



UNIVERSIDAD  
DE LA REPÚBLICA  
URUGUAY



Facultad de Veterinaria  
Universidad de la República  
Uruguay

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA  
FACULTAD DE VETERINARIA**

**EFFECTOS DE LA OFERTA DE FORRAJE DE CAMPO NATURAL DURANTE LA  
GESTACIÓN SOBRE LA TERNEZA INSTRUMENTAL, LA LONGITUD DE LOS  
SARCÓMEROS Y LAS PÉRDIDAS POR COCCIÓN EN LOS PRINCIPALES  
MÚSCULOS DE CORDEROS MACHOS Y HEMBRAS**

**por**

**LÓPEZ FLORES, Yésica Tatiana**

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

MODALIDAD: Ensayo experimental

**MONTEVIDEO  
URUGUAY  
2020**

## PÁGINA DE APROBACIÓN

Tesis de grado aprobada por:

Presidente:



---

Dra. Raquel Pérez Clariget

Segundo miembro:



---

Dr. Javier Ithurralde

Tercer miembro:



---

Dr. Ariel Aldrovandi

Cuarto miembro:



---

Dr. Alejandro Bielli

Quinto miembro:



---

Dr. Oscar Feed

Fecha de aprobación:

23 de Diciembre de 2020

Autor:

---

Br. Yésica López

## **AGRADECIMIENTOS**

Agradezco a mi tutor Javier por el constante seguimiento, su dedicación, por brindarme herramientas para mejorar mi tesis y mi formación. También a los co-tutores Alejandro y Oscar por generar aportes que enriquecieron el trabajo.

A Florencia Corrales, Álvaro López-Pérez, María de Jesús Marichal, María Belén López-Pérez, María José Abud, Javier Díaz, Ignacio Sosa, Nicolás Zunino y Diego Petrone, quienes participaron y/o colaboraron en diferentes partes de la implementación del experimento involucrado en la presente tesis.

Al Laboratorio de Calidad de Producto de la EEMAC, al Área de Histología y Embriología de la FVET y al Departamento de Producción Animal y Pasturas de la FAGro por abrirnos las puertas y prestarnos el espacio para realizar las diferentes mediciones.

Al INAC quien facilitó el uso de su matadero móvil para la faena y muestreo de los animales.

A la CSIC (UdelaR). Parte del proyecto se financió con fondos del proyecto CSIC-Iniciación/2017 cuyo responsable fue J. Ithurralde.

A mis padres, porque de una forma u otra estuvieron presentes en todas las etapas de mi vida, porque sin importar las adversidades me brindaron tanto el apoyo económico como emocional para cumplir mi objetivo.

A Mati, por su compañerismo y apoyo incondicional durante todos estos años.

A los amigos y compañeros que este camino me dejó, por acompañarme durante esta etapa de mi vida y estar siempre presentes.

## TABLA DE CONTENIDOS

<b>PÁGINA DE APROBACIÓN.....</b>	<b>2</b>
<b>AGRADECIMIENTOS.....</b>	<b>3</b>
<b>TABLA DE CONTENIDOS .....</b>	<b>4</b>
<b>LISTA DE CUADROS Y FIGURAS .....</b>	<b>6</b>
<b>RESUMEN.....</b>	<b>9</b>
<b>SUMMARY .....</b>	<b>10</b>
<b>1. INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>11</b>
<b>2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA.....</b>	<b>13</b>
2.1 Importancia y características de la ovinocultura en Uruguay .....	13
2.2 Programación fetal .....	13
2.3 Efectos de la programación fetal sobre el desarrollo de los principales tejidos que componen la carne .....	14
2.4 Principales atributos de calidad de la carne.....	15
2.4.1 La terneza de la carne: factores que la determinan y métodos para su medición	15
2.4.2 La longitud del sarcómero <i>postmortem</i> y su efecto sobre la calidad de la carne .	16
2.4.3 Capacidad de retención de agua.....	19
2.4.4 Pérdidas por cocción.....	21
2.5 Efectos de programación fetal sobre los atributos de calidad de carne.....	23
2.6 Efectos sexo-dependientes de programación fetal sobre el desarrollo muscular y la calidad de la carne .....	25
<b>3. HIPÓTESIS.....</b>	<b>27</b>
<b>4. OBJETIVOS .....</b>	<b>28</b>
4.1 Objetivo general .....	28
4.2 Objetivos específicos.....	28
<b>5. MATERIALES Y MÉTODOS .....</b>	<b>29</b>
5.1 Localización.....	29
5.2 Animales, diseño experimental y tratamientos .....	29
5.2.1 Primera etapa: Aplicación de los tratamientos nutricionales a las madres.....	29
5.2.2 Segunda etapa: Confinamiento y engorde de los corderos .....	31
5.2.3 Faena y toma de muestras.....	32
5.2.4 Determinación de parámetros de calidad de la carne.....	32
5.6 Análisis estadísticos .....	33
<b>6. RESULTADOS .....</b>	<b>34</b>

6.1 Efectos sobre la longitud del sarcómero, fuerza de corte Warner-Bratzler y pérdidas por cocción en el músculo <i>Gluteobiceps</i> .....	34
6.2 Efectos sobre la longitud del sarcómero, fuerza de corte Warner-Bratzler y pérdidas por cocción en el músculo <i>Supraspinatus</i> .....	35
6.3 Efectos sobre la longitud del sarcómero, fuerza de corte Warner-Bratzler y pérdidas por cocción en el músculo <i>Semitendinosus</i> .....	36
6.4 Efectos sobre la longitud del sarcómero, fuerza de corte Warner-Bratzler y pérdidas por cocción en el músculo <i>Longissimus lumborum</i> .....	38
6.5 Efectos sobre la longitud del sarcómero, fuerza de corte Warner-Bratzler y pérdidas por cocción en el músculo <i>Psoas major</i> .....	39
<b>7. DISCUSIÓN</b> .....	<b>41</b>
7.1 Efecto de una menor oferta de forraje de campo natural gestacional sobre las variables de calidad instrumental de la carne de los corderos .....	41
7.2 Efectos sexo dependientes de una menor oferta de forraje de campo natural gestacional sobre las variables de calidad instrumental de la carne .....	42
7.3 Efecto de una menor oferta de forraje de campo natural gestacional sobre las variables de calidad instrumental de la carne de modo músculo dependiente .....	46
<b>8. CONCLUSIONES</b> .....	<b>48</b>
<b>9. BIBLIOGRAFÍA</b> .....	<b>49</b>

## LISTA DE CUADROS Y FIGURAS

Cuadro 1. Ofertas de forraje (kg MS/100 kg PC/día) en tratamientos de alta o baja oferta de forraje, según el mes y días de gestación. 29

Cuadro 2. Composición química del forraje ofrecido (promedio de las 3 parcelas de cada tratamiento). 29

Cuadro 3. Disponibilidad de forraje, altura promedio, y estimación de los requerimientos cubiertos por los tratamientos (promedio de las 3 parcelas de cada tratamiento). 30

Cuadro 4. Valores de p para los efectos principales (tratamiento y sexo) y su interacción para las variables longitud del sarcómero (LS), fuerza de corte Warner-Bratzler (WB) y pérdidas por cocción (PPC) en el músculo *Gluteobiceps* 34

Cuadro 5. Fuerza de corte (WB), pérdidas por cocción (PPC) y longitudes del sarcómero (LS) (medias  $\pm$  error estándar de la media) en el músculo *Gluteobiceps* de corderos hijos de ovejas de los grupos Alta oferta de forraje (AOF) y Baja oferta de forraje (BOF). 34

Cuadro 6. Fuerza de corte (WB), pérdidas por cocción (PPC) y longitudes del sarcómero (LS) (medias  $\pm$  error estándar de la media) en el músculo *Gluteobiceps* de corderos machos y hembras. 34

Cuadro 7. Fuerza de corte (WB), pérdidas por cocción (PPC) y longitudes del sarcómero (LS) (medias  $\pm$  error estándar de la media) en el músculo *Gluteobiceps* de corderos machos y hembras hijos de ovejas de los grupos Alta oferta de forraje y Baja oferta de forraje. 35

Cuadro 8. Valores de p para los efectos principales (tratamiento y sexo) y su interacción para las variables longitud del sarcómero (LS), fuerza de corte Warner-Bratzler (WB) y pérdidas por cocción (PPC) en el músculo *Supraspinatus*. 35

Cuadro 9. Fuerza de corte (WB), pérdidas por cocción (PPC) y longitudes del sarcómero (LS) (medias  $\pm$  error estándar de la media) en el músculo *Supraspinatus* de corderos hijos de ovejas de los grupos Alta oferta de forraje y Baja oferta de forraje. 36

Cuadro 10. Fuerza de corte (WB), pérdidas por cocción (PPC) y longitudes del sarcómero (LS) (medias  $\pm$  error estándar de la media) en el músculo *Supraspinatus* de corderos machos y hembras. 36

Cuadro 11. Fuerza de corte (WB), pérdidas por cocción (PPC) y longitudes del sarcómero (LS) (medias  $\pm$  error estándar de la media) en el músculo *Supraspinatus* de corderos machos y hembras hijos de ovejas de los grupos Alta oferta de forraje y Baja oferta de forraje. 36

Cuadro 12. Valores de p para los efectos principales (tratamiento y sexo) y su interacción para las variables longitud del sarcómero (LS), fuerza de corte Warner-Bratzler (WB) y pérdidas por cocción (PPC) en el músculo *Semitendinosus*. 36

Cuadro 13. Fuerza de corte (WB), pérdidas por cocción (PPC) y longitudes del sarcómero (LS) (medias  $\pm$  error estándar de la media) en el músculo *Semitendinosus* de corderos hijos de ovejas de los grupos Alta oferta de forraje y Baja oferta de forraje. 37

Cuadro 14. Fuerza de corte (WB), pérdidas por cocción (PPC) y longitudes del sarcómero (LS) (medias  $\pm$  error estándar de la media) en el músculo *Semitendinosus* de corderos machos y hembras. 37

Cuadro 15. Fuerza de corte (WB), pérdidas por cocción (PPC) y longitudes del sarcómero (LS) (medias  $\pm$  error estándar de la media) en el músculo *Semitendinosus* de corderos machos y hembras hijos de ovejas de los grupos Alta oferta de forraje y Baja oferta de forraje. 37

Cuadro 16. Valores de p para los efectos principales (tratamiento y sexo) y su interacción para las variables longitud del sarcómero (LS), fuerza de corte Warner-Bratzler (WB) y pérdidas por cocción (PPC) en el músculo *Longissimus lumborum*. 38

Cuadro 17. Fuerza de corte (WB), pérdidas por cocción (PPC) y longitudes del sarcómero (LS) (medias  $\pm$  error estándar de la media) en el músculo *Longissimus lumborum* de corderos hijos de ovejas de los grupos Alta oferta de forraje y Baja oferta de forraje. 38

Cuadro 18. Fuerza de corte (WB), pérdidas por cocción (PPC) y longitudes del sarcómero (LS) (medias  $\pm$  error estándar de la media) en el músculo *Longissimus lumborum* de corderos machos y hembras. 38

Cuadro 19. Fuerza de corte (WB), pérdidas por cocción (PPC) y longitudes del sarcómero (LS) (medias  $\pm$  error estándar de la media) en el músculo *Longissimus lumborum* de corderos machos y hembras hijos de ovejas de los grupos Alta oferta de forraje y Baja oferta de forraje. 39

Cuadro 20. Valores de p para los efectos principales (tratamiento y sexo) y su interacción para las variables longitud del sarcómero (LS), fuerza de corte Warner-Bratzler (WB) y pérdidas por cocción (PPC) en el músculo *Psoas major*. 39

Cuadro 21. Fuerza de corte (WB), pérdidas por cocción (PPC) y longitudes del sarcómero (LS) (medias  $\pm$  error estándar de la media) en el músculo *Psoas major* de corderos hijos de ovejas de los grupos Alta oferta de forraje y Baja oferta de forraje. 39

Cuadro 22. Fuerza de corte (WB), pérdidas por cocción (PPC) y longitudes del sarcómero (LS) (medias  $\pm$  error estándar de la media) en el músculo *Psoas major* de corderos machos y hembras. 40

Cuadro 23. Fuerza de corte (WB), pérdidas por cocción (PPC) y longitudes del sarcómero (LS) (medias  $\pm$  error estándar de la media) en el músculo *Psoas major* de corderos machos y hembras hijos de ovejas de los grupos Alta oferta de forraje y Baja oferta de forraje. 40

## RESUMEN

El objetivo del presente trabajo fue evaluar los efectos de la subnutrición inducida por una menor oferta de forraje de campo natural entre los días 30 y 143 de la gestación sobre la fuerza de corte (WB), pérdidas por cocción y longitud del sarcómero en los principales músculos de corderos pesados machos y hembras. Para ello se utilizaron 33 ovejas Corriedale multíparas de parto simple en un diseño de bloques al azar con tres repeticiones, asignadas a dos ofertas incrementales de forraje de campo natural desde el día 30 de gestación hasta el día 143: 1) Grupo alta oferta (AOF): 14 a 20 kg de materia seca/100 kg de peso corporal (PC) por día; 2) Grupo baja oferta (BOF): 6 a 10 kg de materia seca/100 kg de PC por día. Las ovejas fueron suplementadas diariamente en las parcelas desde el día 100 de gestación con 300 g/animal de afrechillo de arroz. Desde el día 143 de gestación pastorearon sobre campo natural sin restricción y continuaron siendo suplementadas con 300 g de afrechillo de arroz/animal y por día hasta el destete. A los 3 meses de edad los corderos (AOF; ♀= 8, ♂= 8 y BOF; ♀= 10, ♂= 7) fueron destetados, alojados en corrales individuales y alimentados *ad libitum* con una mezcla de fardos de alfalfa y concentrado (relación fardo concentrado de 20:80). A los 200 días de edad los animales fueron faenados en la Unidad de Faena Móvil del Instituto Nacional de Carnes (INAC). Las carcasas fueron enfriadas convencionalmente a 4°C durante 24 horas y se procedió luego a la disección de los siguientes músculos de las medias canales izquierdas: *Semitendinosus*, *Gluteobiceps*, *Semimembranosus*, *Supraspinatus*, *Longissimus lumborum*, y *Psoas major*. Tras la disección de los músculos se procedió a envasarlos individualmente al vacío y almacenarlos a -20 ° C hasta las determinaciones de calidad de la carne. La determinación de los parámetros de la calidad instrumental de la carne se realizó en el Laboratorio de Calidad de Carne de la estación Experimental "Dr. Mario A. Cassinoni". Para la determinación de terneza instrumental se utilizó la fuerza de corte con la cizalla de Warner-Bratzler. Las pérdidas por cocción (PPC) se determinaron a partir de las diferencias de peso entre las muestras destinadas a las mediciones de fuerza de corte, antes y después de su cocción. La longitud del sarcómero se determinó histológicamente. Una menor oferta de forraje de campo natural en ovejas gestantes entre los días 30 y 143 no afectó la fuerza de corte, las PPC ni la longitud del sarcómero cuando estas variables se evaluaron de forma conjunta en animales de ambos sexos. No obstante, la subnutrición gestacional repercutió sobre la calidad instrumental de la carne de las crías de un modo sexo-dependiente. La subnutrición gestacional inducida por una menor oferta de forraje de campo natural produjo carne más tierna en el músculo *Semitendinosus* de corderas hembras ( $p = 0,02$ ), no detectándose diferencias entre machos de ambos tratamientos ( $p = 0,25$ ). En el mismo músculo la menor oferta de forraje produjo mayores PPC en la carne de los corderos machos ( $p=0,02$ ) y no en el de las hembras ( $p =0,09$ ). La longitud de sarcómero, también fue afectado por el tratamiento nutricional; produjo sarcómeros más largos en el *Gluteobiceps* de los corderos machos ( $p= 0,02$ ), no detectándose diferencias significativas entre las corderas de ambos tratamientos ( $p=0,37$ ). En conclusión, una menor oferta de forraje de campo natural desde el día 30 al día 143 de gestación puede repercutir sobre la calidad del producto con carnes más tiernas, longitudes de sarcómeros mayores y mayores pérdidas por cocción, aunque estos efectos se manifestarían principalmente de un modo sexo y músculo-dependiente.

## SUMMARY

The aim of the present study was to evaluate maternal undernutrition effects induced by a lower natural pasture allowance between gestation days 30 and 143 on Warner Bratzler shear force, cooking losses and sarcomere length in the main muscles from male and female heavy-lambs. Thirty-three single-bearing multiparous Corriedale ewes were randomly assigned to two natural pasture allowances: a) Sixteen HPA (high pasture allowance) ewes (eight carrying male and eight carrying female lambs) grazed on 14–20 kg of dry matter (DM)/100 kg of body weight (BW)/day; and b) Seventeen LPA (low pasture allowance) ewes (seven carrying male and ten carrying female lambs) grazed on 6–10 kg of DM/100 kg of BW/day. From gestation day 100 ewes were supplemented with 300 g of rice bran. From gestation day 143 until weaning all animals grazed on natural pasture with unlimited availability and continued to be supplemented. After weaning, (three-month old) lambs were individually fed ad libitum with a mixed diet (20% alfalfa hay and 80% commercial mixed ration) until slaughtering at 200 days old. Lambs were slaughtered in a mobile slaughterhouse (Unidad de Faena Móvil, Instituto Nacional de Carnes, Uruguay) and carcasses were conventionally chilled at 4°C during 24 h. After carcass chilling, left side Supraspinatus, Psoas major, Longissimus lumborum, Gluteobiceps and Semitendinosus muscles were dissected free from visible fat and connective tissue, vacuum packed and frozen at -20 °C until meat quality determinations. Meat quality determinations were carried out in the “Laboratorio de Calidad de Carne” from the “Estación Experimental Dr. Mario A. Cassinoni”. Tenderness was determined in cooked meat through Warner Bratzler (WB) shear force. Cooking losses were determined from the weight differences between the samples used for shear force measurements, before and after their cooking. Sarcomere length was measured histologically. A lower natural pasture allowance offered to gestating ewes between days 30 and 143 did not affect shear force, cooking losses or sarcomere length when these variables were jointly evaluated in animals of both sexes. However, the undernourishment induced by a lower natural pasture allowance between days 30 and 143 of gestation affected instrumental meat quality traits in a sex-dependent way. Maternal undernutrition produced more tender meat in the Semitendinosus muscle of female ( $p = 0.02$ ) but not male lambs ( $p = 0.25$ ). In the same muscle, a lower natural pasture allowance offered to gestating ewes produced greater cooking losses in the meat from male ( $p = 0.02$ ) but not female ( $p = 0.09$ ) lambs. Regarding sarcomere length, the nutritional treatment produced longer sarcomeres in the Gluteobiceps of male ( $p = 0.02$ ) but not female ( $p = 0.37$ ) lambs. In conclusion, a lower natural pasture allowance offered to ewes from day 30 to day 143 of gestation can impact the quality of the product with more tender meat, longer sarcomeres and greater cooking losses, although these effects would mainly depend on the muscle and the sex of the animal.

## 1. INTRODUCCIÓN

El sector ovino cuenta con una larga tradición en nuestro país, enfocado mayoritariamente en la producción de carne y lana. El sistema de cría ha sido históricamente extensivo, teniendo como principal base forrajera al campo natural. Por consiguiente, este sistema productivo está caracterizado por una gran variabilidad estacional siendo el invierno la estación del año que presenta el menor crecimiento de las pasturas, así como con una menor calidad nutricional de las mismas. Bajo estas condiciones, el consumo de los animales en pastoreo se puede ver limitado repercutiendo sobre el estatus nutricional y el desempeño productivo de los mismos.

Los sistemas ovinos dedicados a la cría de la raza Corriedale siguen un calendario reproductivo bajo el cual la gestación de las ovejas transcurre a lo largo del otoño tardío y el invierno. Por lo cual parte de la gestación transcurre durante el periodo de menor disponibilidad y calidad de pasturas, predisponiendo así a que la oferta nutricional brindada por el campo natural pueda no llegar a cubrir las demandas de la oveja gestante. Por lo tanto, debido a la variación de la base forrajera y a la estacionalidad reproductiva de los ovinos, es posible que ocurran periodos de subnutrición en las ovejas gestantes con pérdida de peso y condición corporal que pueden comprometer el desarrollo del feto, la sobrevivencia del cordero y su futuro potencial productivo.

La programación fetal se define como un proceso por el cual la nutrición y otros factores ambientales experimentados durante el desarrollo temprano pueden inducir alteraciones permanentes en el adulto.

En el ovino, tanto la diferenciación como la maduración de los órganos se producen en momentos diferentes de la gestación. Esto es importante ya que dependiendo de la etapa de la gestación en la cual se produzca la subnutrición, serán los efectos observados en la descendencia. Durante el desarrollo fetal, el músculo esquelético tiene una prioridad baja en la repartición de nutrientes, por lo que es mucho más vulnerable a sufrir alteraciones ante una restricción nutricional, si se lo compara con otros órganos o tejidos. Por otra parte, también se ha demostrado que las consecuencias de la programación fetal pueden variar según el sexo del individuo, de forma tal que los efectos ambientales negativos durante etapas tempranas del desarrollo pueden afectar más a un sexo que a otro, o bien manifestarse sólo en un sexo.

El presente estudio tuvo como objetivo evaluar los efectos de la programación fetal por subnutrición inducida por una menor oferta de campo natural entre los días 30 y 143 de gestación y su interacción con el sexo de la progenie sobre la fuerza de corte Warner-Bratzler, las pérdidas por cocción y la longitud del sarcómero en los principales músculos de la canal de corderos pesados machos y hembras a los 200 días de vida.

En el segundo capítulo de la presente tesis se revisan los antecedentes bibliográficos vinculados a la propuesta, abarcando desde la importancia y características de la ovinocultura en Uruguay, el concepto de programación fetal, y los efectos de la programación fetal sobre el desarrollo de los principales tejidos que

componen la carne, así como también sobre los principales atributos de calidad de la carne.

En el tercer y cuarto capítulo se exponen la hipótesis y los objetivos del trabajo, respectivamente. A continuación, en el capítulo quinto se describen los materiales y métodos utilizados en el trabajo. Finalmente, en los capítulos sexto y séptimo se presentan los resultados y su discusión, respectivamente.

## 2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

### 2.1 Importancia y características de la ovinocultura en Uruguay

La producción ovina ha sido uno de los grandes protagonistas en la historia del desarrollo económico y social del Uruguay. En nuestro país, en el siglo pasado, el ovino se enfocó principalmente hacia la producción de lana, siendo la carne ovina un rubro secundario. En la década del 90, el Ing. Mario Azzarini desarrolló y validó el proyecto Cordero Pesado SUL con el objetivo de aumentar la oferta de carne de calidad, adaptada a los sistemas de explotación y a los biotipos mayoritarios del Uruguay. Este proyecto generó cambios en la productividad del rubro, que sumados al aumento progresivo y sostenido de los precios y de la demanda por carne ovina de calidad de comienzos del siglo XXI, así como a la crisis lanera, reorientaron los sistemas de producción ovina uruguayos hacia la producción de carne (Bonino y Casaretto, 2012). Actualmente el stock nacional de ovinos es de 6,4 millones (DIEA, 2019), con tendencia a la baja al igual que en el resto de los principales países productores del mundo. La mayor parte del stock ovino nacional se concentra al norte del Río Negro (DIEA, 2019). La raza Corriedale permanece como la principal con un 42% del total del stock, mientras que la raza Merino Australiano permanece en segundo lugar con un 26%. El tercer lugar lo ocupa la raza Ideal con un 9% (OPYPA, 2016). En términos de volumen físico, durante el periodo mayo 2019 a abril 2020 Uruguay exportó un total de 13.308.941 kilos de carne ovina, 4,6% más que en igual período anterior. En términos de valor, se registró una suba del 6,1% más en comparación con el periodo anterior (de los US\$ 71.940.989 exportados de carne ovina). Los principales destinos fueron: China (47%), Brasil (37%), Canadá (5%) y Estados Unidos (2,3%) (SUL, 2020).

Los sistemas ganaderos de Uruguay se han caracterizado por la explotación extensiva y mixta de bovinos y ovinos sobre pasturas naturales de menor aptitud forrajera (Montossi et al., 2011). La producción de forraje del campo natural varía a través del año en cantidad y calidad de acuerdo con las especies que lo integran y las condiciones climáticas que ocurran. Normalmente se acepta que la producción invernal de forraje del campo natural es muy baja, comprometiendo muchas veces la alimentación del ganado. Es por esto que habitualmente se dice que la dotación de un campo está regulada o limitada por su capacidad forrajera invernal. La explicación de este fenómeno se encuentra en las especies que componen el tapiz del campo natural; entre ellas, en su mayoría gramíneas, las especies estivales predominan sobre las especies invernales, lo que lleva a disponer de una mayor producción de forraje en el período primavero-estivo-otoñal (Carámbula, 1991).

### 2.2 Programación fetal

El concepto de programación fetal se originó en estudios epidemiológicos realizados en humanos, que demostraron que los hijos de madres subnutridas resultaban más propensos a padecer diferentes enfermedades crónicas durante su vida adulta. Fue el Dr. Barker (1993) quien planteó la hipótesis del impacto de las condiciones de vida intrauterina sobre la fisiología del feto, el crecimiento postnatal y la salud posparto, y quien además postuló que trastornos como las enfermedades cardiovasculares crónicas y la diabetes mellitus tipo 2 se originarían a partir de mecanismos de adaptación fetales ante la malnutrición durante su desarrollo temprano. El bajo peso al nacimiento se correlaciona firmemente con la aparición de hipertensión, hiperlipidemia, resistencia insulínica o enfermedad coronaria en la

edad adulta (Moreno y Dalmau, 2001). El crecimiento y el desarrollo fetal dependen del entorno nutricional, hormonal y metabólico proporcionado por la madre, haciendo que cualquier alteración sobre estos componentes genere cambios permanentes que se manifiestan en la etapa adulta (Calkins y Devaskar, 2011). Diversos trabajos han evaluado impactos de programación fetal sobre el desarrollo y la productividad ovina. Se conoce que una subnutrición durante el desarrollo temprano es capaz de reducir la tasa ovulatoria de las crías (Rae et al., 2002a), alterar el desarrollo testicular (Bielli et al., 2002), afectar el desarrollo muscular (Zhu et al., 2006), el desempeño productivo, la calidad de la canal (Ithurralde et al., 2019), y comprometer la producción de lana (Kelly et al., 2006). A pesar de que varios factores son capaces de ejercer efectos sobre la programación fetal, el estatus nutricional de una hembra gestante es uno de los más importantes y más frecuentes en condiciones productivas. En las condiciones productivas predominantes de nuestro país, dada la variabilidad estacional de la producción de pasturas, la época de encarnerada y la duración de la gestación ovina, la mayor parte de la misma transcurre durante el periodo de crisis invernal del campo natural, por lo cual en esta situación es muy probable que las hembras gestantes no lleguen a cubrir sus demandas, experimentando períodos de desnutrición con pérdida de peso y condición corporal que pueden comprometer el desarrollo fetal, la sobrevivencia del cordero y su futuro potencial productivo.

### 2.3 Efectos de la programación fetal sobre el desarrollo de los principales tejidos que componen la carne

Los músculos que componen la carne están constituidos por distintos tejidos; principalmente tejido muscular esquelético, tejido adiposo y tejido conjuntivo intramuscular (Bielli, 2010). Por lo tanto, el desarrollo de cada uno de ellos es capaz de afectar la calidad final del producto. En los ovinos el desarrollo muscular (miogénesis) es un complejo proceso que involucra la migración, proliferación y fusión de mioblastos para formar miotubos que luego se diferenciarán a distintos tipos fibrilares (Picard et al., 2002). La miogénesis ovina es un proceso bifásico que involucra dos precursores fibrilares: los miotubos o fibras primarias y las fibras fetales secundarias (Ashmore et al., 1972). Los miotubos primarios se forman aproximadamente entre el día 30 y el día 38 de gestación y aportan poco en términos cuantitativos a la masa muscular de un animal adulto (Wilson et al., 1992; Picard et al., 2002). Las fibras fetales secundarias se forman a continuación, alcanzan su mayor número en torno al día 70 de gestación (Fahey et al., 2005) y son quienes aportan más en términos cuantitativos a la masa muscular de un ovino adulto (Wilson et al., 1992; Picard et al., 2002). Por lo tanto, normalmente se acepta que alrededor del día 70 de gestación en la especie ovina finaliza el proceso hiperplásico muscular; en este momento queda determinado el número de fibras musculares que compondrá el músculo adulto y a partir de aquí el crecimiento muscular se deberá principalmente a la hipertrofia (aumento en diámetro y longitud) de las fibras musculares antes formadas, determinando en gran medida el potencial productivo de carne. Por ende, podemos afirmar que en la especie ovina el desarrollo hiperplásico muscular ocurre muy temprano durante la gestación, momento en el cual, en los sistemas criadores predominantes en nuestro país, las ovejas se encuentran pastoreando campos naturales durante la crisis forrajera invernal. A su vez, normalmente se acepta que durante el desarrollo, el tejido muscular posee baja prioridad en la partición de nutrientes, haciéndolo

especialmente vulnerable a restricciones nutricionales (Bauman et al., 1982; Zhu et al., 2004; Abud et al., 2020). Por otra parte, la subnutrición gestacional no solo es capaz de afectar la fase hiperplásica fibrilar sino que también afecta el proceso de diferenciación de las fibras fetales a los diferentes tipos de fibras musculares adultas (fibras de contracción rápida, lenta, metabólicamente oxidativas, glicolíticas, etc.). De acuerdo con Lefaucheur y Gerrard (2000), las restricciones tanto prenatales como postnatales actúan como un factor decisivo sobre la tipificación fibrilar (característica vinculada con la calidad final del producto). Por otra parte, la subnutrición durante la gestación también afecta el desarrollo de los tejidos no musculares que componen el músculo, constituyendo éste otro mecanismo mediante el cual la programación fetal es capaz de afectar la calidad del producto (Purslow, 2005; Du et al., 2015); los distintos procesos ontogénicos que originan los tejidos del músculo (miogénesis, adipogénesis y fibrogénesis) compiten entre sí ya que todos sus progenitores derivan del mesodermo (Du et al., 2015). Por lo tanto, podemos concluir que los diferentes tejidos que componen el músculo son susceptibles a los efectos de programación fetal durante su desarrollo temprano y que su afectación puede repercutir de diversas formas sobre la calidad final del producto.

## 2.4 Principales atributos de calidad de la carne

### 2.4.1 La terneza de la carne: factores que la determinan y métodos para su medición

La calidad de la carne es un concepto complejo que involucra diferentes aspectos intrínsecos y extrínsecos del producto (Becker, 2000). Múltiples factores que incluyen la palatabilidad, la capacidad de retención de agua, el color, el valor nutricional y la inocuidad determinan la calidad de la carne (Koohmaraie y Geesink, 2006). La palatabilidad está a su vez influida por tres factores: la terneza, la jugosidad y el sabor, entre los cuales la terneza es considerada el principal factor (Miller et al., 2001). La terneza se define como la cualidad de la carne de permitir cortarse y masticarse con mayor o menor facilidad antes de la deglución, estando directamente ligada a la resistencia mecánica del producto consumido (Koohmaraie, 1995). A su vez, la terneza de la carne está determinada por tres grandes factores: la dureza de fondo, la fase de endurecimiento, y la fase de maduración (Koohmaraie y Geesink, 2006). La dureza de fondo se define como la resistencia al corte previo al *rigor mortis* y está explicada principalmente por la naturaleza y distribución del tejido conjuntivo intramuscular, en particular el perimisio (Marsh y Leet, 1966), que contiene haces de colágeno de diámetro relativamente grande (tejido conjuntivo denso). La fase de endurecimiento está provocada por el acortamiento de los sarcómeros durante el *rigor mortis* (Koohmaraie et al., 1996). El *rigor mortis* implica un estado de contracción irreversible que se establece tras el agotamiento de las fuentes energéticas musculares en el animal muerto. El grado de acortamiento que experimentan los sarcómeros durante el *rigor mortis* es variable y depende de la combinación de las capacidades metabólicas musculares y los efectos ambientales, principalmente la temperatura a la que se encuentra el músculo al llegar al estado de *rigor* (Huff-Lonergan et al., 2010). A su vez, existe una alta correlación positiva entre el grado de depleción energético y el nivel de acortamiento que experimentan los músculos (Hertzman et al., 1993). Aquellos músculos con menores capacidades anaeróbicas tenderán a agotar más rápido sus alternativas energéticas *postmortem* y por lo tanto serán más propensos a experimentar fases de endurecimiento más

acentuadas (Huff-Lonergan et al., 2010). La fase de maduración se refiere a un conjunto de reacciones enzimáticas llevadas a cabo por varios complejos proteolíticos endógenos, entre los que se destacan las proteasas calcio-dependientes (calpaínas) y su inhibidor específico calpastatina (Kendall et al., 1993; Huff-Lonergan et al., 1996; Geesink y Koochmaraie, 1999). Diversos trabajos han demostrado una asociación entre la composición muscular y las actividades enzimáticas asociadas a la tenderización de la carne. En general se considera que aquellos músculos más lentos y oxidativos presentan mayores actividades calpastatínicas que inhiben la maduración *postmortem* de la carne y conducen a carnes menos tiernas (OualiyTalmant, 1990; Singh et al., 1997; Sazili et al., 2005). Con respecto a las metodologías disponibles para evaluar la ternura de la carne, existen diferentes alternativas. Según Sañudo y Muela (2010), los métodos disponibles para determinar la ternura de la carne pueden clasificarse en dos grandes grupos: métodos sensoriales e instrumentales. De acuerdo con estos autores, los métodos instrumentales permiten medir con mayor exactitud o precisión la calidad de la carne. Entre las ventajas de los métodos instrumentales se menciona que requieren de poca cantidad de muestra y pueden ser realizados por un solo operario. Además se destaca el hecho de que los métodos instrumentales son estables en el tiempo (repetibles) y que tanto la inocuidad como la cocción previa no representan requisitos obligatorios para su realización (Sañudo y Muela 2010). En cuanto a sus principales desventajas se destaca que los métodos instrumentales son indirectos y el material requerido para su determinación (equipos de laboratorio) es costoso. En cuanto a los métodos sensoriales, estos se basan en la utilización de un panel de consumidores para la determinación de diferentes aspectos de la calidad de la carne mediante la utilización de los diferentes sentidos. Según Sañudo y Muela (2010) los métodos sensoriales presentan como ventajas que son directos y que requieren poco material de laboratorio. En cuanto a sus desventajas, se menciona que necesitan mayor cantidad y tamaño de muestras, se necesitan varios jueces (no pueden medirse a través de una sola persona), son menos estables o repetibles en el tiempo, los productos deben ser inocuos para ser consumidos, y la carne debe estar cocida. A pesar de las limitaciones que existen en ambos métodos, Sañudo y Muela (2010) afirman que la relación existente entre medidas sensoriales e instrumentales es baja, indicando que ninguno de los dos métodos es sustituible. No obstante, el método ampliamente más difundido para la determinación de la dureza de la carne es el test de fuerza de corte de Warner Bratzler, el cual incluso ha sido propuesto como alternativa para definir la calidad de la carne a escala comercial (Culioli, 1995; Shackelford et al., 1999). La determinación de la dureza de la carne mediante el test de fuerza de corte de Warner Bratzler es un método instrumental directo mediante el cual se mide la fuerza de corte realizada por una cizalla; es decir se determina la resistencia de la carne a ser cortada, brindando así un dato numérico objetivo (a mayor valor de fuerza de corte, menor ternura).

#### 2.4.2 La longitud del sarcómero *postmortem* y su efecto sobre la calidad de la carne

Los sarcómeros son las unidades contráctiles básicas del músculo esquelético y están encargados de producir la fuerza necesaria para el movimiento de los músculos estriados. Como se comentó en el apartado anterior, durante el proceso de transformación del músculo en carne los sarcómeros sufren un acortamiento variable que influye en gran medida en las características finales del producto. Las

longitudes del sarcómero *postmortem* tienen efectos marcados sobre la calidad de la carne, especialmente sobre la terneza y la capacidad de retención de agua, así como también efectos indirectos sobre el color y el sabor (Ertbjerg y Puolanne, 2017).

En cuanto a la estructura de los sarcómeros, las miofibrillas tienen un aspecto estriado característico que es fácilmente observable por microscopía como bandas alternas claras y oscuras. Esto es resultado de la alineación precisa de los filamentos en el sarcómero. La banda clara se denomina banda I y la banda oscura se conoce como banda A. La región central de la banda A se denomina zona H, y en el centro de ésta se encuentra la línea M. La proteína miosina se organiza en filamentos gruesos en la banda A. Los monómeros de actina se ensamblan en filamentos delgados que abarcan la banda I y se superponen con filamentos gruesos en parte de la banda A. Los discos Z forman los límites laterales del sarcómero, donde se anclan los filamentos delgados (Ertbjerg y Puolanne, 2017). La longitud de los sarcómeros varía con los músculos y las especies animales. En un estudio realizado en cerdos Wheeler et al. (2000) informaron longitudes de sarcómero *postmortem* de los músculos *Semitendinosus* (2,45  $\mu\text{m}$ ), *Tríceps braquial* (2,44  $\mu\text{m}$ ), *Longissimus* (1,78  $\mu\text{m}$ ), *Semimembranosus* (1,83  $\mu\text{m}$ ) y *Bíceps femoral* (1,74  $\mu\text{m}$ ). El *Psoas major* generalmente tiene sarcómeros particularmente largos; Herring et al. (1965a) informaron longitudes de hasta 3,8  $\mu\text{m}$  en el *Psoas major* extirpado después del *rigor*, en comparación con los *Semimembranosus* que tenían 2,4  $\mu\text{m}$ . En ovinos también se han reportado las longitudes del sarcómero promedio *postmortem* de los principales músculos de la canal, demostrando importantes diferencias entre músculos (Ithurralde et al., 2018). Estas grandes diferencias sugieren que existe una relación entre la longitud del sarcómero de los músculos vivos y los músculos *postmortem* y, en consecuencia, también existen diferencias de longitud entre los músculos vivos. Como se comentó antes, durante las etapas *postmortem*, a medida que las fibras musculares individuales agotan sus suministros de energía, pierden extensibilidad y entran en *rigor mortis*. Existe una gran variación entre animales en cuanto al intervalo existente entre la muerte y los primeros signos de rigidez de los músculos. Además, la desaparición del ATP no ocurre simultáneamente a través y dentro de los músculos. Utilizando fibras musculares individuales, Jeacocke (1984) demostró que cada fibra tenía su propio curso de tiempo para entrar en *rigor* y sugirió que las diferencias dependían del nivel inicial de glucógeno de la fibra.

Como ya se explicó anteriormente, el grado de acortamiento de los sarcómeros durante el *rigor mortis* depende de las capacidades metabólicas y de los efectos ambientales, en particular de la temperatura a la que se encuentra el músculo. Si los músculos se congelan antes del *rigor*, desarrollarán una fuerte contracción al descongelarse. Este fenómeno se conoce como rigor de descongelación, que puede producir una mayor pérdida por goteo (Marsh y Thompson, 1956) y endurecimiento de la carne después de la cocción (Marsh y Leet, 1966; Marsh et al., 1968; Davey y Gilbert, 1973). A su vez, la exposición del músculo pre-*rigor* a temperaturas cercanas al punto de congelación provoca una contracción muscular conocida como acortamiento por frío (Locker, 1985). Solo los músculos pre-*rigor* pueden acortarse en frío ya que los niveles de ATP son críticos para el proceso de contracción. La velocidad, así como la extensión del acortamiento por frío, dependen del grado de enfriamiento al momento de iniciar el *rigor mortis* (Marsh y Leet, 1966). Por otra parte, el acortamiento que resulta de mantener el músculo a alta temperatura antes

del *rigor* se llama acortamiento por calor. (Bendall, 1951) (Marsh, 1954) El endurecimiento de la carne debido a la corta longitud del sarcómero se ha estudiado en relación con el acortamiento por frío, pero también se observa después del acortamiento debido al rigor de descongelación y el acortamiento por calor. Durante el desarrollo de *rigor* del músculo ovino *Longissimus* Wheeler y Koohmaraie (1994) demostraron que los valores de fuerza de cizallamiento aumentaron a medida que la longitud del sarcómero disminuyó de 2.24  $\mu\text{m}$  en el momento de la muerte a 1.69  $\mu\text{m}$  a las 24 horas *post mortem*. La causa del endurecimiento se debió al acortamiento por calor ya que los valores de fuerza de corte no aumentaron cuando se evitó que el músculo se acortara (Koohmaraie et al., 1996). El endurecimiento de la carne debido a los sarcómeros cortos se observa después de la cocción, y no en la carne cruda (Rhodes y Dransfield, 1974; Davey y Gilbert, 1975). La relación entre la longitud del sarcómero y la terneza de la carne cocida del músculo *Sternomandibularis* de bovino extraído antes del *rigor* muestra dos fases distintas. La dureza aumenta con el grado de acortamiento muscular hasta el *rigor mortis*, lo que da como resultado una resistencia máxima en un acortamiento del 35 al 40% (Marsh y Leet, 1966; Davey et al., 1967; Marsh y Carse, 1974), correspondiente a una longitud de sarcómero de 1,3 a 1,4  $\mu\text{m}$ . El aumento en los valores de la fuerza de corte puede ser tan grande como de cuatro a cinco veces cuando el acortamiento muscular pasa de 20% al 40% (Ertbjerg y Puolanne, 2017).

En síntesis, podemos decir que el grado de acortamiento que experimentan los sarcómeros durante el rigor mortis es un factor decisivo sobre la terneza de la carne y que el mismo dependerá de las capacidades metabólicas musculares y de su interacción con factores ambientales, principalmente la temperatura ambiental a la que es expuesto el músculo antes del rigor mortis.

Por otra parte, la longitud de los sarcómeros no solo es capaz de afectar la dureza de la carne sino que también es considerada un factor influyente sobre otros atributos como la capacidad de retención de agua. El efecto de la longitud del sarcómero sobre la capacidad de retención de agua no es una cuestión simple. Sin embargo, se sabe que una contracción *postmortem* exacerbada tiene un efecto negativo sobre la capacidad de retención de agua. Según Ertbjerg y Puolanne (2017), una posibilidad es que la reducción en la capacidad de retención de agua en longitudes de sarcómero más cortas se deba a la mayor fuerza de contracción creada por una mayor cantidad de puentes cruzados de acto-miosina formados en aquellos sarcómeros más cortos. Cuando el músculo entra en *rigor mortis* en el estado contraído, la capacidad de retención de agua de la carne se reduce, en comparación con los sarcómeros más largos. Marsh y Leet (1966) descubrieron que las tiras de músculo *Sternomandibularis* de rigor de descongelación liberaron una pequeña cantidad de líquido por debajo del 30% de acortamiento, pero por encima del 40% de acortamiento, la tasa de liberación por goteo aumentó rápidamente. Más tarde, Bouton et al. (1972) informaron que la capacidad de retención de agua del músculo *Longissimus* de cordero se reduce por el acortamiento en frío. También varios músculos de carne de bovinos y cerdos acortados en frío y calor mostraron un aumento de goteo después de ser almacenados durante varios días (Honikel y Hamm, 1978; Honikel, et al., 1986; Hughes et al., 2014). La pérdida por goteo de los músculos de carne de res y cerdo fue más baja cuando los músculos entraron en rigor a aproximadamente 12 °C, lo que corresponde bien con el acortamiento mínimo de los sarcómeros (Ertbjerg y Puolanne, 2017).

Para comprender la relación entre la estructura del sarcómero y la retención de agua, deben considerarse las distancias existentes entre los filamentos de miosina y actina durante la contracción y el rigor. De hecho, a diferencia de lo que ocurre con la terneza de la carne, en la cual el foco de la influencia de los sarcómeros sobre ella está puesto en la longitud y el grado de acortamiento de los mismos, cuando hablamos de Capacidad de retención de agua (CRA), el foco se pone en realidad en el volumen miofibrilar y celular (el cual va a depender de la longitud del sarcómero y del diámetro miofibrilar). Offer y Knight (1988) reportaron que las pérdidas de agua *postmortem* de la carne resultarían de cambios en el volumen de las miofibrillas principalmente debido a un acortamiento en las distancias entre filamentos.

La liberación de agua de la carne después del acortamiento muscular puede explicarse entonces en función de los cambios estructurales dentro del sarcómero y las miofibrillas. Estos cambios implican el grado de superposición de los filamentos de miosina y actina y el número de enlaces cruzados formados entre ellos durante el desarrollo del rigor, el espacio entre los filamentos y la contracción inducida por el pH de las estructuras proteicas a medida que se establece el *rigor*.

Básicamente lo que ocurre es que en aquellos músculos que experimenten acortamientos excesivos *postmortem* se produce una reducción en los espacios entre los filamentos de actina y miosina, lo que conlleva a que el agua sea expulsada en mayor medida fuera de la trama de las proteínas contráctiles. Este contenido de agua con el tiempo se acumulará en espacios entre la red endomisial y las miofibrillas y migrará hacia el área del perimio para eventualmente, aparecer como goteo en la superficie de la carne.

La mayor parte del agua muscular se ubica dentro de las miofibrillas, más específicamente en la zona de la banda clara I (Huff-Lonergan y Lonergan, 2005). Esto explica en gran medida por qué los sarcómeros que más se acortan expulsan más agua, dado que durante la contracción la banda A no se acorta. En síntesis, una mayor reducción del volumen de la banda clara sumado a un acortamiento miofibrilar lateral y a un mayor grado de distanciamiento entre filamentos proteicos conduce a la expulsión de agua y contenido sarcoplásmico hacia el espacio extramiofibrilar (Bendall & Swatland, 1988).

Por lo tanto, podemos afirmar que los estudios acerca de los mecanismos que producen el acortamiento del sarcómero durante el desarrollo del *rigor mortis* y el enfriamiento de la carne indican que la longitud del sarcómero tiene un efecto profundo en los rasgos básicos de calidad de la carne y especialmente en la terneza y la capacidad de retención de agua.

#### 2.4.3 Capacidad de retención de agua

La capacidad de retención de agua se considera una de las características de calidad de mayor importancia de las carnes frescas (Huff-Lonergan y Lonergan, 2005). Las altas pérdidas por goteo y purga pueden representar una pérdida significativa de peso de la carne y los cortes, y por lo tanto, pueden afectar el rendimiento y la calidad, volviéndose un factor económicamente muy importante (Savage et al., 1990; Wright et al., 2005). La capacidad de retención de agua puede definirse como la habilidad que posee una pieza de carne para retener el agua que contiene tras la aplicación de diversos tipos de fuerzas o bien tras la cocción (Aberle et al., 2001) y por ende su determinación está basada en las pérdidas de peso de una muestra de carne tras la cocción (pérdidas por cocción) o luego de la aplicación

de una presión estandarizada (cantidad de jugo liberado). La medición de la capacidad de retención de agua implica la aplicación de fuerza para medir el agua liberada. La fuerza puede ser natural, por medios gravimétricos, o aplicarse externamente como presión, mediante centrifugación, compresión o aprovechando la acción capilar.

El músculo magro contiene aproximadamente 75% de agua además de proteínas (aproximadamente 20%), lípidos (aproximadamente 5%), carbohidratos (aproximadamente 1%) y vitaminas y minerales (aproximadamente 1%). La mayoría del agua muscular se mantiene dentro de las células musculares. Más precisamente, dentro de la célula muscular el agua puede ubicarse dentro de las miofibrillas, entre diferentes miofibrillas y entre las miofibrillas y la membrana celular (sarcolema). En tanto que fuera de las células musculares, el agua se ubica entre las células musculares y entre los haces de fibras musculares (grupos de células musculares) (Offer y Cousins, 1992). El agua es una molécula dipolar y como tal, es atraída por especies cargadas como las proteínas. De hecho, parte del agua muscular está muy unida a las proteínas.

El agua ligada es por definición el agua ubicada en la vecindad de los componentes no acuosos (principalmente proteínas) y que tiene movilidad reducida; es decir, no se mueve fácilmente a otros compartimentos. El agua ligada es muy resistente a la congelación y a ser expulsada por la calefacción convencional (Fennema, 1985). El agua ligada solo representa menos de una décima parte del agua total en el músculo. Además, la cantidad de agua ligada cambia muy poco o nada en el músculo post-rigor (Offer y Knight, 1988).

Otra fracción de agua que se puede encontrar en los músculos y en la carne se denomina agua atrapada o inmovilizada (Fennema, 1985). Las moléculas de agua en esta fracción pueden mantenerse ya sea por efectos estructurales o por atracción hacia el agua unida. Esta agua se mantiene dentro de la estructura del músculo pero no se une *per se* a las proteínas. En el tejido *postmortem* temprano, esta agua no fluye libremente del tejido. Sin embargo, puede eliminarse mediante secado, y puede convertirse fácilmente en hielo durante la congelación. El agua atrapada o inmovilizada es la más afectada por el proceso de *rigor* y la conversión del músculo en carne. Tras la alteración de la estructura de las células musculares y la disminución del pH, esta agua también puede eventualmente escapar como goteo (Offer y Knight, 1988). Por último, el agua denominada como libre es agua cuyo flujo del tejido no se ve obstaculizado. Las fuerzas superficiales débiles mantienen principalmente esta fracción de agua en la carne. El agua libre no se ve fácilmente en la carne previa al rigor, pero puede desarrollarse a medida que cambian las condiciones que permiten que el agua atrapada se mueva de las estructuras donde se encuentra (Fennema, 1985).

Tanto el grado como la velocidad de descenso postmortem del pH muscular, la proteólisis y la oxidación de proteínas influyen sobre la capacidad de la carne para retener agua (Huff-Lonergan y Lonergan, 2005). Entre los factores físicos y químicos que afectan la capacidad de retención de agua se menciona el efecto de la carga neta, factores genéticos, y efectos estructurales.

Durante la conversión del músculo en carne, el ácido láctico se acumula en el tejido y conduce a una reducción del pH de la carne. Una vez que el pH ha alcanzado el punto isoeléctrico (pI) de las proteínas miofibrilares, especialmente la miosina (pI = 5.4), la carga neta de la proteína es cero, lo que significa que el número de cargas positivas y negativas en las proteínas es esencialmente igual. Estos grupos positivos y negativos dentro de la proteína se atraen entre sí y dan como resultado una reducción en la cantidad de agua que puede ser atraída y retenida por esa proteína. Además, dado que las cargas similares se repelen, a medida que la carga neta de las proteínas que componen la miofibrilla se aproxima a cero (disminución de la carga negativa o positiva neta), la repulsión de las estructuras dentro de la miofibrilla se reduce permitiendo que esas estructuras se empaqueten más juntas. El resultado final de esto es una reducción de espacio dentro de la miofibrilla. También se cree que la desnaturalización parcial de la cabeza de miosina a pH bajo (especialmente si la temperatura aún es alta) es responsable de una gran parte de la contracción en el espacio de la red miofibrilar que conlleva un aumento en las pérdidas de agua musculares (Offer, 1991).

La disminución acelerada del pH y el pH final bajo están relacionados con el desarrollo de una baja capacidad de retención de agua y una pérdida por goteo inaceptablemente alta. La rápida disminución del pH mientras el músculo aún está caliente provoca la desnaturalización (pérdida de funcionalidad y capacidad de retención de agua) de muchas proteínas, incluidas las involucradas en la unión del agua. La pérdida de purga o goteo más severa a menudo se encuentra en el producto PSE (pálido, blando y exudativo): una condición particularmente frecuente en canales de cerdo debido a una alta prevalencia del gen Halothane (Briskey, 1964; Fujii et al., 1991), pero también es un problema observado en la carne bovina proveniente de animales alimentados con granos en Australia, debido a la lenta velocidad de enfriamiento y rápida velocidad en la disminución del pH (Warner et al., 2009).

#### 2.4.4 Pérdidas por cocción

Las pérdidas por cocción se definen como la pérdida de peso como resultado de la cocción, que se expresa como un porcentaje del peso precocido (Honikel, 1998). Un método común es combinar una medida de pérdida de peso durante la cocción con la medición objetiva de la terneza. Por lo tanto, las muestras destinadas a la medición objetiva de la carne cocida se pesan antes de cocinar, y luego, después de cocinar, las muestras se enfrían antes de sacarlas de la bolsa, se secan con papel absorbente para eliminar la humedad y se vuelven a pesar para determinar las pérdidas por cocción (Warner, 2007). La capacidad de retención de agua cambia como resultado de la cocción y el calentamiento. El agua se pierde durante el proceso de cocción de los productos cárnicos frescos y procesados como resultado de la desnaturalización de las proteínas musculares a diversas temperaturas, lo que induce una contracción transversal y longitudinal (Warner, 2007). Durante la cocción, las proteínas musculares se desnaturalizan, lo que conduce a una disminución en su capacidad de retención de agua y a la contracción de la red de proteínas (van der Sman, 2007). En presencia de gradientes de presión, el exceso de agua intersticial se expulsa a la superficie de la carne, y el fluido expulsado se conoce como pérdida de cocción (van der Sman, 2007). Por lo tanto, la carne puede perder una gran cantidad de su masa en forma de jugo de carne, y se sabe que esto

ocurre de manera dependiente de la temperatura y el tiempo (Martens et al., 1982). La pérdida de agua determina el rendimiento tecnológico de la operación de cocción, lo que lo convierte en un factor crítico en la industria. Con la cocción se produce una rigidez creciente en la estructura miofibrilar debido a la desnaturalización de las proteínas, y esto se asocia con una mayor pérdida de agua durante la cocción. En cuanto a la temperatura, se produce un aumento dependiente de la misma en el porcentaje de pérdida de cocción en el rango de 45 a 75 y 80°C, y por encima de 80°C el porcentaje de pérdida de cocción disminuye (Bouton y Harris, 1972; Tornberg, 2005). El mayor aumento en la pérdida de cocción ocurre en el rango de temperatura de 50 °C (van der Sman, 2007), que corresponde al rango de temperatura en el que ocurre el mayor cambio en el volumen de la célula muscular (Hughes et al., 2014).

Un aspecto interesante es que a pesar de que normalmente se acepta que existe un aumento en la capacidad de retención de agua asociado con la hinchazón de las fibras musculares durante la maduración de la carne, esto no se traduce en menores pérdidas por cocción (Straadt et al., 2007). Por lo contrario, en general, el agua perdida durante la cocción es mayor en la carne que ha madurado durante al menos 3 a 6 días en relación con la carne no madurada, por lo que las pérdidas por cocción dependen del tiempo y probablemente de la intensidad del proceso de maduración (Shanks et al., 2002). Además, de acuerdo con Warner et al. (2014) las pérdidas por cocción de la carne también se encuentran asociadas a factores como las condiciones de temperatura previas al rigor y la longitud del sarcómero. Por lo tanto, podemos decir que las pérdidas por cocción de la carne se encuentran determinadas tanto por factores intrínsecos como extrínsecos del producto y pueden por lo tanto variar dependiendo de las características biológicas y estructurales de los músculos.

Por otra parte, resulta interesante destacar cuál es la relación existente entre las pérdidas por cocción y los atributos sensoriales de la carne. A pesar de que normalmente se correlaciona a la jugosidad de manera positiva con la capacidad de retención de agua de la carne cruda, los resultados de los estudios que comparan la evaluación sensorial de la jugosidad con las medidas de capacidad de retención de agua muestran una falta de relación e incluso resultados contradictorios (Winger y Haggard, 1994). No obstante, la correlación entre las pérdidas por cocción y la jugosidad es mayor, pero depende de la temperatura a la que se cocina la carne (Bejerholm y Aaslyng, 2004). Los estudios sensoriales muestran que la jugosidad (liberación de agua en los primeros uno o dos ciclos de masticación) y el contenido de humedad percibido (evaluación sensorial de la humedad / sequedad de la carne después de varios ciclos de masticación) varía entre los diferentes músculos (Warner, 2007). Aaslyng et al. (2003) encontraron que en el *Longissimus* suino, la jugosidad está influenciada por la pérdida de cocción pero esto puede variar con el procedimiento de cocción y el pH inicial de la muestra. Por otra parte, la apreciación sensorial de la terneza de la carne cocida no está relacionada únicamente con la jugosidad o la humedad, pero en general existe una correlación positiva entre los dos, mientras que las medidas objetivas de fuerza de corte están menos correlacionadas con las medidas sensoriales (Warner, 2007). A su vez, según Warner (2007) de todas las mediciones de la capacidad de retención de agua, las pérdidas por cocción son las que poseen la correlación más alta con la jugosidad sensorial. Por lo consiguiente, podemos decir que las pérdidas por cocción de la

carne son un atributo de calidad instrumental importante al estar correlacionadas tanto con la jugosidad como con la terniza de la carne consumida.

### 2.5 Efectos de programación fetal sobre los atributos de calidad de carne

Como se comentó antes, la programación fetal se refiere a los efectos permanentes que puedan surgir a partir de influencias ambientales negativas durante el desarrollo temprano. Dado que el desarrollo de los principales tejidos que componen la carne ocurre temprano durante la vida embrionaria y fetal y es susceptible a estos efectos, ha existido interés en determinar si períodos de subnutrición durante el desarrollo temprano pueden repercutir sobre la calidad del producto.

Diversos trabajos han evaluado posibles impactos de programación fetal sobre la calidad de la carne de rumiantes. Utilizando ovinos doble propósito de la raza Karayaka de entre 3 y 5 años, Sen et al. (2016) condujeron un experimento en el que evaluaron el efecto de tres niveles de nutrición materna: grupo sobrealimentado (175% de sus requerimientos diarios), grupo subalimentado (50% de sus requerimientos diarios) y grupo control (100% de sus requerimientos diarios) entre los días 30 y 80 de gestación y reportaron que la subnutrición materna no afecta la terniza (fuerza de corte) ni las pérdidas por cocción en los músculos *Longissimus dorsi* y *Semitendinosus* de corderos machos y hembras de 150 días de vida. De forma similar, Tygesen et al. (2007) reportaron que una restricción nutricional materna (60% de los requisitos de mantenimiento) en ovejas Shropshire durante las últimas 6 semanas de gestación no afecta la terniza de la carne evaluada mediante la fuerza de corte en los músculos *Longissimus dorsi* y *Biceps femoris* de corderos machos de 145 días de vida. Asimismo, estos autores tampoco reportaron efectos de la subnutrición materna sobre otras variables indicadoras de maduración fuertemente asociadas con la terniza de la carne, como el índice de fragmentación miofibrilar, la cantidad de desmina no degradada, o las actividades calpainicas y calpastatinicas (Tygesen et al., 2007). Más recientemente, Luzardo et al. (2019) reportaron que una restricción energética del 60% de sus requerimientos de energía metabolizable en ovejas desde el día 48 al 106 de gestación no generó efectos sobre la terniza medida a través de la fuerza de corte en el músculo *Longissimus lumborum* de corderos machos de 190 días en promedio. Asimismo, según Piaggio et al. (2018) una restricción energética del 70% de sus requerimientos entre los días 45 y 115 de gestación no afecta la terniza de la carne medida mediante fuerza de corte en el músculo *Longissimus lumborum* de corderos machos y hembras de 32 Kg de peso corporal. No obstante, en un experimento realizado por Krausgrill et al. (1999) en el que a diferencia de los antes citados, el enfoque estuvo en inducir una subnutrición gestacional temprana, se reportó que una restricción alimentaria diseñada para perder entre 25 y 35% de peso corporal durante los primeros 70 días de gestación produce carne más tierna en el músculo *Semimembranosus* de corderos de 35 kg de peso corporal. Por lo tanto, como queda en evidencia con la información antes revisada, los trabajos que evalúan efectos de programación fetal sobre la calidad de la carne ovina difieren en sus enfoques experimentales, ya sea en el nivel o tipo de subnutrición así como en el momento en que la misma es aplicada y arrojan por lo consiguiente resultados diferentes.

Por otra parte, en bovinos se estudió el efecto del consumo de campo natural vs. pasturas mejoradas durante 60 días en vacas con gestaciones de entre 120 y 150 días sobre la terniza de la carne del músculo *Longissimus* de novillos de 460 días

de edad, demostrándose que la carne de los animales nacidos de madres alimentadas sobre pasturas mejoradas resultaba más tierna que la carne de los animales nacidos de madres que pastorearon campo natural (Underwood et al., 2010). A la vez, Maresca et al. (2020) estudiaron el efecto de la restricción proteica durante la gestación tardía de vacas multíparas de la raza Aberdeen Angus, sobre la terneza, longitud de sarcómeros y el contenido de colágeno total en el músculo *Longissimus* de los novillos de 25 meses de edad aproximadamente. La fuerza de corte del músculo *Longissimus* fue más baja en las muestras obtenidas de los novillos hijos de vacas alimentadas con una dieta alta en proteína (12% PC) en comparación con novillos hijos de vacas alimentadas con una dieta baja en proteína (6% PC) después de 3 y 14 días de maduración. La longitud del sarcómero tendió a ser mayor para novillos hijos de vacas con una dieta alta en proteína con respecto a los novillos hijos de vacas alimentadas con una dieta baja en proteína. Además, el colágeno total, el colágeno insoluble y la relación colágeno insoluble/colágeno total no se vieron influenciados por la concentración de proteínas en la dieta materna durante la gestación media a tardía. Resultados similares fueron encontrados por Underwood et al., (2010) quienes midieron la cantidad de colágeno para determinar si la diferencia en la fuerza de corte del músculo *Longissimus* podría explicarse por una diferencia en el colágeno total. En este trabajo, los novillos nacidos de madres alimentadas sobre campo natural o pasturas mejoradas tuvieron cantidades similares de colágeno total medido por el contenido de hidroxiprolina. Por otra parte, Alvarenga et al. (2016) evaluaron los rasgos de calidad de la carne de novillos de 20 meses de edad nacidos de vaquillonas de la raza Santa Gertrudis que recibieron dietas de proteína altas (14%) o bajas (7%) desde 60 días antes del servicio hasta 24 días después de la concepción. La mitad de cada grupo alto y bajo se cambió al grupo alternativo 24 días después de la concepción, concluyendo que el bajo nivel de proteína durante la gestación temprana produce carne menos tierna medida como fuerza de corte y el contenido de colágeno soluble en el músculo *Semitendinosus* fue menor. No obstante, no se observaron efectos sobre el músculo *Longissimus*. A su vez, en este mismo trabajo la subnutrición materna no afectó la capacidad de retención de agua ni la longitud de los sarcómeros para los músculos *Longissimus* y *Semitendinosus*. Por otra parte, muy recientemente Ramírez et al. (2020) condujeron un experimento en el que compararon tres niveles de nutrición gestacional tardía (restricción severa del 50 % de los requerimientos, restricción moderada del 75% de los requerimientos y grupo control sin restricción) sobre la calidad de la carne de bovinos de 27 meses de edad. Curiosamente, estos autores reportaron que la carne del *Longissimus* de los novillos hijos de vacas que padecieron una restricción severa e hijos de vacas sin restricción energética resulta más tierna en comparación a la de los hijos de vacas con moderada restricción. Al mismo tiempo, estos autores reportaron que los diferentes tratamientos nutricionales no afectaron la longitud de sarcómero, la cantidad de colágeno total e insoluble, ni tampoco el índice de fragmentación miofibrilar.

En otro trabajo reciente, Webb et al. (2019) evaluaron la influencia de la restricción de proteína metabolizable en la gestación media y/o tardía de vaquillonas cruce Angus x Simmental sobre las características de calidad de la carne de la progenie. En este experimento, las vaquillonas se asignaron a dos niveles de proteína en la dieta: un grupo control (102% de sus requerimientos cubiertos), y un grupo restringido (80% de los requerimientos cubiertos) en dos etapas de gestación (media y tardía) en una estructura de tratamiento cruzado de diseño de Balaam que

da como resultado cuatro combinaciones de tratamiento. Con este diseño los autores concluyen que la reducción de la proteína metabolizable materna en la mitad de la gestación disminuye la terneza de la carne de los novillos medida como fuerza de corte en el músculo *Longissimus lumborum*. Sin embargo, la restricción exclusivamente aplicada durante la gestación tardía no produce efectos. Asimismo, estos autores reportan que la subnutrición materna no tiene efectos sobre las pérdidas por cocción en ninguna de las dos etapas (Webb et al., 2019). Por lo contrario, en otro estudio llevado a cabo por Mohrhauser et al. (2015) en el que se trabajó con restricción nutricional energética durante la gestación de bovinos, se reportó que el balance energético de vacas gestantes entre los días 84 y 175 de gestación no afecta la terneza de la carne del músculo *Longissimus dorsi* de novillos de 208 días.

En síntesis, de forma similar a lo que ocurre para la especie ovina, los antecedentes específicos evaluando efectos de programación fetal sobre la calidad de la carne bovina incluyen enfoques experimentales diversos que varían tanto en el tipo y/o nivel de subnutrición como en el momento en el que la misma es aplicada, lo que probablemente explique el carácter contradictorio de los resultados antes revisados. Por lo tanto, podemos afirmar que a pesar de la existencia de varios antecedentes evaluando efectos de subnutrición materna sobre la calidad de la carne de rumiantes, los mismos son en general escasos, contradictorios y limitados a un número reducido de músculos.

## 2.6 Efectos sexo-dependientes de programación fetal sobre el desarrollo muscular y la calidad de la carne

Diversos antecedentes demuestran que los efectos de la programación fetal sobre el desarrollo y la función de diferentes órganos así como sobre la génesis de diversas patologías pueden operar de un modo sexo-dependiente; es decir, pueden ser más o menos severos dependiendo del sexo del individuo que padezca dichos efectos ambientales negativos durante su desarrollo. Por ejemplo, estudios epidemiológicos en humanos indican que factores negativos ambientales durante el desarrollo predisponen más a los varones que a las mujeres a la aparición de enfermedades cardiovasculares (Grigore et al., 2008). Estos estudios sugieren que las hormonas sexuales pueden modular la actividad de los sistemas reguladores de la presión arterial, lo que conduce a una menor incidencia de hipertensión en las mujeres en comparación con los hombres cuando ambos se someten a condiciones ambientales que predisponen al desarrollo de estas patologías durante su desarrollo (Grigore et al., 2008). Del mismo modo, se han demostrado efectos sexo-dependientes de programación fetal para la regulación del eje hipotalámico-pituitario-adrenal en ratas (McCormick et al., 1995), así como también para la predisposición a la obesidad en suinos (Ovilo et al., 2014).

A pesar de esto, los antecedentes reportando efectos sexo-dependientes de programación fetal sobre el desarrollo muscular y la calidad de carne de rumiantes son escasos y contradictorios. Según Nordby et al. (1987) y Piaggio et al. (2018), no existen efectos dependientes del sexo en la programación fetal por subnutrición sobre el crecimiento del cordero, el desarrollo muscular, la calidad de la carcasa y la calidad de la carne. Contrariamente, Daniel et al. (2007) reportaron que la subnutrición gestacional reduce el peso del músculo *Longissimus dorsi* en corderos machos y no en hembras. En bovinos, una dieta diseñada para perder condición corporal y mantenerse en balance energético negativo aproximadamente entre los

días 85 y 175 de gestación no produjo efectos sexo-dependientes sobre la calidad de la canal ni la calidad de la carne (terneza y color instrumental) en animales de 208 días de edad (Mohrhauser et al., 2015). A su vez, a pesar de que existen varios reportes estudiando efectos de programación fetal sobre la terneza, las pérdidas por cocción y la longitud de sarcómero en rumiantes (Krausgrill et al., 1999; Tygesen et al., 2007; Underwood et al., 2010; Alvarenga et al., 2016; Luzardo et al., 2019; Webb et al., 2019; Maresca et al., 2020; Ramírez et al., 2020), muy pocos han incluido el efecto del sexo en su modelo experimental (Mohrhauser et al., 2015; Sen et al., 2016; Piaggio et al., 2018) y hasta donde sabemos ninguno ha reportado efectos significativos para la interacción entre la subnutrición materna y el sexo de la progenie.

No obstante, nuestro equipo ha recientemente demostrado que una menor oferta de forraje de campo natural gestacional afecta el crecimiento, las características de la canal, el pH y el color instrumental de la carne de los corderos, de una manera sexo dependiente (Ithurralde et al., 2019). Aquellos corderos machos nacidos de hembras que padecieron ciertos niveles de subnutrición durante la gestación mostraron menores tasas de crecimiento, canales de peor calidad y menor rendimiento carnicero en comparación con los corderos machos nacidos de hembras mejor alimentadas, mientras que estas diferencias no se observaron entre las corderas hembras (Ithurralde et al., 2019). A su vez, en cuanto a la calidad de la carne, nuestro equipo demostró que los efectos de la subnutrición gestacional sobre algunas de estas variables pueden variar en función tanto del sexo como del músculo en el que se evalúen. Por ejemplo, en este trabajo las hembras nacidas de madres subnutridas presentaron carnes más luminosas en los músculos *Gluteobiceps* y *Gluteus medius* en comparación con las hembras nacidas de madres del grupo control, mientras que estos efectos no se observaron al comparar la carne de los corderos machos de ambos tratamientos (Ithurralde et al., 2019). No obstante, el pH de la carne del músculo *Longissimus lumborum* fue más elevado en los corderos machos hijos de madres subnutridas en comparación con los corderos machos nacidos de madres del grupo control, no observándose estos efectos entre hembras de ambos grupos (Ithurralde et al., 2019).

A la luz de las evidencias antes expuestas, se plantea la hipótesis general y objetivos de este trabajo, los cuales se detallan a continuación.

### **3. HIPÓTESIS**

Una baja oferta de forraje de campo natural durante la gestación induce una subnutrición materna que provoca efectos sobre la calidad instrumental de la carne (Fuerza de corte Warner Bratzler, Pérdidas por cocción y Longitud del sarcómero). Asimismo, estos efectos de programación fetal sobre la calidad de la carne operan de un modo sexo-dependiente.

## **4. OBJETIVOS**

### 4.1 Objetivo general

Evaluar los efectos de la subnutrición inducida por una menor oferta de campo natural entre los días 30 y 143 de la gestación sobre la calidad instrumental de la carne (Fuerza de corte Warner Bratzler, Pérdidas por cocción y Longitud del sarcómero) en los principales músculos de corderos pesados machos y hembras.

### 4.2 Objetivos específicos

- Evaluar los efectos de la subnutrición gestacional sobre la terneza instrumental de los principales músculos de corderos pesados machos y hembras.
- Evaluar los efectos de la subnutrición gestacional sobre las pérdidas por cocción de los principales músculos de corderos pesados machos y hembras.
- Evaluar los efectos de la subnutrición gestacional sobre la longitud de los sarcómeros de los principales músculos de corderos pesados machos y hembras.

## 5. MATERIALES Y MÉTODOS

Los procedimientos experimentales involucrados en la presente tesis fueron aprobados por la Comisión de Ética en el Uso de Animales (CEUA) de la Facultad de Agronomía (Número Expediente 021130-001038-16).

El experimento se dividió en dos fases: 1) La primera consistió en la aplicación de los tratamientos nutricionales a las ovejas gestantes y la cría de los corderos hasta el destete. En ella se les asignó dos ofertas de forraje incrementales de campo natural a ovejas gestantes de feto único desde el día 30 de gestación hasta el día 143 y se crió a los corderos junto a sus madres hasta destetarlos con 90 días de vida. 2) La segunda fase se correspondió con el confinamiento y engorde de los corderos desde el destete hasta la faena.

### 5.1 Localización

Las dos fases del experimento se realizaron en diferentes localizaciones de la Facultad de Agronomía, UdelaR. La primera en la Estación Experimental Bernardo Rosengurt (ruta 26, km 408), departamento de Cerro Largo (latitud 34° 19' 57" S, longitud 57° 40' 07" O), mientras que la segunda etapa se llevó a cabo en la Estación de Pruebas, Sayago, departamento de Montevideo.

### 5.2 Animales, diseño experimental y tratamientos

El diseño experimental y los tratamientos nutricionales ya han sido publicados previamente (Ithurralde et al., 2019).

#### 5.2.1 Primera etapa: Aplicación de los tratamientos nutricionales a las madres

Se utilizaron 142 ovejas Corriedale en un diseño de bloques al azar con tres repeticiones. Para llevar a cabo el tratamiento nutricional se dividieron en dos mitades 20 ha de campo natural (la primera parcela de 10 ha fue utilizada durante el otoño y la segunda durante el invierno) para lograr el incremento de oferta de forraje. Cada una de estas subdivisiones fue dividida en tres considerando la topografía y a su vez nuevamente subdivididas en dos (de tal manera que cada tratamiento estuviera representado en cada una de las tres parcelas).

Se sincronizó el celo a todas las ovejas en el mes de abril y se las inseminó por vía cervical con semen de dos carneros Corriedale uniformemente distribuidos al azar entre tratamientos y repeticiones. Treinta días después se diagnosticó gestación y carga fetal por ecografía y las ovejas preñadas de feto único se asignaron al azar a los dos tratamientos y repeticiones considerando el peso corporal (PC) y la condición corporal (CC). Los tratamientos fueron los siguientes: 1) Grupo alta oferta (AOF), estas ovejas pastorearon a una oferta de forraje incremental desde 14 a 20 kg de materia seca/100 kg de PC/día; y 2) Grupo baja oferta (BOF), pastorearon a una oferta de forraje incremental desde 6 a 10 kg de materia seca/100 kg PC/día. Las ofertas de forraje asignadas a cada tratamiento para los diferentes períodos de la gestación se muestran en el Cuadro 1. El pastoreo fue continuo y el agua de libre acceso.

**Cuadro 1.** Ofertas de forraje (kg MS/100 kg PC/día) en tratamientos de alta (AOF) o baja oferta de forraje (BOF), según el mes y los días de gestación.

Mes	Días gestación	AOF	BOF
Finales mayo – junio	30-60	14	6
Julio	61-110	15	5
Agosto	111-143	20	10

AOF: Alta oferta de forraje, BOF: Baja oferta de forraje.

Para el ajuste de la oferta fue necesario estimar la disponibilidad de pasturas la cual se realizó mensualmente utilizando el método de doble muestreo (Haydock y Shaw, 1975). Este método está basado en una escala de 5 puntos estimada visualmente según la heterogeneidad de la pastura. Para dicha estimación se determinó la altura de la pastura mediante tres mediciones diagonales y se procedió a realizar un corte en cada punto de escala. Las muestras se pesaron en frío y luego de secarlas a 60°C en estufa hasta peso constante. Se estimó la cantidad de MS de la pastura que se utilizó para calcular la disponibilidad de forraje por hectárea y se analizó la composición química de 3 muestras de forraje tomadas en junio, julio y agosto. Se evaluó: % de materia seca (MS), cenizas, proteína cruda (PC), contenido de fibra neutra detergente (FDN) y fibra ácido detergente (FDA). A partir de los datos de composición química y utilizando ecuaciones de NRC (2007) se estimó el contenido energético y proteico del forraje (Cuadro 2).

**Cuadro 2.** Composición química del forraje ofrecido (promedio de las 3 parcelas de cada tratamiento).

Tratamiento	Mes	MS (%)	PC (%)	FDN (%)	FDA (%)	Cenizas (%)
AOF	Junio	91,2	7,3	71,0	35,8	8,6
	Julio	93,6	5,8	74,0	37,5	8,4
	Agosto	96,2	6,6	72,3	39,7	10,7
BOF	Junio	91,2	6,7	72,1	37,1	8,1
	Julio	94,5	6,4	72,5	39,2	9,5
	Agosto	96,2	6,6	72,3	39,7	10,7

A su vez, se realizaron estimaciones del balance energético y proteico cubierto con la oferta de forraje para cada período y cada tratamiento según el estado fisiológico y el peso de las ovejas. Los requerimientos energéticos de las ovejas fueron tomados de tablas de NRC de 2007, mientras que los proteicos se obtuvieron de tablas de NRC de 1985. La disponibilidad y altura del forraje por mes para las dos ofertas y el nivel energético y proteico aportado por la pastura en función de los requerimientos se presentan en el Cuadro 3.

**Cuadro 3.** Disponibilidad de forraje, altura promedio, y estimación de los requerimientos cubiertos por los tratamientos (promedio de las 3 parcelas de cada tratamiento).

Tratamiento	Mes	Disponibilidad (MS/ha)	Altura (cm)	Requerimientos (%)	
				Energéticos	Proteicos
AOF	Junio	2208,2 ± 68,5	15,5 ± 1,5	175	117
	Julio	2062,5 ± 173,9	13,4 ± 0,1	134	78
	Agosto	2503,1 ± 146,8	13,0 ± 0,4	165	92
BOF	Junio	2135,4 ± 35,3	10,0 ± 1,0	122	76
	Julio	1738,3 ± 59,5	11,6 ± 0,1	69	41
	Agosto	2503,1 ± 107,6	9,6 ± 0,8	156	88

Desde el día 100 de gestación hasta el destete todas las ovejas se suplementaron diariamente con 300 g/animal de afrechillo de arroz (88% MS, 14% PC, 9% FDA y 24% FDN). La estimación de los balances nutricionales también incluyeron el aporte del afrechillo de arroz. A su vez, desde el parto hasta el destete (90 días) las ovejas con corderos al pie se manejaron como un solo grupo y pastorearon sobre campo natural a una oferta de forraje no restrictiva y continuaron siendo suplementadas.

Los datos referidos a los efectos de la oferta de forraje sobre los pesos corporales de las ovejas gestantes han sido previamente publicados (Ithurralde et al., 2019). Las madres del grupo AOF tuvieron un mayor PC promedio a lo largo de toda la gestación ( $p < 0,0001$ ) que las de BOF ( $45,21 \pm 0,36$  kg vs  $42,22 \pm 0,36$  kg, AOF y BOF, respectivamente). A su vez, se detectó un efecto significativo de la interacción entre el tratamiento nutricional y el sexo de la cría gestada para el PC de las ovejas gestantes ( $p = 0,04$ ) de forma tal que las diferencias en el peso corporal promedio entre ovejas de los grupos AOF ( $45,90 \pm 0,54$  kg) y BOF ( $41,69 \pm 0,45$  kg) gestando hembras fueron mayores (9%;  $p < 0,0001$ ) que las detectadas entre ovejas de los grupos AOF ( $44,52 \pm 0,52$  kg) y BOF ( $42,75 \pm 0,59$  kg) gestando machos (4%;  $p = 0,03$ ) (Ithurralde et al., 2019).

### 5.2.2 Segunda etapa: Confinamiento y engorde de los corderos

A los 3 meses de edad 33 corderos (AOF: 8 machos y 8 hembras; BOF: 10 hembras y 7 machos) fueron destetados y trasladados a la Estación de Pruebas (Facultad de Agronomía, Montevideo), confinados en corrales individuales de 155 cm de largo x 65 cm de ancho y alimentados *ad libitum* con una mezcla de fardos de alfalfa de buena calidad y alimento concentrado (ración comercial RINDE® para corderos: 16% proteínas; 2% extracto etéreo, 13% humedad, 19% fibra cruda, 9% minerales totales). El alimento se asignó considerando un período de adaptación inicial durante el cual la relación fardo/concentrado se ajustó cada 3 días desde 80% hasta 20% de fardo, para luego pasar a una asignación total de alimento equivalente al 6% del PC (relación fardo concentrado de 20:80), ajustando la cantidad total ofertada cada 15 días considerando los PC y la tasa de ganancia promedio individual de cada cordero. El agua se ofreció *ad libitum* y el alimento se repartió en mitades iguales de fardo y concentrado en la mañana y en la tarde. Los datos referidos a los pesos corporales y variables de desempeño productivo de los corderos fueron previamente publicados (Ithurralde et al., 2019). Brevemente, el PC de los corderos analizado como medidas repetidas a lo largo de todo el experimento

(desde el nacimiento a la faena) fue afectado por el tratamiento ( $p = 0,05$ ) y por la interacción entre el tratamiento y el sexo ( $p = 0,01$ ). El promedio de peso de los corderos de AOF ( $25,93 \pm 0,86$  kg) fue mayor que el de los de BOF ( $24,07 \pm 0,85$  kg). A su vez, los corderos machos de AOF ( $27,73 \pm 1,10$  kg) fueron más pesados que los de BOF ( $23,53 \pm 1,14$  kg), en tanto que las medias de peso de las corderas hembras de AOF ( $24,12 \pm 1,10$  kg) y BOF ( $24,62 \pm 1,00$  kg) no fueron diferentes.

### 5.2.3 Faena y toma de muestras

A los 200 días de edad, los corderos se faenaron en la Unidad de Faena Móvil del Instituto Nacional de Carnes (INAC), ubicada en el Instituto de Producción Animal, Facultad de Veterinaria, Libertad. Las carcasas fueron enfriadas convencionalmente a  $4^{\circ}\text{C}$  por 24 horas y se procedió luego a la disección y registro del peso de los siguientes músculos de las medias canales izquierdas: *Semitendinosus*, *Gluteobiceps*, *Semimembranosus*, *Supraspinatus*, *Longissimus lumborum*, y *Psoas major*. Tras la disección y el pesaje de los músculos se procedió a envasarlos individualmente al vacío y almacenarlos a  $-20^{\circ}\text{C}$  hasta las determinaciones de calidad de la carne. Los datos referidos al efecto del tratamiento nutricional y el sexo sobre los pesos musculares han sido previamente publicados (Ithurralde et al., 2019). Brevemente, el tratamiento nutricional aplicado a las ovejas gestantes redujo los pesos de los músculos *Semitendinosus* y *Gluteobiceps* ( $p = 0,02$ ), en tanto que tendió a reducir el peso del *Supraspinatus* ( $p = 0,08$ ). Además, se detectó una interacción entre el sexo y el tratamiento para los pesos de los músculos *Semitendinosus*, *Gluteobiceps* y *Supraspinatus* ( $p = 0,02$ ). En todos los músculos mencionados, los pesos fueron mayores en los machos de AOF que en los BOF pero no se observó diferencias entre tratamientos en los pesos de los músculos de las hembras (Ithurralde et al., 2019).

### 5.2.4 Determinación de parámetros de calidad de la carne

La determinación de los distintos parámetros de la calidad instrumental de la carne se realizó en el Laboratorio de Calidad de Carne de la estación Experimental "Dr. Mario A. Cassinoni". Las muestras fueron retiradas del envasado al vacío, pesadas en fresco, y luego cocinadas en un Baño María termostático a una temperatura de  $75^{\circ}\text{C}$ , hasta alcanzar una temperatura interna de  $70^{\circ}\text{C}$ . Posteriormente las muestras fueron pesadas, y el cociente entre la diferencia de ambos pesos, dividido el peso antes de la cocción se utilizó para calcular las pérdidas por cocción (PPC). Para las determinaciones de terneza instrumental se utilizó la fuerza de corte con la cizalla de Warner-Bratzler adaptada a un texturómetro Instron serie 3342®. De cada muestra de carne cocida se obtuvieron 6 submuestras (núcleos cilíndricos de 1,27 cm de diámetro) con sacabocados paralelamente a la dirección de las fibras musculares. Los núcleos cilíndricos fueron colocados perpendicularmente a la cuchilla del equipo. Se obtuvo una única medición de la fuerza de corte máxima para cada núcleo expresada en kilogramos. La fuerza de corte máxima se registró para cada núcleo y se promedió para obtener un único valor de fuerza de corte para cada filete. La longitud del sarcómero (LS) se determinó histológicamente. Las muestras de músculo de 5 mm de ancho por 5 mm de largo se fijaron por inmersión en glutaraldehído al 2,5%. Se utilizó un sistema de análisis de imagen (Infinity analyse®, Toronto, Canadá) para medir la longitud del sarcómero contando el número de bandas "A" a lo largo de una distancia arbitraria (70-140  $\mu\text{m}$ ) en cada una de 30 miofibrillas dentro de cada muestra. Por lo tanto, la longitud del

sarcómero se calculó dividiendo la distancia medida entre el número de bandas "A" incluidas en el segmento medido.

#### 5.6 Análisis estadísticos

Los datos se analizaron en un diseño de bloques al azar con tres repeticiones y dos tratamientos (AOF vs. BOF) y dos sexos (hembra y macho) utilizando modelos mixtos (procedimiento MIXED, del paquete estadístico SAS). Los modelos incluyeron el tratamiento, el sexo y su interacción como factores principales así como el bloque y la interacción tratamiento por bloque como efectos aleatorios.

La separación de medias se realizó a través del test de Tukey. Se consideró que el efecto es significativo cuando  $p \leq 0,05$  y se consideró tendencia estadística cuando  $0,05 < p \leq 0,10$ . Los datos se expresaron como medias ajustadas  $\pm$  e.e.m.

## 6. RESULTADOS

### 6.1 Efectos sobre la longitud del sarcómero, fuerza de corte Warner-Bratzler y pérdidas por cocción en el músculo *Gluteobiceps*

En el cuadro 4 se muestran los valores de p para los efectos fijos: tratamiento, sexo y su interacción para las variables longitud del sarcómero (LS), fuerza de corte Warner-Bratzler (WB) y pérdidas por cocción (PPC) en el músculo *Gluteobiceps* (GB). No se detectó efecto del tratamiento nutricional de las madres para las variables LS, ni PPC, pero se encontró una tendencia ( $p = 0,10$ ) a que las crías de las ovejas AOF presentaran mayor WB que las de BOF (Cuadro 5). La WB también fue afectada por el sexo de la cría independientemente del tratamiento nutricional ( $p = 0,0011$ ); la carne de las corderas hembras resultó menos tierna que la de los machos (Cuadro 6).

**Cuadro 4.** Valores de p para los efectos de tratamiento, sexo y su interacción para las variables longitud del sarcómero (LS), fuerza de corte Warner-Bratzler (WB) y pérdidas por cocción (PPC) en el músculo *Gluteobiceps*.

Variable	Trat	Sexo	Trat*Sexo
LS	0,25	0,19	0,02
WB	0,10	0,0011	0,76
PPC	0,52	0,80	0,15

Trat: Tratamiento

**Cuadro 5.** Fuerza de corte (WB), pérdidas por cocción (PPC) y longitudes del sarcómero (LS) (medias  $\pm$  error estándar de la media) en el músculo *Gluteobiceps* de crías hijas de ovejas de los grupos Alta oferta de forraje (AOF) y Baja oferta de forraje (BOF).

	WB (kg)	PPC (%)	LS ( $\mu$ m)
AOF	4,71 $\pm$ 0,28x	22,05 $\pm$ 1,02	1,63 $\pm$ 0,08
BOF	4,03 $\pm$ 0,28y	21,28 $\pm$ 1,01	1,76 $\pm$ 0,07

Valores diferentes dentro de columna indican tendencia estadística ( $p = 0,10$ ).

**Cuadro 6.** Fuerza de corte (WB), pérdidas por cocción (PPC) y longitudes del sarcómero (LS) (medias  $\pm$  error estándar de la media) en el músculo *Gluteobiceps* de corderos machos y hembras.

	WB (kg)	PPC (%)	LS ( $\mu$ m)
Machos	3,63 $\pm$ 0,29 <sup>b</sup>	22,52 $\pm$ 1,05	1,77 $\pm$ 0,08
Hembras	5,12 $\pm$ 0,27 <sup>a</sup>	22,83 $\pm$ 0,99	1,62 $\pm$ 0,07

Literales diferentes dentro de columna indican diferencias estadísticamente significativas ( $p = 0,0011$ ).

Por otra parte, LS fue la única variable afectada por la interacción tratamiento y sexo ( $p = 0,02$ ). En efecto, los machos de BOF tuvieron sarcómeros más largos que los de AOF ( $p = 0,02$ ), pero no se detectó diferencias de tratamiento nutricional entre las corderas hembras ( $p = 0,37$ ) (Cuadro 7).

**Cuadro 7.** Fuerza de corte (WB), pérdidas por cocción (PPC) y longitudes del sarcómero (LS) (medias  $\pm$  error estándar de la media) en el músculo *Gluteobiceps* de corderos machos y hembras hijos de ovejas de los grupos Alta oferta de forraje y Baja oferta de forraje.

	AOF		BOF	
	Machos	Hembras	Machos	Hembras
LS	1,57 $\pm$ 0,10 <sup>b</sup>	1,69 $\pm$ 0,11 <sup>a</sup>	1,96 $\pm$ 0,11 <sup>a</sup>	1,55 $\pm$ 0,09 <sup>a</sup>
WB	4,03 $\pm$ 0,40	5,40 $\pm$ 0,40	3,23 $\pm$ 0,43	4,84 $\pm$ 0,37
PPC	21,05 $\pm$ 1,31	23,05 $\pm$ 1,32	21,99 $\pm$ 1,38	20,60 $\pm$ 1,20

Literales diferentes dentro de la misma variable y sexo indican diferencias estadísticamente significativas ( $p = 0,02$ )

### 6.2 Efectos sobre la longitud del sarcómero, fuerza de corte Warner-Bratzler y pérdidas por cocción en el músculo *Supraspinatus*

En el cuadro 8 se muestran los valores de  $p$  para los efectos fijos: tratamiento, sexo y su interacción para las variables longitud del sarcómero, fuerza de corte Warner-Bratzler y pérdidas por cocción en el músculo *Supraspinatus* (SS).

**Cuadro 8.** Valores de  $p$  para los efectos de tratamiento, sexo y su interacción para las variables longitud del sarcómero (LS), fuerza de corte Warner-Bratzler (WB) y pérdidas por cocción (PPC) en el músculo *Supraspinatus*.

Variable	Trat	Sexo	Trat*Sexo
LS	0,69	0,73	0,67
WB	0,26	0,02	0,85
PPC	0,75	0,62	0,13

Trat: Tratamiento

En el músculo SS no se detectó efecto del tratamiento nutricional de las madres en ninguna de las variables estudiadas. Las medias y errores estándar se presentan en el Cuadro 9. En este músculo, el sexo de la cría solo afectó la WB; las corderas hembras presentaron carne más tierna que los machos (Cuadro 10;  $p = 0,02$ ), independientemente del tratamiento nutricional. En este músculo no se detectó efecto de la interacción tratamiento y sexo para ninguna de las variables estudiadas. Las medias y errores estándar se presentan en el Cuadro 11.

**Cuadro 9.** Fuerza de corte (WB), pérdidas por cocción (PPC) y longitudes del sarcómero (LS) (medias  $\pm$  error estándar de la media) en el músculo *Supraspinatus* de crías hijas de ovejas de los grupos Alta oferta de forraje y Baja oferta de forraje.

	WB (kg)	PPC (%)	LS ( $\mu$ m)
AOF	3,00 $\pm$ 0,17	33,43 $\pm$ 1,09	1,64 $\pm$ 0,07
BOF	3,27 $\pm$ 0,17	33,86 $\pm$ 1,02	1,61 $\pm$ 0,07

**Cuadro 10.** Fuerza de corte (WB), pérdidas por cocción (PPC) y longitudes del sarcómero (LS) (medias  $\pm$  error estándar de la media) en el músculo *Supraspinatus* de corderos machos y hembras.

	WB (kg)	PPC (%)	LS ( $\mu$ m)
Machos	3,44 $\pm$ 0,17 <sup>a</sup>	33,98 $\pm$ 1,06 <sup>a</sup>	1,64 $\pm$ 0,07 <sup>a</sup>
Hembras	2,83 $\pm$ 0,16 <sup>b</sup>	33,31 $\pm$ 1,06 <sup>a</sup>	1,61 $\pm$ 0,07 <sup>a</sup>

Dentro de una misma columna aquellas medias no acompañadas por literales iguales fueron diferentes (a vs. b;  $p \leq 0,05$ ).

**Cuadro 11.** Fuerza de corte (WB), pérdidas por cocción (PPC) y longitudes del sarcómero (LS) (medias  $\pm$  error estándar de la media) en el músculo *Supraspinatus* de corderos machos y hembras hijos de ovejas de los grupos Alta oferta de forraje y Baja oferta de forraje.

	AOF		BOF	
	Machos	Hembras	Machos	Hembras
LS	1,68 $\pm$ 0,10	1,61 $\pm$ 0,10	1,60 $\pm$ 0,10	1,61 $\pm$ 0,08
WB	3,33 $\pm$ 0,24	2,68 $\pm$ 0,24	3,55 $\pm$ 0,25	2,99 $\pm$ 0,21
PPC	32,71 $\pm$ 1,37	34,16 $\pm$ 1,56	35,26 $\pm$ 1,45	32,47 $\pm$ 1,24

### 6.3 Efectos sobre la longitud del sarcómero, fuerza de corte Warner-Bratzler y pérdidas por cocción en el músculo *Semitendinosus*

En el cuadro 12 se muestran los valores de p para los efectos fijos: tratamiento, sexo y su interacción para las variables longitud del sarcómero, fuerza de corte Warner-Bratzler y pérdidas por cocción en el músculo *Semitendinosus*.

**Cuadro 12.** Valores de p para los efectos tratamiento, sexo y su interacción para las variables longitud del sarcómero (LS), fuerza de corte Warner-Bratzler (WB) y pérdidas por cocción (PPC) en el músculo *Semitendinosus*.

Variable	Trat	Sexo	Trat*Sexo
LS	0,34	0,56	0,72
WB	0,45	0,87	0,02
PPC	0,56	0,70	0,01

Trat: Tratamiento

El tratamiento nutricional y el sexo de la cría no afectaron ninguna de las variables estudiadas en el músculo. En los cuadros 13 y 14 se presentan las medias y errores estándar de las tres variables por tratamiento nutricional y por sexo de la cría, respectivamente. No obstante, se encontró efecto de la interacción entre el tratamiento y el sexo para las variables WB ( $p = 0,02$ ) y PPC ( $p = 0,01$ ). El tratamiento nutricional produjo carne más tierna en el músculo ST de corderas hembras ( $p = 0,02$ ), no detectándose diferencias entre machos de ambos tratamientos ( $p = 0,25$ ) (Cuadro 15). Por otro lado, la subnutrición gestacional produjo efecto sobre las PPC de la carne de los corderos machos ( $p = 0,02$ ), mientras que entre la carne proveniente de hembras de ambos tratamientos se observó una tendencia ( $p = 0,09$ ) (Cuadro 15).

**Cuadro 13.** Fuerza de corte (WB), pérdidas por cocción (PPC) y longitudes del sarcómero (LS) (medias  $\pm$  error estándar de la media) en el músculo *Semitendinosus* de corderos hijos de ovejas de los grupos Alta oferta de forraje y Baja oferta de forraje.

	WB (kg)	PPC (%)	LS ( $\mu\text{m}$ )
AOF	3,45 $\pm$ 0,15	26,48 $\pm$ 1,03	2,10 $\pm$ 0,07
BOF	3,35 $\pm$ 0,15	27,02 $\pm$ 1,02	2,20 $\pm$ 0,07

**Cuadro 14.** Fuerza de corte (WB), pérdidas por cocción (PPC) y longitudes del sarcómero (LS) (medias  $\pm$  error estándar de la media) en el músculo *Semitendinosus* de corderos machos y hembras.

	WB (kg)	PPC (%)	LS ( $\mu\text{m}$ )
Machos	3,41 $\pm$ 0,16	26,93 $\pm$ 1,05	2,12 $\pm$ 0,08
Hembras	3,39 $\pm$ 0,15	26,57 $\pm$ 1,01	2,18 $\pm$ 0,07

**Cuadro 15.** Fuerza de corte (WB), pérdidas por cocción (PPC) y longitudes del sarcómero (LS) (medias  $\pm$  error estándar de la media) en el músculo *Semitendinosus* de corderos machos y hembras hijos de ovejas de los grupos Alta oferta de forraje y Baja oferta de forraje.

	AOF		BOF	
	Machos	Hembras	Machos	Hembras
LS	2,09 $\pm$ 0,10	2,12 $\pm$ 0,10	2,15 $\pm$ 0,11	2,25 $\pm$ 0,09
WB	3,30 $\pm$ 0,18 <sup>a</sup>	3,60 $\pm$ 0,18 <sup>a</sup>	3,52 $\pm$ 0,19 <sup>a</sup>	3,18 $\pm$ 0,17 <sup>b</sup>
PPC	25,30 $\pm$ 1,22 <sup>b</sup>	27,67 $\pm$ 1,23 <sup>x</sup>	28,56 $\pm$ 1,27 <sup>a</sup>	25,47 $\pm$ 1,14 <sup>y</sup>

Literales diferentes dentro de una misma variable y sexo indican diferencia estadísticamente significativa (a vs b,  $p < 0,05$ ) o tendencia estadística (x vs y,  $p < 0,1$ ).

#### 6.4 Efectos sobre la longitud del sarcómero, fuerza de corte Warner-Bratzler y pérdidas por cocción en el músculo *Longissimus lumborum*

En el cuadro 16 se muestran los valores de p para los efectos fijos: tratamiento, sexo y su interacción para las variables longitud del sarcómero, fuerza de corte Warner-Bratzler y pérdidas por cocción en el músculo *Longissimus lumborum*.

**Cuadro 16.** Valores de p para los efectos tratamiento, sexo y su interacción para las variables longitud del sarcómero (LS), fuerza de corte Warner-Bratzler (WB) y pérdidas por cocción (PPC) en el músculo *Longissimus lumborum*.

Variable	Trat	Sexo	Trat*Sexo
LS	0,89	0,18	0,19
WB	0,25	0,17	0,80
PPC	0,50	0,58	0,10

Trat: Tratamiento

Ni el tratamiento nutricional o el sexo de la cría afectaron las variables estudiadas en el músculo LL. Las medias y errores estándares se presentan en los Cuadros 17 y 18. Por otra parte, las crías hembra de AOF tendieron ( $p = 0,07$ ) a presentar mayores PPC que las de BOF, mientras que no se encontraron efectos del tratamiento en los corderos machos ( $p = 0,55$ ) (Cuadro 19).

**Cuadro 17.** Fuerza de corte (WB), pérdidas por cocción (PPC) y longitudes del sarcómero (LS) (medias  $\pm$  error estándar de la media) en el músculo *Longissimus lumborum* de corderos hijos de ovejas de los grupos Alta oferta de forraje y Baja oferta de forraje.

	WB (kg)	PPC (%)	LS ( $\mu$ m)
AOF	5,85 $\pm$ 0,64	21,90 $\pm$ 0,88	1,65 $\pm$ 0,06
BOF	4,70 $\pm$ 0,63	20,90 $\pm$ 0,85	1,64 $\pm$ 0,06

**Cuadro 18.** Fuerza de corte (WB), pérdidas por cocción (PPC) y longitudes del sarcómero (LS) (medias  $\pm$  error estándar de la media) en el músculo *Longissimus lumborum* de corderos machos y hembras.

	WB (kg)	PPC (%)	LS ( $\mu$ m)
Machos	4,83 $\pm$ 0,62	21,74 $\pm$ 0,90	1,69 $\pm$ 0,06
Hembras	5,72 $\pm$ 0,60	21,06 $\pm$ 0,82	1,60 $\pm$ 0,05

**Cuadro 19.** Fuerza de corte (WB), pérdidas por cocción (PPC) y longitudes del sarcómero (LS) (medias  $\pm$  error estándar de la media) en el músculo *Longissimus lumborum* de corderos machos y hembras hijos de ovejas de los grupos Alta oferta de forraje y Baja oferta de forraje.

	AOF		BOF	
	Machos	Hembras	Machos	Hembras
LS	1,75 $\pm$ 0,08	1,56 $\pm$ 0,08	1,64 $\pm$ 0,08	1,64 $\pm$ 0,08
WB	5,49 $\pm$ 0,80	6,21 $\pm$ 0,76	4,18 $\pm$ 0,78	5,22 $\pm$ 0,73
PPC	21,19 $\pm$ 1,28	22,60 $\pm$ 1,20 <sup>x</sup>	22,29 $\pm$ 1,28	19,51 $\pm$ 1,13 <sup>y</sup>

Literales diferentes dentro de una misma fila y sexo indican tendencia estadística ( $p = 0,10$ ).

### 6.5 Efectos sobre la longitud del sarcómero, fuerza de corte Warner-Bratzler y pérdidas por cocción en el músculo *Psoas major*

En el cuadro 20 se muestran los valores de  $p$  para los efectos fijos: tratamiento, sexo y su interacción para las variables longitud del sarcómero, fuerza de corte Warner-Bratzler y pérdidas por cocción en el músculo *Psoas major*.

**Cuadro 20.**  $p$  valores para los efectos de tratamiento, sexo y su interacción para las variables longitud del sarcómero (LS), fuerza de corte Warner-Bratzler (WB) y pérdidas por cocción (PPC) en el músculo *Psoas major*.

Variable	Trat	Sexo	Trat*Sexo
LS	0,67	0,16	0,80
WB	0,67	0,89	0,85
PPC	0,95	0,54	0,93

Trat: Tratamiento

En el músculo PS no se detectó efecto de ninguno de los factores estudiados en ninguna de las tres variables. Las medias y errores estándar se presentan en los Cuadros 21 (efecto del tratamiento), 22 (efecto del sexo de la cría) y 23 (efecto de la interacción tratamiento y sexo)

**Cuadro 21.** Fuerza de corte (WB), pérdidas por cocción (PPC) y longitudes del sarcómero (LS) (medias  $\pm$  error estándar de la media) en el músculo *Psoas major* de corderos hijos de ovejas de los grupos Alta oferta de forraje y Baja oferta de forraje.

	WB (kg)	PPC (%)	LS ( $\mu$ m)
AOF	2,67 $\pm$ 0,19	24,59 $\pm$ 2,98	2,66 $\pm$ 0,12
BOF	2,75 $\pm$ 0,18	24,30 $\pm$ 2,94	2,74 $\pm$ 0,12

**Cuadro 22.** Fuerza de corte (WB), pérdidas por cocción (PPC) y longitudes del sarcómero (LS) (medias  $\pm$  error estándar de la media) en el músculo *Psoas major* de corderos machos y hembras.

	WB (kg)	PPC (%)	LS ( $\mu$ m)
Machos	2,73 $\pm$ 0,19	23,51 $\pm$ 2,66	2,58 $\pm$ 0,12
Hembras	2,70 $\pm$ 0,18	25,38 $\pm$ 2,50	2,82 $\pm$ 0,11

**Cuadro 23.** Fuerza de corte (WB), pérdidas por cocción (PPC) y longitudes del sarcómero (LS) (medias  $\pm$  error estándar de la media) en el músculo *Psoas major* de corderos machos y hembras hijos de ovejas de los grupos Alta oferta de forraje y Baja oferta de forraje.

	AOF		BOF	
	Machos	Hembras	Machos	Hembras
LS	2,52 $\pm$ 0,17	2,80 $\pm$ 0,16	2,64 $\pm$ 0,17	2,84 $\pm$ 0,15
WB	2,70 $\pm$ 0,22	2,65 $\pm$ 0,22	2,75 $\pm$ 0,22	2,76 $\pm$ 0,21
PPC	23,80 $\pm$ 3,81	25,38 $\pm$ 3,62	23,22 $\pm$ 3,72	25,37 $\pm$ 3,44

## 7. DISCUSIÓN

### 7.1 Efecto de una menor oferta de forraje de campo natural gestacional sobre las variables de calidad instrumental de la carne de los corderos

Los resultados de nuestro trabajo indican que en ovejas una subnutrición inducida por una menor oferta de forraje de campo natural entre los días 30 y 143 de gestación es capaz de afectar algunas de las variables de calidad instrumental de la carne, aunque estos efectos dependerían tanto del sexo de la cría como del músculo estudiado. Nuestros resultados en general sugieren que cuando evaluamos los efectos sobre la calidad de la carne de la progenie de ambos sexos de manera conjunta, el impacto de la subnutrición materna es escaso, existiendo solo una tendencia a que la carne del *Gluteobiceps* de los corderos de BOF sea más tierna. En general, podemos decir que la escasez de efectos de programación fetal sobre la calidad de la carne es consistente con varios reportes previos tanto en ovinos como en bovinos. En ovinos diversos trabajos indican que no existen efectos de programación fetal por subnutrición sobre la calidad de la carne (Tygesen et al., 2007; Sen et al., 2016; Piaggio et al., 2018; Luzardo et al., 2019). De acuerdo con Tygesen et al. (2007) una restricción del 60 % de los requerimientos de mantenimiento durante las últimas seis semanas de gestación no afecta la terneza medida como fuerza de corte, el índice de fragmentación miofibrilar, ni tampoco la cantidad de desmina no degradada, la actividad calpaínica o calpastatínica. Asimismo, Sen et al. (2016) reportaron que una restricción nutricional del 50% de los requerimientos entre los días 30 y 80 de gestación no afecta la fuerza de corte ni las pérdidas por cocción de la carne. A su vez, tanto Piaggio et al. (2018) como Luzardo et al. (2019) realizaron experimentos similares a nivel nacional, en los que se concentraron en inducir una restricción energética (70% y 60% de los requerimientos de EM, respectivamente) durante períodos muy similares de la gestación ovina (45-115 días y 48-105 días de gestación, respectivamente) y concluyeron que en general no existen efectos de programación fetal por subnutrición sobre la calidad de la carne de las crías.

Se podría pensar que la ausencia de efectos claros de programación fetal sobre las variables de calidad de carne puede atribuirse al carácter multifactorial que poseen los diferentes atributos de calidad de carne, los cuales no están afectados únicamente por las propiedades biológicas intrínsecas de los tejidos que componen la carne, sino también por una compleja interacción con otros factores extrínsecos o ambientales. Por ejemplo, atributos como la terneza, la capacidad de retención de agua o el color de la carne dependen de múltiples factores intrínsecos (composición fibrilar, contenido de enzimas proteolíticas, contenido y naturaleza de tejidos conjuntivos no musculares, pigmentos proteicos, etc.), así como también de otros factores extrínsecos al propio músculo que inciden sobre la transformación de éste en carne (volumen muscular, cobertura grasa, susceptibilidad al estrés, etc.) (Sañudo, 1992; Ouali et al., 2006; Pearce et al., 2011). En síntesis, los resultados de la presente tesis indican que una menor oferta de forraje de campo natural en ovejas gestantes entre los días 30 y 143 no afecta la fuerza de corte, las PPC ni la longitud del sarcómero cuando estas variables se evalúan de forma conjunta en animales de ambos sexos.

## 7.2 Efectos sexo dependientes de una menor oferta de forraje de campo natural gestacional sobre las variables de calidad instrumental de la carne

Sin embargo, en nuestro presente trabajo se observaron efectos sexo-dependientes de programación fetal (interacciones entre el tratamiento nutricional aplicado a la oveja gestante y el sexo de la cría en la que se evaluaron los efectos) para las tres variables estudiadas (longitud del sarcómero, fuerza de corte WB y PPC). Las tres variables estudiadas fueron afectadas significativamente por la subnutrición materna en diferentes músculos, dependiendo del sexo del cordero. Estos resultados son de gran relevancia ya que implican la existencia de efectos de programación fetal por subnutrición sobre la calidad de la carne de un modo sexo-dependiente. Además, nuestros resultados son, hasta donde sabemos, los primeros en demostrar que los efectos de la subnutrición materna sobre la calidad de la carne dependen del sexo de la cría. Como se comentó durante la revisión bibliográfica, los antecedentes evaluando posibles efectos sexo-dependientes de programación fetal sobre la calidad de la carne son realmente muy escasos (Mohrhauser et al., 2015; Sen et al., 2016; Piaggio et al., 2018) y hasta donde sabemos ninguno ha reportado efectos significativos para la interacción entre la subnutrición materna y el sexo de la progenie. Sin embargo, existían ciertos trabajos en los cuales se reportan efectos sexo-dependientes de programación fetal para variables de composición muscular vinculadas a la calidad del producto. Concretamente, en ovinos, Daniel et al. (2007) demostraron que la subnutrición gestacional afecta de forma sexo-dependiente el peso y el contenido lipídico de algunos músculos de la canal. Asimismo, Ithurralde et al. (2019) recientemente demostraron que la subnutrición gestacional afecta el crecimiento del cordero, la calidad de la canal y el rendimiento carnicero de modo sexo-dependiente. Por ende, podemos afirmar que una subnutrición gestacional en ovejas repercute de manera diferente en función del sexo de la progenie, no solo sobre el desarrollo y el crecimiento de sus crías, sino también sobre la calidad final de su carne.

En cuanto a los efectos concretos encontrados en la presente tesis, al parecer una menor oferta de forraje de campo natural gestacional podría repercutir en carnes más tiernas. Este efecto se manifestó de forma significativa para la fuerza de corte WB del músculo *Semitendinosus* entre las hembras de ambos tratamientos, al tiempo que también se detectó una tendencia estadística en el mismo sentido para la carne del *Gluteobiceps* de los corderos de ambos sexos. Este hallazgo acompaña además nuestro efecto detectado para la variable longitud del sarcómero en el músculo *Gluteobiceps* en el cual los corderos machos hijos de ovejas del grupo BOF presentaron sarcómeros significativamente más largos, lo cual, dada la conocida relación existente entre la longitud del sarcómero y la terneza de la carne (Ertbjerg y Puolanne, 2017) podría, al menos en parte, contribuir a explicar el hallazgo de carnes más tiernas en los animales de BOF. Por otra parte, cabe destacar que si bien la mayoría de los trabajos anteriormente mencionados en ovinos indican la ausencia de efectos de programación fetal sobre la terneza instrumental de la carne (Tygesen et al., 2007; Sen et al., 2016; Piaggio et al. 2018; Luzardo et al., 2019), existe un antecedente en el cual al igual que en nuestro trabajo se demuestra que una subnutrición gestacional puede asociarse con carnes más tiernas en ovinos (Krausgrill et al., 1999). La clave para comprender estos hallazgos probablemente se encuentre en analizar con detalle algunas características diferenciales en los diseños experimentales, que implican desigualdades tanto en el tipo como en la intensidad y el período de la subnutrición aplicada. Aparentemente aquellas

subnutriciones aplicadas principalmente durante la gestación tardía (Tygesen et al., 2007), aquellas subnutriciones exclusivamente energéticas (Piaggio et al., 2018; Luzardo et al., 2019), o aplicadas sobre períodos breves de la gestación (Sen et al., 2016) no producirían efectos claros sobre la terneza de la carne. Por lo contrario, cuando la subnutrición se profundiza durante un período crítico para el desarrollo muscular (restricción alimentaria diseñada para perder entre 25 y 35% de peso corporal desde la concepción hasta el día 70; Krausgrill et al., 1999) podrían aparecer efectos más claros de subnutrición intrauterina sobre la calidad de la carne. En ese sentido, podemos pensar que en nuestro caso, el momento y la extensión de la subnutrición pueden haber jugado un papel determinante para nuestros hallazgos, ya que en nuestro experimento las ovejas fueron subnutridas desde el día 30 al 143, habiéndose detectado diferencias significativas en los pesos corporales de las madres de ambos tratamientos desde el día 55 de gestación hasta el parto (Ithurralde et al., 2019). Esto indica que las ovejas del grupo BOF gestaron a sus fetos en un ambiente nutricional más restrictivo y con un balance nutricional más comprometido a lo largo de todo el tratamiento. Por otra parte, otro de los factores que posiblemente pueda haber incidido sobre nuestros resultados estaría vinculado con el tipo de restricción nutricional. Si bien nuestro experimento fue diseñado para inducir subnutrición a través del manejo de las diferentes ofertas de forraje de campo natural, las estimaciones del balance energético y proteico cubierto por las ofertas de forraje en ambos tratamientos nos indican que el tratamiento BOF indujo una restricción importante en el balance proteico, el cual nunca alcanzó los requerimientos e incluso en algunos periodos críticos de la gestación estuvo muy por debajo del 50% de lo necesario (Ithurralde et al., 2019).

De hecho en bovinos, el tipo de restricción nutricional parece incidir en los efectos detectados sobre la calidad de la carne de forma tal que los trabajos centrados en ejercer restricciones proteicas en diferentes períodos (Alvarenga et al., 2016; Webb et al., 2019; Maresca et al., 2020) de la gestación reportan en general mayores efectos sobre la calidad de la carne en relación a trabajos centrados en restricciones exclusivamente energéticas (Mohrhauser et al., 2015; Ramírez et al., 2020).

Los efectos encontrados en nuestro trabajo pueden haber estado vinculadas a los efectos ejercidos por la subnutrición sobre el desarrollo de los tejidos que componen la carne. Como ya fue planteado en la revisión bibliográfica, la miogénesis ovina es bifásica; la misma está definida por la formación de miotubos primarios que darán origen principalmente a fibras de contracción lenta y fibras fetales secundarias que maduran mayoritariamente a fibras de contracción rápida y que terminan de formarse hasta no más allá del día 85 de gestación (Ashmore et al., 1972; Picard et al., 2002). Por lo tanto, aquellas restricciones nutricionales previas a los 85 días de gestación darán como resultado un menor número de fibras en el músculo, mientras que restricciones posteriores al día 85 de gestación reducirán el tamaño de las fibras (Fahey et al., 2005). En ovinos, a su vez, la subnutrición entre el día 55 y 75 de gestación afecta la miogénesis, principalmente durante la formación de las fibras fetales secundarias, quienes son responsables de originar la mayor parte de las fibras musculares adultas, determinando el potencial productivo de la carne (Picard et al., 2002). Consistentemente, Zhu et al. (2004) demostraron que la subnutrición materna reduce el número de fibras secundarias en fetos de ovejas de 70 días. Recientemente, Ithurralde et al. (2020) encontraron que la subnutrición gestacional inducida por una menor oferta de campo natural desde 23 días previos a la

concepción afecta la hiperplasia muscular en diferentes músculos de fetos ovinos de 70 días, repercutiendo principalmente en un menor número de fibras fetales secundarias formadas. Dado que las fibras fetales secundarias se diferencian principalmente a fibras musculares adultas de contracción rápida y metabolismo glicolítico (Ashmore et al., 1972; Picard et al., 2002), podemos especular con que una subnutrición a partir del día 30 de gestación haya repercutido en una reducción en el número de fibras secundarias y por lo consiguiente en la cantidad de fibras rápidas glicolíticas presentes en los músculos de los corderos pesados. A su vez, una mayor cantidad de fibras rápidas y glicolíticas se ha vinculado con carne menos tierna tanto en ovinos (Solomon y Lynch 1988; Ithurralde et al., 2018) como en bovinos (Maltin et al. 1998). Por otra parte, los tipos de fibra más rápidos tienden a tener diámetros mayores (Rehfeldt et al., 2011; Ithurralde et al., 2015), por lo que también se ha asociado que los músculos que muestran mayores cantidades de fibras rápidas y glicolíticas presentan en general poblaciones fibrilares de mayores diámetros que repercuten negativamente en la calidad de la carne y particularmente en la ternura (Maltin et al. 2003).

De este modo, esta probable menor abundancia de fibras rápidas y glicolíticas en los corderos pesados subnutridos durante su vida intrauterina podría estar explicando, al menos en primera instancia, el hallazgo de carnes más tiernas en los animales hijos de ovejas del grupo BOF.

Por otra parte, la subnutrición durante la gestación también afecta el desarrollo de los tejidos no musculares que componen el músculo (Du et al., 2015). Los distintos procesos ontogénicos que originan los tejidos del músculo (miogénesis, adipogénesis y fibrogénesis) compiten entre sí ya que todos sus progenitores derivan del mesodermo (Du et al., 2015). Por ello, normalmente se acepta que durante el desarrollo fetal la subnutrición limita la miogénesis, favoreciendo así la adipogénesis y la fibrogénesis (Du et al., 2015). Por lo tanto, podríamos especular que si la adipogénesis se viera favorecida por la subnutrición gestacional, ya que el tejido adiposo repercute sobre la calidad de la carne (Wood et al., 2008), este posible mayor contenido graso muscular podría estar favoreciendo indirectamente la ternura de la carne de los animales del grupo BOF. Precisamente, algunos trabajos previos han sugerido que una subnutrición gestacional sería capaz de aumentar el contenido lipídico en algunos músculos de diferentes especies. Gondret et al. (2006) reportaron un mayor contenido de grasa muscular en el músculo *Semimembranosus* de lechones de bajo peso al nacer en comparación con lechones de alto peso al nacer. De forma similar, Bispham et al. (2013) indicaron que una reducción en la cantidad de alimentos consumidos por ovejas durante la primera mitad de la gestación resulta en una mayor deposición de grasa en el feto a término. A su vez, de acuerdo con Daniel et al. (2007) la restricción nutricional en ovejas gestantes afecta los diámetros de los adipocitos, que fueron más grandes en el tejido adiposo perirrenal de corderos hijos de ovejas restringidas durante los días 30 a 70 de gestación.

Por otra parte, el hallazgo de sarcómeros más largos en los animales de BOF también podría vincularse con alteraciones en los niveles relativos de desarrollo de los tejidos que componen la carne. Teniendo en cuenta nuestro supuesto que la restricción nutricional entre los días 30 y 143 de gestación provoca un mayor depósito de grasa en los músculos y la canal de la progeñe, podría ser posible que

los músculos de animales de ambos tratamientos presenten susceptibilidades diferentes al acortamiento por frío durante la transformación del músculo en carne. La longitud de los sarcómeros depende de la interacción entre el metabolismo muscular y los factores ambientales, principalmente la temperatura a la que es expuesto el músculo previo al rigor (Huff-Lonergan et al., 2010). Por lo tanto, podríamos especular que aquellos músculos con mayor contenido lipídico, tarden más tiempo en enfriarse y por ende sufrir menos el acortamiento por frío, presentando así sarcómeros más largos. De este modo, la presencia de un mayor contenido graso en las canales y músculos de los corderos de BOF podría contribuir a explicar, al menos en parte, el hallazgo de sarcómeros más largos en algunos músculos de estos animales.

Asimismo, la presencia de sarcómeros más largos en algunos músculos de corderos de BOF también podría estar vinculada de forma indirecta con nuestros hallazgos sobre las pérdidas por cocción. Para comprender esto, es necesario tener en cuenta el modo cómo pueden relacionarse las pérdidas por cocción con la capacidad de retención de agua y las pérdidas por goteo que experimenta la carne durante su evolución *postmortem*. Las pérdidas por cocción de la carne están relacionadas de forma positiva con el contenido de humedad que posee la pieza de carne a la hora de cocinarla (Okeudo y Moss 2005). Por lo tanto, aquellas piezas de carne que experimenten mayores pérdidas de agua durante la evolución *postmortem* previas a la cocción van a llegar al momento de la cocción con menores márgenes de pérdidas durante la cocción. Por esta razón es que se ha asociado negativamente a las pérdidas por cocción con las pérdidas por goteo durante la transformación de músculo a carne (Kim et al., 2013; Ablikim et al., 2016). A su vez, como se comentó durante la revisión bibliográfica, aquellos músculos con menores acortamientos de sarcómero durante la evolución *postmortem* poseen mejores capacidades para retener agua durante su transformación en carne (Ertbjerg y Puolanne 2017). Por lo tanto, en nuestro trabajo podríamos especular con el hecho que la carne de animales de BOF hubiese presentado mayor capacidad de retención de agua y que luego de la cocción, esta se haya traducido a mayores pérdidas por cocción. Por otra parte, como ya se comentó antes, nuestros resultados nos permiten especular que la subnutrición inducida por una menor oferta de campo natural desde el día 30 de gestación haya repercutido en una mayor proporción de fibras lentas y oxidativas, como resultado de un menor número de fibras fetales secundarias en la progenie. Estos posibles cambios fibrilares también podrían favorecer el hallazgo de mayores PPC en la carne de los animales de BOF ya que más fibras lentas y oxidativas se correlacionan con mayores capacidades de retención de agua pudiendo implicar mayores pérdidas por cocción (Ithurralde et al., 2018). Por último, como ya mencionamos anteriormente, la competencia existente entre los procesos ontogénicos que originan los tejidos del músculo, puede derivar en alteraciones en el desarrollo relativo de los tejidos que componen la carne (Du et al., 2015). Por ello, podríamos especular con que ante la restricción nutricional, en detrimento de la miogénesis se haya favorecido la fibrogénesis repercutiendo en músculos con mayores contenidos de colágeno. El aumento en el contenido de colágeno muscular es otro posible factor para explicar de cierta manera nuestro hallazgo de mayores pérdidas por cocción en la carne de los animales del grupo BOF ya que el contenido de colágeno se asocia positivamente con las PPC (Okeudo y Moss 2005). Una posibilidad es que el tratamiento hubiera repercutido en un aumento moderado del contenido de colágeno que no fuera suficiente para influir negativamente la terneza

de la carne, aunque si hubiera sido capaz de aumentar las pérdidas por cocción de la carne.

En síntesis, nuestros resultados nos permiten afirmar que una menor oferta de forraje de campo natural desde el 30 al 143 de gestación puede repercutir sobre la calidad del producto con carnes más tiernas, longitudes de sarcómeros mayores y mayores pérdidas por cocción, aunque estos efectos se manifestarían de un modo sexo-dependiente.

### 7.3 Efecto de una menor oferta de forraje de campo natural gestacional sobre las variables de calidad instrumental de la carne de modo músculo dependiente

Nuestros resultados también sugieren que los efectos de programación fetal por subnutrición sobre la calidad de la carne podrían depender del músculo involucrado. En ese sentido, nuestros resultados muestran que algunos músculos de la canal como el *Semitendinosus* podrían resultar más afectados si se los compara con otros como el *Supraspinatus* o el *Psoas major*, en los cuales no detectamos ningún efecto del tratamiento para las variables estudiadas.

Estos hallazgos son muy importantes dado que desde el punto de vista de la ciencia de la carne, no todos los músculos reciben el mismo valor comercial. Es así que en un trabajo realizado por Bianchi et al. (2006), el tipo de músculo afectó la valoración por el panel de consumidores; el músculo *Psoas major* fue valorado como el más tierno y el de mejor sabor, siendo el *Longissimus dorsi* y el *Semitendinosus* de registros intermedios y los músculos *Semimembranosus* y *Gluteobiceps* los más duros y de peor sabor. Por lo que podemos decir que existen diferencias en la calidad sensorial, y que éstas dependen del músculo y del corte involucrado. Estas diferencias se vinculan además con el valor económico que reciben los diferentes músculos o cortes cárnicos a la hora de su comercialización. Por lo tanto, es de interés contar con información acerca de cómo puede impactar la subnutrición gestacional sobre la calidad de diferentes músculos, que representen en parte la diversidad de los diferentes cortes de la canal ovina.

A pesar de que existen reportes que sugieren la existencia de diferencias intermusculares en los efectos de programación fetal sobre la calidad de la carne, los mismos son en general limitados a un número reducido de músculos y poca variabilidad entre ellos. Por esta razón podemos afirmar que nuestro trabajo genera un aporte original al tema en cuanto al número y variedad de músculos utilizados. Nuestros resultados son consistentes con lo publicado por Krausgrill et al. (1999), quienes reportaron que una restricción alimentaria diseñada para perder entre 25-35% de condición corporal desde la concepción hasta el día 70 de gestación en ovinos provoca carne más tierna en el músculo *Semimembranosus* pero no en el *Semitendinosus* de las crías. En bovinos, Alvarenga et al. (2016) reportaron que una restricción proteica gestacional produce carne más tierna solamente en el músculo *Semitendinosus* de la progenie mientras que en el *Longissimus* no se observaron efectos sobre la CRA ni la longitud de sarcómeros.

Las diferentes respuestas entre distintos músculos a los efectos de programación fetal podrían estar explicadas por varias razones. Por un lado, la subnutrición durante la gestación afecta la miogénesis temprana en función de la proporción de fibras primarias y secundarias que forman los músculos, siendo aquellos músculos que presentan más fibras secundarias los más afectados (Ward y Stickland, 1991;

Picard et al., 2002). Por esta razón es que normalmente se acepta que aquellos músculos con mayores proporciones de fibras lentas y oxidativas suelen ser menos sensibles a la programación fetal, ya que durante su desarrollo temprano presentan menos fibras fetales secundarias (Picard et al., 2002). De hecho, estos resultados son consistentes con nuestros presentes hallazgos, ya que en nuestro trabajo el músculo más afectado fue el *Semitendinosus*, un músculo ampliamente reconocido como rápido y glicolítico (Ithurralde et al., 2015), en tanto que músculos más lentos y oxidativos como el *Supraspinatus* o el *Psoas major* se mostraron más resistentes a los efectos del tratamiento. Por otro lado, las desigualdades en la respuesta al tratamiento entre músculos podrían también asociarse con diferencias intermusculares en la cronología del desarrollo (Rehfeldt et al., 2011). Recientemente se ha demostrado que tanto la actividad mitótica como la actividad de fusión mioblástica son diferentes entre distintos músculos de fetos ovinos de 70 días (Ithurralde et al., 2020) y que a la vez los efectos de las restricciones nutricionales durante la gestación sobre la actividad mitótica mioblástica varían según el músculo estudiado (Ithurralde et al., 2020). Por ende, en el presente trabajo, la etapa del desarrollo que estuviera atravesando cada músculo cuando la subnutrición resultó más o menos intensa pudo haber influido la presencia de efectos o no sobre las variables estudiadas. En síntesis, nuestros resultados sugieren que una restricción nutricional materna entre los días 30 y 143 de gestación ovina es capaz de afectar algunas variables de calidad de carne de forma diferencial dependiendo del músculo considerado.

## **8. CONCLUSIONES**

La subnutrición inducida por una menor oferta de campo natural entre los días 30 y 143 de gestación no afecta la fuerza de corte, las PPC ni la longitud del sarcómero cuando estas variables se evalúan de forma conjunta en animales de ambos sexos.

No obstante, nuestros resultados indican que una menor oferta de forraje de campo natural desde el día 30 al día 143 de gestación puede repercutir sobre la calidad del producto con carnes más tiernas, longitudes de sarcómeros mayores y mayores pérdidas por cocción, aunque estos efectos se manifestarían principalmente de un modo sexo y músculo-dependiente.

A pesar de que futuros estudios serían necesarios para comprender las causas de fondo que explican nuestros hallazgos, nuestros resultados contribuyen al conocimiento acerca de los efectos de la programación fetal por subnutrición sobre la calidad de la carne, destacando la importancia de considerar en ellos la influencia de factores como el sexo de la cría y el músculo evaluado.

## 9. BIBLIOGRAFÍA

1. Aaslyng MD, Bejerholm C, Ertbjerg P, Bertram HC, Andersen HJ (2003) Cooking loss and juiciness of pork in relation to raw meat quality and cooking procedure. *Food Quality and Preference* 14: 277-288.
2. Aberle ED, Forrest JC, Gerrard DE, Mills EW (2001) *The Principles of Meat Science*. 4<sup>a</sup>. ed. Dubuque, Kendall Hunt, 376 p.
3. Ablikimab B, Liub Y, Kerimb A, Shen P, Abdurerim P, Zhou GH (2015) Effects of breed, muscle type, and frozen storage on physico-chemical characteristics of lamb meat and its relationship with tenderness. *CyTA. Journal of Food* 14:109-116.
4. Abud MJ (2015) Efecto de la oferta de forraje de campo natural sobre el desarrollo fetal de corderos con especial énfasis en el desarrollo muscular. Tesis Maestría. Facultad de Agronomía, Udelar, 88 p.
5. Alvarenga TIRC, Copping KJ, Han X, Clayton EH, Meyer RJ, Rodgers RJ, McMillen IC, Perry VEA, Geesink G (2016) The influence of peri-conception and first trimester dietary restriction of protein in cattle on meat quality traits of entire male progeny. *Meat Science* 121: 141-147.
6. Ashmore CR, Robinson DW, Rattray P, Doerr L (1972) Biphasic development of muscle fibers in the fetal lamb. *Experimental Neurology* 37(2): 241-255.
7. Banchemo GE, Pérez-Clariget R, Bencini R, Lindsay DR, Milton JTB, Martin, GM (2006) Endocrine and metabolic factors involved in the effect of nutrition on the production of colostrum in female sheep. *Reproduction Nutrition Development* 46:447-460.
8. Barker DJ, Godfrey K, Gluckman P, Harding J, Owens J, Robinson J (1993) Fetal nutrition and cardiovascular disease in adult life. *The Lancet* 341: 938-941.
9. Bauman DE, Eisemann JH, Currie WB (1982) Hormonal effects on partitioning of nutrients for tissue growth: role of growth hormone and prolactin. *Federation Proceedings* 41:2538-2544.
10. Becker T (2000) Consumer perception of fresh meat quality: A framework for analysis. *British Food Journal* 102(3): 158-176.
11. Bejerholm C, Aaslyng MD (2004) The influence of cooking technique and core temperature on results of a sensory analysis of pork depending on the raw meat quality. *Food Quality and Preference* 15: 19-30.
12. Bendall JR (1951) The shortening of rabbit muscles during rigor mortis: Its relation to the breakdown of adenosine triphosphate and creatine phosphate and to muscle contraction. *Journal of Physiology* 114: 71-88.
13. Bendall JR, Swatland (1988) A review of the relationships of pH with physical aspects of pork quality. *Meat Science* 24: 85-126.
14. Bianchi G, Garibotto G, Nan F, Ballesteros F, Michelon R, Feed O, Franco J, Forichi S, Bentancur O (2006) Efecto de distintos músculos sobre la calidad instrumental de la carne en corderos pesados. *Revista Argentina Produccion Animal* 26: 225-230.
15. Bielli A, Pérez R, Pedrana G, Milton JTB, López A, Blackberry MA, Duncombe G, Rodriguez Martinez H, Marín GB (2002) Low maternal nutrition during pregnancy reduces the number of Sertoli cells in the newborn lamb. *Reproduction, Fertility and Development* 14: 333-337.

16. Bispham J, Gardner D, Gnanalingham M, Stephenson T, Symonds M, Budge H (2005) Maternal nutritional programming of fetal adipose tissue development: Differential effects on messenger ribonucleic acid abundance for uncoupling proteins and peroxisome proliferator-activated and prolactin receptors. *Endocrinology* 146: 3943-9.
17. Bielli (2010) La estructura del músculo. En: Bianchi G, Feed O. Introducción a la ciencia de la carne. Montevideo, Hemisferio Sur, p 51- 74.
18. Bonino J, Casaretto A (2012) Principales patologías en los actuales sistemas de producción ovina del Uruguay. Jornadas Uruguayas de Buiatría. Paysandú, Uruguay, pp 19.
19. Bouton PE, Harris PV, Shorthose WR (1972) The effects of ultimate pH on ovine muscle: Water-holding capacity. *Journal of Food Science* 37: 351-355.
20. Briskey EJ (1964) Etiological status and associated studies of pale, soft, exudative porcine musculature. *Advances in Food Research* 13:89-178.
21. Calkins K, Devaskar SU (2011) Fetal origins of adult disease. *Current Problems in Pediatric and Adolescent Health Care* 41: 158-76.
22. Carámbula, M (1991) Aspectos relevantes para la producción forrajera. INIA Serie Técnica N° 19, pp 45-46.
23. Daniel ZCTR, Brameld JM, Craigon J, Scollan ND, Buttery PJ (2007) Effect of maternal dietary restriction during pregnancy on lamb carcass characteristics and muscle fiber composition. *Journal of Animal Science* 85: 1565-1576.
24. Davey CL, Gilbert KV (1973) The effect of carcass posture on cold, heat and thaw shortening in lamb. *Journal of Food Technology* 8: 445-451.
25. Davey CL, Gilbert KV (1975) The tenderness of cooked and raw meat from young and old animals. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 26: 953-960.
26. Davey CL, Kuttel H, Gilbert KV (1967) Shortening as a factor in meat ageing. *Journal of Food Technology* 2: 53–56.
27. Du M, Wang B, Fu X, Yang Q, Zhu MJ (2015) Review: Fetal programming in meat production. *Meat Science* 109: 40-47.
28. Ertbjerg P, Puolanne E (2017) Muscle structure, sarcomere length and influences on meat quality: A review. *Meat science* 132: 139-152.
29. Fahey AJ, Brameld JM, Parr T, Buttery PJ (2005) The effect of maternal undernutrition before muscle differentiation on the muscle fiber development of the newborn lamb. *Journal of Animal Science* 83: 2564-2571.
30. Fennema OR (1985) Water and ice. En O.R. Fennema (Ed.), *Food chemistry*. New York, Marcel Dekker.
31. Fujii J, Otsu K, Zorzato F, Deleon S, Khanna VK, Weiler JE (1991) Identification of a mutation in porcine ryanodine receptor associated with malignant hyperthermia. *Science* 253: 448-451.
32. Geesink GH, Koohmaraie M (1999) Postmortem proteolysis and calpain/calpastatin activity in callipyge and normal lamb biceps femoris during extended postmortem storage. *Journal of Animal Science* 77: 1490-1501.
33. Gondret F, Lefaucheur L, Juin H, Louveau I, Lebreton B (2006) Low birth weight is associated with enlarged muscle fiber area and impaired meat tenderness of the longissimus muscle in pigs. *Journal of Animal Science* 84: 93-103.
34. Grigore D, Ojeda NB, Alexander BT (2008) Sex differences in the fetal programming of hypertension. *Gender Medicine* 5: 121-132.

35. Haydock KP, Shaw NH (1975) The comparative yield method for estimating dry matter yield of pastures. *Australian Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry* 5: 663-670.
36. Herring HK, Cassens RG, Briskey EJ (1965a) Sarcomere length of free and restrained bovine muscles at low temperatures as related to tenderness. *Journal of Science of Food and Agriculture* 16: 379-384.
37. Hertzman C, Olsson U, Tornberg E (1993) The influence of high-temperature, type of muscle and electrical-stimulation on the course of rigor, aging and tenderness of beef muscles. *Meat Science* 35: 119– 141.
38. Honikel KO (1998) Reference methods for the assessment of physical characteristics of meat. *Meat Science* 49: 447-457.
39. Honikel KO, Hamm R (1978) Influence of cooling and freezing of minced prerigor muscle on the breakdown of ATP and glycogen. *Meat Science* 2: 181-188.
40. Honikel K O, Kim CJ, Hamm R, Roncales P (1986) Sarcomere shortening of prerigor muscles and its influence on drip loss. *Meat Science* 16: 267-282.
41. Huff-Lonergan E, Lonergan SM (2005) Mechanisms of water-holding capacity of meat: The role of postmortem biochemical and structural changes. *Meat Science* 71: 194- 204.
42. Huff-Lonergan E, Mitsuhashi T, Beekman DD, Parrish FC, Olson DG, Robson RM (1996) Proteolysis of specific muscle structural proteins by mu-calpain at low pH and temperature is similar to degradation in postmortem bovine muscle. *Journal of Animal Science* 74: 993-1008.
43. Huff Lonergan E, Zhang W, Lonergan SM (2010) Biochemistry of postmortem muscle - Lessons on mechanisms of meat tenderization. *Meat Science* 86: 184-195.
44. Hughes JM, Oiseth SK, Purslow PP, Warner RD (2014) A structural approach to understanding the interactions between colour, water-holding capacity and tenderness. *Meat Science* 98: 520-532.
45. Ithurralde J, Bianchi G, Feed O, Nan F, Ballesteros F, Garibotto G, Bielli A (2018) Variation in instrumental meat quality among 15 muscles from 14-month-old sheep and its relationship with fibre typing. *Animal Production Science* 58(7): 1358-1365.
46. Ithurralde J, Bianchi G, Feed O, Nan F, Garibotto G, Bielli A (2015) Histochemical fiber types in 16 heavy-lamb skeletal muscles. *Small Ruminant Research*. 125: 88-92.
47. Ithurralde J, Genovese P, Abud MJ, López-Pérez Á, Pérez-Clariget R, Bielli A (2020) Maternal undernutrition affects secondary myogenesis in a muscle-dependent way across the major muscles of 70-day old ovine fetuses. *Small Ruminant Research* 191: 106-174.
48. Ithurralde J, Pérez-Clariget R, Corrales F, Fila D, López Pérez A, Marichal MDJ, Saadoun A, Bielli A (2019) Sex-dependent effects of maternal undernutrition on growth performance, carcass characteristics and meat quality of lambs. *Livestock Science* 221: 105-114.
49. Jeacocke RE (1984) The kinetics of rigor onset in beef muscle fibers. *Meat Science* 11: 237-251.

50. Kelly RW, Greeff JC, Macleod I (2006) Lifetime changes in wool production of Merino sheep following differential feeding in fetal and early life. *Australian Journal of Agricultural Research* 57: 867–876.
51. Kendall TL, Koochmaraie M, Arbona JR, Williams SE, Young LL (1993) Effect of pH and ionic strength on bovine m-calpain and calpastatin activity. *Journal of Animal Science* 71: 96–104.
52. Kim GD, Jung EY, Lim HJ, Yang HS, Joo ST, Jeong JY (2013) Influence of meat exudates on the quality characteristics of fresh and freeze-thawed pork. *Meat Science* 95: 323-329.
53. Koochmaraie M, Geesink GH (2006) Contribution of postmortem muscle biochemistry to the delivery of consistent meat quality with particular focus on the calpain system. *Meat Science* 74: 34-43.
54. Koochmaraie M, Shackelford SD, Wheeler TL (1996) Effects of a beta-adrenergic agonist (L-644,969) and male sex condition on muscle growth and meat quality of callipyge lambs. *Journal of Animal Science* 74: 70-79.
55. Krausgrill DI, Tulloh NM, Shorthose WR, Sharpe K (1999) Effects of weight loss in ewes in early pregnancy on muscles and meat quality of lambs. *Journal of Agricultural Science* 132: 103-116.
56. Lefaucheur L, Gerrard D (2000) Muscle fiber plasticity in farm mammals. *Journal of Animal Science* 77: 1-19.
57. Luzardo S, Souza G, Quintans G, Banchemo G (2019) Refeeding ewe's ad libitum after energy restriction during mid-pregnancy does not affect lamb feed conversion ratio, animal performance and meat quality. *Small Ruminant Research* 180: 57-62.
58. Locker RH (1985) Cold-induced toughness of meat. En: Pearson AM, Dutson TR. *Electrical stimulation. Advances in meat research*. Westport, AVI, V1, p 1-44.
59. Maltin C, Balcerzak D, Tilley R, Delday M (2003) Determinants of meat quality:tenderness. *The Proceedings of the Nutrition Society* 62: 337-347.
60. Maresca S, López Valiente S, Rodriguez AM, Testa LM, Long NM, Quintans GI, Pavan E (2019) The influence of protein restriction during mid- to late gestation on beef offspring growth, carcass characteristic and meat quality. *Meat Science* 153: 103-108.
61. Marsh BB (1954) Rigor mortis in beef. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 5: 70-75.
62. Marsh BB, Carse WA (1974) Meat tenderness and the sliding- filament hypothesis. *Journal Food Technology* 9: 129–139.
63. Marsh BT, Leet NG (1966) Studies in meat tenderness. III. The effects of cold shortening on tenderness. *Journal of Food Science* 31(3) 450-459.
64. Marsh BB, Thompson JF (1956) Thaw rigor and the delta state of muscle. *Biochimica et Biophysica Acta* 24: 427-428.
65. Marsh BB, Woodhams PR, Leet NG (1968) Studies in meat tenderness. 5. Effects on tenderness of carcass cooling and freezing before completion of rigor mortis. *Journal of Food Science* 33: 12-18.
66. Martens, H, Stabursvik, E, Martens, M, (1982) Texture and colour changes in meat during cooking related to thermal denaturation of muscle proteins. *Journal of Texture Studies* 13:291-309.

67. McCormick CM, Smythe JW, Sharma S, Meaney MJ (1995) Sex-specific effects of prenatal stress on hypothalamic-pituitary-adrenal responses to stress and brain glucocorticoid receptor density in adult rats. *Developmental Brain Research* 84: 55-61.
68. MGAP.DIEA (2019) Anuario Estadístico Agropecuario. Disponible en: <https://descargas.mgap.gub.uy/DIEA/Anuarios/Anuario2019/Anuario2019.pdf> Fecha de consulta: 18 de Agosto 2020.
69. MGAP.OPYPA (2016) Resultados de la Encuesta Ganadera Nacional. Disponible en: [http://www.mgap.gub.uy/sites/default/files/encuesta\\_ganadera\\_2016\\_22012019.pdf](http://www.mgap.gub.uy/sites/default/files/encuesta_ganadera_2016_22012019.pdf). Fecha de consulta: Noviembre 2019.
70. Miller MF, Carr MA, Ramsey CB, Crockett KL, Hoover LC (2001) Consumer thresholds for establishing the value of beef tenderness. *Journal of Animal Science* 79(12): 3062-3068.
71. Mohrhauser DA, Taylor AR, Gonda MG, Underwood KR, Pritchard RH, Wertz-Lutz AE, Blair AD (2015) The influence of maternal energy status during mid-gestation on beef offspring tenderness, muscle characteristics, and gene expression. *Meat Science* 110: 201-211.
72. Montossi F, De Barbieri I, Ciappesoni G, Ganzábal A, Banchemo G, Soares de Lima JM, Brito G, Luzardo S, San Julián R, Silveira C, Vázquez A (2011) Análisis y aportes del INIA para una ovinocultura más innovadora y competitiva. *El País Agropecuario*. Diciembre, p 30-33.
73. Moreno JM, Dalmau J (2001) Alteraciones en la nutrición fetal y efectos a largo plazo: ¿algo más que una hipótesis? *Acta Pediátrica Española* 10 (59): 50-58.
74. Nordby DJ, Field RA, Riley ML, Kercher CJ (1987) Effects of maternal undernutrition during early pregnancy on growth, muscle cellularity, fiber type and carcass composition in lambs. *Journal of Animal Science* 64: 1419-1427.
75. NRC-National Research Council (1985) Nutrient requirements of sheeps. Sixth Revised Edition. Washington, D.C., USA. 111p.
76. Offer G (1991) Modelling of the formation of pale, soft and exudative meat: Effects of chilling regime and rate and extent of glycolysis. *Meat Science* 30: 157-184.
77. Offer G, Cousins T (1992) The mechanism of drip production—formation of 2 compartments of extracellular-space in muscle postmortem. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 58: 107-116.
78. Offer G, Knight P (1988) The structural basis of water-holding in meat. Part 1: general principles and water uptake in processing. En: Lawrie RA. *Developments in Meat Science*. Elsevier Applied Science, New York. V4, p 61-171.
79. Okeudo NJ, Moss BW (2005) Interrelationships amongst carcass and meat quality characteristics of sheep. *Meat Science* 69: 1-8.
80. Ouali A, Herrera-Mendez C H, Coulis G, Becila S, Boudjellal A, Aubry L, Sentandreu M A (2006) Revisiting the conversion of muscle into meat and the underlying mechanisms. *Meat science* 74(1): 44-58.
81. Ouali A, Talmant A (1990) Calpains and calpastatin distribution in bovine, porcine and ovine skeletal muscles. *Meat Science* 28: 331–348.
82. Ovilo C, González-Bulnes A, Benítez R, Ayuso M, Barbero A, Pérez-Solana ML, Barragán C, Astiz S, Fernández A, López-Bote C (2014) Prenatal programming in an obese swine model: sex-related effects of maternal energy

- restriction on morphology, metabolism and hypothalamic gene expression. *British Journal of Nutrition* 111(4):735-46.
83. Pearce K L, Rosenvold K, Andersen H J, Hopkins D L (2011) Water distribution and mobility in meat during the conversion of muscle to meat and ageing and the impacts on fresh meat quality attributes. A review. *Meat Science* 89(2): 111-124.
  84. Piaggio L, Quintans G, San Julián R, Ferreira G, Ithurralde J, Fierro S, Pereira ASC, Baldi S, Banchero G (2018) Growth, meat and feed efficiency traits of lambs born to ewes submitted to energy restriction during mid-gestation. *Animal* 2: 256-264.
  85. Picard B, Lefaucheur L, Berri C, Duclos M (2002) Muscle fibre ontogenesis in farm animal species. *Reproduction Nutrition Development* 42(5): 415-431.
  86. Purslow PP (2005) Intramuscular connective tissue and its role in meat quality. *Meat Science* 70 (3):435-47.
  87. Rae MT, Kyle CE, Miller DW, Hammond AJ, Brooks AN, Rhind SM (2002) The effects of undernutrition, in utero, on reproductive function in adult male and female sheep. *Animal Reproduction Science* 72: 63-71.
  88. Ramírez M, Testa LM, López Valiente S, Latorre ME, Long NM, Rodríguez AM, Pavan E, Maresca S (2020) Maternal energy status during late gestation: Effects on growth performance, carcass characteristics and meat quality of steers progeny. *Meat Science* 164: 108095.
  89. Rehfeldt C, Te Pas MFW, Wimmers K, Brameld JM, Nissen PM, Berri C, Valente LMP, Power DM, Picard B, Stickland NC, Oksbjerg N (2011) Advances in research on the prenatal development of skeletal muscle in animals in relation to the quality of muscle-based food. Regulation of myogenesis and environmental impact. *Animal* 5: 703-717.
  90. Rhodes DN, Dransfield E (1974) Mechanical strength of raw beef from cold-shortened muscles. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 25: 1163-1164.
  91. Sañudo C (1992) La calidad organoléptica de la carne con especial referencia a la especie ovina: factores que la determinan, métodos de medida y causas de variación. Curso Internacional de Producción Ovina. SIA, Zaragoza.
  92. Sañudo C, Muela E (2010) Caracterización de la carne por medio del análisis sensorial: aspectos básicos. En: Bianchi G, Feed O. Introducción a la ciencia de la carne. Montevideo, Hemisferio Sur, p 215- 239.
  93. Savage AW, Warriss PD, Jolley PD (1990) The amount and composition of the proteins in drip from stored pig meat. *Meat Science* 27: 289-303.
  94. Sazili AQ, Parr T, Sensky PL, Jones SW, Bardsley RG, Buttery PJ (2005) The relationship between slow and fast myosin heavy chain content, calpastatin and meat tenderness in different ovine skeletal muscles. *Meat Science* 69: 17–25.
  95. Secretariado Uruguayo de la Lana (SUL). Boletín Exportaciones del Rubro Ovino. Período: Julio 2019 a Junio 2020. Disponible en: [https://www.sul.org.uy/descargas/be/Bolet%C3%ADn\\_Exportaciones\\_del\\_Rubro\\_Ovino\\_\(junio\\_2020\).pdf](https://www.sul.org.uy/descargas/be/Bolet%C3%ADn_Exportaciones_del_Rubro_Ovino_(junio_2020).pdf) Fecha de consulta: Junio 2020.
  96. Sen U, Sirin E, Ensoy U, Aksoy Y, Ulutas Z, Kuran M (2016) The effect of maternal nutrition level during mid-gestation on postnatal muscle fibre composition and meat quality in lambs. *Animal Production Science* 56: 834–843.

97. Shackelford SD, Wheeler TL, Koohmaraie M. (1999). Evaluation of slice shear force as an objective method of assessing beef longissimus tenderness. *J Animal Science* 77: 2693-2699.
98. Shanks BC, Wulf DM, Maddock RJ (2002) Technical note: the effect of freezing on Warner-Bratzler shear force values of beef longissimus steaks across several postmortem aging periods. *Journal of Animal Science* 80: 2122-2125.
99. Singh K, Dobbie PM, Simmons N J, Duganzich D, Bass JJ (1997) The effects of the calpain proteolytic system on meat tenderisation rates in different ovine skeletal muscles. 43<sup>o</sup> Proceedings International Congress of Meat Science and Technology, Hamilton, New Zealanda, p 612-613.
100. Straadt IK, Rasmussen M, Andersen HJ, Bertram HC (2007) Aging-induced changes in microstructure and water distribution in fresh and cooked pork in relation to water-holding capacity and cooking loss - a combined confocal laser scanning microscopy (CLSM) and low-field nuclear magnetic resonance relaxation study. *Meat Science* 75:687-695.
101. Solomon MB, Lynch GP (1988) Biochemical, histochemical and palatability characteristics of young ram lambs as affected by diet and electrical stimulation. *Journal of Animal Science* 66: 1955-1962.
102. Tornberg E (2005) Effects of heat on meat proteins - Implications on structure and quality of meat products. *Meat Science* 70:493-508.
103. Tygesen MP, Harrison AP, Therkildsen M (2007) The effect of maternal nutrient restriction during late gestation on musclet, bone and meat parameters in five month old lambs. *Livestock Science* 110: 230-241.
104. Underwood KR, Tong JF, Price PL, Roberts AJ, Grings EE, Hess BW, Means WJ, Du M (2010) Nutrition during mid to late gestation affects growth, adipose tissue deposition, and tenderness in cross-bred beef steers. *Meat Science* 86: 588-593.
105. Van der Sman RGM (2007) Moisture transport during cooking of meat: an analysis based on Flory-Rehner theory. *Meat Science* 76: 730-738.
106. Ward SS, Stickland NC (1992) Why are slow and fast muscles differentially affected during prenatal undernutrition? *Muscle Nerve*. 14: 259-267.
107. Warner R (2014) Measurement of meat quality j measurements of water-holding capacity and color: objective and subjective. En: Devine, C, Dikeman, M (Eds.). *Encyclopedia of Meat Sciences*. 2<sup>a</sup> ed. Oxford, Academic Press, p 164-171.
108. Warner RD (2017) The Eating Quality of Meat d IV Water-Holding Capacity and Juiciness. En: Toldra V. *Lawrie's Meat Science*, Duxford, Elsevier, p 419-459.
109. Warner RD, Ferguson DM, Cottrell JJ, Knee BW (2007) Acute stress induced by the pre-slaughter use of electric prodders causes tougher beef meat. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 47:782-788.
110. Warner RD, Kearney GA, Thompson JM, Polkinghorne R (2009) Rigor temperature influences objective and consumer quality traits of beef striploin. 55<sup>o</sup> Proceedings of the International Congress of Meat Science and Technology. Copenage, Dinamarca. Disponible en: [http://icomst-proceedings.helsinki.fi/papers/2009\\_07\\_50.pdf](http://icomst-proceedings.helsinki.fi/papers/2009_07_50.pdf) Fecha de consulta: 18 de Agosto 2020.

111. Webb WJ, Block JJ, Funston RN, Underwood KR, Legako JF, Harty AA, Salverson RR, Olson KC, Blair AD (2019) Influence of maternal protein restriction in primiparous heifers during mid-and/or late-gestation on meat quality and fatty acid profile of progeny. *Meat Science* 152: 31-37.
112. Wheeler TL, Koohmaraie M (1994) Prerigor and postrigor changes in tenderness of ovine longissimus muscle. *Journal of Animal Science* 72: 1232-1238.
113. Wheeler TL, Shackelford SD, Koohmaraie M. (2000) Variation in proteolysis, sarcomere length, collagen content, and tenderness among major pork muscles. *Journal of Animal Science* 78: 958–965.
114. Wilson SJ, McEwan JC, Sheard PW, Harris AJ (1992) Early stages of myogenesis in a large mammal: formation of successive generations of myotubes in sheep tibialis cranialis muscle. *Journal of Muscle Research Cell Motility* 5:534-50.
115. Winger RJ, Hagyard CJ (1994) Juiciness e its importance and some contributing factors. En: Pearson, AM, Dutson, TR (Eds.). *Advances in Meat Research, Quality Attributes and Their Measurement in Meat, Poultry and Fish Products*. New York, Chapman and Hall, V. 9.
116. Wood JD, Enser M, Fisher AV, Nute GR, Sheard PR, Richardson RI, Hughes SI, Whittington FM (2008) Review: Fat deposition, fatty acid composition and meat quality. *Meat Science* 78: 343-358.
117. Wright LI, Scanga JA, Belk KE, Engle TE, Tatum JD, Person RC (2005) Benchmarking value in the pork supply chain: Characterization of US pork in the retail marketplace. *Meat Science* 71:451-463.
118. Zhu MJ, Ford SP, Means WJ, Hess BW, Nathanielsz PW, Du M (2006) Maternal nutrient restriction affects properties of skeletal muscle in offspring. *Journal of Physiology* 575: 241-250.
119. Zhu MJ, Ford SP, Nathanielsz PW, Du M (2004) Effect of maternal nutrient restriction in sheep on the development of fetal skeletal muscle. *Biology of Reproduction* 71: 1968-1973.