPACIDAD ADAPTATIVA DE RAZAS LECHERAS A
TRAVÉS DE SU PERFORMANCE METABÓLICA E ÍNDICES FISIOLÓGICOS
EN SISTEMA PASTORIL CON BAJO APOORTE DE INSUMOS

por

Alan Gabriel FRIPP LACO

TESIS presentada como uno de
los requisitos para obtener el
título de Ingeniero Agrónomo

MONTEVIDEO
URUGUAY
2022

Tesis aprobada por:

Director:

Ing. Agr. PhD. Andrea Álvarez-Oxiley

Ing. Agr. MSc. Ezequiel Jorge Smeding

Ing. Agr. PhD. Laura Astigarraga

Ing. Agr. Dra. Ana Laura Astessiano

Fecha: 19 de abril de 2022

Autor:

Alan Gabriel Fripp Laco

AGRADECIMIENTOS

Primero y principal quiero agradecer a mi madre (Daniela Laco) y a mi padre (Gabriel Alberto Fripp), ya que nada de esto podría haber sido posible sin el apoyo incondicional de ellos. Fueron mis pilares para que hoy pueda estar aquí escribiendo estas palabras. En cada paso cada decisión que tomase, contaba con su aliento y respaldo, sin duda este "premio" es de ellos.

También quiero agradecer a Andrea Álvarez Oxiley y Ezequiel Jorge Smeding, por el compromiso y responsabilidad en este trabajo. No solo son buenos profesionales y tutores, si no que demostraron ser excelentes personas.

Sin duda quedan muchas palabras por decir y personas muy importantes por nombrar, aunque no se encuentren plasmados en estos párrafos dejaron su huella y los recuerdo con gran cariño.

TABLA DE CONTENIDO

	Página
PAGINA DE APROBACIÓN	II
AGRADECIMIENTOS.....	III
LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES	V
TABLA DE ABREVIACIONES	VI
1. <u>INTRODUCCIÓN</u>	1
1.1. OBJETIVOS	2
1.1.1. <u>Objetivo general</u>	2
1.1.2. <u>Objetivos específicos</u>	2
2. <u>REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA</u>	4
2.1. LA LECHERÍA EN EL URUGUAY	4
2.2. LOS DESAFÍOS NUTRICIONALES Y AMBIENTALES QUE IMPONEN LOS SISTEMAS PASTORILES DE LA CUENCA LECHERA NO TRADICIONAL DEL NORESTE.....	6
2.3. DEPENDENCIA DE LA CURVA DE PRODUCCIÓN DE FORRAJE EN SISTEMAS DE BAJO APORTE DE INSUMOS EXTERNOS	8
2.4. ADAPTACIÓN Y ROBUSTICIDAD: ROL DEL METABOLISMO ENERGÉTICO	11
2.4.1. <u>Período de transición en la vaca lechera</u>	13
2.4.2. <u>Balance energético negativo</u>	15
2.4.3. <u>Fisiología de transición y desacople del eje somatotrópico y resistencia a la insulina</u>	16
2.4.4. <u>Lipomovilización, dinámica endocrina y metabólica durante la transición y la lactancia temprana</u>	17
2.4.5. <u>Efecto del genotipo sobre el proceso de movilización</u>	19
2.5. ÍNDICES FISIOLÓGICOS	20
3. <u>MATERIALES Y MÉTODOS</u>	21
3.1. LOCALIZACIÓN Y DISEÑO EXPERIMENTAL	21
3.2. DIETA DURANTE EL EXPERIMENTO	21
3.3. MEDICIONES Y MUESTREOS	22
3.4. ANÁLISIS ESTADÍSTICO	23
4. <u>RESULTADOS</u>	24
4.1. PRODUCCIÓN DE LECHE Y COMPOSICIÓN	22
4.2. PARÁMETROS METABÓLICOS	24
5. <u>DISCUSIÓN</u>	28
6. <u>CONCLUSIONES</u>	33
7. <u>RESUMEN</u>	35
8. <u>SUMMARY</u>	37
9. <u>BIBLIOGRAFÍA</u>	38
10. <u>ANEXOS</u>	48

LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES

Cuadro No.	Página
1. Porcentaje de vacas por estrato de producción y por tipo racial	5
2. Producción total de leche de predios comerciales	6
3. Uso del suelo con lechería en la región Noreste y en el país	7

Figura No.

1. Esquema de las características generales de las razas	6
2. Diferentes curvas de lactancia según estación de parto.....	10
3. Evolución de la producción de leche según época de parto.....	11
4. Comparación de vacas de alto y bajo mérito genético.....	13
5. Efecto de la alimentación	16
6. Perfil de parámetros metabólicos en sangre según raza.....	24
7. Análisis estadístico mediante análisis de componentes principales.....	27

TABLA DE ABREVIACIONES

AGV	Ácidos grasos volátiles
%G	Porcentaje de grasa
%L	Porcentaje de lactosa
%P	Porcentaje proteína
AGNE	Ácido graso no esterificado
BEN	Balance energético negativo
BOHB	Betahidroxiburato
CC	Condición corporal
CMS	Consumo de materia seca
DPP	Días post parto
FFAb	Ácidos grasos libres
HF	Holstein Friesian
HFA	Holstein Friesian de origen americano
HFNZ	Holstein Friesian de origen neozelandés
J	Jersey
LCPG	Leche corregida por grasa
N	Normando
NE	Noreste
PCA	Análisis de componentes principales
SPBIE	Sistema pastoril de baja dependencia de insumos externos
SL	Semana de lactación
TMR	Dieta totalmente mezcla

1. INTRODUCCIÓN

La lechería en Uruguay constituye un rubro dinámico que abastece la demanda interna y exporta el excedente, es desarrollada sobre sistemas de base pastoril de manera que la producción de leche acompaña la producción estacional de las pasturas, registrándose en primavera el máximo de producción. Este hecho pone de manifiesto que los sistemas de producción de leche exhiben un desbalance estructural entre oferta y demanda de nutrientes a lo largo del ciclo productivo.

Si bien este desbalance se intenta corregir mediante la suplementación con reservas forrajeras y concentrados, estas prácticas derivan en sistemas de creciente complejización tanto en la operativa, como en los requerimientos de infraestructura y precisión en el manejo de los recursos alimenticios. Por esta razón es de vital importancia implementar en los sistemas pastoriles un enfoque que permita aprovechar esta ventaja comparativa, a modo de conciliar una producción rentable y ambientalmente sustentable sostenida por una alta eficiencia en el uso de los recursos.

Según datos de evaluaciones genéticas uruguayas se ha demostrado una predominancia de la raza Holando, principalmente proveniente de América del Norte, debido a su elevada producción lechera (Meikle et al., 2013). Este sesgo hacia los genotipos de altos rendimientos, han provocado que la lechería tome una forma de producción muy intensiva en el uso de suplementos alimenticios. Este tipo de producción se encuentra asociado a la cuenca lechera tradicional en el litoral de Uruguay.

Por otro lado, el consumo de materia seca en sistemas de pastoreo suele ser más bajo que en sistemas de confinamiento y podría ser insuficiente para sostener la alta producción de leche característica de aquellos rodeos de alto mérito genético. Esta intensificación en el uso de concentrados estaría provocando un desvío en el aprovechamiento de los recursos que se dispone en el país, además de estar desaprovechando las propiedades que presenta la leche producida por una verdadera base pastoril (por ejemplo, el contenido de ácido linoleico conjugado, Dhiman et al., 1999) lo cual posiciona a Uruguay como un país productor de leche de calidad, enfocándose en lo que se podría llamar una lechería sustentable y amigable.

A su vez, la intensificación de los sistemas lecheros ha ocasionado algunos problemas relacionados a la reproducción y sanidad de la vaca lechera. Por otra parte, las grandes variaciones en la disponibilidad de granos y la inestabilidad de los precios conspiran contra una adecuada planificación de la

nutrición de las vacas exponiendo al sistema a riesgos sanitarios. Cambios bruscos y desajustes en estos aspectos pueden ser el origen de brotes de acidosis, cojeras y otros tipos de patologías que causan gran dolor, daño al animal y merma en la producción del rodeo.

Asimismo, el ganado lechero atraviesa por situaciones de déficit energético al inicio de la lactancia debido a que el mismo debe sintetizar grandes cantidades de leche, cuando el consumo se ve limitado por el tipo de sistema de alimentación que se maneja, principalmente en los sistemas de base pastoril. Para superar esta situación el animal debe movilizar reservas lipídicas que fueron almacenadas bajo forma de triglicéridos en momentos de excedentes energéticos (fin de lactación o periodo seco). En estas mismas condiciones se modifica el metabolismo glucídico, obligando al organismo a aumentar el proceso de gluconeogénesis para sostener la demanda de glucosa por parte de la glándula mamaria.

Con base a lo descrito se presenta el presente trabajo para estudiar el efecto de la raza lechera Holstein Friesain (HF) vs. Normando (N) sobre el metabolismo energético y su vinculación con la producción de leche, el PV y la CC a lo largo de la lactancia en un sistema pastoril con bajo uso de concentrados. Las variables de respuesta (outputs) estudiadas durante el período mencionado fueron: producción de leche (PL) y sólidos en la misma, condición corporal (CC), peso vivo (PV), concentración de glucosa, insulina, betahidroxibutirato (BOHB) y ácidos grasos no esterificados (AGNE).

1.1. OBJETIVOS

1.1.1. Objetivo general

Determinar el efecto de la raza y etapa de lactancia de dos razas bovinas lecheras, basado en el metabolismo energético y su vinculación con sus parámetros productivos, PV y CC, dentro de un sistema de base pastoril.

1.1.2. Objetivos específicos

Evaluar el efecto raza entre vacas HF y N, evaluando su comportamiento frente a condiciones nutricionalmente restrictivas, como lo es el SPBIE. Para ello se analizará la CC, PV, aspectos productivos (% grasa en leche (G), % proteína en leche (P)), y leche corregida por grasa (LCPG) y endocrino-metabólicos. Estas características darán una aproximación del metabolismo energético de los animales, lo cual es indispensable para identificar efectos propios de la raza, y

de esta forma evaluar la adaptación de las mismas. De modo que, deberá ser analizada la concentración sérica de: BOHB, AGNE, glucosa e insulina. También, para obtener una mayor claridad de los datos extraídos, se realizará un índice fisiológico llamado RQUIKI.

2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1. LA LECHERÍA EN EL URUGUAY

En Uruguay, así como también en muchos países de clima templado, los sistemas de producción de leche son de base pastoril, variando la presencia de pastoreo directo en la dieta según la estación del año (curva de crecimiento de la pastura y tipo de sistema más o menos pastoriles, Wood 1972, García y Holmes 2001).

Durante las últimas décadas la producción de leche ha aumentado considerablemente en Uruguay, este aumento sostenido de crecimiento se presenta en el orden del 7 % anual (MGAP. DIEA, 2014). Los sistemas que logran mejores resultados económicos son aquellos que logran consumir la mayor cantidad posible de forraje (Fariña y Chilbroste, 2019).

Si bien la lechería nacional ha atravesado un proceso de fuerte cambio tecnológico durante las últimas décadas (MGAP. DIEA, 2011), estos cambios han sido dispares según la región del país. Así, la lechería del Norte y Noreste se caracteriza por tener un menor grado de adopción de tecnologías de insumos en comparación con la cuenca nacional (Astigarraga et al., 2019). Específicamente la lechería del Noreste, nucleada en torno a la Cooperativa de Productores de Leche de Melo (COLEME) se caracteriza por una alta aptitud pastoril, siendo una de las típicas regiones ganaderas del país con un alto potencial productivo para la lechería (Pérez, 2016).

Se cuenta con datos nacionales los cuales avalan que el aumento de la producción contrajo una elongación en el intervalo parto-concepción (Rovere et al. 2007, Meikle et al. 2013). A nivel internacional, se ha demostrado que la selección de animales de muy alta producción individual, particularmente en América del Norte ha erosionado la eficiencia reproductiva (Lucy et al., 2001).

Según datos de INALE (s.f.) el rodeo lechero nacional está constituido por animales de raza 83 % corresponde a la raza HF de origen norteamericano (HFA), 9 % a cruza, 6 % a HF de origen neozelandés (HFNZ), 1 % a N y 1 % a Jersey (J, Cuadro 1).

Cuadro 1. Porcentaje de vacas por estrato de producción y por tipo racial

Estratos de producción (litros anuales)	(-) 154000	154000 -	280500 -	480500 -	(+) 885000	total de productores %
HFA	70.4	93.2%	77.1%	88.9%	83.3%	83.6
HFNZ	5.9%	4.2%	12.8%	5.2%	5.7%	6.3
J	2.1%	0.6%	0.9%	1.1%	0.7%	0.9
N	2.0%	0.0%	5.4%	0.0%	0.0%	0.8
cruzas y otras	19.6%	2.0%	3.8%	4.8%	10.3%	8.4

Fuente: modificado de INALE (s.f.).

A nivel nacional, se observa una clara dominación numérica por parte de la raza lechera de mayor mérito genético (Cuadro 1). Por otro lado, es pertinente mencionar que existen grandes diferencias a nivel genético entre algunas de las razas mencionadas. Si bien la raza HF es la vaca productora por excelencia, se pueden destacar otras características relevantes presentes en la raza N, consideradas como vacas doble propósito, por su aptitud cárnica y buen rendimiento lechero para los sistemas encontrados en Uruguay, y más aún para los predios lecheros encontrados en el Noreste del país.

A continuación, se propone un esquema comparativo a modo ilustrativo, para reflejar de manera visual, las diferencias encontradas en las vacas HF y N (Figura 1).

Raza lechera	HOLANDO	NORMANDO
Objetivos de producción	 lechera	 Doble propósito
Peso vivo y condición corporal		
Producción de leche		
% proteína en leche		
% grasa en leche		

HF (izquierda) y N (derecha).

Figura 1. Esquema de las características generales de las razas

2.2. LOS DESAFÍOS NUTRICIONALES Y AMBIENTALES QUE IMPONEN LOS SISTEMAS PASTORILES DE LA CUENCA LECHERA NO TRADICIONAL DEL NORESTE

La lechería ubicada al Noreste del país se caracteriza por poseer suelos con baja potencialidad productiva en comparación con el promedio nacional (MGAP. DICOSE, 2011). El campo natural representa más de dos terceras partes de la estructura forrajera de los predios, dicho valor está muy por encima del promedio nacional (30 %, Astigarraga et al., 2019). A su vez esta zona del país presenta un sesgo tecnológico y nutricional en términos negativos, lo que se le adjudica en parte los menores rendimientos de la región en cuestión (Cuadro 2, Astigarraga et al., 2019).

Cuadro 2. Producción total de leche de predios comerciales según datos promedio nacionales y para el Noreste del país según datos DIEA (1970 - 2011)

Año	1970	1980	1990	2000	2011
País	440.441.850	511.947.703	821.766.541	1.311.353.432	1.780.146.548
Región Noreste	13.972.252	12.883.027	15.995.639	31.330.214	30.277.019

Fuente: modificado de Astigarraga et al. (2019).

Como se ha mencionado, los sistemas de producción lechera de la cuenca Noreste, como el que se desarrolla en la Estación experimental Bernardo Rossengurtt, Cerro Largo, es de base pastoril, siendo más representativa la utilización de praderas sembradas “permanentes” (mezclas de gramíneas y leguminosas forrajeras de ciclo invernal y estival, como *Festuca arundinacea*, *Trifolium repens* y *Lotus corniculatus*). Las especies incorporadas con mayor frecuencia en las praderas sembradas son *Lolium multiflorum*, *Trifolium pratense* y *Lotus corniculatus*.

En invierno, se siembran verdeos como avena y raigrás, y en verano sorgo forrajero como verdeo (Pérez, 2016). Por otro lado, el campo natural (CN) es un recurso muy utilizado para las tareas pecuarias en esta zona del país. Según datos de MGAP. DICOSE (2011) las explotaciones presentes en esta parte del país presentan una proporción mayor al 27 % de CN, llegando a valores por encima del 50% en las explotaciones más grandes. Dicho dato cobra relevancia cuando es comparado a nivel nacional, donde la superficie de CN no supera el 34 % (Cuadro 3, Astigarraga et al., 2019).

Cuadro 3. Uso del suelo con lechería en la región Noreste y en el país

Uso de suelo	Giro 1		Otros giros		Total	
	(has)	(%)	(has)	(%)	(has)	(%)
Pradera artificial	1556	17,4	2252	8,0	3808	10,2
Campo mejorado	618	7,9	1177	4,2	1795	4,8
Campo fertilizado	36	0,4	719	2,6	755	2,0
Cultivo forrajero anual	1665	18,6	1855	6,6	3520	9,4
Tierra de labranza	99	1,1	1558	5,5	1657	4,4
Campo natural rastrojo	4974	55,6	20631	73,2	25605	68,3
Total	8948	100	28192	100	37498	100

Nota: clasificado a su vez por relevancia de dicho rubro (giro 1 = lechería como rubro principal), otros giros = lechería comparte producción con otros rubros ejercicio 2010/2011.

Fuente: modificado de MGAP. DICOSE (2011).

Si bien la cuenca lechera en Uruguay está localizada en la zona Suroeste, es pertinente evaluar cómo se comporta la lechería en el Noreste del país ya que es una típica región ganadera con alto potencial productivo para la lechería, como ya se mencionó esta región no se encuentra en la cuenca tradicional (Pérez, 2016). De esta manera, se puede entender que en la lechería

del Norte y Noreste se encuentra ante sistemas pastoriles de bajo uso de insumos externos (SPBIE, Jorge Smeding 2017, Álvarez Oxiley et al. 2019).

A su vez, actualmente existe consenso acerca de la vinculación negativa entre la actividad agropecuaria y el impacto ambiental, teniendo un mayor impacto los sistemas de producción lecheros con alto aporte de insumos (Darré et al., 2020). En este sentido, los SPBIE resultan de interés en la medida que estarían asociados a un menor impacto ambiental, mayor bienestar animal y mayor aceptación social (Basset-Mens et al., 2009).

Los SPBIE en particular, tienen una alta dependencia de la oferta forrajera, en este sentido, se sabe que en los sistemas pastoriles el consumo de materia seca (CMS) está limitado, y por lo tanto los animales de alto mérito genético son incapaces de expresar su potencial genético (Kolver y Müller, 1998). Diversos trabajos han demostrado como la respuesta productiva y reproductiva de la vaca lechera se ve afectadas por la interacción entre la vaca y el sistema (Roche et al. 2006, Delaby et al. 2009).

En la medida que los sistemas lecheros de base pastoril de zonas templadas, presentan limitaciones y desafíos como lo son el manejo (cultural), el ambiente y aspectos nutricionales (Hennessy et al., 2020), se ha demostrado que es necesario ajustar el tipo de vaca de acuerdo con el sistema productivo (Delaby et al., 2009).

Trabajos iniciales han demostrado que, para el caso particular de la lechería del Noreste, los animales de raza N tienen producciones de leche más estables con mejor respuesta reproductiva (Jorge Smeding, 2017). Más aún, trabajos nacionales han demostrado que también para el caso uruguayo de los sistemas pastoriles, las respuestas productivas están afectadas por la interacción genotipo*ambiente (Chilibroste et al. 2001, Naya et al. 2001). En este sentido, la performance productiva de un animal o un rodeo lechero está afectada por el valor productivo propio, determinado por el genotipo y por las condiciones ambientales (Chilibroste et al., 2011).

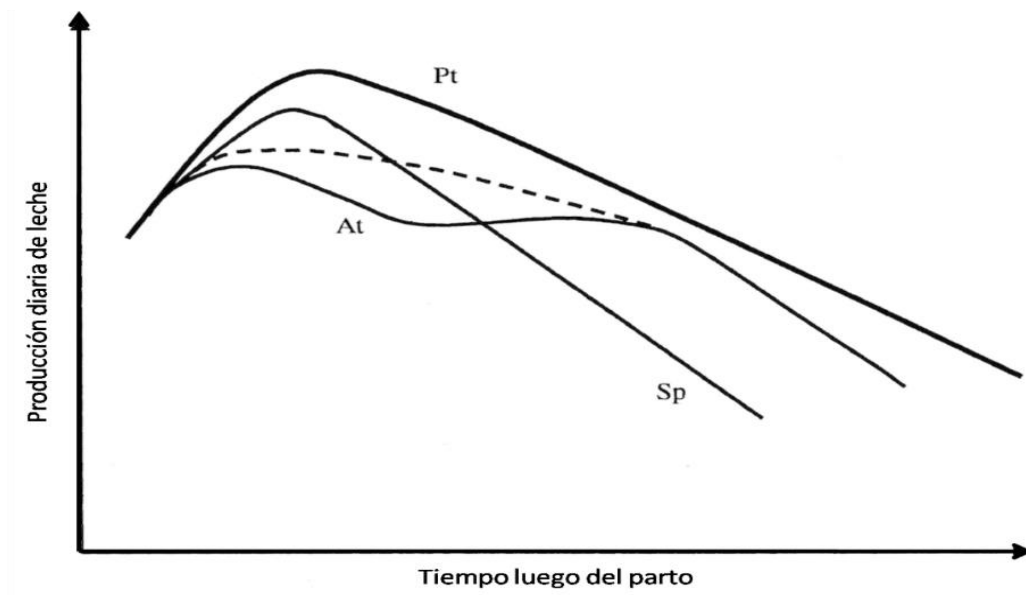
2.3. DEPENDENCIA DE LA CURVA DE PRODUCCIÓN DE FORRAJE EN SISTEMAS DE BAJO APORTE DE INSUMOS EXTERNOS

Diversos investigadores han reportado que el consumo de MS de pastura está estrechamente relacionado con la disponibilidad de la misma (Stockdale 1985, Dalley et al. 1999) esto puede ser llevado a un plano estacional. Como ya se sabe en países templados como Uruguay, las estaciones primaverales traen

consigo mayores cantidades de pasto disponible para el ganado, logrando mayores consumos de este. Las pasturas tienen un crecimiento muy variable en zonas templadas (Huyghe et al., 2014), relacionado a factores ajenos a las decisiones del productor. Estas son las que comprometen más a las pasturas y su rendimiento independientemente de cuáles sean las seleccionadas.

Estos factores ambientales (lluvias, radiación, temperatura, etc.) son los que dificultan la predicción de los suministros de nutrientes para el ganado (Hennessy et al., 2020). Hoy en día se agravan las diferencias ambientales entre periodos y estaciones, debido a eventos extremos que provocan mayores cambios en el crecimiento del forraje entre otros factores (Ghahramani et al., 2019).

Así mismo, en sistemas pastoriles de zonas templadas, la curva de lactancia toma diversas oscilaciones dependiendo de la fecha de parto, tal es así que a diferencia de los partos primaverales, los cuales se asemejan a la curva típica con un pico pronunciado al inicio de la lactancia y un decrecimiento constante a lo largo de la misma, por otro lado los partos otoñales presenta un comportamiento más persistente de la producción debido al doble pico de producción, el cual es un fenómeno propio de los sistemas pastoriles (Figura 2, García y Holmes, 2001).



Curva de lactancia hipotética (Pt), otoñal (At) y primaveral (Sp).

Figura 2. Diferentes curvas de lactancia según estación de parto

Fuente: modificado de García y Holmes (2001).

García y Holmes (2001) indican que el segundo pico está dado por una mayor disponibilidad y calidad de nutrientes en las pasturas de la estación primaveral, mientras que el primer pico de producción está asociado a la propia fisiología del animal.

Por su parte Kolver y Muller (1998) presentan al consumo de MS como la principal limitante para la producción, con referencia a vacas de alto mérito genético para esta característica. Para el caso de los partos de otoño, el pico de producción lechera coincide con una de las épocas del año donde el forraje no abunda (invierno). En tal sentido, los altos requerimientos nutricionales que conlleva la síntesis de leche no logran ser cubiertos por la oferta de forraje de esta estación.

En consecuencia, la producción de leche no logra alcanzar el potencial esperado por los genotipos de alto mérito, siendo más notorio en el primer pico que en el segundo, el cual cursa durante la estación primaveral (Chilibroste et al., 2002). Este desbalance energético es mucho menos significativo cuando la fecha de parto coincide con una gran disponibilidad de pasturas primaverales, de modo que los elevados requerimientos que pretende el periodo de la lactancia

temprana estarían mejor equilibrados por una mayor disponibilidad y calidad del forraje (Figura 3, García y Holmes, 2001).

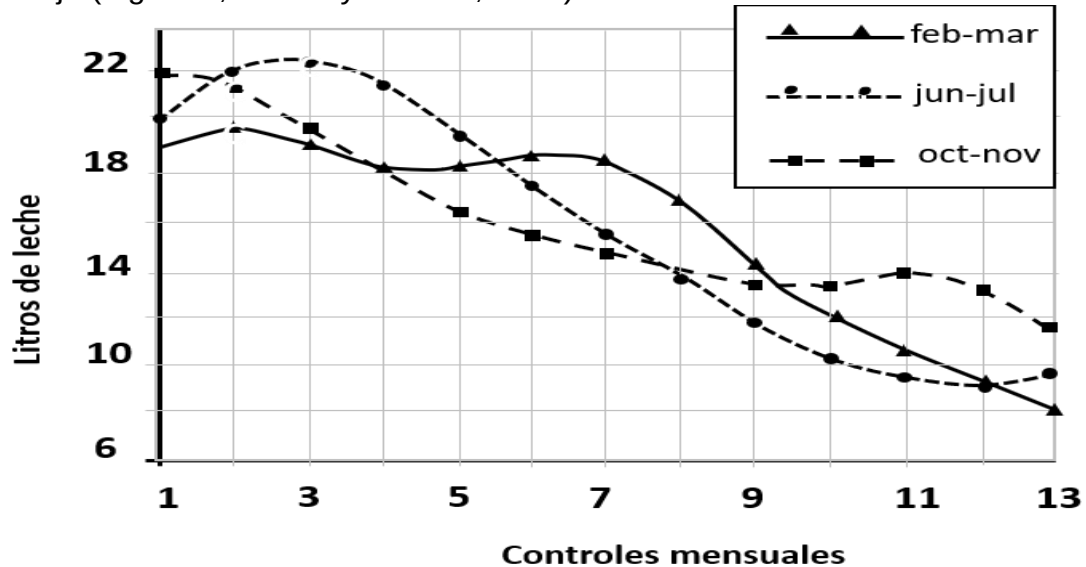


Figura 3. Evolución de la producción de leche según época de parto

Fuente: extraído de Arcos por Chilbroste (2012).

En dichos sistemas de base pastoril la curva de producción de pasto estará marcando el rumbo de la producción, datos como los de García y Holmes (2001) muestran la dependencia de la calidad y cantidad de forraje dado por la estacionalidad de las pasturas, además de las diferencias que pueden haber dependido de cómo se comporte el clima, remarcándose la importancia de la estación de parto (otoño o primavera) y cómo pueden afectar los veranos secos o lluviosos en la composición y cantidad de la leche producida.

2.4. ADAPTACIÓN Y ROBUSTICIDAD: ROL DEL METABOLISMO ENERGÉTICO

Horn et al. (2014a) han reportado adaptaciones fisiológicas a un sistema específico de producción, indicando que existe una respuesta adaptativa que depende del tipo racial entre biotipos que fueron mejorados genéticamente para propósitos diversos. Dicho trabajo muestra que las vacas que fueron seleccionadas específicamente para un mayor rendimiento de leche (Brown swiss) se adaptan menos a los sistemas de base pastoril en los Alpes, en contraposición con una raza HF adaptada a dichas condiciones.

Específicamente, estos autores reportaron que, al disminuir la oferta de concentrado y por lo tanto aumentar la presencia de pasturas en la dieta, los animales seleccionados para una alta producción individual de leche disminuyeron su rendimiento, mientras que los animales con un menor potencial productivo lograron mantener su performance (Figura 4).

Esto implica, que ante cambios nutricionales (cantidad y calidad de la dieta), los animales de alto mérito genético suelen ser más sensibles que los animales de menor mérito genético. Así mismo, se ha demostrado, que al aumentar el concentrado en la dieta para el biotipo más lechero puede que no haya movilización de reservas corporales, pero sí un aumento en litros de leche (Horn et al., 2014a). Este hecho refleja un notorio enfoque fisiológico hacia la producción, pudiendo tener dificultades adaptativas a la hora de enfrentarse a sistemas con bajo aporte de concentrado.

Esto se explicaría por una baja dependencia de los nutrientes consumidos, en cuanto a movilización de reservas corporales, fuertemente relacionado a etapas tempranas de lactación, la cual podría ser la causa de la mayor tardanza en la recuperación del peso corporal mencionado por Horn et al. (2014a). Más recientemente, se ha demostrado que incluso dentro de la raza Holstein, la mayor producción de leche de los animales de origen americano está asociada a una menor concentración de glucosa e insulina en comparación con los animales de origen neozelandés.¹

¹ Jorge Smeding, E. 2020. Com. personal.

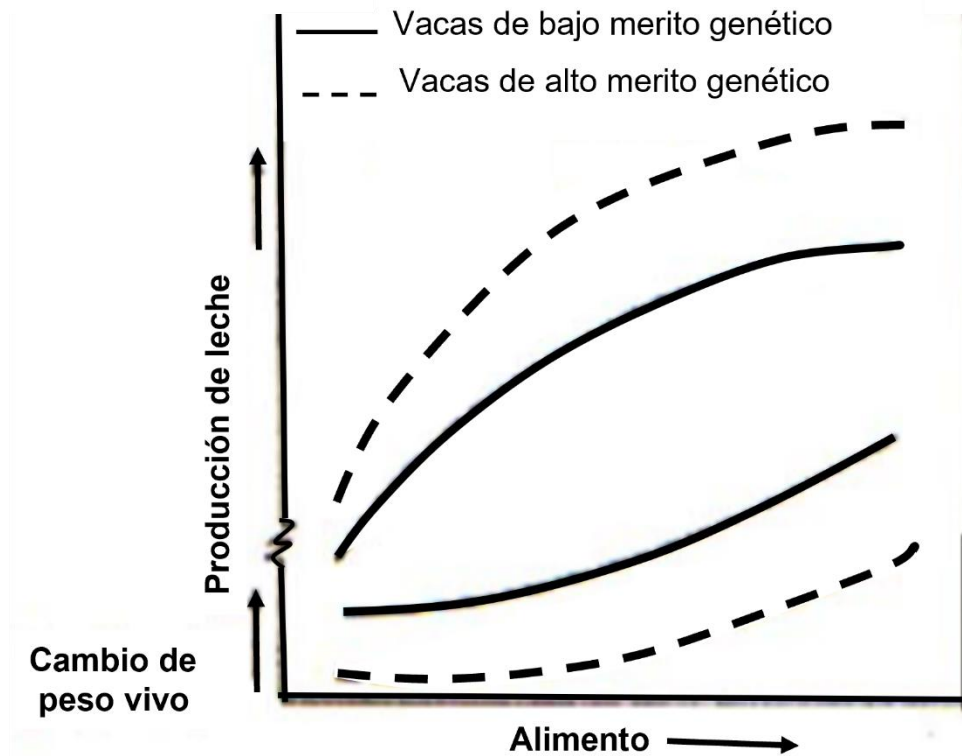


Figura 4. Comparación de vacas de alto y bajo mérito genético según nivel de alimentación

Fuente: Broster (1976).

2.4.1. Período de transición en la vaca lechera

Para comprender el estado de la vaca lechera es necesario tener en cuenta los conceptos de homeostasis y homeorresis. La homeostasis se define como el mantenimiento del equilibrio fisiológico y condiciones constantes en el ambiente interno. Por otro lado, están los cambios orientados hacia las prioridades de un estado fisiológico, en el cual se coordina el metabolismo de varios tejidos para soportar dicho estado, este fenómeno es conocido como homeorresis (Bauman y Currie, 1980).

También es fundamental conocer el funcionamiento y el propósito del hígado, ya que el mismo es el órgano metabólico por excelencia de la energía en el sistema digestivo del rumiante, hacia este órgano se derivan grandes cantidades de energía, principalmente en forma de ácidos grasos volátiles (AGV), de los cuales se destaca el C2, C3 y en menor medida C4 (Relling y Mattioli,

2003). Se focaliza en la obtención de carbono y nitrógeno (Reynolds y Maltby, 1993) para reutilizarlos y conformar una nueva síntesis de moléculas de interés metabólico (Cirlo y Tebot, 1998), como lo son la glucosa y la urea, la regulación de dicha síntesis es controlada principalmente por los requerimientos del rumiante (Bell y Bauman, 1997).

Este órgano tiene la capacidad de modificar su funcionamiento favoreciendo la síntesis de glucosa a partir de otros precursores endógenos diferentes al propionato (principal precursor gluconeogénico proveniente de la fermentación ruminal) y producción de otros metabolitos (por ejemplo, BOHB) que serán necesarios para la gran demanda energética que se genera en la lactancia temprana (Drackley et al. 2001, González y Koenekamp 2006).

La transición de la vaca lechera es el período comprendido entre las tres semanas previas y posteriores al parto. En este periodo se presentan grandes cambios endocrinos y metabólicos, la razón de dichos cambios están dados por la fisiología del propio animal para priorizar la síntesis de leche en la glándula mamaria, la cual demanda grandes cantidades de nutrientes, debiendo adaptar su metabolismo durante las primeras semanas posparto a las fuertes exigencias que demanda la producción y el cambio de régimen alimenticio, acorde con su nuevo nivel de requerimientos (Drackley, 1999).

Durante las últimas semanas de gestación debido a un incremento en el tamaño del útero, se genera una reducción en el volumen del rumen, lo que conlleva a una disminución en el consumo (Grummer, 1995), esto promueve el balance energético negativo (BEN). Al inicio de la lactancia, la cantidad de energía requerida para mantener la producción de leche supera la energía proporcionada por la ingesta, esto deriva en una inevitable movilización de nutrientes provenientes de las reservas corporales de la vaca, dando como resultado una pérdida de CC (Chilliard, 1999). Dependiendo de cómo se comporte metabólicamente el rumiante y cómo maneje el equilibrio interno, se verá afectada de una forma u otra la producción de leche entre otros aspectos no productivos (enfermedades y preñez, Grummer, 1995).

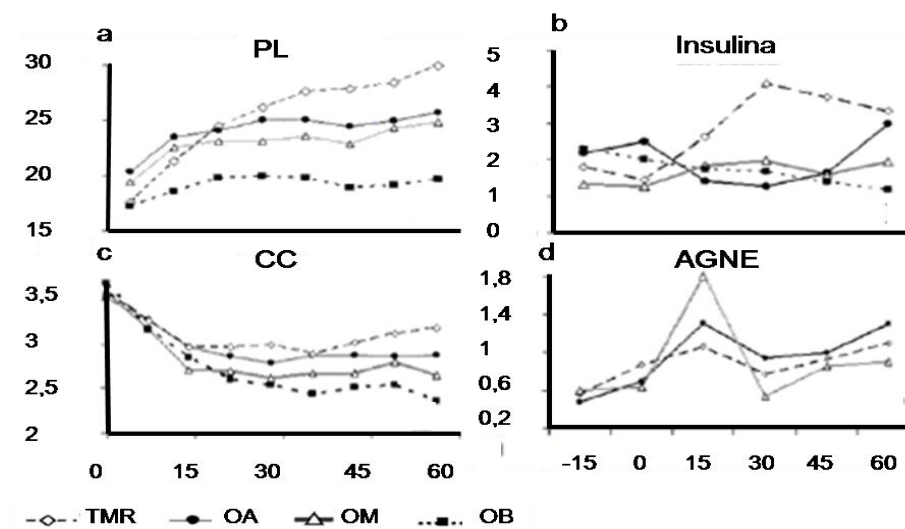
El BEN está determinado por la genética del animal junto con la capacidad de ingesta de materia seca, ambos factores determinan el nivel de movilización de reservas (Ingvarsen y Andersen, 2000). Este efecto se ve más pronunciado en los sistemas pastoriles, donde el consumo se ve limitado por los componentes de las pasturas (limitante física del consumo), por ende, las vacas no logran cosechar suficiente MS para sostener el potencial lechero (Kolver y Muller, 1998).

2.4.2. Balance energético negativo

Los programas de selección genética basados únicamente en el aumento de la producción de leche han resultado en vacas que están genéticamente predispuestas a un mayor riesgo de déficit de energía en la dieta, particularmente en el período de lactancia temprana (Walsh et al., 2008). Como ya se mencionó, las vacas genéticamente superiores tienden a tener una condición corporal más baja durante la lactancia (Dechow et al., 2001). Esto podría estar relacionado con los menores niveles séricos de insulina presentes en dicha genética productora (Snijders et al., 2000). Este fenómeno es comitante con lo dicho por Walsh et al. (2008) quienes relacionan el balance energético negativo (más extenso en vacas de alta producción) con valores inferiores de insulina.

Para la vaca lechera, la transición supone un gran desafío, ya que se enfrenta a restricciones del consumo de materia seca (CMS) y a su vez para hacer frente a los elevados requerimientos de la glándula mamaria se genera una activación de la neoglucogénesis, debido a un déficit nutricional proveniente de la dieta. Esto implica que el animal genere grandes movilizaciones de reservas corporales (Block, 2010). La magnitud del BEN que ocurre durante el período de periparto puede verse reflejado en los perfiles metabólicos y endocrinos en la sangre, como la ya mencionada insulina, ácidos grasos no esterificados (AGNE) y betahidroxibutirato (BOHB), entre otros (Meikle et al., 2013).

Meikle et al. (2013) también mencionan que los cambios en estos metabolitos y hormonas están asociados con desempeños productivos y reproductivos. Así mismo Meikle et al. (2013) remarcen una relación entre mayores niveles de lipomovilización en el periodo de lactancia temprana con un aumento en la concentración de AGNE y BOHB, coincidiendo con una disminución en CC para mantener los rendimientos productivos de leche (Figura 5).



PL (a), insulina (b), CC (c) y AGNE (d) en vacas lecheras alimentadas con raciones totalmente mezcla ad libitum (TMR), u oferta de forraje alta (OA), media (OM) o baja (OB).

Figura 5. Efecto de la alimentación en parámetros metabólicos, productivos, CC y PV

Fuente: extraído de Chilbroste por Meikle et al. (2013).

2.4.3. Fisiología de transición y desacople del eje somatotrópico y resistencia a la insulina

Roche et al. (2005) afirman que, en vacas subalimentadas, como en el caso de los sistemas pastoriles nacionales, debido a la acción lipolítica de la GH los valores de AGNE y BOHB también se ven aumentados, en contraparte la concentración de glucosa e insulina son más bajos, siendo más notorio en el periparto.

Como bien se sabe en el periodo de transición ocurren cambios endocrinos y metabólicos, uno de los fenómenos más relevantes que se resalta es la llamada resistencia a la insulina, la cual se define como una condición en la que es necesario mayores niveles de insulina plasmática para generar una correcta respuesta metabólica (Kahn, 1978), siendo más visible en vacas de alto mérito genético. Dicha resistencia desencadena un gradiente de glucosa hacia la glándula mamaria. Este gran flujo de nutrientes hacia la mencionada glándula es posible dado por la independencia a la insulina que esta presenta, provocando

un ingreso de glucosa al interior de sus células en ausencia de la hormona en cuestión (Lucy et al., 2009).

2.4.4. Lipomovilización, dinámica endocrina y metabólica durante la transición y la lactancia temprana

Es de esperarse que luego del parto el animal comienza a experimentar un aumento en la producción láctea por la propia fisiología de los mamíferos, hasta llegar a un pico de producción. Por el contrario, se ve acompañado de una baja del CMS, de aproximadamente un 30% (Grummer 1995, Knight 2001) por factores anatómicos que restringen la ingesta.

Como resultado de este fenómeno, la vaca lechera pasa por una etapa de BEN, en la cual los tejidos intentan adaptar su metabolismo actual a un estado catabólico por medio de señales endocrinas que cambiarán dicho metabolismo (Chilliard, 1999). Por ende, para sobrellevar ese desbalance donde la energía derivada hacia la producción de leche supera la proporcionada por el alimento, es donde el animal se ve obligado a movilizar reservas lipídicas principalmente (Bauman y Currie, 1980), pudiendo perder más del 60% de sus reservas en lactancia temprana (Tamminga et al., 1997).

El grado y duración del BEN estará influenciado por los niveles de producción, el sistema de alimentación (principalmente la proporción de concentrado en la dieta), de modo que estas características serán las que determinen cuando se restablecerá el consumo. Según Ingvarsen y Andersen (2000) este periodo transcurre entre la semana 8 y 22, recuperándose del BEN luego de la semana 20 de lactación (Beever, 1998).

De dicho proceso lipolítico se desprende una cadena de reacciones metabólicas asociadas a la liberación de los ácidos grasos libres (AG), estos pueden viajar por medio del plasma sanguíneo hacia el hígado donde puede sufrir diversos procesos, como también proveer energía a algunos órganos periféricos (Bell, 1995). El tejido adiposo está constituido por triacilglicéridos (TAG), los cuales son desglosados en dos unidades en el proceso de movilización, por un lado, se liberan AGNE y por otro lado el glicerol (Cirio y Tebot, 1998).

En consecuencia, los niveles séricos de AGNE serán muy altos en el periodo posparto debido al mencionado BEN (Kessel et al., 2008), siendo el hígado el principal órgano donde serán modificados y utilizados para síntesis energética en la mitocondria o bien transformados en cuerpos cetónicos, destacándose el BOHB por sus funciones energéticas y acción lipogénica en la

glándula mamaria (Cirio y Tebot, 1998).

Cabe aclarar que los cuerpos cetónicos no solo son producidos por el hígado, sino que también pueden ser sintetizados a nivel ruminal. De modo que, debido a dicha movilización de reservas, durante el posparto temprano se incrementa la concentración de AGNE, resultando en un aumento de la síntesis de BOHB (Lucy et al. 2001, Meikle et al. 2004). Ingvarsen y Andersen (2000) indican que dichos parámetros metabólicos reflejan la necesidad energética de la vaca lechera al inicio de la lactancia, por tanto, el impacto del BEN.

Consecuentemente es correcto mencionar una correlación entre la CC posterior al parto con respecto a la concentración de BOHB y AGNE en el periparto, de modo que vacas que lleguen con mejor condición al parto, tendrán valores más bajos de dichos metabolitos y viceversa (Meikle et al., 2004). Es pertinente mencionar que, en situaciones de pastoreo, donde el consumo se ve fuertemente limitado en el periodo de transición, por un menor espacio ruminal y menor digestibilidad de las pasturas, se observan mayores concentraciones de AGNE (Delaby et al., 2009) y por consiguiente también de BOHB (Meikle et al., 2013) que en aquellos sistemas basados en dietas totalmente mezcla (TMR).

En dicha situación el PV y los niveles de CC del animal descienden para incrementar la producción láctea, de tal modo que se genera una redirección de los nutrientes hacia la glándula mamaria provocado principalmente por una disminución e insensibilización de los receptores de insulina en los demás tejidos (Cirio y Tebot, 1998). Aquí se genera entre otras cosas, una exportación de glucosa, precursores de la misma, y otras moléculas que son destinadas a la producción de leche.

La disponibilidad de glucosa es clave en la lactancia temprana, esto se debe a las grandes demandas de esta molécula para la síntesis de lactosa, dicho disacárido es el principal responsable del rendimiento (Conn y Stumpf 1978, Cunningham 2003). Por ende, dado el rol central que cumple la glucosa en la lactancia temprana existe un incremento en el proceso de gluconeogénesis (NG) hepática para suplir los requerimientos energéticos (Bell y Bauman, 1997).

En el caso de que el consumo sea limitado como lo es en la lactancia temprana, la ingesta no es suficiente por lo que se dan señales hormonales para favorecer la glucogénesis por medio de otros sustratos diferentes al glicerol, como lo son algunos aminoácidos, lactato y glicerol principalmente (Cirio y Tebot, 1998).

Retomando dicho período de déficit energético ocasionado por altas producciones, la relación insulina/glucagón disminuye, y la utilización periférica

de glucosa se hace mínima en los tejidos y órganos no involucrados en la producción, y la neoglucogénesis hepática es máxima a partir de los precursores ya mencionados (Cirio y Tebot, 1998). Meikle et al. (2013) mencionan que los niveles insulínicos en sangre posparto están determinados en parte por la dieta, demostrando que los sistemas pastoriles mantienen una insulinemia baja al compararlos con dietas TMR. Consecuentemente el animal buscará reponer el déficit de propionato provocado por el menor consumo de nutrientes provenientes del pasto con movilización de reservas corporales (lipídicas y proteicas) para mantener la producción (Cirio y Tebot, 1998).

Es de relevancia mencionar que cuando el animal recupera la capacidad de ingesta, el proceso glucogénico estará enfocado principalmente a partir de propionato (proveniente de la fermentación ruminal), posteriormente los niveles séricos de insulina serán elevados, ocasionando una restricción de la gluconeogénesis a partir de precursores distintos al ya mencionado. Así mismo, el desorden metabólico observado durante el período de transición se irá atenuando paulatinamente junto con las concentraciones de AGNE y BOHB a medida que se supera la lactancia temprana (Piccioli-Cappelli et al., 2014).

2.4.5. Efecto del genotipo sobre el proceso de movilización

Mucho se ha discutido por diferentes autores sobre el tema de los cambios energéticos corporales que sufre el ganado lechero, y por ende cada vez más se menciona que dichos cambios son causados por dos componentes que actúan conjuntamente: genotipo y ambiente (Friggens et al., 2004). El componente genético, determina la movilización de reservas corporales que ocurre en ambientes no restrictivos nutricionalmente, por lo que estaría controlado por el propio animal.

En cambio, el componente ambiental, determina la movilización de reservas corporales en respuesta a un entorno que es restrictivo. Claro está que una reducción en la disponibilidad de nutrientes, característica de los ambientes restrictivos, ya sea por escasez de alimento o bien por mala calidad, aumentará el efecto lipolítico sumándose a la existente movilización corporal impulsada por la genética (Friggens et al. 1998, 2004).

Además, Pires et al. (2015), Petrerá et al. (2015) afirman que, para mantener la producción lechera, los niveles de movilización y posterior gluconeogénesis a partir de precursores diferentes al propionato, también está determinado por la raza.

Consecuentemente trae consigo cambios en las concentraciones plasmáticas de diversos metabolitos por dicho estado catabólico. Dando como resultado una concentración plasmática con mayores niveles de AGNE, BOHB en lactancia temprana, siendo consistente con trabajos como el de Delaby et al. (2009), en los cuales se denota una mayor concentración de dichos metabolitos en ganado de mayor mérito genético HF en comparación la raza doble propósito N para vacas multíparas.

Estas variables metabólicas están impulsadas en parte por un mayor desacople del eje somatotrófico, y a su vez una mayor resistencia a la insulina en vacas genéticamente más productivas, como lo es el biotipo HFA en relación con la raza HF (Lucy et al. 2009, Chagas et al. 2009).

Como se ha mencionado anteriormente, luego del parto los niveles plasmáticos de glucosa aumentan debido a la alta demanda energética que supone el inicio de la lactancia. Así mismo, Cronje et al. (2000) encontraron diferencias en la concentración sérica de glucosa entre los genotipos HF y N, dos semanas postparto. Dichos autores, reportaron aumentos en los niveles séricos de glucosa en HF, en comparación con los de N, los cuales se mantuvieron constantes, asociando este hecho a una mayor resistencia a la insulina por parte del genotipo más lechero.

2.5. ÍNDICES FISIOLÓGICOS

Holtenius y Holtenius (2007) han investigado una manera de estimar dicha sensibilidad sin la necesidad de realizar mediciones directas de la concentración de insulina. El método se denomina “índice de control de sensibilidad a la insulina cuantitativo revisado” (RQUICKI), este implica una valoración del balance energético homeostático y se basa en combinar las concentraciones plasmáticas de glucosa, insulina, y AGNE, generando una muy buena correlación con otras estimaciones de sensibilidad a la insulina, véase en la ecuación [1].

Los mismos demostraron que existe una función alterada de la insulina en vacas obesas durante la lactancia temprana, dando valores bajos en la RQUICKI. Esto es de esperar ya que luego del parto las vacas bajan los valores de CC y PV por el ya mencionado BEN que sufren las mismas en este periodo.

$$\text{RQUICKI} = 1 / [\log (\text{glucosa}) + \log (\text{insulina}) + \log (\text{FFAb})] \quad [1]$$

Glucosa en mg/dl, insulina en $\mu\text{U/ml}$, y ácidos grasos libres (FFAb) en mmol/l.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. LOCALIZACIÓN Y DISEÑO EXPERIMENTAL

El experimento se llevó a cabo en UdelaR. Facultad de Agronomía. EEER (Estación Experimental “Bernardo Rossengurtt”) situada en la ruta 26, km. 408 (32°21' S, 54°26' O), departamento de Cerro Largo, Uruguay. Se utilizaron 27 vacas lecheras multíparas de raza N (n = 13) y HF (n = 14), con un peso promedio de 678,6±44,8 y 675±32,8 respectivamente.

El trabajo transcurrió desde otoño/16 a otoño/17 llevando a cabo un ciclo completo de producción, las vacas N parieron el 20/4/2016 ± 9,9 días y las HF el 4/4/2016 ± 12,9 días. Pasado dos días del parto todas las vacas se manejaron como un único rodeo, de tal forma que la totalidad del ganado se secó 110± 12 días a excepción de las que presentaban una producción menor a cuatro litros de leche por día. En cuanto a la rutina de ordeño, el primer ordeño daba comienzo a las 7:30 AM, siendo el segundo a las 16:30 PM.

3.2. DIETA DURANTE EL EXPERIMENTO

El manejo nutricional del rodeo se basó en variar los alimentos y la proporción de los mismos en la dieta, en función de la oferta de forraje. De tal modo, que la oferta de cáscara de arroz (ofrecido en el ordeño), heno de pradera y ensilaje de sorgo de planta entera fueron ajustados dependiendo de la cantidad de pasturas presente.

En el otoño-invierno, el ganado se abastecía principalmente de verdeo invernal, en primavera-verano se pastorea pradera perenne, y a fines de primavera y parte del verano era el sudangrass quien proporcionaba forraje verde.

Al momento del parto, el ganado se alimenta con 2 pastoreos diarios, más 1,3 kg MS/vaca/día de cáscara de arroz (mediados de otoño). Finalizando el periodo de parto, se le suspende el pastoreo y se le ofrece 7 kg MS/vaca/día de fardo y ensilaje de sorgo de planta entera. Es importante destacar que se suspende pastoreo el 22/04/2016 ya que se presentaron elevadas precipitaciones posteriores a esta fecha de aproximadamente 500 mm.

Entrado el invierno los animales vuelven a pastorear, solo una vez por

día, el fardo ofrecido varía entre 3,5 y 7 kg MS/vaca/día a lo largo de este periodo, la oferta de cáscara de arroz al principio de la estación es de 1,8 kg MS/día, alcanzando 2,2 kg MS/vaca/día el resto del invierno inclusive las primeras semanas de la primavera. En esta última estación de abundante forraje, se pastorea 2 veces al día además de disminuir la cáscara de arroz y cortar por completo el fardo.

Este último manejo de alimentación se mantiene hasta el secado de las vacas (fines de verano hasta mediados/fines de otoño) las cuales son liberadas al campo con un pastoreo continuo. Para el presente trabajo se manejó un esquema de pastoreo rotacional durante el periodo de lactación constituido por una carga de 1 vaca por hectárea.

El área de pastoreo se compone en su gran mayoría por praderas perennes (75%), las cuales varían entre 1er. a 3er. año, estas mezclas forrajeras se componen por una variedad amplia de gramíneas y leguminosas (*Medicago sativa*, *Trifolium repens*, *Paspalum dilatatum* var *Chiru* y *Dactylis glomerata*; *Festuca arundinacea* Schreb., *Lotus corniculatus*, *Trifolium repens* o *Bromus catarticus* y *Trifolium repens*). El 25% restante estaría cubierto por verdeos de invierno (*Avena byzantina*) y verano (*Sorghum x drummondii*; sudangrass), este último también utilizado como reserva como ensilaje.

Anteriormente a las mediciones posparto, el rodeo pastoreaba a campo natural, siendo las especies predominantes el *Paspalum notatum*, *Paspalum dilatatum*, *Stipa charruana* Arech., y *Cynodon dactylon* L.

3.3. MEDICIONES Y MUESTREOS

Los registros comenzaron a realizarse 2 semanas antes del parto, culminando entre las semanas 48 a 50 posteriores al mismo. Se midió mensualmente el PV y se evaluó la CC de acuerdo con la escala de Edmonson et al. (1989), la cual se estima dentro de los valores del 1 al 5, con 0.25 punto de precisión. El PV fue corregido por peso de útero grávido según Ferrel et al. (1976). En coincidencia con las determinaciones de PV y CC se extrajeron muestras de 10 mL de sangre de la vena coccígea utilizando tubos vacutainer® heparinizados. Dentro de la primera hora de extraída la sangre fue centrifugada a 3000 xg y el plasma almacenado a -20 °C hasta el momento de los análisis bioquímicos.

La determinación de la concentración de glucosa se realizó por colorimetría utilizando kits comerciales (BioSystems SA, Barcelona, España) según el método de oxidasa/peroxidasa y se utilizó un espectrofotómetro lector

de microplacas MRC instrument UTC2100c®. Las concentraciones de AGNE y BOHB en plasma se cuantifican por medio de espectrometría, utilizando un lector de microplacas (Multiskan FC, Thermo Fisher Scientific Inc., MA, USA). Las mediciones fueron llevadas a cabo usando kits comerciales (RANDOX, UK para NEFA y BOHB).

La concentración de insulina se determinó mediante ensayo radioinmunométrico (Diasource, Brussels, Belgium), y su coeficiente de variación fue de 7,5 y de 6,9 para lo control de baja y alta respectivamente. El índice de RQUICKI se calculó según la ecuación de Holtenius y Holtenius (2007), donde la concentración de glucosa está en mg/dL, insulina en $\mu\text{U/mL}$ y el AGNE en mmol/L.

A los efectos de poder estudiar de forma integrada la dinámica de los metabolitos e índices fisiológicos junto con los parámetros productivos (producción de leche y composición química de la leche) de las vacas HF y N, se procedió a realizar dicho análisis utilizando los datos productivos de la tesis de Jorge Smeding (2017), en la cual utilizaron los mismos animales y el mismo diseño experimental que el presente trabajo (Anexo).

3.4. ANÁLISIS ESTADÍSTICO

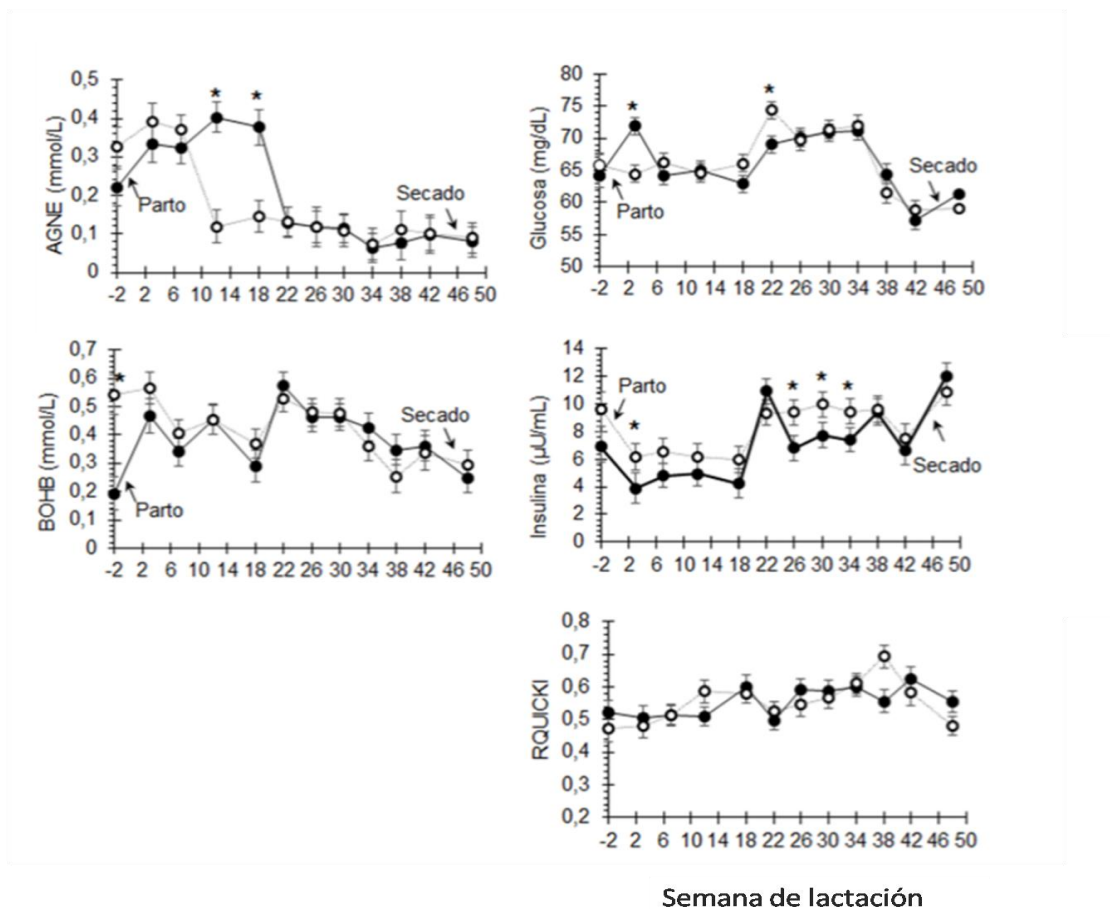
El trabajo consta de un diseño experimental completamente al azar (DCA) para todas las variables, y el análisis estadístico se llevó a cabo utilizando modelos mixtos (PROC MIXED) del paquete estadístico SAS (del año 2002), SAS Institute Inc., Cary, North Carolina, USA. Todas las variables se analizaron como medidas repetidas, incluyendo raza y semana de lactación. La interacción se tomó como efecto fijo y la vaca anidada a la raza como efecto aleatorio.

Fo: PV, CC, metabolitos plasmáticos de insulina, Sp (spow) se utilizaron como estructura de covarianza siendo medidas repetidas no exactamente iguales espaciadas en el tiempo (se tomaron muestras cada 4 ± 1 semanas, Littell et al., 2006).

Los grados de libertad se ajustaron mediante el método de Kenward-Rogers, y la separación de medidas la realizó LSD Fisher. A su vez, la vinculación entre las variables fue analizada mediante análisis de componente principal (PCA).

4. RESULTADOS

4.1. PARÁMETROS METABÓLICOS



No y HF●.

Figura 6. Perfil de parámetros metabólicos en sangre según raza

La concentración de glucosa plasmática se vio afectada por la interacción entre la raza y SL ($P = 0.009$), y en promedio, a lo largo del ciclo de lactancia, no se observaron diferencias significativas entre las razas ($N = 66.2 \pm 0.6$ mg/dL; $HF = 66.1 \pm 0.5$ mg/dL; $P = 0.866$).

Dentro del periparto ambas razas mostraron un comportamiento muy similar en cuanto a las concentraciones de glucosa plasmática ($P = 0.530$), mostrando un ascenso en los niveles glucosídicos desde que comienzan las mediciones (2 semanas preparto) hasta la 2 SL ($P = 0.0017$), y luego disminuye en la SL 6 ($P < 0.001$), mostrando valores similares entre la 6 y 18 SL ($P > 0.05$). Durante todo el periodo comprendido entre el preparto temprano y la 18 SL, se observó que la concentración de glucosa fue similar para las vacas N ($P > 0.05$).

A su vez, se observó el mayor nivel de glucosa para la raza HF en la 2 SL, siendo este superior a los de la raza N en dicha semana ($P = 0.020$). Ambas razas se comportaron similar, teniendo un incremento en la 22 SL ($P < 0.05$), sin embargo, la raza N presentó un nivel de glucosa superior al de la raza HF en dicha semana ($P = 0.007$). Entre la 34 SL y 48 SL la concentración de glucosa decrece para las dos razas ($P < 0.001$).

En promedio la concentración de AGNE fue similar entre las razas ($P = 0.538$), por otro lado, fue afectada por la interacción raza*SL ($P < 0.0001$). En el periodo comprendido entre la semana 2 preparto hasta la 6 SL, la concentración de AGNE fue similar para ambas razas ($P > 0.05$), y no se observaron cambios a lo largo del tiempo ($P > 0.05$). La concentración plasmática de AGNE para la raza N, tuvo un comportamiento muy acentuado entre la 6 y 10 SL, presentando un notorio descenso de los niveles de AGNE en dicho periodo ($P < 0.001$), posteriormente no se observan diferencias significativas hasta el secado (48 SL, $P > 0.05$).

Por otro lado, la raza HF mantuvo la concentración sanguínea de AGNE sin diferencias significativas hasta la 18 SL (6 SL vs. 18 SL, $P = 0.320$). Se evidencia en la gráfica que a partir de la semana 18 y hasta la 22 se mantiene constante ($P > 0.05$) luego a partir de allí decrece los niveles de AGNE caen para la raza HF ($P < 0.0001$).

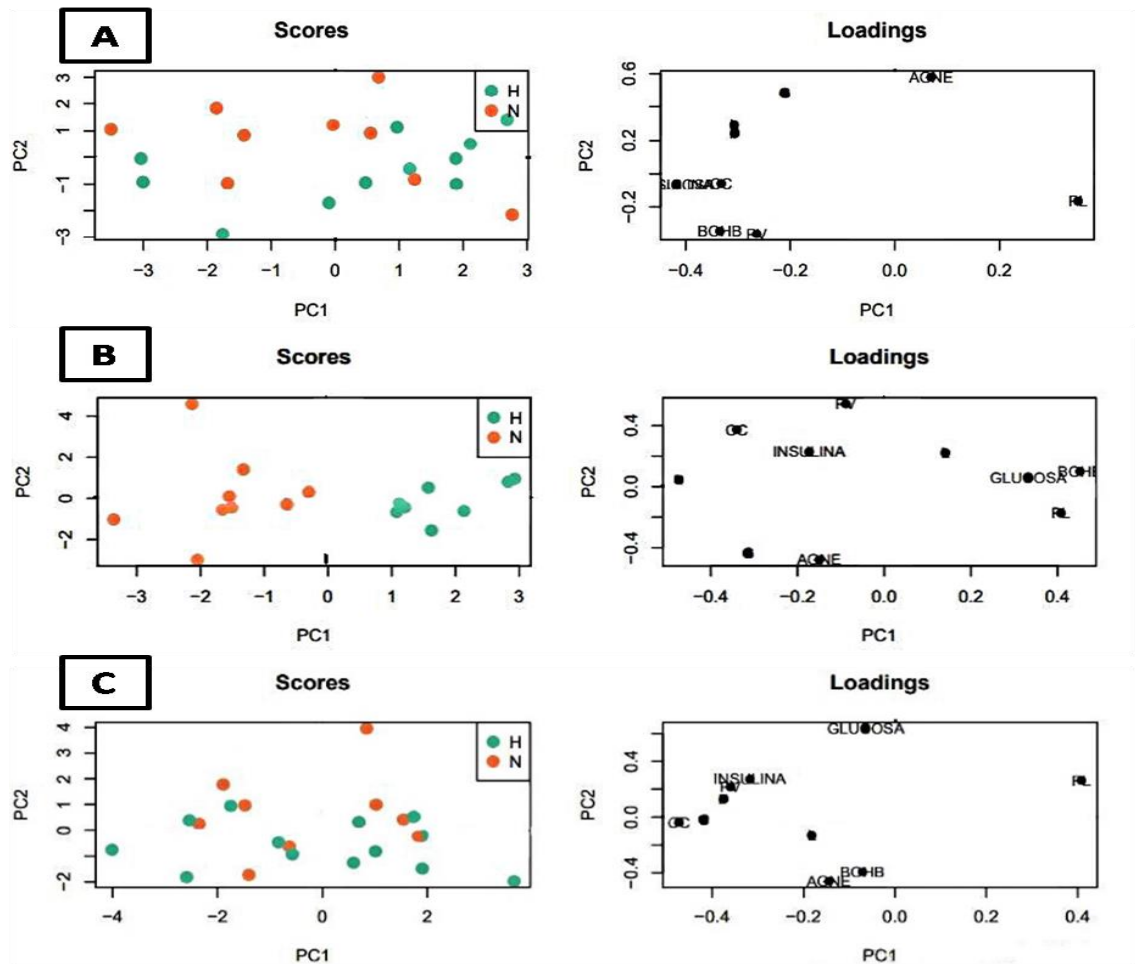
No se observó ningún efecto de la raza ($P = 0.122$) ni el efecto de raza*SL ($P = 0.064$) sobre la concentración plasmática de BOHB. Sin embargo, se vio afectada por la SL ($P < 0.001$), observándose un aumento en el periparto (-2 SL y 2 SL) en los niveles de BOHB ($P = 0.016$), posteriormente decrece en la 6 SL ($P = 0.007$), manteniendo valores similares hasta la 18 SL ($P > 0.05$). A su vez en la 18 y 22 SL la concentración sanguínea de BOHB se incrementa ($P < 0.001$), a partir de aquí los valores comienzan a decrecer hasta llegar al final de las mediciones ($P < 0.001$).

La concentración de insulina plasmática se vio afectada por la interacción entre la raza y SL ($P = 0.043$) y no se observó ningún efecto de la raza ($P =$

0.065). En el periodo de parto (-2 SL) los niveles de insulina fueron similares para las vacas HF y N ($P = 0.270$), posteriormente decrece para ambas razas (-2 SL vs. 2 SL, $P < 0.05$), sin embargo, las N mostraron una mayor concentración de insulina en 2 SL ($P = 0.046$). A pesar del incremento en la concentración de insulina para ambas razas en 22 SL comparado con 18 SL ($P < 0.01$ en ambos casos), se mantuvieron en valores similares hasta llegar a 38 SL ($P > 0.05$) en vacas N, mientras que en HF disminuyó ($P < 0.001$), además fue menor que las vacas N desde 26 SL a 34 SL ($P < 0.05$). Los niveles de insulina aumentaron entre el final de la lactancia y el periodo seco (42 SL vs. 2 SL, $P < 0.01$).

Por otro lado, solo se observó efecto de la SL sobre el índice fisiológico RQUIKI ($P < 0.0001$). Entre el parto (-2 SL) y 10 SL, se observó un incremento en el RQUIKI ($P = 0.009$), para luego mantener valores similares hasta 22 SL ($P > 0.05$), posteriormente en 34 SL tuvo un incremento en comparación con 22 SL ($P = 0.001$). De 34 SL a 42 SL, el RQUIKI se mantuvo en valores similares, finalmente tuvo un decrecimiento en 48 SL en comparación con 42 SL.

A continuación, se lleva a cabo el análisis mediante PCA. En la Figura 7 se muestran los resultados del experimento, en forma de gráficos “score” (izquierda) y “loading” (derecha) llevado al plano compuesto por la componente principal uno (PC1) y la componente principal dos (PC2), dichos parámetros explican el mayor porcentaje de la varianza comprendida en la matriz de datos para los meses de mayo, agosto y octubre.



N • y HF •, cada letra se refiere a un mes del año: mayo (A), agosto (B) y octubre (C).

Figura 7. Análisis estadístico de parámetros metabólicos, PV, CC, PL y sólidos de la leche mediante PCA

A los efectos de poder estudiar de forma integrada la dinámica de los parámetros productivos junto con los metabólicos, se procedió a realizar dicho análisis, correspondiente a los 21, 100 y 180 DPP. Como se aprecia en los gráficos de Score plot, las razas pueden ser discriminadas claramente en la lactancia temprana, pero esto disminuye a medida que avanza la lactancia. Específicamente, a los 21 DPP la alta PL de los animales HF estuvo asociada a altas concentraciones plasmáticas de glucosa y BOHB, mientras que los animales N se caracterizan por tener una alta CC y PV. A medida que avanza la lactancia la discriminación entre razas no es tan clara.

5. DISCUSIÓN

El presente trabajo está en concordancia con trabajos previos, en los cuales se comparó la performance productiva de las razas HF y N (Beerda et al. 2007, Delaby et al. 2009, Reiche et al. 2015) observándose que las vacas HF producen mayor cantidad de leche, con menores concentraciones de grasa, proteína y lactosa que la raza Normando.

Durante toda la lactancia las vacas HF tuvieron dos aumentos notorios en la producción de leche (el primero en lactancia temprana, y el segundo en la lactancia media), siendo similar a lo reportado por varios autores que estudiaron curvas de lactancia en partos otoñales en sistemas de base pastoril del hemisferio Sur (García y Holmes 2001, Reiche et al. 2015). Como es sabido, la producción de leche depende en gran parte del consumo de materia seca (Chamberlain y Wilkinson, 2002).

Por otro lado, la curva de producción que presentan los partos otoñales en sistemas SPBIE, no sigue el mismo comportamiento que la curva teórica de lactación. Esta última presenta un único pico al inicio de la lactancia, seguido de un descenso paulatino de la producción. En cambio, en los partos de otoño, se observaron dos picos de producción, uno al inicio de la lactancia, y el segundo en la estación primaveral, ligada a la producción de pasturas (García y Holmes, 2001).

Desafortunadamente no fue posible medir la asignación de pasto diaria, pero si se realizaron estimaciones, mostrando una caída en la asignación de forraje invernal. En las vacas N, no se observó un incremento significativo del rendimiento de producción lechera durante la etapa temprana de lactancia en relación a las vacas HF. Ambas razas presentaron un pico de producción durante la estación primaveral, sin embargo, para la raza N, este fue de menor magnitud y duración.

La ausencia del incremento en producción de leche durante la etapa temprana de la lactancia en vacas N, podría deberse a una estrategia de partición de la energía diferente a las vacas HF, mientras que estas últimas mostraron una pérdida constante de CC durante las primeras 18 SL. Por otro lado, las vacas N alcanzaron los valores de CC más bajos, en la semana 6 de lactación, antes que las vacas HF. A su vez, la raza doble propósito mantuvo la superioridad de esta característica durante el resto del experimento (Jorge Smeding, 2017).

Se ha observado que, al introducir genética americana en rodeos lecheros de Nueva Zelanda, las vacas aumentan la producción, en detrimento de

las concentraciones de grasa y proteína, por un efecto de dilución. Del mismo modo, Delaby et al. (2009) han reportado que, en ambientes nutricionales restrictivos, el contenido de proteína promedio fue muy similar para las razas HF y N.

En el presente estudio, como era de esperarse, se observaron pérdidas de PV luego del parto, y recuperación del mismo durante la etapa de lactancia media, lo cual concuerda con los resultados reportados por Dillon et al. (2003). Sin embargo, el periodo de pérdida de PV fue más prolongado para la raza HF que para la raza N, coincidiendo con Delaby et al. (2009). Además, la pérdida de peso fue mayor que en trabajos anteriores (Roche et al., 2014b) pudiendo estar relacionado con los partos a mediados de otoño en donde el pasto no abunda (Horn et al., 2014b).

Por otro lado, la CC observadas en el presente estudio, para ambas razas en etapas tempranas de lactancia, indican que las vacas no pudieron cumplir con los requerimientos energéticos, ubicándose en BEN, coincidiendo con lo mencionado por Bauman y Currie (1980).

Las vacas N obtuvieron su valor más bajo de CC antes que las vacas HF, indicando un equilibrio más fuerte en el proceso de partición de energía entre la glándula mamaria y los tejidos periféricos, de igual forma Yan et al. (2006) reportan resultados similares. Se ha propuesto que la dinámica de la CC está impulsada genéticamente (Friggens et al., 2007). Delaby et al. (2009) reportaron diferencias entre razas en cuanto a perfiles de CC, únicamente evaluando al rodeo en un plano nutricional alto (vacas N y HF) en un diseño factorial.

De forma independiente, ambas razas mejoraron positivamente su balance energético (BE) entre la sexta y décima SL. Sin embargo, solo las vacas N lograron alcanzar un BE positivo entre estas semanas, lo que sugiere que la raza HF priorizo la producción de leche y por ende un mayor gradiente de nutrientes hacia la glándula mamaria lo que va en detrimento de la deposición y llegada de nutrientes a los tejidos periféricos. De hecho, las variaciones de AGNE coinciden con los cambios de CC durante el ciclo productivo, siendo mayor en etapas tempranas de lactancia, como consecuencia de un incremento en el proceso catabólico de las reservas corporales (Meikle et al. 2004, Pereira et al. 2010).

Posterior al parto, ambas razas presentaron un notorio pico de AGNE, este se observa primeramente en vacas N, y posteriormente en las HF. Sin embargo, la raza HF contempla una duración más prolongada del mencionado pico, siendo consistentes con las diferencias que tuvieron las mismas en la pérdida de CC. Además, los cambios de AGNE fueron similares a los cambios de

BOHB, de acuerdo con la literatura consultada (Lucy et al. 2001, Meikle et al. 2004). Así mismo, se observó que, al inicio de la lactancia media, ocurrió un descenso del mencionado cuerpo cetónico, hecho que precedió a la disminución de las concentraciones plasmáticas de AGNE.

La concentración plasmática de glucosa permaneció baja desde el parto hasta el final de la lactancia media, aumentando en la estación primaveral, probablemente por una mejora en el estado energético del animal (Bjerre-Harpoth et al., 2012) provocado por un aumento de la disponibilidad de forraje. De hecho, la glucosa es el punto central del metabolismo energético, de modo que su concentración sanguínea es un buen indicador de las condiciones energéticas en que se encuentran las vacas lecheras (Bjerre-Harpoth et al., 2012).

En el presente estudio, ambas razas presentaron concentraciones muy similares de glucosa durante toda la lactancia, solo se observaron diferencias en la segunda SL, en la cual, las vacas HF presentaron niveles mayores de glucosa, lo que podría adjudicarse a una mayor resistencia a la insulina, esperada en este periodo (Cronje, 2000).

Según reportes anteriores, la insulina decrece luego del parto (Walsh et al. 2008, Pereira et al. 2010b, Meikle et al. 2013). Los hallazgos encontrados en la presente tesis, revelan diferencias en la concentración de insulina entre las razas N y HF en lactancia temprana y media, aunque los valores promedios no difieren entre las mismas ($P = 0.064$). De manera que, se observaron menores concentraciones de insulina en vacas HF que en N luego del parto, coincidiendo con Pires et al. (2015), los cuales comparan HF y Montbéliarde en un sistema de baja oferta de insumos.

Consecuentemente el RQUIKI (el cual es un índice de la sensibilidad a la insulina, Holtenius y Holtenius, 2007), solo se vio afectado en dos etapas de la evaluación, la primera data al inicio de la lactancia, y el segundo caso se vio en el periodo seco, en ambos se observan grandes demandas energéticas. El análisis multivariado puede ser utilizado para determinar la trayectoria metabólica integrada a nivel animal, que transitan por distintas etapas fisiológicas¹ o patofisiológicas (Polakoff et al., 2016).

En este caso, mediante análisis de PCA se estudió la trayectoria productiva y fenotípica de las vacas en relación a metabolitos energéticos. Estos resultados sugieren que la mayor diferencia entre las razas ocurrió durante la lactancia temprana, y en menor medida durante la lactancia media al final del invierno. En línea con lo discutido a lo largo de este capítulo, los resultados de Score Plot y Loading reflejan que la mayor PL de las vacas HF estuvo asociada

a mayores concentraciones de glucosa, y a su vez menores niveles de insulina a los 21 DPP, posiblemente como consecuencia de una mayor resistencia a la insulina en estos animales (Cronjé, 2006) en relación con las vacas N.

En efecto, la asociación entre la PL y la concentración plasmática de BOHB indica que los animales HF tuvieron una mayor producción de cuerpo cetónicos, posiblemente como consecuencia de un menor balance energético, y mayores niveles de lipomovilización para sostener los altos requerimientos nutricionales por parte de la glándula mamaria (Meikle et al., 2013).

Los pocos estudios reportados en los que se comparan vacas HF y N, se han basado en diseños factoriales 2 * 2 (2 razas, 2 planos nutricionales), de esta manera se ha observado que el desempeño productivo está afectado por la interacción entre el genotipo y el ambiente (Delaby et al. 2009, Reiche et al. 2015). En el presente trabajo, todas las vacas fueron tratadas como un único rodeo, sometidas a las mismas condiciones (sin efecto ambiental), sin embargo, las respuestas productivas y metabólicas si se vieron afectadas, mayormente por la interacción entre raza y SL, indicando una respuesta de las diferentes razas al estado fisiológico y a las condiciones nutricionales, ya que la producción de forraje cambia a lo largo de la lactancia, ofreciendo condiciones más o menos restrictivas.

De igual forma, las demandas energéticas del animal están condicionadas por la disponibilidad de las pasturas. También, a partir de la dinámica presente entre la CC y PV, se pudo observar las diferencias existentes en las prioridades energéticas que manejan las razas evaluadas, lo que permite suponer que existen diferentes estrategias de partición de nutrientes. En contraste con las vacas doble propósito, las HF priorizan la producción de leche, incluso luego de un largo periodo de agotamiento energético, reduciendo las reservas corporales.

Por otra parte, es posible que el presente estudio tenga un efecto un poco más práctico, y a su vez abra la puerta a estudios posteriores relacionados con la temática. Como bien se ha discutido a lo largo de la tesis, se encuentran diferencias adaptativas en las razas estudiadas, de tal modo que en las condiciones presentes se podría proponer una mayor investigación a la hora de seleccionar las razas o biotipos, que luego serán parte de estos sistemas de producción más adversos, tales como los SPBIE del Noreste del país.

En los sistemas lecheros de dicha zona, la dinámica productiva tiene grandes diferencias con la cuenca lechera tradicional (Astigarraga et al., 2019), por lo que habría que tener una mirada diversa a la hora de elegir las herramientas que conformaran todo el sistema de producción. Claramente, un

establecimiento lechero no solo se basa en el factor animal (en términos raciales), sino en el correcto ensamble entre todas las partes. Como se ha mencionado, en el Noreste del país los suelos se caracterizan por presentar baja potencialidad productiva, a esto se le agrega que gran parte del área está conformada por campo natural, y a su vez existe un nivel tecnológico desfasado en relación a la cuenca tradicional (Astigarraga et al., 2019).

Entonces, teniendo en cuenta estas características, y la gran inserción ganadera presente en la zona, sería pertinente investigar aún más el tema raza, en términos económicos, productivos y logísticos. De esta forma lograr una lechería más articulada, eficiente y diversificada. Además, no solo se reducen costos de producción si no que se puede lograr abrir un mercado diferente con la carne.

6. CONCLUSIONES

Como se esperaba en la hipótesis planteada al inicio, los resultados mostraron que las vacas HF tenían mayores rendimientos de leche con un menor contenido de sólidos que las vacas N. La diferencia en cuanto a producción es consistente y coincide con la menor CC y PV a lo largo del ciclo productivo de la raza HF. Esto implica un mejor equilibrio en cuanto a partición energética entre la glándula mamaria y los tejidos periféricos en la raza N, las cuales mostraron una pérdida de CC más temprana y a su vez menos pronunciada que la raza HF.

Tomando en consideración las respuestas obtenidas de PV, CC, concentraciones de glucosa, AGNE, insulina y BOHB se podría interpretar que la raza N presenta una mejor capacidad adaptativa a ambientes altamente desafiantes, debido a un proceso de finalización que probablemente afecte positivamente a la eficiencia reproductiva. Sin embargo, sería prudente realizar estudios adicionales para comprender mejor el efecto de la raza sobre la eficiencia productiva, como también el metabolismo hepático (el cual cumple un rol fundamental en la dinámica metabólica de la vaca lechera) para así mejorar la caracterización y comprensión del efecto raza sobre la flexibilidad metabólica y su vínculo con la eficiencia reproductiva en ambientes altamente restrictivos.

A pesar de no construir un objetivo a priori, el presente estudio muestra como la vaca lechera (al menos en sistemas pastoriles) podría enfrentar desafíos nutricionales en etapas posteriores a la lactancia temprana, en el cual se han focalizado la mayor parte de los reportes sobre la lechería. Por lo tanto, los estudios de la vaca lechera deberían realizarse con un enfoque tal, que tenga en cuenta el ciclo de lactancia completo, para mejorar el estado metabólico y el bienestar animal en ambientes restrictivos.

Analizando los datos obtenidos de un punto de vista práctico, es posible concluir que una sola raza lechera, no tendrá el mismo impacto adaptativo y en consecuencia productivo en los diferentes sistemas de producción encontrados en el territorio nacional. Como es sabido, las vacas HF poseen una superioridad en el rendimiento de producción lechera con respecto a las demás razas encontradas en el país.

Sin embargo, es factible afirmar que, en el diseño utilizado, las condiciones ambientales provocaron una respuesta adaptativa menos equilibrada para la raza HF en comparación con la raza N. Esta situación podría ser replicada para otras cuencas lecheras no tradicionales del Uruguay, con un fuerte componente pastoril asociado a los SPBIE.

Esto significa que los datos del presente trabajo invitan a una reflexión a la hora de diseñar el sistema de producción asociado a cada región del país. Se identifica a la raza como una parte más del sistema, de manera que, la toma de decisiones en cuanto a la raza sea en base al ambiente productivo, y no viceversa. Por ende, es necesario tener en cuenta la raza que se adapte mejor a las condiciones ofrecidas.

7. RESUMEN

La cuenca lechera del Noreste del país, presenta una lechería con mayores desafíos que aquellos presentes en la cuenca tradicional, principalmente desde el punto de vista nutricional. El objetivo de este trabajo fue determinar el efecto de la raza y etapa de lactancia de dos biotipos lecheros sobre el comportamiento productivo y fisiológico durante un ciclo biológico de partos de otoño 2016. Se utilizaron dos razas lecheras: Holstein Friesian (HF; n=14) y Normando (N; n=13). Los registros comenzaron dos semanas antes del parto, culminando entre las semanas 48 a 50 posteriores al mismo. La producción de leche (PL) y la composición de sólidos, el peso vivo (PV) y condición corporal (CC), fueron registrados mensualmente. Asimismo, se tomaron muestras de suero y plasma una vez por mes para la determinación de parámetros metabólicos (betahidroxibutirato (BOHB), ácidos grasos no esterificados (AGNE), glucosa) y endócrinos (insulina). Finalmente se prosiguió a la determinación del índice fisiológico RQUIQUI. Por último, se realizó un análisis multivariado mediante PCA, estudiando la trayectoria productiva y fenotípica de ambas razas lecheras. Las vacas HF presentaron mayor PL que las N, sin embargo, estas últimas tuvieron un mayor contenido de sólidos totales. Las vacas N no presentaron un claro pico de producción de leche durante las primeras 24 semana de lactación (SL) a diferencia de las HF ($P > 0.05$). Así mismo, se registró una disminución precoz en la CC para la raza N durante la 6 SL. Sin embargo, la raza N mantuvo una superioridad de la CC durante el resto del experimento. Ambas razas presentaron variaciones de AGNE coincidiendo con los cambios de CC durante el ciclo productivo, siendo mayor en etapas tempranas de la lactancia, como consecuencia de un incremento en el proceso catabólico de las reservas corporales. La concentración de AGNE se vio afectada por la interacción raza*SL ($P < 0.0001$). En la lactancia temprana la concentración de AGNE acompañó el perfil de producción de leche esta observación queda de manifiesto en la raza HF. Así mismo, el PV también se vio afectado por la interacción raza*SL ($P = 0.0255$). Por otro lado, las vacas HF presentaron niveles mayores de glucosa 2 semanas luego del parto ($P = 0.020$), lo que podría adjudicarse a una mayor resistencia a la insulina, esperada en este periodo. A su vez, en este periodo de lactancia temprana se observaron mayores concentraciones de insulina en vacas N que en HF ($P = 0.046$). Consecuentemente el RQUIKI, solo se vio afectado en dos etapas de la evaluación, la primera al inicio de la lactancia, y el segundo, en el periodo seco. En ambos periodos se observaron grandes demandas energéticas. Los resultados del análisis multivariado mediante PCA, indicaron que las vacas HF se caracterizaron por presentar mayores niveles de glucosa, como respuesta a una menor sensibilidad a la insulina en la lactancia temprana. Los resultados del presente estudio indican que las razas HF y N presentarían una estrategia diferente en la partición de nutrientes asociado al carácter doble propósito, lo cual le confiere ventajas adaptativas frente a la raza HF en

ambientes nutricionalmente restrictivos.

Palabras clave: Razas lecheras; Holstein Friesian; Normando; Parámetros metabólicos; Adaptabilidad fisiológica.

8. SUMMARY

The dairy basin of the Northeast of the country, presents a dairy with greater challenges than those present in the traditional basin, mainly from a nutritional point of view. The objective of this work was to determine the effect of the breed and lactation stage of two dairy biotypes on the productive and physiological behavior during a biological cycle starting at autumn calving 2016. Two dairy breeds were used: Holstein Friesian (HF; $n = 14$) and Normande (N; $n = 13$). Records began two weeks before calving until weeks 48 and 50 after delivery. Milk production (MP) and solids composition, live weight (LW) and body condition score (BCS), were recorded monthly. Likewise, serum and plasma samples were taken once a month to determine metabolic parameters (beta-hydroxybutyrate (BOHB), non-esterified fatty acids (NEFA), glucose) and endocrine (insulin). Finally, the determination of the RQUIQUI physiological index was calculated. After that, a multivariate analysis was performed using PCA, to studying the productive and phenotypic trajectory of both dairy breeds. HF cows presented higher MP than N, however, N cows had higher content of total solids (PXX). The N cows did not present a clear peak of milk production during the first 24 weeks of lactation (WL), unlike the HF ($P > 0.05$). Likewise, an early decrease in BCS was recorded for breed N during the 6 WL. However, N breed maintained a superiority of BCS for the remainder of the experiment. In both breeds, NEFA concentrations variations coinciding with the BCS changes during the productive cycle, being greater in the early stages of lactation, as a consequence of an increase in the catabolic process of body reserves to maintain milk production. NEFA concentration was affected by the breed * WL interaction ($P < 0.0001$). In early lactation, the concentration of NEFA accompanied the milk production profile, this observation was more evident in the HF breed. Likewise, the LW was also affected by the interaction breed*WL ($P = 0.0255$). On the other hand, HF cows presented higher glucose levels 2 weeks after calving ($P = 0.020$), which could be attributed to greater insulin resistance, expected in this period. In turn, in this early lactation period, higher insulin concentrations were observed in N cows than in HF ($P = 0.046$). Consequently, RQUIKI was only affected in two stages of the evaluation, the first one at the beginning of lactation, and the second, in the dry period. In both periods, great energy demands were observed. The results of the multivariate analysis by PCA indicated that HF cows were characterized by higher glucose levels, in response to lower insulin sensitivity in early lactation. The results of the present study showed that the HF and N breeds would present a different strategy in the partition of nutrients possibly associated with the dual-purpose character of N breed, which confers adaptive advantages over the HF breed in nutritionally restrictive environments.

Keywords: Dairy breeds; Holstein Friesian; Normande; Metabolic parameters; Physiological adaptability.

9. BIBLIOGRAFÍA

1. Álvarez Oxiley, A.; Astigarraga, L.; Loza, C.; Rico, D.; Jorge-Semeding, E. 2019. Productive performance and profiles of metabolic parameters of Holstein Friesian and Normand cows. In: Annual Meeting of the European Federation of Animal Science (70th., 2019, City of Ghent, Belgium). Book of Abstracts. City of Ghent, Wageningen Academic Publishers. p. 651.
2. Astigarraga, L.; Álvarez, J.; De Hegédus, P.; Armand Ugon, H.; Grau, M.; Vieira, X.; Lavecchia, E.; Lucas, J.; Mello, J. L.; Porcile, V.; Sommer, P. 2019. Sistemas de producción de leche para el Noreste del país. Montevideo, Uruguay, INIA. 91 p.
3. Basset-Mens, C.; Ledgard, S.; Boyes, M. 2009. Eco-efficiency of intensification scenarios for milk production in New Zealand. *Ecological Economics*. 68:1615-1625.
4. Bauman, D. E.; Currie, W. B. 1980. Partitioning of Nutrients During Pregnancy and Lactation: a Review of Mechanisms Involving Homeostasis and Homeorhesis. *Journal of Dairy Science*. 63 (9):1514-1529.
5. Beerda, B.; Ouweltjes, W.; Sebek, L. B. J.; Windig, J. J.; Veerkamp, R. F. 2007. Effects of genotype by environment interactions on milk yield, energy balance, and protein balance. *Journal of Dairy Science*. 90 (1): 219-228.
6. Beever, D. E.; Cammell, S. B.; Sutton, J. D.; Rowe, N.; Perrott, G. E. 1998. Energy metabolism in high yielding cows. In: Winter Meeting of the British Society of Animal Science (35th., 1998, Penuik). Abstracts. Penciuik, British Society of Animal Welfare. p.13.
7. Bell, A. W. 1995. Regulation of organic nutrient metabolism during transition from late pregnancy to early lactation. *Journal of Animal Science*. 73 (9):2804-2819.
8. _____; Bauman, D. E. 1997. Adaptations of glucose metabolism during pregnancy and lactation. *Journal of Mammary Gland Biology and Neoplasia*. 2:265-278.
9. Bjerre-Harpoth, V.; Friggens, N. C.; Thorup, V. M.; Larsen, T.; Damgaard, B. M.; Ingvarlsen, L. K.; Moyes, K. M. 2012. Metabolic and

production profiles of dairy cows in response to decreased nutrient density to increase physiological imbalance at different stages of lactation. *Journal of Dairy Science*. 95 (5):2362-2380.

10. Block, E. 2010. Transition Cow Research – What Makes Sense Today? In: High Plains Dairy Conference (2010, Texas). Proceedings. Texas, s.e. pp. 75-98.
11. Bradley, G. K. 2003. Cunningham fisiología veterinaria. 5ª. ed. Madrid, España, Elsevier. 624 p.
12. Cavestany, D.; Kulcsár, M.; Crespi, D.; Chilliard, Y.; La Manna, A.; Balogh, O.; Keresztes, M.; Delavaud, C.; Huszenicza, G.; Meikle, A. 2008. Effect of Prepartum Energetic Supplementation on Productive and Reproductive Characteristics, and Metabolic and Hormonal Profiles in Dairy Cows under Grazing Conditions. *Reproduction in Domestic Animals*. 44:663-671.
13. Chagas, L. M.; Lucy, M. C.; Back, P. J.; Blache, D.; Lee, J. M.; Gore, P. J.; Sheahan, A. J.; Roche, J. R. 2009. Insulin resistance in divergent strains of Holstein-Friesian dairy cows offered fresh pasture and increasing amounts of concentrate in early lactation. *Journal of Dairy Science*. 92 (1):216-222.
14. Chamberlain, A. T.; Wilkinson, J. M. 2002. Alimentación de la vaca lechera. Zaragoza, Acribia. 318 p.
15. Chilibroste, P.; Naya, H.; Urioste, J. I. 2001. Evaluación cuantitativa de curvas de vacas Holando en Uruguay. III. Implicancias biológicas de las curvas de producción. In: Congreso de la Asociación Argentina de Producción Animal (24º., 2002, Rafaela). Resúmenes. Buenos Aires, Asociación Argentina de Producción Animal. p. irr.
16. _____.; _____.; _____. 2002. Evaluación cuantitativa de curvas de lactancia de vacas holando en Uruguay. 3. Implicancias biológicas de las curvas de producción multifásica. *Revista Argentina de Producción Animal*. 22 (supl. 1):358-359.
17. _____.; Soca, P.; Mattiauda, D. A. 2011. Balance entre oferta y demanda de nutrientes en sistemas pastoriles de producción de leche: potencial de intervención al inicio de la lactancia. In:

Congreso Latinoamericano de Buiatría (15°. , 2011, Paysandú).
Trabajos presentados. Paysandú, s.e. s.p.

18. Chilliard, Y. 1999. Metabolic adaptations and nutrient partitioning in the lactating animal. In: Martinet, J.; Houdebine, L. M.; Head, H. H. eds. *Biology of Lactation*. Paris, France, INRA. pp. 503-552.
19. Cirio, A.; Tebot, I. 1998. Fisiología metabólica de los rumiantes. Montevideo, Uruguay, Universidad de la República. Facultad de Veterinaria. 141 p.
20. Conn, E.; Stumpf, P. V. 1978. Bioquímica fundamental. 3ª. ed. México, D. F., Limusa. 631 p.
21. Cronjé, P.; Jager, M.; Vlok, E. 2000. Nutrient partitioning and response to insulin challenge at different planes of nutrition during lactation in goats of high vs. low milk production potential. *South African Journal of Animal Sciences*. 30:178-185.
22. Dalley, D. E.; Roche, J. R.; Grainger, C.; Moate, P. J. 1999. Dry matter intake, nutrient selection and milk production of dairy cows grazing rainfed perennial pastures at different herbage allowances in spring. *Australian Journal of Experimental Agriculture*. 39:923-931.
23. Darré, E.; Llanos, E.; Astigarraga, L.; Cadenazzi, M.; Picasso, V. 2020. Do pasture based mixed dairy systems with higher milk production have lower environmental impacts? A Uruguayan case study. *New Zealand Journal of Agricultural Research*. 64:444-462.
24. Dechow, C. D.; Rogers, G. W.; Clay, J. S. 2001. Heritabilities and Correlations Among Body Condition Scores, Production Traits, and Reproductive Performance. *Journal of Dairy Science*. 84 (1):266-275.
25. _____.; _____.; _____. 2002. Heritability and Correlations Among Body Condition Score Loss, Body Condition Score, Production and Reproductive Performance. *Journal of Dairy Science*. 85 (11):3062-3070.
26. Delaby, L.; Faverdin, P.; Michel, G.; Disenhaus, C.; Peyraud, J. L. 2009. Effect of different feeding strategies on lactation performance of Holstein and Normande dairy cows. *Animal*. 3:891-905.

27. Dhiman, T. R.; Anand, G. R.; Satter, L. D.; Pariza, M. W. 1999. Conjugated Linoleic Acid Content of Milk from Cows Fed Different Diets. *Journal of Dairy Science*. 82 (10):2146-2156.
28. Dillon, P.; O'Connor, F. P.; Hegarty, D.; Rath, M. A. 2003. comparison of different dairy cow breeds on a seasonal grass-based system of milk production: 1. Milk production, live weight, body condition score and DM intake. *Livestock Production Science*. 83 (1):21-33.
29. Drackley, J. K. 1999. Biology of dairy cows during the transition period: the final frontier? *Journal of Dairy Science*. 82 (11):2259-2273.
30. _____; Overton, T. R.; Douglas, G. N. 2001. Adaptations of glucose and longchain fatty acid metabolism in liver of dairy cows during the periparturient period. *Journal of Dairy Science*. 84 (E. suppl.):E100-E112.
31. Duvos, M.; Iriarte, A.; Machiavello, N. 2013. Consumo de nutrientes, y perfil metabólico y hormonal en vacas lecheras consumiendo una ración totalmente mezclada con distintas horas de acceso a una pastura templada. Doctor en Ciencias veterinarias. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Veterinaria. 28 p.
32. Fariña, S. R.; Chilbroste, P. 2019. Opportunities and challenges for the growth of milk production from pasture: the case of farm systems in Uruguay. *Agricultural Systems*. 176:102-631.
33. Ferrel, C. L.; Garrett, W. N.; Hinman, N. 1976. Growth, development and composition of the udder and gravid uterus of beef heifers during pregnancy. *Journal of Animal Science*. 42 (6):1477-1489.
34. Frenche, M. H.; Johansson, I.; Joshi, N. R.; MacLaughlin, E. A. 1968. Razas europeas de ganado bovino. Roma, Italia, FAO. v.1, 418 p.
35. Friggens, N. C.; Emmans, G. C.; Kyriazakis, I.; Oldham, J. D.; Lewis, M. 1998. Feed intake relative to stage of lactation for dairy cows consuming total mixed diets with a high or low ration of concentrate to forage. *Journal of Dairy Science*. 81 (8):2228-2239.
36. _____; Ingvarsen, K. L.; Emmans, G. C. 2004. Prediction of Body Lipid Change in Pregnancy and Lactation. *Journal of Dairy Science*. 87 (4):988-1000.

37. _____.; Berg, P.; Theilgaardl, P.;Korsgaard, I. R.; Ingvartsen, K. L.; Løvendahl, P.; Jansen, J. 2007. Breed and Parity Effects on Energy Balance Profiles Through Lactation: evidence of Genetically Driven Body Energy Change. *Journal of Dairy Science*. 90 (11):5291-5305.
38. Gandioli, L. 2020. Los sistemas lecheros más productivos tienen mayores impactos en el ambiente local. *La Diaria*, Montevideo, UY, jun. 5:s.p.
39. García, S. C.; Holmes, C. W. 2001. Lactation curves of autumn- and spring-calved cows in pasture-based dairy systems. *Livestock Production Science*. 68 (2-3):189-203.
40. Ghahramani, A.; Howden, S. M.; del Prado, A.; Thomas, D. T.; Moore, A. D.; Ji, B.; Ates, S. 2019. Climate Change Impact, Adaptation, and Mitigation in Temperate Grazing Systems: a Review. *Sustainability*. 11(24):s.p.
41. Gillespie, D. J.; Sandow, J. D. 1983. Selection for bluegreen aphid resistance in subterranean clover. *In: International Grassland Congress (14th., 1981, Lexington, Kentucky). Proceedings*. Boulder, Colorado, Westview. pp. 105- 108.
42. González, F.; Koenekamp I. 2006. Adaptaciones metabólicas hepáticas en el período periparto en vacas de alta producción de leche. Santiago de Chile, Pontificia Universidad Católica de Chile. Facultad de Agronomía e Ingeniería Forestal Departamento de Ciencias Animales. 40 p.
43. Grummer, R. R. 1995. Impact of changes in organic nutrient metabolism on feeding the transition dairy cow. *Journal of Animal Science*. 73 (9):2820-2833.
44. Hennessy, D.; Delaby, L.; Shalloo, L. 2020. Increasing Grazing in Dairy Cow Milk Production Systems in Europe. *Sustainability*. 12(6):s.p.
45. Hernández, A.; Rincón, F.; Tommasino, H.; Grasso, A. 2003. La lechería comercial en Uruguay: contribución a su conocimiento. Montevideo, MGAP. DIEA. 68 p.

46. Holtenius, P.; Holtenius, K. 2007. A model to estimate insulin sensitivity in dairy cows. (en línea). *Acta Veterinaria Scandinavica*. 49 (29):1-3. Consultado sep. 2021. Disponible en doi: 0.1186/1751-0147-49-29.
47. Horn, M.; Steinwigger, A.; Pfister, R.; Gasteiner, J.; Vestergaard, M.; Larsen, T.; Zollitsch, W. 2014a. Do different cow types respond differently to a reduction of concentrate supplementation in an Alpine low-input dairy system? *Livestock Science*. 170:72-83.
48. _____.; _____.; Starz, W.; Pfister, R.; Zollitsch, W. 2014b. Interactions between season and cattle breed in a seasonal Alpine organic and lowinput dairy system. *Livestock Science*. 160:141-150.
49. Huyghe, C.; De Vlieghe, A.; Van Gils, B.; Peeters, A. 2014. *Grasslands and Herbivore Production in Europe and Effects of Common Policies*. Versailles, Quae Editor. 287 p.
50. INALE (Instituto Nacional de la Leche, UY). s.f. Encuesta lechera INALE 2014: datos preliminares. Montevideo. 46 p.
51. Ingvarsen, K. L.; Andersen, J. B. 2000. Integration of Metabolism and Intake Regulation: a Review Focusing on Periparturient Animals. *Journal of Dairy Science*. 83 (7):1573-1597.
52. Jorge Smeding, E. 2017. Caracterización del ciclo productivo de vacas lecheras de dos razas contrastantes en un sistema pastoril de baja dependencia de insumos externos: aspectos productivos, fisiológicos y emisiones de metano. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 75 p.
53. Kahn, C. R. 1978. Insulin resistance, insulin insensitivity, and insulin unresponsiveness: a necessary distinction. *Metabolism*. 27:1893-1902.
54. Kessel, S.; Stroehl, M.; Meyer, H. H. D.; Hiss, S.; Sauerwein, H.; Schwarz, F. J.; Bruckmaier, R. M. 2008. Individual variability in physiological adaptation to metabolic stress during early lactation in dairy cows kept under equal conditions. *Journal of Animal Science*. 86 (11):2903-2912.

55. Knight, C. 2001. Lactation and gestation in dairy cows: Flexibility avoids nutritional extremes. *Proceedings of the Nutrition Society*. 60:527-537.
56. Kolver, E. S.; Muller, L. D. 1998. Performance and Nutrient Intake of High Producing Holstein Cows Consuming Pasture or a Total Mixed Ration. *Journal of Dairy Science*. 81 (5):1403-1411.
57. Littell, R. C.; Milliken, G. A.; Stroup, W. W.; Wolfinger, R. D.; Schabenberger, O. 2006. *SAS for Mixed Models*. 2nd. ed. Cary, NC, SAS Institute. 814 p.
58. Lucy, M. C.; Jiang, H.; Kobayashi, Y. 2001. Changes in the somatotropin axis associated with the initiation of lactation. *Journal of Dairy Science*. 84 (E. suppl.):E 113-E119.
59. _____.; Verkerk, G. A.; Whyte, B. E.; Macdonald, K. A.; Burton, L.; Cursons, R. T.; Roche, J. R.; Holmes, C. W. 2009. Somatotropic axis components and nutrient partitioning in genetically diverse dairy cows managed under different feed allowances in pasture system. *Journal of Dairy Science*. 92 (2):526-539.
60. Meikle, A.; Kulcsar, M.; Chilliard, Y.; Febel, H.; Delavaud, C.; Cavestany, D.; Chilibraste, P. 2004. Effects of parity and body condition at parturition on endocrine and reproductive parameters of the cow. *Reproduction*. 127:727-737.
61. _____.; Adrien, Ma. de L.; Mattiauda, D. A.; Chilibraste, P. 2013. Effect of sward condition on metabolic endocrinology during the early postpartum period in primiparous grazing dairy cows and its association with productive and reproductive performance. *Animal Feed Science and Technology*. 186 (1-3):139-147.
62. MGAP. DICOSE (Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. Dirección de Contralor de Semovientes, UY). 2011. Declaración jurada de existencias ganaderas y lecheras: censo 2010/2011. Montevideo, Uruguay. s.p.
63. _____. DIEA (Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. Dirección de Investigaciones Estadísticas Agropecuarias, UY). 2011. Anuario estadístico agropecuario 2011. (en línea). Montevideo. 246 p. Consultado jul. 2021. Disponible en

<http://www.mgap.gub.uy/dieaanterior/anuario2011/diea-anuario-2011-web.pdf>.

64. _____. _____. 2014. Anuario estadístico agropecuario 2014. (en línea). Montevideo. 243 p. Consultado jul. 2021. Disponible en <http://www.mgap.gub.uy/Dieaanterior/Anuario2014/diea-Anuario%202014-Digital01.pdf>.
65. Moyes, K. M.; Larsen, T.; Ingvarsten, K. L. 2013. Generation of an index for physiological imbalance and its use as a predictor of primary disease in dairy cows during early lactation. *Journal of Dairy Science*. 96 (4):2161-2170.
66. Naya, H.; Urioste, J. I.; Chilbroste, P. 2001. Evaluación cuantitativa de curvas de lactancia de vacas Holando en Uruguay. II. Ajuste de un modelo bifásico. In: Congreso de la Asociación Argentina de Producción Animal (24°. 2002, Rafaela). Resúmenes. Buenos Aires, Asociación Argentina de Producción Animal. p. irr.
67. Nielsen, H. M.; Friggens, N. C.; Lovendahl, P.; Jensen, J.; Ingvarsten, K. L. 2003. Influence of breed, parity, and stage of lactation on lactational performance and relationship between body fatness and live weight. *Livestock Production Science*. 79 (2-3):119-133.
68. Pereira, I.; Laborde, D.; Carriquiry, M.; López-Villalobos, N.; Meikle, A. 2010. Productive and reproductive performance of Uruguayan Holstein and Uruguayan Holstein x New Zealand Holstein Friesian cows in a predominantly pasture based system. *Proceedings of the New Zealand Society of Animal Production*. 70:306-310.
69. Pérez, S. 2016. Caracterización agroclimática de la región noreste de Uruguay y su influencia en la producción ganadera. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 80 p.
70. Petrera, F.; Napolitano, F.; Dal Prà, A.; Abeni, F. 2015. Plasma parameters related to energy and lipid metabolism in periparturient Modenese and Italian Friesian cows. *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition*. 99:962-973.
71. Piccioli-Cappelli, F.; Lóor, J. J.; Seal, C. J.; Minuti, A.; Trevisi, E. 2014. Effect of dietary starch level and high rumen-undegradable protein on endocrine metabolic status, milk yield, and milk composition in

dairy cows during early and late lactation. *Journal of Dairy Science*. 97 (12):7788-7803.

72. Pires, J. A. A.; Chilliard, Y.; Delavaud, C.; Rouel, J.; Pomiès, D.; Blanc, F. 2015. Physiological adaptations and ovarian cyclicity of Holstein and Montbéliarde cows under two low-input production systems. *Animal*. 9:1986-1995.
73. Reiche, A.; Delaby, L.; Colette, S.; Gallard, Y. 2015. Quelle vache laitière pour quel système? – Influence du type de vaches et du niveau des apports nutritifs sur les performances des vaches laitières: cas particulier des primipares. Mémoire Ingénieur Agronome. Paris, France. AgroCampus Ouest et INRA de Rennes. 20 p.
74. Relling, A.; Mattioli, G. 2003. Fisiología digestiva y metabólica de los rumiantes. Actualización. Ohio, EDULP. 73 p.
75. Reynolds, C. K.; Maltby, S. 1993. Regulation of Nutrient Partitioning by Visceral Tissues in Ruminants. *The Journal of Nutrition*. 124:1399S-1403S.
76. Roche, J. R.; Kolver, E. S.; Kay, J. K. 2005. Influence of precalving feed allowance on periparturient metabolic and hormonal responses and milk production in grazing dairy cows. *Journal of Dairy Science*. 88 (2):677-689.
77. _____; Berry, D. P.; Kolver, E. S. 2006. Holstein-Friesian strain and feed effects on milk production, body weight, and body condition score profiles in grazing dairy cows. *Journal of Dairy Science*. 89 (9):3532-3543.
78. Rovere, G.; Sotelo, F.; Valena, J.; Slavica, J. 2007. Mejoramiento lechero y el monitoreo reproductivo de los tambos uruguayos. In: Congreso Holstein de las Américas (4°, 2007, Colonia). Trabajos presentados. Colonia, s.e. s.p.
79. Seminario sobre Potencialidades y Desafíos de la Exportación de Productos Lácteos (1°, 1990, Montevideo, Uruguay). 1991. La agroindustria láctea en Uruguay: su potencialidad exportadora. Montevideo, Uruguay, s.e. 163 p.
80. Snijders, S. E. M.; Dillon, P.; O'Callaghan, D.; Boland, M. P. 2000. Effect of genetic merit, milk yield, body condition and lactation number on

in vitro oocyte development in dairy cows. *Theriogenology*. 52:981-989.

81. Stockdale, C. R. 1985. Influence of some sward characteristics on the consumption of irrigated pastures grazed by lactating dairy cows. *Grass Forage Science*. 40 (1):31-39.
82. Walsh, S.; Buckley, F.; Pierce, K.; Byrne, N.; Patton, J.; Dillon, P. 2008. Effects of Breed and Feeding System on Milk Production, Body Weight, Body Condition Score, Reproductive Performance, and Postpartum Ovarian Function. *Journal of Dairy Science*. 91 (11):4401-4413.
83. Wood, P. D. P. 1972. A note on seasonal fluctuations in milk production. *Animal Production*. 15:89-92.
84. Yan, T.; Mayne, C. S.; Keady, T. W. J.; Agnew, R. E. 2006. Effect of dairy cow genotype with two planes of nutrition on energy partitioning between milk and body tissue. *Journal of Dairy Science*. 89 (3):1031-1042.

10. ANEXOS

A continuación, se procederá a describir los resultados productivos y la composición química de las vacas lecheras HF y N, datos extraídos de la tesis de Jorge Smeding (2017).

La producción de leche se vio afectada por la interacción entre raza y semana de lactación (SL, $P < 0.0001$ en todos los casos).

Las vacas HF produjeron 40% más de leche ($P < 0.001$), con un menor contenido de sólidos ($P < 0.001$) que las vacas N.

Las vacas HF aumentaron la producción de leche luego del parto, llegando a un primer pico en la sexta y décima SL, en comparación con la segunda SL ($P < 0.05$), por otro lado, la raza menos lechera tuvo un comportamiento más equilibrado, presentando una menor variación del rendimiento, de tal modo, que no se observó un claro pico durante las primeras 24 SL ($P > 0.05$). Ambas razas sufrieron un incremento de la producción durante la lactancia media, presentando un pico en la semana 28 ($P < 0.05$) y 26 ($P < 0.05$) para las vacas HF y N respectivamente.

Las vacas HF presentaron una producción acumulada de 5337 kg, mientras que las N fue de 3690 kg, durante los 305 días que duro la lactancia.

La leche corregida por grasa y proteína presentó un comportamiento similar entre ambas razas durante el periodo productivo, sin embargo, esta característica fue afectada por la raza ($P < 0.001$) y SL ($P < 0.001$), aunque no se observó efecto entre la interacción raza*SL ($P = 0.079$).

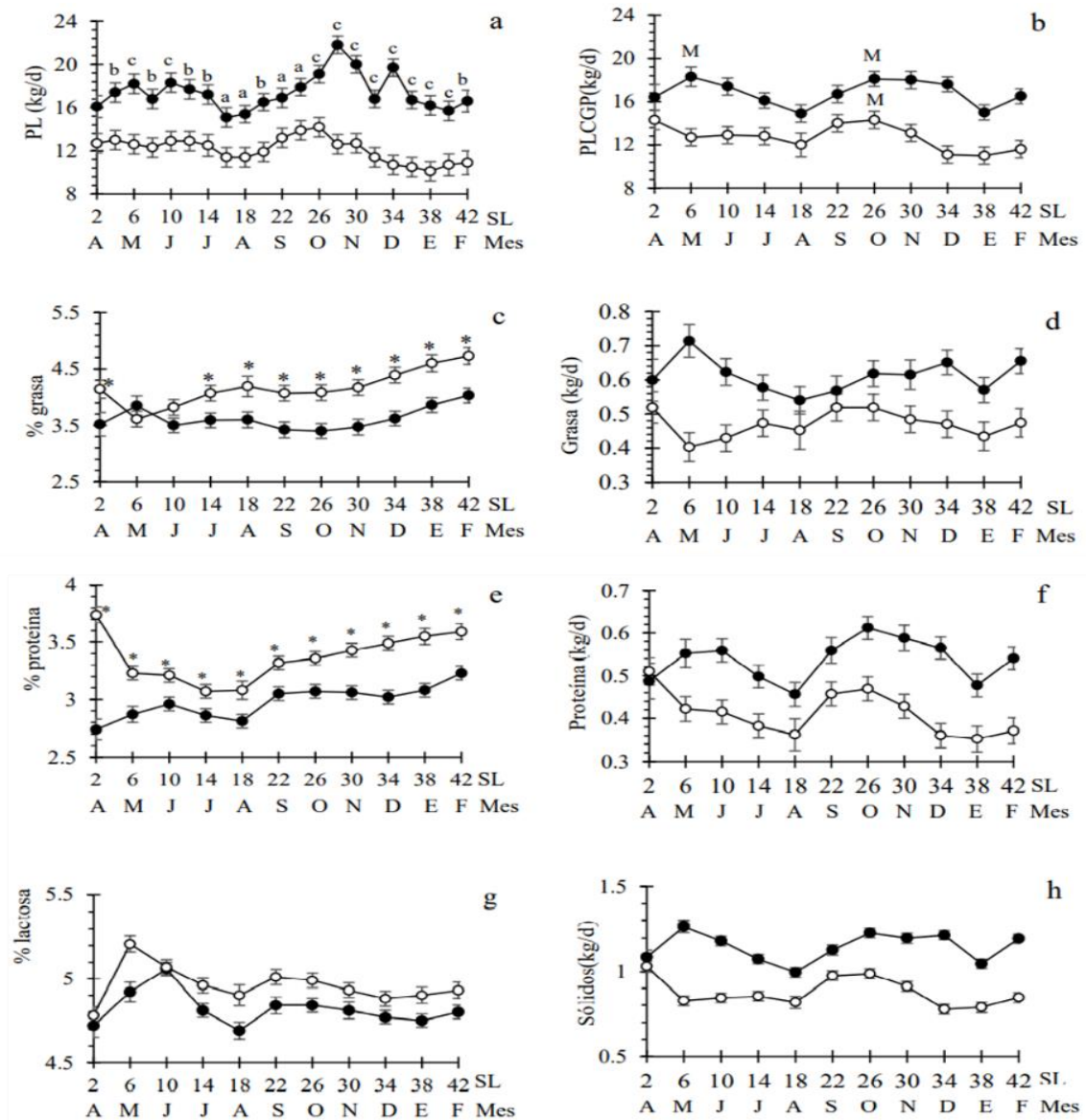
La raza doble propósito presentó mayores contenidos de grasa (4.23 ± 0.09 vs. 3.66 ± 0.08 %, $P < 0.001$), y proteína (3.39 ± 0.04 vs. 3.01 ± 0.04 %, $P < 0.001$).

En ambas razas el contenido de grasa en leche aumentó conforme transcurrió la lactancia ($P < 0.0001$), el contenido diario de la misma fue afectado por la interacción entre la raza*SL ($P = 0.027$). Las vacas HF produjeron en promedio mayor cantidad de grasa que las N (0.612 ± 0.024 vs 0.476 ± 0.024 kg/d, $P < 0.001$).

El contenido de proteína se vio afectado por la interacción raza*SL ($P < 0.001$). Mientras que la raza HF tuvo un incremento en la concentración de

proteína entre la semana 2 y 10 posparto ($P = 0.015$), las vacas N tuvieron un descenso de este parámetro en dicha semana ($P < 0.001$). Posteriormente se registraron descensos de los niveles proteicos hasta la semana 18 para ambas razas ($P < 0.05$), a partir de esta en adelante, los valores comienzan a aumentar hasta que se culminan los registros y comienza el periodo seco ($P < 0.001$).

La producción diaria de proteína también se vio afectada por la interacción raza*SL ($P = 0.022$), siendo la raza HF la que en promedio produjo mayor cantidad de proteína en comparación con la raza N ($P = 0.0001$). Las vacas HF tuvieron una producción similar durante la SL 2 y 10 ($P = 0.080$), posteriormente dicha producción decrece hasta la semana 18 ($P = 0.0006$). En el caso de las vacas N es importante destacar que durante este periodo disminuye el contenido de proteína a partir de la semana 2 hasta la 18 ($P < 0.001$). Ambas razas incrementan su producción entre la semana 18 y 26 ($P < 0.01$).



No y HF●.

Figura 8. Producción de leche y sólidos para la raza

Fuente: extraído de Jorge Smeding (2017).