

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA  
FACULTAD DE VETERINARIA**

**PROGRAMACIÓN FETAL EN EL DESARROLLO MUSCULAR DEL CORDERO:  
EFECTOS DE LA SUBNUTRICIÓN MATERNA Y DEL SEXO DE LA CRÍA**

**por**

**CORRALES HLINKA, María Florencia**

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

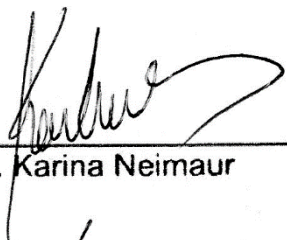
MODALIDAD: Ensayo experimental

**MONTEVIDEO  
URUGUAY  
2018**

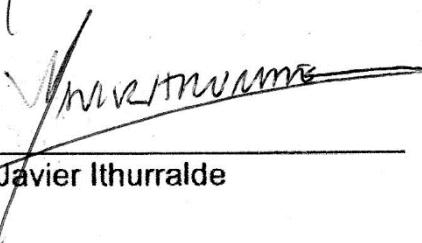
## PÁGINA DE APROBACIÓN

Tesis de grado aprobada por:

Presidente:

  
Dra. Karina Neimaur

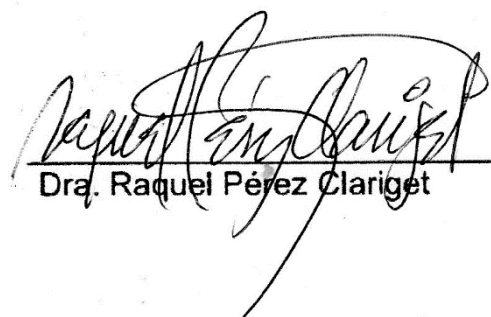
Segundo miembro:

  
Dr. Javier Ithurralde

Tercer miembro:

  
Dra. Analía Pérez Ruchel

Cuarto miembro:


  
Dra. Raquel Pérez Clariget

Quinto miembro:

  
Dr. Alejandro Bielli

Fecha de aprobación: 20/12/2018

Autor:

  
María Florencia Corrales Hlinka

## **AGRADECIMIENTOS**

En primer lugar, quiero agradecer a mi tutor Javier Ithurralde, por todo el tiempo, la paciencia y el apoyo brindados, a mis co-tutores Alejandro Bielli y muy especialmente a Raquel Pérez Clariget por tantos años de apoyo y cariño incondicional.

A la estación experimental Bernardo Rosengurtt (Facultad de Agronomía) y a su personal, por permitirme usar sus instalaciones y los animales. A Facultad de Veterinaria y a su cuerpo docente, por todos los años de aprendizaje, por el conocimiento y la formación aportados.

A mis amigas del alma Victoria y Camila, con ellas todos los años de camino recorrido se llenaron de recuerdos maravillosos. A mi querida amiga y compañera de carrera Belén López, por tantas horas de estudio y por tantos logros conseguidos juntas.

Finalmente me gustaría agradecer a toda mi familia, fundamentalmente a mi madre, el motor para que este sueño se haga realidad.

## TABLA DE CONTENIDO

<b>PÁGINA DE APROBACIÓN</b>	<b>2</b>
<b>AGRADECIMIENTOS</b>	<b>3</b>
<b>LISTA DE CUADROS Y FIGURAS</b>	<b>6</b>
<b>RESUMEN</b>	<b>8</b>
<b>SUMMARY</b>	<b>10</b>
<b>1. INTRODUCCIÓN</b>	<b>11</b>
<b>2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA</b>	<b>12</b>
2.1 Importancia del Rubro Ovino para la economía de Uruguay	12
2.2 Características del sistema productivo ovino en Uruguay	12
2.3 Requerimientos nutricionales de las ovejas gestantes	14
2.4 Programación Fetal	15
2.5 Efecto de la subnutrición materna gestacional sobre el peso al nacimiento	16
2.6 Efecto de la subnutrición materna gestacional sobre el desempeño productivo de corderos durante su engorde	17
2.7. Desarrollo de los principales tejidos que componen la carcasa y el efecto de la programación fetal	19
2.7.1 Desarrollo muscular (miogénesis) y el efecto de la programación fetal	19
2.7.2 Adipogénesis y el efecto de la programación fetal	22
2.7.3 Desarrollo óseo y programación fetal	23
2.8 Diferencias intermusculares en el desarrollo miogénico. Relevancia para la producción y la calidad de la carne y el efecto de la programación fetal	23
2.9 Calidad de la canal ovina, criterios objetivos para su medición y el efecto de la programación fetal	25
2.10 Manifestaciones de efectos deletéreos en la programación fetal según el sexo	26
<b>3. HIPÓTESIS</b>	<b>28</b>
<b>4. OBJETIVOS</b>	<b>29</b>
4.1 Objetivo general	29
4.2 Objetivos específicos	29
<b>5. MATERIALES Y MÉTODOS</b>	<b>30</b>
5.1 Localización	30
5.2 Animales, diseño experimental y tratamientos	30
5.2.1 Primera etapa: Tratamiento nutricional de las ovejas	30
5.2.2 Segunda etapa: Confinamiento y engorde de los corderos	32
5.3 Registros en las ovejas durante la gestación	32

5.4 Registros en los corderos durante la lactancia y el engorde	32
5.5 Registros en los corderos a la faena	33
5.6 Análisis estadísticos	33
<b>6. RESULTADOS</b>	<b>35</b>
6.1 Pesos y condiciones corporales de las madres	35
6.2 Condición corporal de las madres	37
6.3 Peso corporal de los corderos	38
6.3.1 Peso de los corderos a lo largo de todo el experimento	38
6.3.2 Peso de los corderos durante la lactación	39
6.3.3 Peso de los corderos durante el periodo de engorde	39
6.4 Tasa de ganancia diaria, consumo de alimento y eficiencia de conversión de los corderos durante el engorde	40
6.5 Peso y medidas de calidad objetiva de la canal	40
6.6 Pesos de músculos	42
<b>7. DISCUSIÓN</b>	<b>44</b>
<b>8. CONCLUSIONES</b>	<b>49</b>
<b>9. BIBLIOGRAFÍA</b>	<b>50</b>

## LISTA DE CUADROS Y FIGURAS

Cuadro 1. Requerimientos nutricionales diarios para ovejas de 60 Kg de peso corporal .....	14
Cuadro 2. Requerimientos nutricionales diarios para corderos desde el destete hasta la finalización .....	18
Cuadro 3. Ofertas de forraje en tratamientos de alta o baja oferta de forraje, según el mes y días de gestación .....	30
Cuadro 4. Composición química del forraje ofrecido .....	31
Cuadro 5. Disponibilidad de forraje, altura promedio, y estimación de los requerimientos cubiertos por los tratamientos .....	31
Cuadro 6. P valores para los factores principales tratamiento, fecha, sexo del cordero y sus respectivas interacciones, para las variables peso y condición corporal de las madres. ....	35
Cuadro 7. Pesos de las ovejas de los grupos AOF y BOF gestando machos y hembras a lo largo del tratamiento. ....	35
Cuadro 8. Pesos de las ovejas de los grupos AOF y BOF gestando ambos sexos pooleados a lo largo del tratamiento.....	36
Cuadro 9. Condiciones corporales de las ovejas de los grupos AOF y BOF a lo largo de la gestación. ....	37
Cuadro 10. P valores para los factores principales tratamiento, fecha, sexo del cordero y sus respectivas interacciones, para los pesos de los corderos en los diferentes periodos. ....	38
Cuadro 11. Peso (Kg) de los corderos machos y hembras de los grupos AOF y BOF desde el nacimiento al destete (día 90).....	39
Cuadro 12. Peso promedio de los corderos machos y hembras de los grupos AOF y BOF durante el periodo de engorde .....	40
Cuadro 13. P valores para los factores principales tratamiento, fecha, sexo del cordero y sus respectivas interacciones, para las variables ganancia diaria de peso, consumo y eficiencia de conversión .....	40
Cuadro 14. Valores de P para los factores principales tratamiento, sexo y su interacción, para las variables peso de la canal caliente y medidas de calidad objetiva de la canal.....	40

Cuadro 15. Ancho de carcasa, perímetro de grupa y compacidad de la canal de corderos machos y hembras de los grupos AOF y BOF .....	41
Cuadro 16. Valores de P para los factores principales tratamiento, sexo y su interacción, para la variable peso de los diferentes músculos estudiados. ....	42
Cuadro 17. Pesos (g) de los músculos de corderos pesados machos y hembras de los grupos AOF y BOF .....	42
Figura 1. Hipótesis de Barker .....	15
Figura 2. Etapas de la miogénesis .....	21
Figura 3. Miogénesis y adipogénesis durante la gestación de la oveja. ....	22
Figura 4. Corrales donde fueron alojados los corderos durante la etapa de confinamiento y engorde .....	32
Figura 5. Diagrama de las medidas zoométricas tomadas de las canales ovinas....	33
Figura 6. Pesos corporales de las ovejas gestantes de fetos machos de los grupos AOF y BOF a lo largo de la gestación. ....	36
Figura 7. Pesos corporales de las ovejas gestantes de fetos hembras de los grupos AOF y BOF a lo largo de la gestación .....	37
Figura 8. Pesos corporales de corderos de los grupos AOF y BOF desde el nacimiento hasta la faena (día 200). ....	38
Figura 9. Pesos corporales de corderos machos y hembras desde el nacimiento hasta la faena (día 200).....	39

## RESUMEN

El objetivo del presente trabajo fue estudiar los efectos sexo dependientes de la subnutrición materna inducida por una menor oferta de campo natural entre los días 30 y 143 de la gestación sobre las características del crecimiento, conformación objetiva de la canal y el peso de los músculos de corderos al momento de su faena como corderos pesados. 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 desde el día 100 de gestación hasta las 72 h postparto con 300 g/ animal de afrechillo de arroz. Desde el día 143 de gestación pastorearon sobre campo natural sin restricción y continuaron siendo suplementados con 300 g de afrechillo de arroz por animal y por día. Se registró el peso de los corderos 12 horas después de nacer, a los 45 y 90 días. 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). Durante la fase de engorde se determinó la ganancia diaria de peso individual, el consumo total de alimento individual y el índice de conversión. A los 200 días de edad los animales fueron faenados en la Unidad de Faena Móvil del Instituto Nacional de Carnes (INAC). Tras 24 horas de maduración a 4°C se registró ancho de la carcasa y de la grupa, perímetro de la grupa, largo de la canal, profundidad del tórax, índice de redondez del pecho, compacidad de la canal, compacidad de la pierna y el espesor de grasa subcutánea. Finalmente se procedió a la disección y pesaje de los músculos *Semitendinosus*, *Gluteobiceps*, *Semimembranosus*, *Gluteus medius*, *Supraspinatus*, *Infraspinatus*, *Longissimus lumborum*, y *Psoas major* de las medias canales izquierdas. La oferta de forraje influyó en forma sexo dependiente el peso corporal de las madres (P= 0,04); las diferencias en el peso corporal promedio entre ovejas de los grupos AOF y BOF que gestaban hembras fueron mayores que las detectadas entre ovejas de los grupos AOF y BOF que gestaban machos. El tratamiento materno afectó el peso corporal y el desempeño productivo de los corderos durante la lactancia y el engorde de un modo sexo-dependiente. Al destete los corderos machos de AOF fueron más pesados que los corderos machos de BOF (P <0,05) no detectándose diferencias entre hembras de ambos tratamientos. Durante el engorde los corderos machos AOF fueron más pesados (P= 0,02) y consumieron más alimento (P= 0,007) que los BOF, no habiendo diferencias entre hembras AOF y BOF para estas variables. Por otra parte, el tratamiento materno también afectó la calidad de la canal y el peso de los músculos de forma sexo-dependiente. Al momento de la faena el ancho de carcasa (P= 0,003), perímetro de grupa (P= 0,08) y compacidad de la canal (P= 0,10) de los corderos machos BOF fue menor que el de los corderos machos de AOF, mientras que no se observaron diferencias entre las hembras de ambos tratamientos para estas mismas variables. Los músculos *Gluteobiceps* (P= 0,02), *Semitendinosus* (P= 0,02), *Gluteus medius* (P= 0,05), y *Supraspinatus* (P= 0,02) de los machos de AOF fueron en promedio 26-27% más pesados que los de los corderos machos de BOF, no detectándose diferencias entre las hembras de ambos tratamientos. En conclusión, la menor oferta de forraje de campo natural en ovejas gestantes afectó el crecimiento, el desempeño



productivo, la calidad de la canal y el rendimiento carnicero de los corderos en un modo sexo-dependiente, resultando los corderos machos los más afectados.

## SUMMARY

The aim of the present work was to study the sex-specific effects of maternal undernutrition induced by a low pasture allowance from day 30 to 143 of gestation on growth performance, carcass conformation and muscles' weight of 200 day old lambs. Thirty-three multiparous single-bearing ewes were used in a randomized block design with three repetitions, assigned to two incremental forage allowances of grassland from day 30 to day 143 of gestation: i) HPA (n = 16): these ewes foraged at 14 to 20 kg DM/ 100 kg BW/day or ii) LPA (n = 17): these ewes foraged at 6 to 10 kg DM/ 100 kg BW/day. Ewes were supplemented with 300 g/ewe/day of rice bran since day 100 of gestation until weaning. From day 143 of gestation, all ewes were managed as a single mob foraging grassland at a non-restrictive allowance. Lambs weight was registered at 12 h after birth, 45 and 90 days of age. Lambs (HPA; ♀= 8, ♂= 8 and LPA; ♀= 10, ♂= 7) were weaned at 3 months of age and transferred to individual pens and fed *ad libitum* with a mixed diet (20% alfalfa hay and 80% commercial mixed ration). During the fattening period, individual daily weight gain, individual total feed intake and conversion index were registered. The lambs were slaughtered at the Unidad de Faena Móvil del Instituto Nacional de Carnes (INAC). Carcass conformation measurements were taken after having chilled carcasses at 4°C for 24 h. Carcass and buttock width, buttock perimeter, carcass length, thoracic depth, chest roundness index, carcass compactness, and subcutaneous fat thickness were registered. Finally, the following left side muscles were dissected and weighted: *Semitendinosus*, *Gluteobiceps*, *Semimembranosus*, *Gluteus medius*, *Supraspinatus*, *Infraspinatus*, *Longissimus lumborum* and *Psoas major*. The pasture allowance influenced the mothers' LW in a sex dependent way (P = 0.04); the differences in the LW of HPA and LPA ewes mothers of females were greater than the differences between HPA and LPA ewes mothers of males. The maternal treatment affected the LW and productive performance of lambs during lactation and fattening periods in a sex dependent way. HPA males were heavier at weaning than LPA males (P < 0.05), but there were no differences between HPA and LPA females. HPA males were heavier (P= 0.02) and had a higher intake (P= 0.007) than LPA males during the fattening period, while there were no differences between HPA and LPA female lambs. On the other hand, the maternal treatment affected the carcass quality and the muscles weight in a sex dependent manner. At slaughter, carcass width (P = 0.003), buttock perimeter (P= 0.08), and carcass compactness (P = 0.10) were lower in LPA males than in HPA ones, while there were no differences between HPA and LPA females. The muscles *Gluteobiceps* (P = 0.02), *Semitendinosus* (P = 0.02), *Gluteus medius* (P = 0.05), and *Supraspinatus* (P= 0.02) of HPA males were in average 26-27% heavier than those of LPA males, while there were no differences between HPA and LPA females. In conclusion, the lower pasture allowance of natural grassland in pregnant ewes affected the development, productive performance, carcass quality and meat yield of lambs in a sex dependent way, with male lambs being the most affected.

## 1. INTRODUCCIÓN

En Uruguay, la mayoría de los sistemas que se dedican a la producción ovina siguen un calendario reproductivo bajo el cual la gestación de las ovejas transcurre a lo largo del otoño tardío y del invierno. Durante esta época del año se producen variaciones de la base forrajera del campo natural, que sumadas a la estacionalidad reproductiva de los ovinos pueden provocar periodos de subnutrición en las ovejas gestantes, con pérdida de peso y condición corporal que pueden comprometer el desarrollo del feto y su futuro potencial productivo.

La programación fetal es un concepto importante que plantea que las condiciones intrauterinas experimentadas por el feto pueden afectar la salud del individuo adulto y ser transmitidas a sus descendientes. La nutrición materna es probablemente uno de los factores más relevantes involucrados en la programación fetal.

En el ovino, al igual que en otros mamíferos, la diferenciación y la maduración de los órganos se produce en momentos diferentes de la gestación. Es por esto que la repercusión de la subnutrición dependerá, entre otros factores, del momento de la gestación en que ésta suceda, siendo así que la nutrición en etapas tempranas del desarrollo influye en la producción y la calidad de la carne del animal adulto. Asimismo, ante situaciones adversas durante el desarrollo fetal, el músculo esquelético tiene una prioridad baja en la repartición de nutrientes frente a otros tejidos, por lo que es mucho más vulnerable a sufrir alteraciones ante una restricción nutricional. Por otra parte, también se ha demostrado que las consecuencias de la programación fetal pueden variar (en el momento de inicio y la gravedad de las alteraciones) según el sexo del individuo.

El presente estudio tuvo como objetivo estudiar los efectos sexo dependientes de la programación fetal sobre el desarrollo, el comportamiento productivo, la calidad de la canal y el rendimiento carnicero de corderos pesados cuyas madres fueron subnutridas entre los días 30 y 143 de gestación.

En el capítulo segundo de la presente tesis se revisan los antecedentes bibliográficos vinculados a la propuesta, abarcando desde la importancia del ovino para la economía del país y las características base de la producción ovina en Uruguay, el concepto de programación fetal y sus efectos sobre el desarrollo y desempeño productivo de corderos, así como también sobre el desarrollo de los principales tejidos que componen la carcasa, el concepto de "calidad de la canal" y cómo se determina, y finalmente, los antecedentes referidos a las manifestaciones de efectos deletéreos en la programación fetal según el sexo de la cría.

En los capítulos tercero y cuarto se exponen la hipótesis y los objetivos del trabajo, respectivamente, al tiempo que en el capítulo quinto se describen los materiales y métodos empleados en la investigación. Finalmente, en los capítulos sexto y séptimo se exponen los resultados y su discusión, respectivamente.

## 2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

### 2.1 Importancia del rubro ovino para la economía de Uruguay

La economía de Uruguay ha estado históricamente basada en el sector agropecuario, de tal manera que las cadenas agroindustriales explicaron aproximadamente el 12% del PBI uruguayo en el año 2016 y el 3,4% del mismo corresponden al sector ganadero (Uruguay XXI, 2018).

El rubro ovino cuenta con una larga tradición en el país y genera exportaciones por un total de 282 millones de dólares (SUL, 2017). Actualmente, Uruguay tiene un stock de 6,6 millones de ovinos (DIEA, 2017), cifra que ha ido reduciéndose desde hace 20 años motivada por la caída en el precio internacional de la lana; misma situación que se observa en el resto de los países productores de ovinos. Este último punto ha hecho que la producción hacia el sector cárnico haya adquirido mayor relevancia; más concretamente la producción de corderos pesados para la exportación a mercados exigentes. Sin embargo, esto no significa que la lana haya perdido su protagonismo, pues sigue siendo la principal fuente de ingresos del rubro a nivel de exportaciones (SUL, 2017). En efecto, el 75% de las ventas al exterior de los productos del rubro ovino en el periodo enero – diciembre del año 2017 correspondió a lana y sus derivados, totalizando 211 millones de dólares. Por otro lado, las exportaciones de carne ovina totalizaron 60 millones de dólares, registrándose un aumento de 23,4% con respecto al año 2016. Los principales destinos en términos de valor de las exportaciones de carne ovina fueron: Brasil (53,1%), China (17,1%) y Países Bajos (7,7%). Las garantías durante todo el proceso productivo, las inversiones tecnológicas y la calidad final del producto posicionan a Uruguay como uno de los 11 principales exportadores de carne ovina del mundo y el primero de la región. Durante el periodo 2015-2016 se faenaron 830 mil corderos y se produjeron un total de 50 mil toneladas de carne ovina (DIEA, 2017).

### 2.2 Características del sistema productivo ovino en Uruguay

Desde 1990 en Uruguay es posible observar varios cambios estructurales en el sistema productivo ovino. Montossi y col. (2011) señalan como los principales: reducciones del número total de ovinos, reducción de establecimientos dedicados a la ovinocultura, intensificación de la producción, concentración de los sistemas de producción ovina en suelos marginales y menor disponibilidad de mano de obra para trabajar con ovinos. Estas condiciones hacen que el sistema productivo ovino nacional tenga que adaptarse para ser eficiente con menos recursos.

A raíz de la crisis lanera mundial que sufrió el sector ovino en la década del 90, se comenzó la búsqueda de alternativas a la producción de lana. Es entonces cuando la producción de carne ovina aparece con un gran potencial (Salgado, 2004). En ese contexto surge en el año 1996 el plan Cordero Pesado tipo SUL con el objetivo de producir carne de cordero para exportación a partir de corderos con un peso mayor al tradicional. Hasta ese momento el cordero que se faenaba tenía un rango de peso en pie aproximado de 20 kg con carcasas cuyos pesos oscilaban entre 10-12 kg (Kremer, 2010). El cordero pesado tipo SUL está definido a partir de una serie de especificaciones: animales diente de leche, faenados con menos de 13 meses de edad, peso de embarque entre 35 y 45 kg, condición corporal mínima de 3,5, largo de mecha de lana entre 10 y 30 mm, hembras no pueden estar gestantes y machos enteros no mayores a 7 meses (SUL, 2016). El cordero es la categoría de mayor

aceptabilidad entre los consumidores y un negocio económicamente rentable para los productores. Esto se debe a su corto periodo de engorde, una colocación en el mercado casi segura y un precio base conocido (SUL, 2016).

Según la última “Encuesta nacional ganadera” (2018), la raza ovina predominante (42% del stock total) en los sistemas productivos del país, es la Corriedale; una raza “doble propósito”, con aptitud tanto para la producción de carne como de lana y con un grosor medio de fibra en el rango de 25,1 a 30,4  $\mu\text{m}$  (SUL, 2016). Estos ovinos se caracterizan por adaptarse muy bien a los sistemas extensivos y semiintensivos y por resistir condiciones climáticas desfavorables (Cardellino, 2008).

El sistema de cría ovina en Uruguay ha sido históricamente extensivo, a cielo abierto durante todo el año y basado en el pastoreo conjunto de bovinos y ovinos sobre campo natural. Los sistemas criadores ovinos se concentran mayoritariamente en el litoral norte del país. El 67% se distribuye entre Salto, Artigas, Paysandú, Tacuarembó, Durazno y Cerro Largo, donde predominan suelos arcillosos, con un índice de Coneat menor a 90 (MGAP- DIEA). En consecuencia, es muy probable que en estas condiciones existan limitaciones para que los ovinos expresen su máximo potencial reproductivo y productivo.

Precisamente, en el 2004, Salgado enumeró las principales restricciones productivas del sistema ovino uruguayo, entre las que destacó los bajos índices de señalada (aludiendo a una reducción de 67 a 60% en el porcentaje de señalada entre el período 1985/1990 y el 2000/2003), la baja utilización del potencial reproductivo de las hembras (de acuerdo con el autor el 60% de las borregas de dos dientes no pueden ser encarneradas por no alcanzar un peso mínimo de 40 kg recomendado por el SUL para la primera encarnerada de borregas dos dientes), así como el elevado índice de mortandad por predadores y las pérdidas derivadas del abigeato (Salgado, 2004).

Uruguay tiene un clima templado con baja frecuencia de eventos climáticos extremos. Debido a su latitud, las horas luz varían de 14 h 30 min en diciembre a 9 h 45 min en junio y presenta cuatro estaciones definidas por la temperatura (INIA, 2016). Estas condiciones determinan importantes variaciones en la producción y calidad de las pasturas a lo largo del año (Berretta, 1994). En general, el valor nutritivo del campo natural es bueno, pero presenta ciertas limitantes como la cantidad del forraje disponible y la distribución estacional del mismo. Esto trae como consecuencia un bajo rendimiento en las pasturas con pobre aporte energético, sobre todo en invierno, lo cual restringe el consumo de los animales a pastoreo (Carámbula, 1991). A este fenómeno se le conoce comúnmente como “crisis forrajera invernal” y está integrado a nuestro sistema productivo; es decir, está demostrado que en invierno los animales que se alimentan exclusivamente de campo natural, probablemente pierdan peso y condición corporal. La explicación de este fenómeno se encuentra en las especies que componen el tapiz del campo natural; el 70% de las mismas son estivales, por lo que inician su crecimiento en primavera, cuando el agua y la temperatura les permiten alcanzar su máxima tasa de crecimiento. Por otro lado, las especies invernales no son frecuentes, lo cual lleva a que la producción de forraje descienda abruptamente en este periodo (Olmos, 1997).

Esta variación de la base forrajera sumada a la estacionalidad reproductiva de los ovinos puede provocar periodos de subnutrición en las ovejas gestantes. En efecto, el periodo de encarnerada más frecuente es en otoño y las pariciones mayoritariamente se producen a finales de invierno y principios de primavera. Por lo que parte de la gestación transcurre durante el periodo de menor disponibilidad y calidad de pasturas y pudiendo estas no llegar a cubrir las demandas de una oveja gestante. Es así que, bajo estas condiciones, es muy probable que las ovejas sufran un periodo de subnutrición con pérdida de peso y condición corporal que pueda comprometer el desarrollo del feto, la sobrevivencia del cordero y su futuro potencial productivo.

### 2.3 Requerimientos nutricionales de las ovejas gestantes

El concepto “requerimientos nutricionales” hace referencia a la cantidad diaria de energía, proteínas, minerales y agua que el animal necesita no solo para mantener una adecuada tasa de crecimiento, sino también para poder llevar a cabo sus funciones reproductivas y productivas. Dichas necesidades varían de un sistema productivo al otro, así como también dependen del estadio fisiológico en el que se encuentre el animal, su sexo u edad (Romero y Bravo, 2012). Para el cálculo de los requerimientos nutricionales en los ovinos, en general se utilizan las tablas formuladas por el NRC. Precisamente, en el Cuadro 1 se esquematizan los requerimientos nutricionales diarios para ovejas en períodos de mantenimiento, gestación temprana y tardía y lactación temprana.

Cuadro 1. Requerimientos nutricionales diarios para ovejas de 60 Kg de peso vivo

Estado fisiológico	Materia seca		Energía metabolizable (Mcal)	Proteína total (g)	Ca (g)	P (g)	Vitamina A (UI)
	Kg	% de Peso vivo					
<b>Mantención</b>	1,1	1,8	2,2	98	3,1	2,9	1530
<b>G1</b>	1,3	2,1	2,6	117	3,1	2,9	1530
<b>G2</b>	1,9	3,2	3,97	177	4,4	4,1	5100
<b>Lt</b>	2,3	3,9	5,41	239	11,5	8,2	5100

G1: Gestación temprana (15 semanas), G2: Gestación tardía (últimas 6 semanas), Lt: Lactancia temprana (primeras 8 semanas). (Adaptado de CSIRO, 2007).

En general, tal cual se observa en el Cuadro 1, los requerimientos nutricionales a lo largo de la gestación de una oveja son variables. En los dos primeros tercios los requerimientos son mínimos; casi que lo indispensable para cubrir las necesidades de mantención de la madre. Esto se debe a que durante las primeras 12 semanas de gestación ocurre la diferenciación de los tejidos y órganos, mientras que el crecimiento fetal es lento (Irigoyen y col., 1978). En el último tercio los requerimientos nutricionales aumentan 50%; fenómeno que obedece a un crecimiento acelerado del feto (Romero y Bravo, 2012). Es en esta última etapa en la que el feto desarrolla más del 70% de su peso corporal al nacer (SUL, 2016).

Dadas las particularidades antes descritas, tradicionalmente se acepta que durante la gestación temprana (primeros tres meses de preñez) la alimentación de las ovejas gestantes es de relativa poca importancia para el éxito de la gestación (Robinson, 1989); pérdidas de peso pequeñas durante este periodo no generarían consecuencias a largo plazo, más teniendo en cuenta que una buena alimentación durante la última fase de la gestación permitiría compensar las pérdidas ocasionadas en etapas más tempranas (Orcasberro, 1985). Sin embargo, se espera que las ovejas lleguen a la semana 15 de gestación con un peso aceptable y una condición corporal de 2,5 - 3,0 (Romero, 2015), para finalmente llegar al momento del parto ganando peso.

## 2.4 Programación Fetal

El concepto de “Programación fetal” tiene su origen en estudios epidemiológicos realizados en humanos por el Dr. David Barker, quien indagó en la génesis de algunos trastornos cardiovasculares proponiendo un origen fetal para estos trastornos, derivado de la instauración de mecanismos de adaptación del feto a la subnutrición durante su desarrollo temprano. La hipótesis original de Barker respecto al origen fetal de las enfermedades ha sido ampliamente aceptada y extendida al desarrollo de varias patologías (Figura 1). De hecho, en la actualidad se acepta que patologías tales como la hipertensión, la diabetes mellitus tipo II y las enfermedades coronarias guardan relación con la nutrición pre y posnatal en su etiología (revisión, Moreno y Dalmau., 2001).

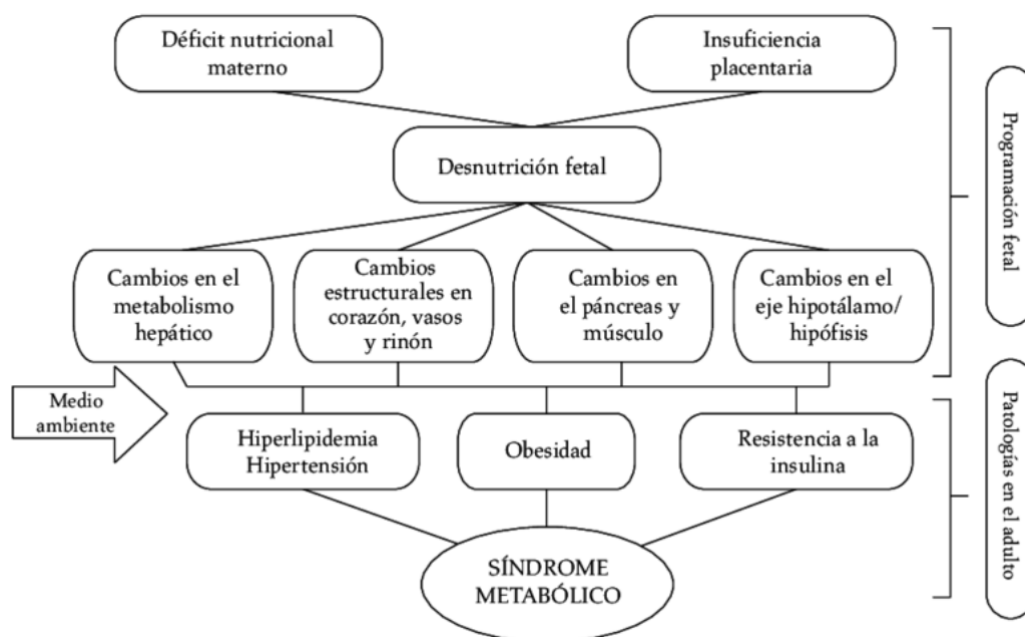


Figura 1. Hipótesis de Barker (Fuente: García y col., 2012)

La teoría de la programación fetal se basa en el hecho de que existen períodos específicos del desarrollo en los que un organismo es sensible a diferentes condiciones de su entorno. Cuando un feto se enfrenta a una situación de subnutrición se someterá a una serie de procesos que alterarán la estructura y la función de sus órganos para preservar el desarrollo de sus funciones vitales y promover la supervivencia. Sin embargo, con el tiempo esta ventaja evolutiva se pierde, y la respuesta a los desafíos ambientales se vuelve limitada. A este

fenómeno se le llama "programación fetal", y se refiere a que los estímulos, cuando se aplican durante el desarrollo temprano de un individuo generan cambios permanentes que se manifiestan en la etapa adulta (Calkins y Devaskar, 2011). Sin embargo, debido a que la maduración de los diferentes órganos y sistemas se produce en momentos diferentes del desarrollo fetal, el efecto de la subnutrición fetal, y qué órganos o funciones resulten afectadas, dependerá del momento de la gestación en el que suceda (Burton y Fowden, 2012).

Se han demostrado efectos de programación fetal para una cantidad de variables vinculadas tanto al desarrollo, la eficiencia productiva o la génesis de enfermedades ya sea en la especie humana como en diversos modelos animales (Martínez de Villarreal, 2008; Gonzales, 2010; Ramírez-Vélez, 2012). Precisamente, el ovino es una de las especies en la que se ha medido varios de estos impactos. Desde el punto de vista productivo, se ha hecho énfasis particularmente en los efectos de programación fetal sobre el peso al nacimiento, el desarrollo muscular temprano y la performance productiva posterior. A continuación, se resumen los principales antecedentes bibliográficos al respecto.

### 2.5 Efecto de la subnutrición materna gestacional sobre el peso al nacimiento

El bajo peso al nacimiento está considerado como una de las principales causas de mortalidad neonatal (primeras 72 horas de vida) en corderos (Clarke y col., 1997).

El peso al nacimiento de los corderos es influenciado por diversos factores. Entre ellos se puede destacar: raza y sexo del cordero, gestación única o múltiple y factores maternos como la edad, el manejo y el estado sanitario (Daza, 1997). Sin embargo, la alimentación de las madres durante la gestación es probablemente uno de los factores externos que más influye en el peso al nacimiento de sus crías, en sus reservas corporales y en su supervivencia, y por lo tanto es también uno de los factores cuyos efectos han sido más estudiados (Clarke y col., 1997).

Al parecer, en concordancia con la información antes revisada respecto a los requerimientos nutricionales de ovejas en diferentes momentos de la gestación, el efecto de la nutrición materna sobre el peso al nacimiento de sus corderos dependerá del momento en que se ejerza la subnutrición. Las restricciones nutricionales en el último tercio de la gestación (momento donde se produce el mayor aumento de tamaño fetal) disminuyen el peso al nacimiento de los corderos (Kenyon y Blair, 2014). Al mismo tiempo, aquellas restricciones nutricionales durante las primeras etapas de la gestación pueden corregirse en el último tercio, a través de un efecto compensatorio del flujo placentario para mantener un buen aporte de nutrientes al feto, no afectando el peso al nacimiento del cordero (Whorwood y col., 2001). Precisamente, Bielli y col. (2002) encontraron menores pesos al nacimiento en corderos nacidos de madres alimentadas con el 70% de sus requerimientos de energía metabolizable desde la décima semana de gestación hasta el parto. Sin embargo, cuando se trata de tratamientos de subnutrición en períodos intermedios y más acotados de la gestación existen ciertas discrepancias entre los trabajos disponibles en la bibliografía internacional. Por un lado, tanto Daniel y col. (2007) como Sen y col. (2015) aplicando restricciones del 50% de los requerimientos a las ovejas gestantes a partir del día 30 de gestación hasta aproximadamente el día 80, no encontraron efectos sobre el peso al nacimiento. Sin embargo, Nordby y col. (1987), trabajando con restricciones del 70% durante los días 70 a 100 de gestación, reportaron mayores pesos al nacimiento en los corderos hijos de madres no restringidas. Asimismo, Piaggio y col. (2018) alimentaron al 60%-70% de los



requerimientos a ovejas entre el día 45 y 115 de gestación y tampoco encontraron efectos sobre el peso al nacimiento. A nivel nacional se ha demostrado que una menor oferta de forraje de campo natural desde 23 días antes de la concepción hasta 23 días antes del parto reduce los pesos de los corderos al nacer mientras que una realimentación *ad libitum* iniciada 23 días antes del parto no es suficiente para compensar la subnutrición sufrida por las madres durante la gestación (Abud, 2015). Aún más, en este mismo experimento los corderos hijos de las madres restringidas presentaron signos de restricción intrauterina: menor índice de Gootwine, un índice de crecimiento que se basa en la relación entre peso corporal y la longitud cráneo-caudal ( $IG = PC/LCC^{1,5}$ , Gootwine, 2013) y alteración de las dimensiones corporales. En síntesis, los antecedentes bibliográficos consultados parecen indicar que el efecto de la subnutrición materna sobre el peso al nacimiento de los corderos dependería del momento de la gestación en el que se produzca, siendo las restricciones durante el último tercio de la gestación las que producen una pérdida de peso al nacimiento.

## 2.6 Efecto de la subnutrición materna gestacional sobre el desempeño productivo de corderos durante su engorde

Como acabamos de revisar, la nutrición materna juega un rol preponderante en el peso del cordero al nacer y en su viabilidad neonatal. Asimismo, diversas investigaciones realizadas en ovinos han sugerido que diferentes niveles de nutrición materna durante la gestación son capaces de afectar el desempeño productivo de la prole durante su desarrollo postnatal y engorde (Nordby y col., 1987; Daniel y col., 2007; Piaggio y col., 2018). Estos efectos cobran mayor relevancia en aquellos sistemas de producción de carne en los cuales se busca la mayor eficiencia productiva, como lo es la producción de corderos pesados precoces.

Considerando las exigencias para producir corderos pesados (animales diente de leche con pesos a faena de 35 a 45 kg) es necesario que los corderos engorden rápido (exhibiendo altas tasas de ganancia) y con los menores costos posibles, dado que el costo de alimentación incide fuertemente en las ganancias y en la rentabilidad de estos negocios (Kremer, 2010; Bianchi, 2014). Los corderos son la categoría que responde mejor cuanto más se intensifica la producción. Es por esto que el confinamiento es una excelente herramienta para valorizar los kg de carne producida (Miranda y col., 2014). Paim (2010) enumera las ventajas en el empleo del sistema de confinamiento para engordar corderos, donde destaca: mayor producción por hectárea, aumento de la tasa de extracción, aumentos de peso más rápidos y llegada a peso de terminación más prematura, estandarización de las canales, baja en la infestación por parásitos, protección contra los depredadores, mejor control de la alimentación, reducción de la carga animal en las pasturas (especialmente durante las sequías) y aumento de la disponibilidad de forraje para otras categorías/rubros. Los corderos a confinar deben ser recién destetados (45-90 días de edad, Miranda y col., 2014), deben pasar por un periodo de acostumbramiento a la dieta no menor a 15 días, y (para reducir la selección de comida y mejorar la utilización de los nutrientes), deben ser alimentados en el día en al menos dos entregas, una en la mañana y otra en la tarde (Miranda y col., 2014). De acuerdo con Bianchi (2013), al alimentar corderos es deseable una relación fibra/concentrado de 20:80, y valores superiores a 18 % de proteína cruda, considerando también siempre los requerimientos en términos de micronutrientes (minerales y vitaminas). También es de gran importancia ofrecer el alimento totalmente mezclado y

preferentemente pelleteado dada la alta selectividad de los ovinos (Bianchi, 2013). Normalmente se considera que para que los corderos tengan altas ganancias de peso deben consumir aproximadamente 4% de su peso vivo (Ortega y Bores., 2000). Tal cual se resume en el Cuadro 2, entre más pesado sea el cordero y mayor sea su ganancia de peso, más grandes serán los requerimientos de proteína y energía (Reyes y col., 2011).

Cuadro 2. Requerimientos nutricionales diarios para corderos desde el destete hasta la finalización.

Etapas	PV	GD	C	% peso vivo	TND	ED	EM	Prot	Ca	P
	Kg	g/d	Kg/d	consumo MS.	Kg/día	Mcal/día	Mcal/día	Cruda g/día	g/día	g/día
Destete	30	300	1.3	4.3	1.0	4.4	3.6	191	6.7	3.2
Crecimiento	40	400	1.5	3.8	1.14	5.0	4.1	234	8.6	4.3
Desarrollo	50	425	1.7	3.4	1.29	5.7	4.7	240	9.4	4.8
Finalización	>60	350	1.7	3.7	1.29	5.7	4.7	240	8.2	4.5

PV: Peso vivo, GD: Ganancia Diaria, C: Consumo, TND: Total de nutrientes digestibles, ED: Energía digestible, EM: Energía metabolizable, Prot: Proteína, Ca: Calcio, P: Fosforo (Fuente: NRC).

Dada la inversión que supone la implementación de un sistema con un grado de intensificación importante para el engorde de corderos, es fundamental que los animales que ingresan en estos sistemas tengan la posibilidad de expresar su máximo potencial a través de buenos niveles de consumo de alimento y elevada eficiencia de conversión. La eficiencia de conversión se define como la cantidad de comida ingerida por el animal que es necesaria para producir un kg de peso corporal (Arias, 2008). El consumo voluntario por su parte, se define como la cantidad de materia seca consumida cada día cuando a los animales se les ofrece alimento *ad libitum* (Minson, 1990). Se conoce que tanto la calidad como la cantidad de alimento consumido determinan la conversión del alimento en carne, por lo que dietas con alta concentración de energía son consideradas más eficientes que dietas con baja concentración de la misma (Ceballos, 2011). A su vez, existen diversos factores biológicos intrínsecos del animal, de la dieta y del ambiente (Tarazona y col., 2012) que afectan sus niveles de consumo y eficiencia de conversión. Entre ellos, la edad de los animales es uno de los factores que más lo influyen; se observa un incremento de consumo a medida que aumenta la edad hasta que finalmente se estabiliza para luego empezar a disminuir (Langlands, 1989). Además, el estado fisiológico (crecimiento, preñez, lactación) influye en los requerimientos nutricionales y por lo tanto modifica el consumo (Forbes, 2007). Siendo el ovino un animal estacional no es sorprendente que el consumo voluntario esté afectado por la época del año; los ovinos presentan su máximo consumo en verano en comparación con invierno, al menos en razas con marcada estacionalidad reproductiva y en altas latitudes (Iason y col., 1994). El estatus sanitario y la experiencia previa del animal juegan también un rol importante en la cantidad de alimento que el animal ingiere (Gregory, 2004; Forbes, 2007). Por su parte, también aspectos de la dieta tales como el contenido de energía, la palatabilidad y la composición nutricional repercuten también sobre el consumo y la eficiencia de conversión. (Hughes y Dewar, 1971; Forbes, 1999). Finalmente, cuando se habla de animales estabulados

factores como la densidad animal y la jerarquía social son fundamentales a la hora de determinar el consumo (Owen, 2008).

Además de los factores antes revisados, diversas investigaciones han sugerido la existencia de efectos de programación fetal sobre el nivel de consumo y la eficiencia de conversión de animales productivos. En Uruguay, Piaggio y col. (2018) no observaron diferencias en las tasas de ganancia ni en la eficiencia de conversión, aunque sí un aumento en el consumo voluntario de corderos cuyas madres fueron alimentadas con 70% de sus requerimientos desde el día 45 al 115 de gestación. Por otro lado, Sibbald y Davidson, (1998) investigaron los efectos de la restricción nutricional en ovejas durante la gestación tardía y la lactancia en el consumo voluntario de sus corderos entre el destete y los 2 años, pero no se observaron efectos de la restricción alimentaria de las madres sobre el consumo de sus crías. Sin embargo, otros autores plantean que la subnutrición durante el periodo intrauterino puede limitar la producción total de carne de los corderos durante esta etapa. Ya en 1987, Nordby y col. reportaron que corderos nacidos de madres restringidas (70%) desde 30 días antes de la concepción hasta los 100 días de gestación presentaron menores tasas de ganancia durante el engorde en comparación con aquellos hijos de madres no restringidas. También Daniel y col. (2007) observaron que los corderos hijos de madres restringidas al 50% de sus requerimientos entre los días 30 y 70 de gestación crecieron más lentamente durante el engorde y fueron más livianos al sacrificarlos a las 24 semanas de edad; como se esperaba, los corderos machos tuvieron las mayores tasas de ganancia, comieron más alimento y tuvieron una eficiencia de conversión mayor que las hembras. Sin embargo, no se observaron efectos del tratamiento nutricional para estas variables. En síntesis, a pesar de la relevancia que posee la subnutrición materna para el desempeño productivo de su progenie, los antecedentes que han descrito efectos de programación fetal sobre la tasa de ganancia, el consumo y el índice de conversión de los corderos durante su engorde, son escasos y resultan muchas veces contradictorios entre sí.

## 2.7. Desarrollo de los principales tejidos que componen la carcasa y el efecto de la programación fetal

La carcasa o canal de un animal de abasto es la unidad principal de transacción entre sectores de producción y comercialización de la cadena cárnica (Cañeque y Sañudo, 2005). Ésta contiene todos los elementos comerciables como piezas de carne e incluye principalmente músculos, tejido adiposo y los huesos que constituyen las bases óseas de los futuros cortes cárnicos. Por lo tanto, para comprender cómo la subnutrición materna puede afectar la producción de carne de sus crías, es importante conocer cómo se desarrollan las diferentes estructuras que componen la canal de un animal durante las etapas embrionaria y fetal. A continuación, se revisan brevemente los eventos principales que caracterizan el desarrollo del tejido muscular (miogénesis), del tejido adiposo (adipogénesis) y del tejido óseo (osteogénesis) y los efectos de la programación fetal sobre dichos procesos.

### *2.7.1 Desarrollo muscular (miogénesis) y el efecto de la programación fetal*

El tejido muscular esquelético es el principal constituyente de los músculos de la canal de un animal productor de carne (Lee y col., 2010). El término miogénesis

describe el proceso mediante el cual se desarrollan las células musculares. Este es un proceso complejo que se origina a partir de células mononucleadas indiferenciadas llamadas mioblastos (Picard y col., 2002). Los mioblastos atraviesan una etapa inicial de proliferación durante la cual aumentan en número dividiéndose por mitosis, para luego fusionarse entre sí, pasando a formar parte de una nueva estructura celular multinucleada cuya capacidad mitótica se pierde irreversiblemente (Swatland, 1984). Esta fase, durante la cual todavía existen mioblastos activos (no fusionados) con capacidad mitótica, se conoce como etapa de desarrollo hiperplásico muscular. A partir de este momento, el desarrollo muscular continúa mediante procesos hipertróficos que involucran el crecimiento en diámetro y longitud de las fibras musculares antes formadas pero sin que éstas aumenten en número (Swatland, 1984). La duración e intensidad con la que se desarrolle la fase hiperplásica miogénica es fundamental para los animales productores de carne, ya que el número inicial de células musculares formadas es determinante sobre la cantidad y la calidad de la carne producida (Lefaucheur y Gerrard, 2000; Oksbjerg y col., 2000; Picard y col., 2002). En la especie ovina la fase hiperplásica miogénica acontece hasta no más allá del día 70-85 del desarrollo intrauterino (Wilson y col., 1992, Fahey y col., 2005). Por lo tanto, se acepta que en este momento queda determinado el número de fibras musculares que compondrá el músculo adulto. Por otra parte, en los ovinos, al igual que en la mayoría de las especies productivas la fase hiperplásica miogénica acontece en dos fases o etapas bien diferenciadas: una etapa muy temprana durante la cual la fusión de una oleada prematura de mioblastos da origen a una primera generación de precursores fibrilares multinucleados conocidos como miotubos primarios (miogénesis primaria) y una segunda generación de precursores multinucleados llamados fibras fetales secundarias que se forman a partir de una nueva generación de mioblastos más tardíos (miogénesis secundaria) (Swatland., 1984; Picard y col., 2002). A su vez, de acuerdo con lo revisado por Picard y col. (2002), ambos tipos de precursores fibrilares se diferencian tanto en su contribución a la masa muscular del animal adulto, como en su nivel de susceptibilidad a factores ambientales negativos durante su desarrollo; la formación de miotubos primarios es poco susceptible a efectos de programación fetal y no más de un 20% de las fibras musculares maduras derivan de ellos, mientras que las fibras fetales secundarias originan a la mayoría de las células musculares maduras y su número se encuentra mucho más afectado por efectos ambientales negativos durante su desarrollo (Picard y col., 2002). En la Figura 2 se muestran de forma esquemática los eventos de miogénesis primaria y secundaria en la especie ovina.

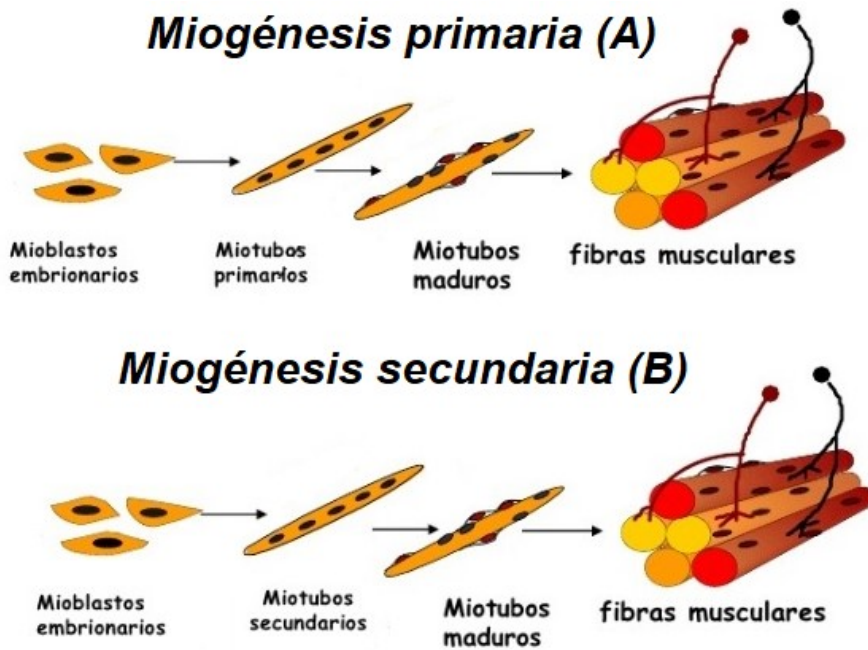


Figura 2. Etapas de la miogénesis (Fuente: Adaptado de Casas., 2009)

**(A):** Las fibras formadas por este proceso representan entorno al 20% de la masa muscular adulta. Ocurre entre el día 30 y el día 38 de gestación ovina

**(B):** Las fibras formadas por este proceso representan entorno al 80% de la masa muscular adulta. Ocurre entre el día 38 y el día 75-85 de gestación ovina

Dadas estas particularidades temporales que caracterizan a la miogénesis de las diferentes especies productivas, resulta evidente pensar que el efecto de la subnutrición de la madre sobre el desarrollo de los músculos del feto dependa de la etapa de la gestación en la que ocurra dicho efecto (Du y col., 2010). Es así que en los ovinos normalmente se acepta que restricciones 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 y col., 2005). Por otra parte, se ha demostrado que, ante situaciones adversas durante el desarrollo fetal, el músculo esquelético tiene una prioridad baja en la partición de nutrientes frente a otros tejidos, por lo que es mucho más vulnerable a sufrir alteraciones durante su desarrollo (Zhu y col., 2004; Abud, 2015).

Zhu y col. (2004) evaluaron el efecto de la restricción nutricional en fetos de 78 días gestados por ovejas alimentadas al 50% de sus requerimientos entre los días 28 a 78 de gestación y observaron que los fetos de ovejas restringidas nutricionalmente presentaban un retardo en el desarrollo muscular y una menor cantidad de fibras fetales secundarias. Este hallazgo coincide con Dwyer y col. (1994), quienes reportaron que los lechones hijos de cerdas restringidas nutricionalmente durante la gestación en la etapa en la que se produce la hiperplasia de las fibras fetales secundarias (entre el día 50 a 80 de la gestación suina) resulta en una disminución en el número de fibras musculares. A nivel nacional se ha demostrado 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 (Abud, 2015; Ithurralde y col., 2017; Ithurralde y col.,

2018) y se perpetúa en el tiempo afectando el diámetro fibrilar en los músculos *Semitendinosus* y *Longissimus lumborum* de corderos neonatos (Abud, 2015).

### 2.7.2 Adipogénesis y el efecto de la programación fetal

Los músculos esqueléticos que componen las piezas de carne contenidas en la canal son órganos constituidos por diferentes tipos de tejidos, de los cuales los principales son el tejido muscular esquelético y los tejidos conjuntivos intramusculares (tejido conjuntivo de sostén y tejido adiposo). De ellos, el tejido adiposo cobra especial relevancia por tratarse de un componente que afecta de forma muy importante tanto la calidad de la carne (Wood y col., 2008) como la composición, calidad y valor comercial de la canal (Cañeque y Sañudo, 2005).

El tejido adiposo aparece (en todas las especies) por primera vez alrededor de la mitad de la gestación, pero su masa total va a aumentar recién hacia el final de la misma, dependiendo en gran medida del suministro de glucosa de la madre hacia el feto (Symonds y col., 2012). Por lo tanto, la subnutrición gestacional también será un factor capaz de afectar el desarrollo del tejido adiposo intra e intermuscular. Por otra parte, dado que las principales líneas celulares que componen los músculos (miogénicas, adipogénicas y fibrogénicas) derivan de las mismas células madres mesenquimales embrionarias (Du y col., 2010), actualmente se acepta la existencia de una competencia entre estos procesos durante el desarrollo muscular (Du y col., 2015). Según Du y col., (2015) esta particularidad sumada al hecho de que los diferentes procesos también ocurren en parte en el mismo momento (Figura 3), lleva a que la miogénesis pueda verse comprometida por sobre la adipogénesis, generando desequilibrios en el desarrollo de los diferentes tejidos que componen al músculo y comprometiendo la calidad final del producto (Du y col., 2015).

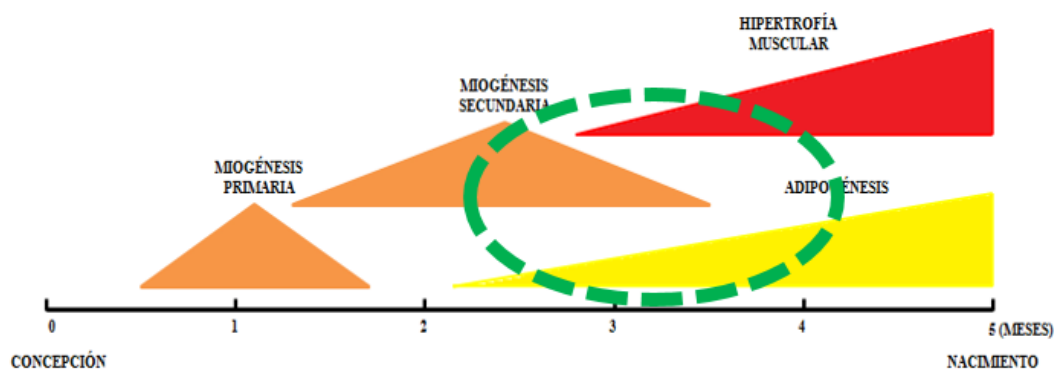


Figura 3. Miogénesis y adipogénesis durante la gestación de la oveja (Fuente: Modificado de Du y col., 2015).

En 2006, Gondret y col. realizaron un estudio que comparó cerdos de bajo peso al nacer contra cerdos de alto peso; después de que ambos grupos llegaron a los 112 kg de peso corporal los autores observaron que el contenido de lípidos en el músculo *Semimembranosus* aumentó en un 25% y que los adipocitos tuvieron un diámetro 12% mayor en promedio en comparación con los cerdos de alto peso al nacimiento. Esto coincide con lo reportado más adelante por Daniel y col. (2007), quienes demostraron que si bien la restricción nutricional en ovejas gestantes no alteró el contenido graso de los corderos, sí se observaron algunas diferencias en 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. Más recientemente, Bispham y col. (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.

### *2.7.3 Desarrollo óseo y programación fetal*

Los huesos que constituyen la base ósea de los cortes cárnicos de un animal productor de carne son un componente esencial a la hora de definir la calidad de la canal y estimar su rendimiento carnicero. De hecho, todos los sistemas de tipificación implementados en frigoríficos catalogan las canales en función de su conformación y terminación. La conformación, precisamente, se refiere al espesor de los planos musculares y adiposos en relación al tamaño del esqueleto que los sostiene (De Boer y col., 1974). Por lo tanto, el grado de desarrollo relativo que presenta el esqueleto en relación a los demás componentes de la canal definirá en gran medida la calidad y el valor de una canal ovina (Cañeque y Sañudo, 2005).

El sistema esquelético representa cerca del 30% del peso corporal total (Heymsfield y col., 1995). El hueso es un órgano metabólicamente activo que se encuentra en constante remodelación; su homeostasis se encuentra regulada por procesos influidos por factores genéticos, endocrinos y ambientales, entre los que destaca la nutrición, quien afecta directamente las células óseas responsables del mantenimiento, reparación y depósito del tejido óseo (Franch y col., 2009).

Al igual que ocurre con el desarrollo de los tejidos muscular y adiposo, la nutrición de las madres puede influir en el desarrollo óseo del feto. Una restricción nutricional del 50% o más de los requerimientos en conejas gestantes se asocia con una reducción de la osificación del esqueleto fetal en el día 29 de gestación (Cappon y col., 2005). Por otra parte, Tygesen y col. (2007) observaron que una subnutrición materna durante la mitad de la gestación en ovejas (30 a 80 días) afectó no solo los tipos y números de fibras musculares, sino que también encontraron diferencias en el desarrollo óseo; los corderos hijos de madres subnutridas tuvieron una reducción en el peso y longitud del fémur. Osgerby y col. (2002) observaron que una restricción alimentaria del 70% de sus requerimientos a ovejas gestantes, aumenta el largo del fémur y el metatarso en fetos de 90 días, mientras que reduce la longitud del húmero y de la escápula en fetos de 135 días. Estos resultados sugieren que el crecimiento de los diferentes huesos que componen el esqueleto no es afectado necesariamente de la misma manera por la subnutrición intrauterina.

## 2.8 Diferencias intermusculares en el desarrollo miogénico. Relevancia para la producción y calidad de carne y el efecto de la programación fetal

A pesar de que el tejido muscular y el músculo como órgano son estructuras muy especializadas, existen importantísimas diferencias tanto anatómicas, como histológicas y fisiológicas entre los diferentes músculos que componen la canal de un animal productivo. De hecho, estas diferencias se traducen con claridad a las diferencias que existen en el valor comercial que reciben las diferentes piezas de carne obtenidas de una canal tras su despiece. En un trabajo realizado por Bianchi y col. (2006) el tipo de músculo afectó la valoración por los consumidores, los cuales valoraron al músculo *Psoas major* como el más tierno y el de mejor sabor, en contraposición con los músculos *Semimembranosus* y *Gluteobiceps* que fueron los

más duros y de peor sabor, siendo el *Longissimus dorsi* y el *Semitendinosus* de registros intermedios. Estos resultados evidencian las diferencias en la calidad organoléptica que puede existir entre los músculos y los cortes que ellos conforman.

Algunos de los aspectos que más contribuyen a las diferencias intermusculares en su apreciación comercial incluyen sus diferentes composiciones fibrilares, sus diferentes grados de contenido adiposo y sus diferentes grados de desarrollo y distribución de los tejidos conjuntivos intramusculares de sostén. Por ejemplo, diferencias intermusculares en el tejido adiposo intramuscular son capaces de determinar diferencias en terneza y jugosidad de la carne (Wood y col., 2008). Del mismo modo, diferencias en la cantidad, distribución espacial y composición (tipos de colágeno) del perimio muscular son decisivas sobre la terneza de la carne (Purslow, 2005). En cuanto al componente miofibrilar, los músculos que componen la canal de un animal productivo están constituidos por cantidades variables de fibras musculares adaptadas a diferentes actividades contráctiles y metabólicas (Ithurralde y col., 2015). Precisamente, se ha demostrado que la mayor parte de las diferencias intermusculares en la calidad de la carne de diferentes músculos ovinos pueden ser explicadas por las diferencias en las características contráctiles y metabólicas de las fibras musculares que constituyen dichos músculos (Ithurralde y col., 2017). Por otra parte, se ha propuesto que a pesar de que existe un mecanismo miogénico general descrito para las diferentes especies productivas, el desarrollo de los diferentes músculos de un animal presenta particularidades que hacen que pueda ser más o menos sensible a los efectos de la programación fetal. De acuerdo con Ward y Stickland (1992), aquellos músculos que en la vida adulta se caracterizan por presentar fibras de contracción más lenta son menos sensibles a los efectos de programación fetal. Por otra parte, las diferentes respuestas a la programación fetal entre distintos músculos pueden deberse a diferencias temporales en su desarrollo, ya que no todos los músculos de la canal se desarrollan al mismo tiempo (Rehfeldt y col., 2011). Recientemente se ha demostrado que tanto la actividad mitótica como la actividad de fusión miofibrilar son diferentes entre distintos músculos de fetos ovinos de 70 días de desarrollo (Ithurralde y col., 2017; Ithurralde y col., 2018) y que a su vez los efectos de la subnutrición materna sobre estas actividades pueden variar dependiendo del músculo considerado (Ithurralde y col., 2017; Ithurralde y col., 2018).

En términos generales se puede afirmar que los trabajos que estudian un grupo numeroso y heterogéneo de músculos son escasos. Nordby y col. (1987) observaron que los corderos hijos de madres alimentadas al 70% de sus requerimientos presentaron músculos *Semitendinosus* más pesados cuando se faenaron en comparación con los hijos de madres correctamente alimentadas. Por el contrario, Daniel y col. (2007) reportaron que los corderos hijos de madres restringidas nutricionalmente tuvieron una reducción en los pesos de los músculos *Vastus lateralis* y *Longissimus dorsi* al momento de la faena. De forma similar, Sen y col. (2016) observaron que corderos nacidos de madres con una restricción nutricional de 50%, tuvieron una reducción en los pesos de los músculos *Semitendinosus*, *Semimembranosus* y *Gastrocnemius*.

Sin embargo, en la bibliografía revisada no se encontró antecedentes que reporten los efectos de la programación fetal por subnutrición sobre el peso de un grupo



numeroso y diverso de músculos con elevado valor comercial de la canal de corderos pesados.

### 2.9 Calidad de la canal ovina, criterios objetivos para su medición y el efecto de la programación fetal

La evaluación de la calidad de la canal a través de medidas objetivas se ha descrito como una herramienta esencial para determinar el valor total de la canal y de la carne que la compone (Jones y col., 1996). Se entiende como “canal” al principal producto derivado de la faena; el cuerpo del animal sacrificado, sangrado, desollado y eviscerado, sin cabeza ni la porción distal de ambas extremidades, compuesta esencialmente por músculos, grasa, huesos y tendones (Bavera, 2016).

La calidad se mide a través de la conformación, el rendimiento y la terminación. La conformación está definida como la estimación de la cantidad de carne con respecto al hueso y está relacionada con el grado de compacidad (Bianchi y Feed, 2010). Existe una relación entre la conformación, el grado de desarrollo y la forma que adopta el músculo; canales bien conformadas tienen músculos más cortos y anchos, presentan además una relación músculo: hueso más alta, lo que significa que tienen más porcentaje de músculo en la canal (Cañaque y Sañudo, 2005). El rendimiento se calcula como el peso de la canal caliente sobre el peso vivo multiplicado por cien y representa el producto que puede ser comercializado, obtenido de los cortes o productos vendibles, respecto al total de la canal (Piazza, 2008). La terminación se refiere al grado de cobertura grasa de la canal; en Uruguay se utiliza un sistema de clasificación subjetivo que va del 0 que es la carencia total de grasa, hasta el 4 que representa cobertura excesiva (Montossi, 2002).

Se ha demostrado que conforme se produce el incremento del peso vivo, el grado de desarrollo de los diferentes tejidos no es el mismo. En ese sentido, se puede considerar que el valor de una canal dependerá del desarrollo diferencial experimentado por sus diferentes componentes; las diferentes velocidades y el orden de desarrollo de cada tejido son los responsables de la variación de conformación de los animales (Cañaque y Sañudo, 2005). Cañaque y Sañudo (2005) señalan en su libro cuáles son los factores que producen variaciones sobre la calidad de la canal al influir sobre las relaciones entre los distintos grupos de tejidos: primero, el peso de la canal que condiciona no sólo la composición tisular, sino también el tamaño de las piezas de carnicería. Segundo, la edad del animal, cuya consecuencia más directa sobre la calidad de la canal es el aumento de la disposición de grasa. En tercer lugar los autores citan a la raza; ya que las diferentes razas tienen un peso adulto diferente, esto determina diferentes velocidades de crecimiento. En cuarto lugar aparece el sexo, quien determina diferentes pautas de desarrollo en los tejidos, especialmente en el adiposo. Y finalmente, la alimentación que, a igualdad de peso/edad, produce variaciones en el crecimiento del animal y por tanto en la composición tisular de la canal, especialmente en la grasa, ya que ante variaciones en la ingesta de energía es utilizada por el organismo para evitar cambios en los otros tejidos.

El peso de la canal es el criterio cuantitativo que se mide de forma más objetiva; es la base de la comercialización de carne en casi todo el mundo. Las “medidas de conformación objetivas de la canal” descritas por Cañaque y Sañudo en el año 2005 tienen como objetivo estimar la cantidad de carne que puede ser comercializada a través de mediciones objetivas. Ellas son: A) perímetro de grupa: se mide a nivel de los trocánteres de ambos fémures; está correlacionado con el peso del músculo y es

un buen predictor de la proporción de grasa de la canal; B) anchura de la grupa: es la distancia máxima entre los trocánteres de ambos fémures; está correlacionada con el peso de la canal; C) longitud de la pierna: es la distancia entre el periné y la porción medial de la articulación tarso-metatarsiana; D) longitud interna de la canal: distancia máxima entre el borde anterior de la sínfisis isquiopubiana y la primera costilla; E) profundidad del tórax: distancia máxima entre el esternón y la sexta vértebra torácica. A partir de estas medidas se pueden establecer relaciones entre las mismas. De esta forma se pueden calcular: F) índice de compacidad de la pierna, que es el cociente entre el peso y el largo de pierna; G) índice de compacidad de la canal, cociente entre el peso de la canal fría y el largo de la misma; H) índice de redondez del pecho; se calcula dividiendo el ancho de la carcasa sobre la profundidad del tórax; I) espesor de la grasa subcutánea o punto GR que es un predictor del grado de engrasamiento (terminación) de la canal, se mide directamente con una regla o calibre a nivel de la 12<sup>va</sup> costilla y a 11 cm de la línea media de la canal.

Las investigaciones que estudian el efecto de la programación fetal sobre las características cualitativas de la canal en corderos son escasas. Nordby y col. (1987) reportaron que los corderos nacidos de ovejas desnutridas presentaban una menor proporción de tejido óseo en las piernas disecadas. Por otra parte, Daniel y col. (2007) observaron que la restricción nutricional gestacional redujo el ancho del músculo *Longissimus dorsi* sin afectar el espesor de grasa subcutánea. Sin embargo, ninguno de estos autores realizó determinaciones objetivas de la calidad de la canal. Recientemente, Piaggio y col. (2018) informaron que la restricción energética en ovejas gestantes seguida de una re-alimentación *ad libitum* no afectó el área de ojo de bife o las características de la canal, mientras que redujo el peso y el rendimiento del corte frenched rack.

Sin embargo, en la bibliografía consultada no se encontraron antecedentes que hayan evaluado el efecto de la subnutrición materna gestacional sobre la calidad objetiva de la canal de corderos pesados.

#### 2.10 Manifestaciones de efectos deletéreos en la programación fetal según el sexo

En la actualidad existen múltiples investigaciones en humanos que demuestran la influencia del sexo en la programación fetal. Grigore y col. (2008) realizaron estudios que 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. Adair y col. (2001) demostraron que las bajas reservas de energía materna durante el embarazo traen como consecuencia una mayor presión arterial sistólica y diastólica en los adolescentes varones. También se han demostrado efectos del sexo en programación fetal para la regulación del eje hipotalámico-pituitario-adrenal en ratas (McCormick y col., 1995). Asimismo, se ha demostrado que las hijas de cerdas ibéricas desnutridas presentan mayor predisposición a la obesidad en comparación con los machos (Ovilo y col., 2014).

A pesar de la cantidad de literatura encontrada sobre los efectos del sexo en la programación fetal, los antecedentes que evalúan los mismos efectos en el desarrollo, el desempeño productivo, la calidad de la canal y el rendimiento carnicero (pesos de diferentes músculos) ovino son escasos. La mayoría de los trabajos no reportan efectos sexo dependientes, o si los reportan se limitan a unos pocos músculos. La subnutrición materna hasta el día 100 de gestación resultó en pesos al nacimiento más bajos y músculos *Semitendinosus* más pesados en corderos

machos y hembras castrados, pero no se observó un efecto dependiente del sexo en ninguna de las variables estudiadas (Nordby y col., 1987). En 2007 Daniel y col. reportaron algunos efectos similares de programación fetal para el desarrollo muscular de corderos, entre los que se destaca un menor peso del músculo *Longissimus dorsi* exclusivamente en los corderos machos nacidos de ovejas restringidas nutricionalmente durante la gestación. Más recientemente, Piaggio y col. (2018) evaluaron los efectos de la restricción energética durante la gestación desde el día 45 hasta el día 115 sobre el rendimiento en vivo del cordero y de la canal, e informaron varios efectos de la subnutrición materna en características de crecimiento y el rendimiento de la canal. Sin embargo, no encontraron interacción entre sexo y tratamientos para ninguna de las variables estudiadas.

En síntesis, a pesar de la relevancia que revisten para la producción eficiente de carne ovina aspectos como el peso al nacimiento de los corderos, sus tasas de consumo, ganancia y eficiencia de conversión durante el engorde, así como la calidad objetiva de sus canales y el grado de desarrollo de diferentes músculos de su canal, podemos decir que los antecedentes bibliográficos que describan efectos de programación fetal sobre estas características son más bien escasos o contradictorios. Más aún, considerando que en algunas de las estrategias productivas más eficientes para la producción de corderos (como por ejemplo lo son los sistemas de cruzamientos terminales) tanto la progenie masculina como la femenina es destinada al engorde, es destacable el hecho de que no existan antecedentes evaluando efectos sexo dependientes de programación fetal sobre variables de desempeño productivo y calidad de la canal en corderos pesados.

### **3. HIPÓTESIS**

Una subnutrición inducida por una oferta baja de forraje de campo natural asignada a ovejas gestantes provoca efectos sexo dependientes sobre el crecimiento, el desempeño productivo, la calidad de la canal y el peso de los músculos de sus crías.

## 4. OBJETIVOS

### 4.1 Objetivo general:

Evaluar los efectos sexo dependientes de la subnutrición inducida por una menor oferta de campo natural entre los días 30 y 143 de la gestación sobre el crecimiento, el desempeño productivo, la calidad de la canal y el rendimiento carnicero de corderos machos y hembras.

### 4.2 Objetivos específicos:

- Evaluar los efectos sexo dependientes de la subnutrición materna inducida por una menor oferta de campo natural entre los días 30 y 143 de la gestación sobre el peso de los corderos al nacimiento, al destete, y durante la fase de engorde
- Evaluar los efectos sexo dependientes de la subnutrición materna inducida por una menor oferta de campo natural entre los días 30 y 143 de la gestación sobre la tasa de ganancia, el consumo de alimento y la eficiencia de conversión de los corderos durante su engorde intensivo.
- Evaluar los efectos sexo dependientes de la subnutrición materna inducida por una menor oferta de campo natural entre los días 30 y 143 de la gestación sobre la conformación y terminación objetiva de la canal de sus corderos a los 200 días de vida.
- Evaluar los efectos sexo dependientes de la subnutrición materna inducida por una menor oferta de campo natural entre los días 30 y 143 de la gestación sobre el peso de los músculos *Semitendinosus*, *Gluteobiceps*, *Semimembranosus*, *Gluteus medius*, *Supraspinatus*, *Infraspinatus*, *Longissimus lumborum* y *Psoas major* de corderos de 200 días de vida.

## 5. MATERIALES Y MÉTODOS

Todos los procedimientos fueron aprobados por la Comisión de Ética en el Uso de Animales (CEUA) de la Facultad de Agronomía.

El trabajo se dividió en dos etapas: 1) La primera etapa consistió en la aplicación de los tratamientos nutricionales a 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 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 etapa consistió en el confinamiento y engorde de los corderos desde el destete hasta la faena.

### 5.1 Localización

Las dos etapas del experimento fueron llevadas a cabo en diferentes localizaciones. La primera se realizó en la estación experimental Bernardo Rosengurtt, que se localiza sobre la ruta nacional número 26, km 408 (tramo Melo-Tacuarembó), en el departamento de Cerro Largo (latitud 34° 19' 57'' S, longitud 57° 40'07'' O). La segunda etapa se llevó a cabo en la Estación de Pruebas, Sayago, Facultad de Agronomía, UdelaR, en el departamento de Montevideo.

### 5.2 Animales, diseño experimental y tratamientos

#### *5.2.1 Primera etapa: Tratamiento nutricional de las ovejas*

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). Cada una de estas subdivisiones fue dividida en dos considerando la topografía para aplicar los tratamientos (AOF y BOF) y a su vez nuevamente subdivididas en tres (para completar las tres repeticiones).

A todas las ovejas se les sincronizó el estro en abril y se las inseminó por vía cervical con semen de dos carneros Corriedale uniformemente distribuidos entre tratamientos y repeticiones. A los 30 días se hizo diagnóstico de gestación y carga fetal por ecografía y las ovejas se asignaron al azar a los dos tratamientos y repeticiones considerando el peso corporal (PC) y la condición corporal (CC). 1) Grupo alta oferta (AOF): pastorearon de 14 a 20 kg de materia seca/100 kg de peso corporal (PC) por día; 2) Grupo baja oferta (BOF): pastorearon de 6 a 10 kg de materia seca/100 kg de PC por día. Las ofertas de forraje asignadas a cada tratamiento para los diferentes períodos de la gestación se muestran en el Cuadro 3. El pastoreo fue continuo y el agua de libre acceso.

Cuadro 3. 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

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.

La disponibilidad de las pasturas ofrecidas a las madres se estimó mensualmente utilizando el método de doble muestreo (Haydock y Shaw, 1975) 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). El contenido energético del forraje se estimó utilizando una ecuación de NRC (2007), mientras que el contenido proteico se derivó de los resultados de los análisis de composición química previamente mencionados (Cuadro 4).

Cuadro 4. 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

Se estimó el balance energético considerando las estimaciones de requerimientos energéticos y proteicos 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 presenta en el Cuadro 5.

Cuadro 5. Disponibilidad de forraje, altura promedio, y estimación de los requerimientos cubiertos por los tratamientos AOF y BOF durante los meses de junio, julio y agosto (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 fueron suplementadas diariamente con 300 g/ animal de afrechillo de arroz (88% MS, 14% PC, 9% FDA y 24% FDN). 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.

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

A los 3 meses de edad 33 corderos de parto simple (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), alojados en corrales individuales de 155 cm de largo x 65 cm de ancho (Figura 4) 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 fue ofrecido en un período de adaptación inicial durante el cual la relación fardo/concentrado se ajustó cada 3 días desde 80% hasta 20% de fardo, seguido de 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 ofreció en mitades iguales de voluminoso y concentrado en la mañana y en la tarde. A los 200 días de edad, los animales fueron faenados en la Unidad de Faena Móvil del Instituto Nacional de Carnes (INAC), ubicada en el Instituto de Producción Animal, Facultad de Veterinaria, Libertad.



Figura 4. Corrales donde fueron alojados los corderos durante la etapa de confinamiento y engorde

#### 5.3 Registros en las ovejas durante la gestación

Se registró el peso y la condición corporal (CC: 1 = emaciado a 5 = obeso, Jefferies, 1961) cada 15 días. El peso corporal fue corregido por pesos de vellón y desarrollo fetal (Gastel y col., 1995).

#### 5.4 Registros en los corderos durante la lactancia y el engorde

Se registró el peso 12 horas después de nacer y a los 45 y 90 días. Durante la fase de engorde los animales se pesaron cada quince días y se estimó la ganancia diaria de peso individual. Todos los días, previo a la alimentación de la mañana se registró



el rechazo de alimento diario y se estimó el consumo total de alimento individual y el índice de conversión (kg de alimento consumido para aumentar un kg de peso corporal).

### 5.5 Registros en los corderos a la faena

Todos los animales fueron faenados siguiendo una metodología estándar (insensibilización por electronarcosis, degüello y sangrado, desollado, separación de la cabeza y porciones distales de las extremidades, eviscerado, dressing y lavado). La primera variable que se registró fue el peso de la canal caliente a los 45 minutos *postmortem*. Luego, tras 24 horas de enfriado convencional a 4°C se registraron las medidas de conformación y terminación de la canal según lo descrito por Cañeque y Sañudo (2005) (Figura 5). Se midió ancho de la carcasa (ancho mayor a la altura del tórax) y de la grupa (ancho mayor a nivel de la grupa, tomando como referencia los trocánteres mayores de los dos fémures), perímetro de la grupa (perímetro mayor a nivel de la grupa en sentido horizontal con la canal colgada), largo de la canal (distancia máxima entre el borde anterior de la sínfisis isquiopubiana y la primera costilla), profundidad del tórax (distancia máxima entre el esternón y la sexta vértebra torácica), índice de redondez del pecho (ancho de la carcasa dividido profundidad del tórax), compacidad de la canal (peso del canal fría dividido el largo de la canal) y de la pierna (peso de la pierna dividido el largo de pierna). Finalmente, se midió directamente con un calibre el espesor de la grasa subcutánea (punto GR) a nivel de la 12<sup>va</sup> costilla y a 11 cm de la línea media de la canal.

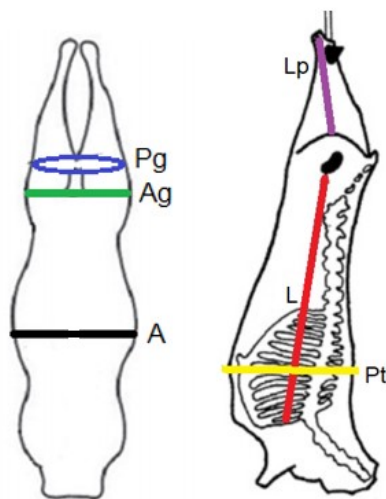


Figura 5. Diagrama de las medidas zoométricas tomadas de las canales ovinas. L: largo de la canal; A: ancho de la carcasa; Ag: ancho de grupa; Pg: perímetro de grupa; Pt: Profundidad de tórax; Lp: largo de pierna (Adaptado de Carrasco y col. 2009).

Finalmente, luego de tomadas y registradas las medidas de conformación y terminación de la canal se procedió a la disección y registro del peso de los siguientes músculos de las medias canales izquierdas: *Semitendinosus*, *Gluteobiceps*, *Semimembranosus*, *Gluteus medius*, *Supraspinatus*, *Infraspinatus*, *Longissimus lumborum* y *Psoas major*.

### 5.6 Análisis estadísticos

Los datos se analizaron en un diseño de bloques al azar con tres repeticiones y dos tratamientos (AOF vs. BOF) utilizando modelos mixtos (procedimiento MIXED, del

paquete estadístico SAS). Los datos de peso de madres y corderos, así como de condición corporal, ganancias diarias de peso, consumos individuales e índices de conversión de los corderos se analizaron utilizando análisis de medidas repetidas en el tiempo con el día de gestación o la edad como factor de repetición. El modelo incluyó la oferta de forraje, la fecha y el sexo del feto o del cordero y sus interacciones como efectos fijos y el bloque y la interacción tratamiento por bloque como efecto aleatorio. Considerando que durante la lactancia la producción de leche de las madres es determinante del peso de los corderos y que el PC y CC de las madres al parto influyen la producción de leche durante la lactancia, los pesos de los corderos fueron analizados en forma separada en dos períodos: desde el nacimiento al destete y desde el destete a la faena. Por lo tanto, el peso y la condición corporal de las madres al parto fueron incluidas como covariables en los modelos utilizados para analizar los pesos de los corderos desde el nacimiento hasta el destete.

Por otra parte, las variables medidas en la canal y el peso de los músculos se analizaron utilizando modelos mixtos incluyendo en el modelo el efecto del tratamiento, el sexo y su interacción como efectos fijos y el bloque y la interacción tratamiento por bloque como efectos aleatorios. El peso de la canal caliente fue incluido como covariable en los modelos utilizados para analizar los pesos musculares individuales. En la sección Resultados, en cada cuadro se muestra el modelo ajustado sin la covariable. Cuando la covariable tuvo un efecto significativo, los resultados se comentan en el texto. 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 expresan como medias ajustadas  $\pm$  e.e.m.

## 6. RESULTADOS

### 6.1 Pesos y condiciones corporales de las madres

Los valores de P para los factores principales y sus interacciones incluidos en los modelos para las variables peso y condición corporal de las madres se muestran en el Cuadro 6.

Cuadro 6. P valores para los factores principales tratamiento, fecha, sexo del cordero y sus respectivas interacciones, para las variables peso y condición corporal de las madres.

Variable	Trat	Fech	Sex	Trat*Fech	Trat*Sex	Fech*Sex	Trat*Fech*Sex
PCm	<0,0001	<0,0001	0,75	<0,0001	0,04	0,31	0,07
CC	0,33	<0,0001	0,13	<0,0001	0,35	0,42	0,89

PCm: Peso corporal de las madres, CC: condición corporal, Trat: Tratamiento, Fech: Fecha, Sex: Sexo.

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). Se observó una interacción ( $P < 0,0001$ ) entre el tratamiento y el día de gestación; al día 30 no se detectó diferencias en el peso corporal entre ovejas de AOF y BOF, mientras que a partir del día 55 de gestación en adelante, las ovejas del grupo AOF fueron más pesadas que las del BOF ( $P < 0,05$ ). No se encontraron efectos del sexo de las crías sobre el peso corporal promedio de las madres a lo largo de la gestación (Hembras:  $43,8 \pm 0,34$  vs Machos:  $43,64 \pm 0,34$ ;  $P = 0,75$ ). Por otra parte, se detectó un efecto para la interacción entre el sexo y el tratamiento ( $P = 0,04$ ) para el peso corporal de las madres. 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%;  $P = 0,03$ ). Asimismo, se detectó una tendencia ( $P = 0,07$ ) para la triple interacción entre el tratamiento, el sexo y el día de gestación para el peso corporal de las madres. Los efectos del tratamiento se hicieron notorios en las ovejas que gestaban hembras ya desde el día 55 en adelante y hasta el final de la gestación ( $P < 0,05$ ). Por otro lado, en las ovejas que gestaban machos el tratamiento tendió ( $P < 0,10$ ) a afectar los pesos de las madres en los días 85 y 120 y los afectó solamente en los días 105 y 143 ( $P < 0,05$ ). (Cuadros 7 y 8, Figuras 6 y 7).

Cuadro 7. Pesos (medias  $\pm$  eem) de las ovejas de los grupos AOF y BOF gestando machos y hembras a lo largo del tratamiento.

	AOF		BOF	
	Machos	Hembras	Machos	Hembras
Día 30	$45.21 \pm 0.71^a$	$45.11 \pm 0.72^a$	$45.15 \pm 0.81^a$	$45.22 \pm 0.61^a$
Día 55	$45.76 \pm 0.71^a$	$47.53 \pm 0.72^a$	$44.60 \pm 0.81^a$	$44.30 \pm 0.61^b$
Día 70	$45.32 \pm 0.71^a$	$46.73 \pm 0.72^a$	$44.19 \pm 0.81^a$	$41.99 \pm 0.61^b$
Día 85	$43.79 \pm 0.71^x$	$45.53 \pm 0.72^a$	$41.79 \pm 0.81^y$	$40.27 \pm 0.61^b$
Día 105	$40.34 \pm 0.71^a$	$42.56 \pm 0.72^a$	$37.29 \pm 0.81^b$	$35.25 \pm 0.61^b$
Día 120	$44.31 \pm 0.71^x$	$45.99 \pm 0.72^a$	$42.29 \pm 0.81^y$	$40.85 \pm 0.61^b$
Día 143	$46.94 \pm 0.71^a$	$47.87 \pm 0.72^a$	$43.91 \pm 0.81^b$	$44.00 \pm 0.61^b$

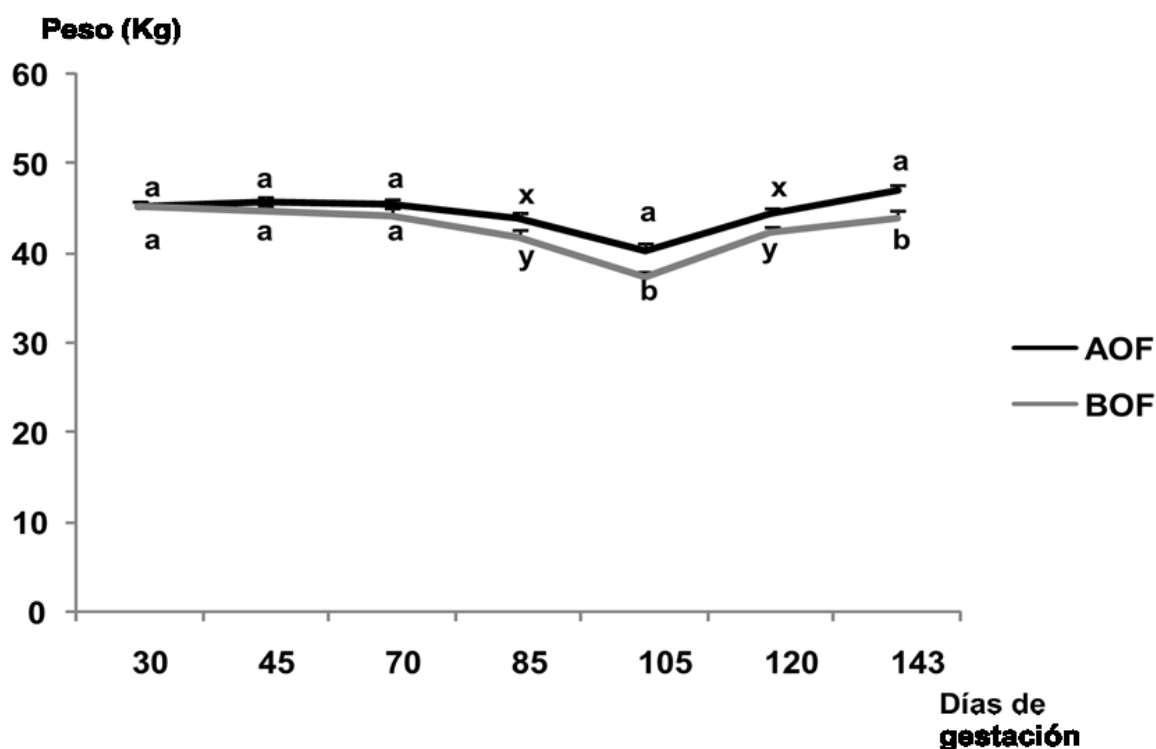
Dentro de una misma fila (día de gestación) y mismo sexo (machos o hembras) aquellos pesos acompañados por literales diferentes fueron (a vs b) o tendieron (x vs y) a ser diferentes ( $P < 0,05$ ,  $P < 0,1$ , respectivamente).

Cuadro 8. Pesos (medias  $\pm$  eem) de las ovejas de los grupos AOF y BOF gestando corderos de ambos sexos pooleados a lo largo del tratamiento.

	AOF	BOF
Día 30	45.16 $\pm$ 0.49 <sup>aC</sup>	45.19 $\pm$ 0.50 <sup>aA</sup>
Día 55	46.65 $\pm$ 0.49 <sup>aB</sup>	44.45 $\pm$ 0.50 <sup>bA</sup>
Día 70	46.03 $\pm$ 0.49 <sup>aBC</sup>	43.09 $\pm$ 0.50 <sup>bB</sup>
Día 85	44.66 $\pm$ 0.49 <sup>aC</sup>	41.02 $\pm$ 0.50 <sup>bC</sup>
Día 105	41.45 $\pm$ 0.49 <sup>aD</sup>	36.27 $\pm$ 0.50 <sup>bD</sup>
Día 120	45.15 $\pm$ 0.49 <sup>aC</sup>	41.57 $\pm$ 0.50 <sup>bC</sup>
Día 143	47.40 $\pm$ 0.49 <sup>aA</sup>	43.96 $\pm$ 0.50 <sup>bA/</sup>

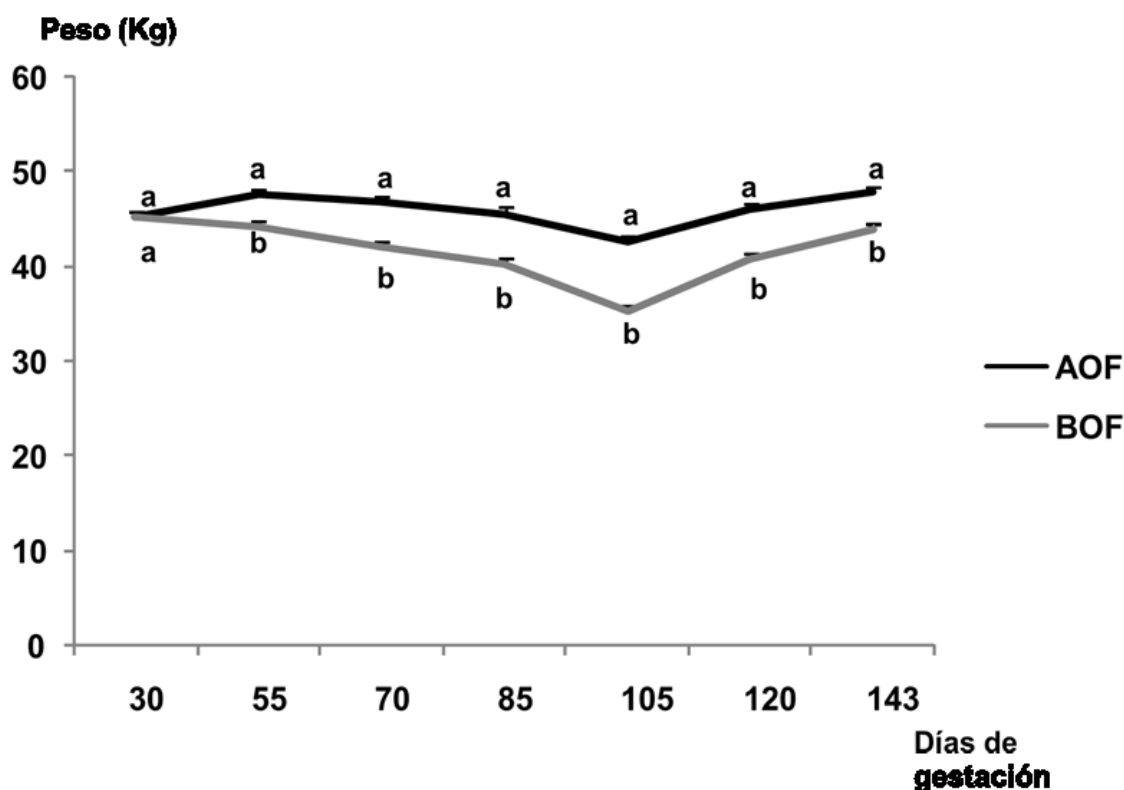
Dentro de una misma fila (día de gestación) aquellos pesos acompañados por literales diferentes fueron (a vs b) o tendieron (x vs y) a ser diferentes ( $P < 0,05$ ,  $P < 0,1$ , respectivamente). Dentro de la misma columna letras mayúsculas diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ( $P < 0,05$ ).

Figura 6. Pesos corporales (medias  $\pm$  eem) de las ovejas gestantes de fetos machos de los grupos AOF y BOF a lo largo de la gestación.



Dentro de un mismo día de gestación, los pesos acompañados por literales diferentes fueron (a vs b,  $P < 0,05$ ) o tendieron (x vs y,  $P < 0,1$ ) a ser diferentes.

Figura 7. Pesos corporales (medias  $\pm$  eem) de las ovejas gestantes de fetos hembras de los grupos AOF y BOF a lo largo de la gestación



Dentro de un mismo día de gestación, los pesos acompañados por literales diferentes (a vs b) fueron diferentes ( $P < 0,05$ ).

### 6.2 Condición corporal de las madres

El tratamiento nutricional aplicado en las madres no afectó su CC ( $P = 0,33$ ) aunque se detectó una interacción entre el tratamiento aplicado y los días de gestación ( $P < 0,0001$ ). Las ovejas de AOF presentaron mejor CC los días 105 y 143 ( $P < 0,05$ ) que las de BOF (Cuadro 9). No se encontraron efectos para ninguno de los otros factores estudiados ( $P > 0,12$ ).

Cuadro 9. Condiciones corporales (medias  $\pm$  eem) de las ovejas de los grupos AOF y BOF a lo largo de la gestación.

	AOF	BOF
Promedio total	3.28 $\pm$ 0.04 <sup>a</sup>	3.20 $\pm$ 0.04 <sup>a</sup>
Día 30	3.49 $\pm$ 0.07 <sup>a</sup>	3.48 $\pm$ 0.06 <sup>a</sup>
Día 55	3.43 $\pm$ 0.07 <sup>a</sup>	3.54 $\pm$ 0.06 <sup>a</sup>
Día 70	3.40 $\pm$ 0.07 <sup>a</sup>	3.54 $\pm$ 0.06 <sup>a</sup>
Día 85	3.33 $\pm$ 0.07 <sup>a</sup>	3.21 $\pm$ 0.06 <sup>a</sup>
Día 105	3.18 $\pm$ 0.07 <sup>a</sup>	2.83 $\pm$ 0.06 <sup>b</sup>
Día 120	2.99 $\pm$ 0.07 <sup>a</sup>	2.95 $\pm$ 0.06 <sup>a</sup>
Día 143	3.18 $\pm$ 0.07 <sup>a</sup>	2.86 $\pm$ 0.06 <sup>b</sup>

Dentro de una misma fila (día de gestación), literales diferentes (a vs b) indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ ).

### 6.3 Peso corporal de los corderos

Los valores de P para los factores principales y sus interacciones incluidos en los modelos para los pesos de los corderos en los diferentes periodos analizados (desde el nacimiento a la faena; desde el nacimiento al destete o desde el destete a la faena) se muestran en el Cuadro 10.

Cuadro 10. P valores para los factores principales tratamiento, fecha, sexo del cordero y sus respectivas interacciones, para los pesos de los corderos en los diferentes periodos estudiados.

Variable	Trat	Fecha	Sex	Trat*Fecha	Trat*Sex	Fecha*Sex	Trat*Fecha*Sex
Pc total	0,05	<0,0001	0,19	0,03	0,01	0,04	0,41
Pc lactancia	0,2	<0,0001	0,95	0,08	0,43	0,49	0,04
Pc engorde	0,1	<0,0001	0,14	0,1	0,02	0,01	0,52

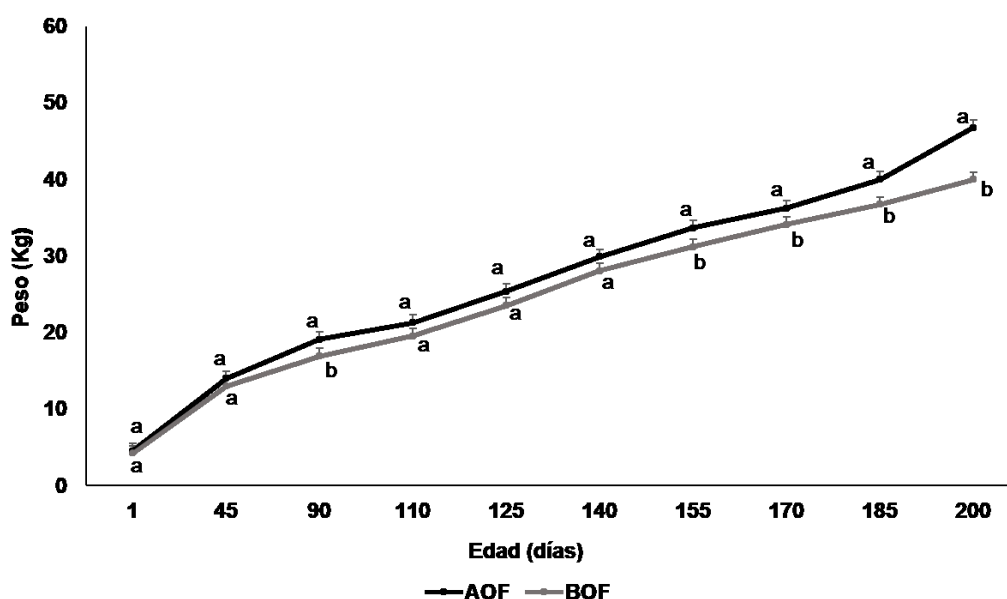
Pc total: peso de los corderos desde el nacimiento a la faena, Pc lactancia: peso de los corderos desde el nacimiento al destete (90 días), Pc engorde: peso de los corderos desde el destete a la faena (200 días), Trat: Tratamiento, Sex: Sexo.

#### 6.3.1 Peso de los corderos a lo largo de todo el experimento

La media global de peso de los corderos de ambos sexos de AOF ( $25,93 \pm 0,86$  kg) fue mayor que la de los de BOF ( $24,07 \pm 0,85$  kg). En cuanto a la interacción tratamiento sexo, la media de peso de las corderas hembras de AOF ( $24,12 \pm 1,10$  kg) no fue diferente a las de BOF ( $24,62 \pm 1,00$  kg). Sin embargo, los machos de AOF ( $27,73 \pm 1,10$  kg) fueron más pesados que los de BOF ( $23,53 \pm 1,14$  kg).

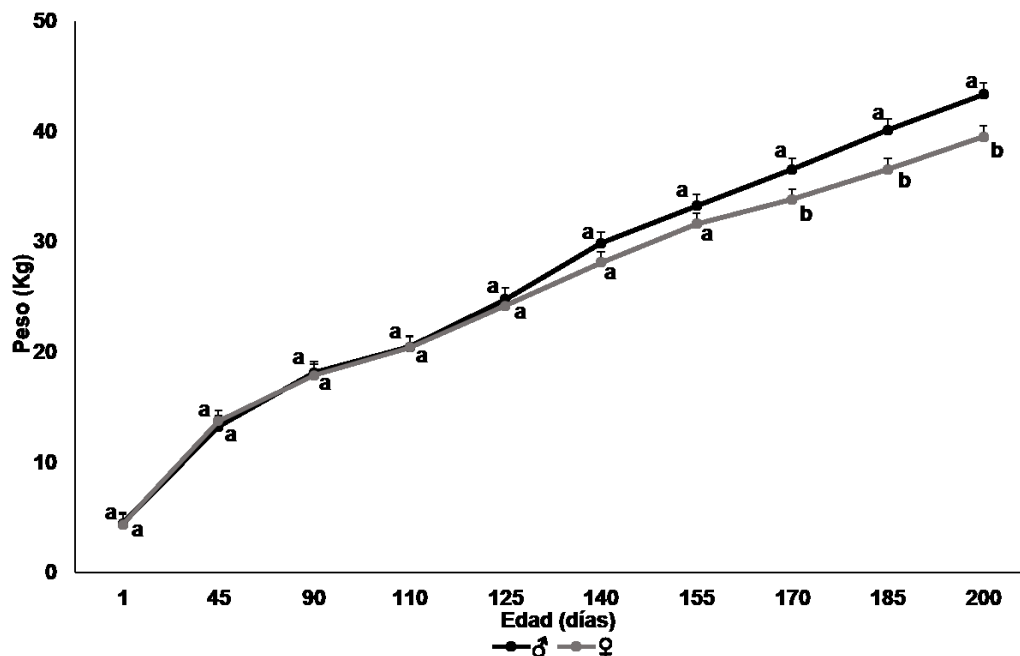
Si bien, todos los corderos aumentaron de peso independientemente del tratamiento al que fueron sometidas las madres y del sexo, los corderos de AOF, independientemente del sexo fueron más pesados que los de BOF al destete (día 90) y partir del día 155 hasta la faena (Figura 8). Por otra parte, los machos, independientemente del tratamiento, fueron más pesados que las hembras a partir del día 170 (Figura 9).

Figura 8. Pesos corporales (medias  $\pm$  eem) de corderos de los grupos AOF y BOF (ambos sexos pooleados) desde el nacimiento hasta la faena (día 200).



Dentro de un mismo día, los pesos acompañados por literales diferentes (a vs b) fueron diferentes ( $P < 0,05$ ).

Figura 9. Pesos corporales (medias  $\pm$  eem) de corderos machos ( $\sigma$ ) y hembras ( $\varphi$ ) desde el nacimiento hasta la faena (día 200)



Dentro de un mismo día, los pesos acompañados por literales diferentes (a vs b) fueron diferentes ( $P < 0,05$ ).

### 6.3.2 Peso de los corderos durante la lactación

Ni el tratamiento nutricional (AOF:  $12,3 \pm 0,52$ ; BOF:  $11,62 \pm 0,51$ ), ni el sexo (Hembras:  $11,98 \pm 0,51$  kg; Machos:  $11,95 \pm 0,53$ ) afectaron el peso de los corderos durante la lactancia. Sin embargo, los corderos machos AOF fueron más pesados al destete (día 90), que los machos BOF, mientras que no se detectaron diferencias entre las hembras (Cuadro 11).

Cuadro 11. Peso (Kg) de los corderos machos y hembras de los grupos AOF y BOF desde el nacimiento al destete (día 90).

	AOF		BOF	
	Machos	Hembras	Machos	Hembras
Nacimiento	$4,2 \pm 0,76^a$	$4,5 \pm 0,76^a$	$4,82 \pm 0,8^a$	$4,2 \pm 0,69^a$
Día 45	$13,68 \pm 0,76^a$	$13,83 \pm 0,76^a$	$12,85 \pm 0,8^a$	$13,58 \pm 0,69^a$
Día 90	$19,67 \pm 0,79^a$	$17,95 \pm 0,76^b$	$16,49 \pm 0,8^b$	$17,83 \pm 0,69^b$

Dentro de una misma fila y sexo aquellas medias no acompañadas por literales iguales fueron diferentes ( $P < 0,05$ ).

### 6.3.3 Peso de los corderos durante el periodo de engorde

El tratamiento nutricional de las ovejas tampoco afectó el PC de los corderos durante el período de engorde (AOF:  $30,94 \pm 1,0$ ; BOF:  $28,84 \pm 0,99$ ). Sin embargo, se detectó una interacción entre el sexo y el tratamiento. Los machos de AOF fueron

más pesados que los de BOF, mientras que no se observaron diferencias entre las hembras (Cuadro 12).

Cuadro 12. Peso promedio de los corderos machos y hembras de los grupos AOF y BOF durante el periodo de engorde

	AOF	BOF
Machos	33,31 ± 1,36 <sup>a</sup>	28,36 ± 1,43 <sup>b</sup>
Hembras	28,56 ± 1,36 <sup>b</sup>	29,32 ± 1,22 <sup>b</sup>

Dentro de una misma fila y sexo aquellas medias no acompañadas por literales iguales fueron diferentes ( $P < 0,05$ ).

#### 6.4 Tasa de ganancia diaria, consumo de alimento y eficiencia de conversión de los corderos durante el engorde

Los valores de P para los factores principales y sus interacciones incluidos en los modelos para las variables ganancia diaria de peso, consumo y eficiencia de conversión de los corderos durante el periodo de engorde se muestran en el Cuadro 13.

Cuadro 13. P valores para los factores principales tratamiento, fecha, sexo del cordero y sus respectivas interacciones, para las variables ganancia diaria de peso, consumo y eficiencia de conversión

Variable	Trat	Fech	Sex	Trat*Fech	Trat*Sex	Fech*Sex	Trat*Fech*Sex
GDP	0,05	<0,0001	0,003	0,2	0,21	0,29	0,67
Consumo	0,11	<0,0001	0,32	0,32	0,007	0,47	0,73
Eficiencia	0,82	0,0006	0,75	0,69	0,4	0,37	0,52

GDP: ganancia diaria de peso, Trat: Tratamiento, Fech: Fecha, Sex: Sexo

Durante el período de engorde los corderos de AOF tuvieron una mayor ganancia diaria promedio de peso que los de BOF (AOF:  $0,25 \pm 0,01$  kg vs BOF:  $0,23 \pm 0,01$  kg). Asimismo, los machos tuvieron mayores ganancias que las hembras (Machos:  $0,26 \pm 0,02$  kg vs Hembras:  $0,22 \pm 0,02$  kg). Además, se detectó un efecto significativo para que la interacción entre el tratamiento y el sexo influyera el consumo medio diario; en efecto, los machos de AOF consumieron más alimento que los de BOF (AOF Machos:  $1362.1 \pm 49.4$  g vs BOF Machos:  $1180.2 \pm 51.7$  g), mientras que no hubo diferencias entre las hembras (AOF Hembras:  $1204.2 \pm 49.7$  g vs BOF Hembras:  $1251.6 \pm 45.4$  g). No se detectaron efectos para la eficiencia de conversión.

#### 6.5 Peso y medidas de calidad objetiva de la canal

Los valores de P para los factores principales y sus interacciones incluidos en los modelos para las variables peso de la canal caliente y medidas objetivas de conformación de la canal de los corderos se muestran en el Cuadro 14.

Cuadro 14. Valores de P para los factores principales tratamiento, sexo y su interacción, para las variables peso de la canal caliente y medidas de calidad objetiva de la canal

	Trat	Sexo	Trat*Sexo
--	------	------	-----------



Peso canal caliente	0,21	0,35	0,11
Ancho de la carcasa	0,47	0,29	0,003
Ancho de la grupa	0,07	0,12	0,10
Perímetro de la grupa	0,20	0,57	0,08
Largo de la canal	0,09	0,03	0,23
Profundidad del tórax	0,17	0,009	0,28
Índice de redondez del pecho	0,62	0,49	0,72
Compacidad de la canal	0,02	0,46	0,10
Compacidad de la pierna	0,28	0,13	0,87
Espesor de la grasa subcutánea	0,76	0,06	0,58

Trat: Tratamiento

El peso de la canal caliente de los corderos AOF ( $17,33 \pm 0,81$  kg) no fue diferente al de los BOF ( $18,17 \pm 0,81$  kg). Tampoco se encontró diferencias entre machos ( $19,18 \pm 0,84$  kg) y hembras ( $18,31 \pm 0,80$  kg). La compacidad de la canal de los corderos de AOF ( $0,30 \pm 0,02$  kg/cm) fue mayor y la grupa tendió a ser más ancha ( $25,25 \pm 0,51$  cm) que en los corderos de BOF ( $0,22 \pm 0,02$  kg/cm y  $23,92 \pm 0,52$  cm, respectivamente). También el largo de la canal de los corderos de AOF tendió a ser mayor que el de los de BOF (AOF:  $63,60 \pm 0,73$  cm vs BOF:  $61,96 \pm 0,72$  cm). Por otra parte, las carcadas de los corderos machos fueron más largas y tuvieron mayor profundidad de tórax que las de las hembras (Machos:  $63,84 \pm 0,75$  cm;  $25,65 \pm 0,46$  cm vs Hembras:  $61,72 \pm 0,69$ ;  $23,90 \pm 0,42$ , largo de la canal y profundidad del tórax, respectivamente). Por el contrario, el espesor de la grasa subcutánea fue mayor en las corderas hembras (Hembras:  $15,04 \pm 1,0$  mm vs Machos:  $12,05 \pm 1,1$  mm).

El ancho de las carcadas de los corderos no fue diferente entre sexos. Sin embargo, se detectó una interacción entre el sexo y el tratamiento para esta característica; los corderos machos AOF tuvieron carcadas más anchas que los machos BOF, no observándose diferencias entre las hembras AOF y BOF (Cuadro 15).

Por otra parte, se observó una tendencia a que la interacción entre el tratamiento y el sexo afectara el perímetro de grupa y la compacidad de la canal. El tratamiento redujo el perímetro de grupa de los corderos machos BOF comparado con los machos AOF, pero no hubo diferencias entre las hembras BOF y AOF. Un efecto similar se observó en la compacidad de la canal donde nuevamente el tratamiento afectó a los machos, pero no a las hembras (Cuadro 15).

Cuadro 15. Ancho de carcada, perímetro de grupa y compacidad de la canal (media  $\pm$  eem) de corderos machos y hembras de los grupos AOF y BOF.

	AOF		BOF	
	Machos	Hembras	Machos	Hembras
Ancho de carcada	$29,81 \pm 0,92^a$	$27,81 \pm 0,92^a$	$26,14 \pm 0,99^b$	$30,11 \pm 0,87^a$
Perímetro de la grupa	$68,19 \pm 1,1^x$	$65,50 \pm 1,1^y$	$64,71 \pm 1,2^y$	$66,11 \pm 1,0^y$
Compacidad de canal	$0,32 \pm 0,03^x$	$0,28 \pm 0,03^x$	$0,18 \pm 0,03^y$	$0,26 \pm 0,03^x$

Dentro de una misma fila y tratamiento aquellas medias no acompañadas por literales iguales fueron (a vs b,  $P < 0,05$ ) o tendieron (x vs y,  $P < 0,1$ ) a ser diferentes.

### 6.6 Pesos de los músculos

Los valores de P para los factores principales y sus interacciones incluidos en los modelos para el peso de los músculos de los corderos se muestran en el Cuadro 16.

Cuadro 16. Valores de P para los factores principales tratamiento, sexo y su interacción, para la variable peso de los diferentes músculos estudiados.

	Trat	Sexo	Trat*Sexo
<i>Semitendinosus</i>	0,02	0,06	0,02
<i>Gluteobiceps</i>	0,02	0,05	0,02
<i>Semimembranosus</i>	0,30	0,27	0,09
<i>Gluteus medius</i>	0,07	0,03	0,05
<i>Supraspinatus</i>	0,08	0,14	0,02
<i>Infraspinatus</i>	0,10	0,02	0,20
<i>Longissimus lumborum</i>	0,33	0,20	0,18
<i>Psoas major</i>	0,14	0,11	0,95

Trat: Tratamiento

El tratamiento nutricional aplicado a las ovejas gestantes afectó los pesos de los músculos *Semitendinosus* y *Gluteobiceps* (Cuadro 16) que fueron más pesados en los corderos de AOF (Cuadro 17). También se observó una tendencia a que los pesos de los músculos *Gluteus medius*, *Supraspinatus* e *Infraspinatus* se vieran afectados por el tratamiento (Cuadro 16) con los corderos de AOF presentando los valores más altos (Cuadro 17). Cuando el peso de la canal caliente fue incluido en los modelos respectivos como covariable, el efecto del tratamiento sobre el músculo *Semitendinosus* persistió ( $P = 0,04$ ) y se convirtió en una tendencia ( $P = 0,07$ ) para el músculo *Gluteobiceps*. Por otra parte, las tendencias observadas en los análisis de los pesos de los músculos *Gluteus medius*, *Supraspinatus* e *Infraspinatus* desaparecieron al utilizar el peso de la canal caliente como covariable en los modelos estadísticos. Además, se detectó una interacción entre el sexo y el tratamiento para los pesos de los músculos *Semitendinosus*, *Gluteobiceps* y *Supraspinatus* y una tendencia en los pesos de los músculos *Semimembranosus* y *Gluteus medius* (Cuadro 16). En todos los músculos mencionados, los pesos fueron mayores en los machos de AOF que en los de BOF pero no se observó diferencias entre tratamientos en los pesos de los músculos de las hembras (Cuadro 17). Cuando el peso de la carcasa caliente se incluyó en los modelos estadísticos como covariable el efecto de la interacción tratamiento y sexo se transformó en una tendencia ( $P = 0,08$ ) para los músculos *Semitendinosus* y *Gluteobiceps*, mientras que el efecto desapareció para el caso del *Supraspinatus* ( $P = 0,11$ ). Por su parte, las tendencias encontradas para los pesos de los músculos *Semimembranosus* y *Gluteus medius* desaparecieron cuando el peso de la carcasa caliente se incluyó como covariable en el análisis.

Cuadro 17. Pesos (g) de los diferentes músculos estudiados (medias  $\pm$  eem) de corderos pesados machos, hembras y de ambos sexos pooleados de los grupos AOF y BOF

MÚSCULO	ALTA OFERTA	BAJA OFERTA
<i>Gluteobiceps</i>	281,71 $\pm$ 10,59 <sup>a</sup>	250,25 $\pm$ 10,48 <sup>b</sup>

Machos	312,23 ± 14,19 <sup>a</sup>	247,19 ± 14,99 <sup>b</sup>
Hembras	251,19 ± 14,23 <sup>b</sup>	253,31 ± 12,83 <sup>b</sup>
<i>Semitendinosus</i>	99,53 ± 3,22 <sup>a</sup>	87,94 ± 3,18 <sup>b</sup>
Machos	109,73 ± 4,56 <sup>a</sup>	86,54 ± 4,88 <sup>b</sup>
Hembras	89,32 ± 4,56 <sup>b</sup>	89,35 ± 4,08 <sup>b</sup>
<i>Gluteus medius</i>	153,54 ± 6,74 <sup>x</sup>	135,46 ± 6,65 <sup>y</sup>
Machos	173,85 ± 9,54 <sup>a</sup>	137,10 ± 10,19 <sup>b</sup>
Hembras	133,24 ± 9,54 <sup>b</sup>	133,82 ± 8,53 <sup>b</sup>
<i>Supraspinatus</i>	120,09 ± 5,05 <sup>x</sup>	108,84 ± 4,99 <sup>y</sup>
Machos	132,65 ± 6,75 <sup>a</sup>	105,97 ± 7,13 <sup>b</sup>
Hembras	107,54 ± 6,77 <sup>b</sup>	111,71 ± 6,10 <sup>b</sup>
<i>Semimembranosus</i>	253,40 ± 11,26 <sup>a</sup>	237,98 ± 11,12 <sup>a</sup>
Machos	274,61 ± 15,39 <sup>x</sup>	233,42 ± 16,32 <sup>y</sup>
Hembras	232,19 ± 15,43 <sup>b</sup>	242,54 ± 13,85 <sup>b</sup>
<i>Infraspinatus</i>	121,2 ± 4,36 <sup>x</sup>	110,9 ± 4,29 <sup>y</sup>
Machos	132,8 ± 6,17	114,5 ± 6,59
Hembras	109,7 ± 6,17	107,4 ± 5,51
<i>Longissimus lumborum</i>	228,6 ± 13,2	209,9 ± 13,3
Machos	253,7 ± 18,7	209,4 ± 20,0
Hembras	203,5 ± 18,7	210,4 ± 17,7
<i>Psoas major</i>	92,19 ± 4,63	82,11 ± 4,66
Machos	97,79 ± 6,55	87,29 ± 6,99
Hembras	86,60 ± 6,54	76,94 ± 6,17

Literales diferentes dentro de cada músculo y sexo (machos, hembras o machos y hembras pooleados) indican diferencias estadísticamente significativas (a vs b,  $P < 0,05$ ) o tendencias (x vs y,  $P < 0,1$ ).

## 7. DISCUSIÓN

### 7.1 Efectos de la menor oferta de forraje de campo natural sobre el peso y la condición corporal de las ovejas gestantes

Las diferentes ofertas de forraje de campo natural asignadas a las ovejas gestantes indujeron diferentes comportamientos del PC y CC de las madres, sugiriendo que los balances energéticos de ambos grupos a lo largo de la gestación fueron diferentes, por lo que se puede asumir que difirieron los ambientes intrauterinos en los que los fetos se gestaron. Aún más, independientemente de los cambios ocurridos durante la gestación, las ovejas de AOF llegaron a parto con mayor PC que su peso inicial, mientras que los PC iniciales y finales no fueron diferentes en las ovejas de BOF. Por otra parte, en el presente trabajo los mayores efectos del tratamiento sobre las madres se observaron sobre el PC y no sobre la CC. En rumiantes, el peso refleja la masa corporal y el nivel de llenado del sistema digestivo (Chilliard y col., 1998); es así que, frente a una subnutrición de corto plazo se producen cambios de PC pero no de CC por el menor llenado del sistema digestivo consecuencia de una ingesta reducida. Por el contrario, ante una subnutrición de mediano a largo plazo, la ingesta se estabiliza y la pérdida de PC refleja la pérdida de masa en tejidos y órganos (Chilliard, 1988). En el presente trabajo, cuando la subnutrición se prolongó, las ovejas de BOF perdieron rápidamente PC reflejando la pérdida de masa corporal. Por su parte, la CC es un indicador de las reservas energéticas superficiales (tejido adiposo subcutáneo) a largo plazo (Chilliard y col., 1998), y su aumento o disminución refleja el estado metabólico (anabolismo o catabolismo) en que se encuentra el animal (Caldeira y col., 2007).

La modificación del PC como consecuencia de los tratamientos aplicados presentó una evolución diferente dependiendo de si las ovejas estaban gestando machos o hembras. Es decir, el tratamiento nutricional indujo cambios más pronunciados y prematuros en el PC de las madres gestantes de fetos hembras que en las madres gestantes de fetos machos. Se podría pensar que las madres sometidas a subnutrición desde etapas tempranas de la gestación priorizan los fetos hembras por encima de los fetos machos, sacrificando reservas corporales propias dando como resultado una mayor pérdida de PC en la madre y priorizando el feto en crecimiento (Hewison y Gaillard, 1999). La hipótesis de Trivers y Willard (1973) sostiene que en aquellas especies polígamas cuando las madres tienen abundante comida y condiciones ambientales favorables, se prioriza el desarrollo de su progenie masculina, quienes tienen mayor probabilidad de dejar más descendencia. Sin embargo, frente a restricciones alimentarias, las madres priorizan a su progenie femenina, que si bien no deja tanta descendencia como los machos, tienen mayores probabilidades de ser exitosas desde el punto de vista reproductivo. A su vez, Gonzales Bulnes y col. (2015) plantean que siendo la hembra mamífera un eslabón más crítico de la sobrevivencia de la especie, serían estas más resilientes a ser afectadas por la restricción durante su desarrollo por lo que la subnutrición maternal tendría menor incidencia en la salud de las mismas. En efecto, si consideramos el PC de las madres como indicador de la partición de nutrientes, podríamos asumir que las madres de AOF tendieron a priorizar a los fetos machos, mientras que las de BOF destinaron más nutrientes a sus fetos hembras. Lamentablemente, la información sobre la influencia del sexo del feto sobre el peso de las madres durante la gestación es escasa. No obstante, en mujeres gestantes se ha demostrado que menores ganancias de peso durante el embarazo se asocian a la gestación de fetos machos (Bruyn Jones, 2014). La teoría evolutiva de Trivers-Willard (1973) antes

expuesta puede constituir la base que explica la mayoría de los efectos sexo dependientes de programación fetal reportados en las diferentes especies. Del mismo modo, esta teoría también puede considerarse la base para explicar la mayoría de los efectos sexo dependientes de programación fetal encontrados en este trabajo.

## 7.2 Efectos de la menor oferta de forraje de campo natural gestacional sobre el desempeño productivo de los corderos

Los tratamientos nutricionales aplicados a las madres no se reflejaron en diferencias en el peso al nacimiento de las crías. Kenyon y Blair en su revisión del 2014 sostienen que la alimentación durante el último tercio de gestación tiene mayor impacto que el plano nutricional durante el resto de la gestación sobre el peso al nacimiento de los corderos. Aún más, estos autores llegan a la conclusión de que un buen plano nutricional durante el final de la gestación podría compensar la subnutrición durante el primer y segundo tercio de gestación siempre y cuando ésta no fuera severa (Kenyon y Blair, 2014). En el presente trabajo, a ambos grupos se les aumentó la oferta de forraje durante el último tercio de gestación y además se suplementaron. Posiblemente, este mejor plano nutricional al final de la gestación les permitió a las ovejas de BOF compensar la restricción, pero a mayor costo metabólico reflejado en el menor PC y CC con la que llegaron al parto. Por lo tanto, se podría asumir que el aumento de nutrientes en la dieta fue transferido al compartimiento intrauterino.

Por otra parte, en el presente trabajo el peso promedio de los corderos al parto está dentro de lo esperable para la raza Corriedale en nuestro país (Ganzabal, 2005). No obstante, a pesar de que normalmente se acepta que los corderos machos al nacer son más pesados que las hembras (Dalton y col., 1980; Ganzabal, 2005; Everett-Hincks y Dodds, 2008), en el presente trabajo, el sexo no influyó el peso al nacimiento, ni se observó que el tratamiento estuviera influido por el sexo de la cría. Este hecho nos permite especular con la posibilidad de que, acompañando la idea antes expuesta sobre la teoría evolutiva de priorización de la progenie femenina (Trivers y Willard, 1973), los tratamientos nutricionales fueran más restrictivos para los fetos machos que para las hembras. De hecho, este supuesto se condice con la mayoría de los hallazgos de efectos sexo dependientes de programación fetal del presente estudio. Sin embargo, nuestros resultados indican que el peso al nacimiento no fue afectado por el tratamiento de un modo sexo dependiente.

A pesar de ello, sí se encontraron efectos sexo dependientes de programación fetal sobre el PC de los corderos durante el periodo de lactancia, donde se observó que la subnutrición materna afectó el crecimiento de los corderos machos, pero no el de las hembras. Esto último coincide con la investigación en cerdos realizada por Gonzalez-Bulnes y col. (2012) en donde las hembras nacidas de madres restringidas nutricionalmente presentaron un mayor desarrollo postnatal y velocidad de crecimiento que los lechones machos. A su vez, se sabe que las tasas de ganancias de los corderos durante la lactancia están relacionadas a la producción de leche de sus madres, si bien esta relación disminuye a medida que el cordero crece (Torres Hernández y Hohenboken, 1980). En este experimento, cuando la producción de leche de las madres al destete fue evaluada, no se encontró efecto del tratamiento, pero sí se encontró un efecto sexo dependiente del tratamiento; la subnutrición materna durante la gestación redujo la producción de leche de las ovejas BOF que amamantaban machos comparado con las de AOF, pero no se observaron estas

diferencias entre las que amamantaban hembras (Freitas de Melo y col., 2018; Ithurralde y col., 2018). Es posible que la producción de leche de las madres de AOF permitiera mostrar a los corderos machos su superioridad en ganancias de peso en este periodo, mientras que la menor producción de leche de las madres de BOF limitara esta expresión. Resumiendo, es posible pensar que las diferencias observadas durante el periodo de lactancia entre los corderos machos de ambos tratamientos puedan explicarse por diferencias tanto en las capacidades de crecimiento individuales como en la producción de leche de sus madres.

Durante el engorde, la oferta de forraje ofrecida a las madres de BOF también limitó el crecimiento de los corderos. Estos resultados son coincidentes con los publicados por Underwood y col. (2010) quienes reportaron que novillos nacidos de vacas restringidas nutricionalmente durante la gestación media y tardía tienen menores ganancias diarias de peso. De forma similar Nordby y col. (1987) observaron que corderos nacidos de madres restringidas (70%) desde 30 días antes de la concepción hasta los 100 días de gestación presentaron una menor tasa de ganancia durante el engorde. Algo similar reportaron Sen y col. (2015) que observaron que la desnutrición materna durante la gestación temprana y media reduce la ganancia diaria de peso de sus corderos durante el periodo de engorde. Contrariamente, según Piaggio y col. (2018) no hubo efecto sobre la ganancia diaria o el índice de conversión de corderos cuyas madres fueron alimentadas al 70% de sus requerimientos desde el día 45 al 115 de gestación.

Por otra parte, una vez más en lo que respecta a las variables de desempeño productivo durante el engorde, las diferencias entre tratamientos fueron más evidentes en los machos que en las hembras; los machos de AOF fueron más pesados en promedio que los demás corderos, no existiendo diferencias en el peso entre hembras de ambos grupos. Aún más, el consumo de los machos de AOF fue mayor que el de los machos de BOF y de las hembras de ambos tratamientos, no existiendo diferencias entre hembras de ambos tratamientos. La literatura sobre el efecto de la subnutrición gestacional de las madres sobre el consumo voluntario de las crías es contradictoria. Sibbald y Davidson, (1998) reportaron que no hubo efecto de la restricción nutricional en ovejas gestantes sobre el consumo de sus corderos entre el destete y los 2 años. Esto es consistente con lo reportado por Sen y col. (2015) que observaron que la desnutrición materna durante la gestación temprana y media no afecta el consumo de sus corderos durante el periodo de engorde. De forma contraria, Piaggio y col. (2018) reportaron un aumento en el consumo voluntario de corderos hijos de madres subnutridas desde el día 45 al 115 de gestación. Por otra parte, la literatura que reporta efectos sexo dependientes para el consumo en la restricción nutricional materna es aún más escasa. Hay evidencias de que la restricción proteica en ratas gestantes induce crías con preferencia por dietas grasas y que la influencia es mayor en la descendencia femenina que en los machos (Bellinger y Langley-Evans, 2005). Una posible explicación para el hecho de que el tratamiento materno haya afectado el consumo en los machos y no en las hembras puede deberse a las diferencias en los requerimientos entre los distintos grupos de animales. En ese sentido, es posible que los machos de BOF consumieran de acuerdo a sus requerimientos, y que estos fueran menores que en los machos de AOF.

Por otra parte, considerando que el desarrollo de la masa muscular es afectado por la nutrición de las madres (Zhu y col., 2004; Daniel y col., 2007), es posible especular con el hecho de que los corderos de BOF a partir de los 170 días enlentecieran la formación de masa muscular, es decir, la hipertrofia de las células musculares. Es posible que el menor peso de los corderos de BOF estuviera reflejando, entre otras cosas, la menor capacidad para desarrollar masa muscular.

### 7.3 Efectos de la menor oferta de forraje de campo natural gestacional sobre la calidad de la carcasa y el desarrollo muscular

El tratamiento nutricional de las madres afectó las medidas objetivas de conformación de la canal. En efecto, los corderos hijos de madres subnutridas tuvieron carcasas más cortas, menos compactas y con grupas más estrechas, en comparación con los corderos de AOF. La canal de los animales está conformada por diferentes tipos de tejidos (muscular, óseo y adiposo, fundamentalmente); la velocidad de deposición y el orden de desarrollo de estos tejidos van a determinar su conformación (Cañeque y Sañudo, 2005). En el presente trabajo no se evaluó directamente conformación ósea. Sin embargo, las medidas de conformación de la canal tienen en cuenta aspectos del desarrollo óseo (Bianchi y Feed, 2010; Cañeque y Sañudo, 2005). Dado que en nuestro trabajo los corderos AOF presentaron canales más largas y grupas más anchas que los corderos BOF, no se puede descartar que los tratamientos afectaran no solo el desarrollo muscular y la adipogénesis, sino que también afectaran el desarrollo óseo. En efecto, la subnutrición de las madres durante la gestación disminuye la longitud y el peso del fémur (Tygesen y col., 2003). A pesar de la relevancia del tema, los antecedentes acerca de los efectos de la nutrición materna sobre la conformación de la canal en especies productivas son escasos. En Uruguay, Piaggio y col. (2018) no encontraron efectos de la subnutrición materna entre el día 45 y 115 de la gestación sobre el área del ojo de bife y las características de la canal. Por esta razón podemos afirmar que nuestros datos realizan un aporte original al tema de la nutrición materna y el efecto de la misma sobre la calidad de la canal. Aún más, hemos encontrado que algunas de las características de la carcasa fueron afectadas por el tratamiento dependiendo del sexo de la cría. Si bien se han reportado diferencias en las características de la canal en ovinos (Vergara y col., 1999) y en bovinos (Park y col., 2002) dependiendo del sexo del animal, no hemos encontrado trabajos disponibles sobre el efecto diferencial según el sexo de la cría y la nutrición materna sobre variables de calidad y conformación de la canal. Por lo que también esta información es un aporte original del presente trabajo. Nuestros resultados indican que una restricción nutricional materna entre los días 30 y 143 de gestación afectan las medidas objetivas de conformación de la canal y por lo tanto su calidad. Además, las diferencias encontradas sugieren que los corderos machos se ven más afectados que las hembras.

Finalmente, un hallazgo relevante del presente estudio fue el efecto de la subnutrición materna en los pesos musculares; los corderos BOF presentaron músculos *Gluteobiceps* y *Semitendinosus* más livianos independientemente del efecto del tratamiento sobre el peso de la carcasa caliente. Estos resultados contradicen a los obtenidos por Sen y col. (2015) quienes reportaron que la restricción nutricional materna redujo el peso de los músculos *Semitendinosus*, *Semimembranosus* y *Gastrocnemius*, pero que dichos efectos desaparecieron cuando se agregó el peso de la canal como covariable. Aún más, nuestros

resultados sugieren que la subnutrición materna afectaría de manera más profunda el peso muscular en los machos que en las hembras. En efecto, los músculos *Gluteobiceps*, *Supraspinatus* y *Semitendinosus* de los corderos machos de AOF fueron más pesados que los de BOF y no se detectaron diferencias entre las hembras de AOF y de BOF. A su vez, de acuerdo con nuestros resultados este efecto sexo dependiente de programación fetal puede considerarse profundo para los músculos *Semitendinosus* y *Gluteobiceps*, ya que el mismo se mantuvo como tendencia en el mismo sentido cuando se utilizó como covariable el peso de la canal caliente. Nuestros resultados son consistentes con lo reportado por Daniel y col. (2007) quienes demostraron que los pesos de los músculos *Longissimus lumborum* y *Vastus lateralis* son afectados por la restricción nutricional gestacional en los corderos machos y no hembras hijos de madres restringidas al 50% de sus requerimientos entre los días 30 y 70 de gestación. Se conoce que la subnutrición materna afecta la miogénesis durante la fase de formación de fibras secundarias en ovejas, con el periodo entre los 55 y 75 días de gestación como el más crítico (Picard y col., 2002). Por lo tanto, se podría asumir que estos resultados podrían, al menos en parte, estar asociados con una reducción en la formación de fibras secundarias en los corderos machos de BOF en los músculos afectados. Además, las diferencias en la respuesta del tratamiento entre los músculos podrían asociarse con diferencias intermusculares en el momento del desarrollo de cada músculo en particular (Rehfeldt y col., 2011). El efecto que hemos encontrado es mayor en machos, posiblemente porque sufren más la restricción materna que las hembras (González-Bulnes y col., 2015). Tal y como se mencionó anteriormente la teoría evolutiva de protección de las hembras planteada por Trivers y Willard (1973) sostiene que bajo condiciones adversas las madres sesgan la inversión de recursos hacia las hijas, lo cual es una mejor alternativa adaptativa ante circunstancias adversas, porque habrá más hembras para la reproducción, con mayores probabilidades de éxito reproductivo si se las compara con machos gestados y criados en condiciones ambientales desfavorables. Se podría pensar entonces, que las ovejas restringidas nutricionalmente priorizaron el desarrollo de los fetos hembras por encima de los fetos machos, razón por la cual no se observó diferencia entre los pesos musculares de las corderas AOF y BOF, pero sí entre los machos. En resumen, la literatura encontrada sobre el efecto sexo dependiente en la subnutrición materna sobre el peso de los músculos es escasa y nuestro trabajo realiza una vez más un aporte novedoso en tal sentido. Nuestros resultados indican que una restricción nutricional materna entre los días 30 y 143 de gestación afecta el peso de los músculos y por lo tanto la capacidad productora de carne al momento de la faena de los corderos (200 días). Además, las diferencias encontradas sugieren que los machos se ven más afectados que las hembras.

En síntesis, los resultados de la presente tesis indican que una menor oferta de forraje de campo natural en ovejas gestantes resulta en una subnutrición de las madres con repercusiones en el desempeño productivo de sus hijos. Estos efectos son más pronunciados en los corderos machos que en las hembras, que vieron afectado su crecimiento, tuvieron carcasas de menor calidad y menores pesos musculares.



## **8. CONCLUSIONES**

Una baja oferta de forraje de campo natural en ovejas gestantes afecta el desempeño productivo de sus crías de forma sexo dependiente. Los corderos machos nacidos de madres restringidas llegaron a la faena con menos peso, presentaron carcasas de peor calidad y músculos más livianos que sus contrapartes. Dichos efectos no se observaron entre las hembras. Estos resultados sugieren que una restricción nutricional intrauterina limita más el potencial productivo de los machos que el de las hembras.

## 9. BIBLIOGRAFÍA

1. Abud, M.J.(2015). Efecto de la oferta de forraje de campo natural sobre el desarrollo fetal de corderos con especial énfasis en el desarrollo muscular. Tesis Magíster en Ciencias Agrarias opción Ciencias Animales, Facultad de Agronomía, UdelaR. pp. 1-14.
2. Adair LS. PhD; Christopher W. Kuzawa, BA; Judith Borja, PhD. (2001). Maternal Energy Stores and Diet Composition During Pregnancy Program Adolescent Blood Pressure. *Circulation* 104:1034-1039.
3. Arias, S. (2008). Peso de la canal y factores que la afectan. En: Sañudo, C, González, C. (Ed.), Aspectos estratégicos para obtener carne ovina de calidad en el cono sur americano, Buenos Aires: Independencia, pp. 103- 112.
4. Barker DJP. (2003). The developmental origins of adult disease. *Eur J Epidemiol* 18: 733-736.
5. Bavera, G. A. (2006). Definiciones de carne, res, faena, rinde y dressing. Disponible:[http://www.produccionanimal.com.ar/informacion\\_tecnica/comercializacion/07-definicion\\_de\\_carne\\_y\\_res.pdf](http://www.produccionanimal.com.ar/informacion_tecnica/comercializacion/07-definicion_de_carne_y_res.pdf). Fecha de consulta: 14/11/2018
6. Bellinger, L., Langley-Evans, S. (2005). Fetal programming of appetite by exposure to a maternal low protein diet in the rat. *Clinical Science* 109: 413-420.
7. Berretta EJ, San Julian R, Montossi F, Silva JA. (1994). Pasturas naturales y producción ovina en la región de basalto de Uruguay. Congreso mundial Merino. 4°, Montevideo, Uruguay, pp 245-262.
8. Bianchi, G. (2014). Confinamiento de corderos. Seminario de actualización técnica: producción de carne ovina de calidad. INIA, serie técnica 221, p. 113-125.
9. Bianchi, G. (2013). Confinamiento de corderos. INIA, Serie actividades de difusión; 719, p.101-112.
10. Bianchi, G., Feed, O. (2010). Introducción a la ciencia de la carne. Montevideo, Hemisferio sur, 551 p.
11. 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. *Rev Arg Prod Anim* 26: 225- 230.
12. Bielli, A., Pérez-Clariget, R., Pedrana, G., Milton, J., López, A., Blackberry, M., Duncombe, G., Rodríguez-Martínez, H., Martin, G. (2002). Low maternal nutrition during pregnancy reduces the number of Sertoli cells in the newborn lamb. *Reproduction, fertility and development.* 14: 333-337.
13. 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.
14. Bruny Jones, S. (2014). Weight gain in pregnancy linked to sex of baby. *PLOS One.* Ob.Gyn.net. Disponible en: <http://www.obgyn.net/pregnancy-and-birth/weight-gain-pregnancy-linked-sex-baby>. Fecha de consulta : 05/11/2018
15. Burton GJ, Fowden AL. (2012). Review. The placenta and developmental programming: Balancing fetal nutrient demands with maternal resource allocation. *Placenta* 33: S23-S27.

16. Caldeira, R.M., Belo, A.T., Santos, C.C., Vazques, M.I., Portugal, A.V. (2005). The effect of long-term feed restriction and over nutrition on body condition score, blood metabolites and hormonal profiles in ewes. *Small Ruminant Research*. 68: 242-255.
17. Calkins, K., Devaskar, S.U. (2011). Fetal origins of adult disease. *Curr Probl Pediatr Adolesc Health Care* 41: 158-76.
18. Cañeque, V., Pérez, C., Velasco, S., Díaz, M.T., Lauzurica, S., Álvarez, I., Ruiz de Huidobro, F., Onega, E., De la Fuente, J., 2004. Carcass and meat quality of light lambs using principal component analysis. *Meat Sci*. 67: 595-605.
19. Cañeque, V., Sañudo, C. (2005). Estandarización de las metodologías para evaluar la calidad del producto (animal vivo, canal, carne y grasa) en los rumiantes. Madrid. Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria, 448 p.
20. Cappon, G.D., Fleeman, T.L., Chapin, R.E., Hurtt, M.E. (2005). Effects of feed restriction during organogenesis on embryo-fetal development in rabbit. *Birth Defects Res B Dev Reprod Toxicol* 74: 424-430.
21. Carambula, M. (1981). Aspectos relevantes para la producción forrajera. INIA, Serie Técnica 19. Montevideo. 46 p.
22. Cardellino, R. (2008). El doble propósito en ovinos con lana fina: una posibilidad cierta para Uruguay. *El País Agropecuario*, 14: 32-34.
23. Casas, M. (2009). Miogénesis y diversidad muscular. Disponible en: <https://es.slideshare.net/Pauli.olivares/miogenesis-y-diversidad-muscular>. Fecha de consulta: 26/10/2018
24. Ceballos, D. (2011). Engorde de corderos en condiciones de confinamiento. Carpeta Técnica Estación Experimental Agroforestal Esquel (Chubut), N° 41, p 183-186. Disponible en: [https://inta.gob.ar/sites/default/files/script-tmp-inta\\_ganaderia41\\_engorde\\_ovino.pdf](https://inta.gob.ar/sites/default/files/script-tmp-inta_ganaderia41_engorde_ovino.pdf). Fecha de consulta: 16/10/2018
25. Chilliard, Y; Bocquier, F; Doreau, M. (1998). Review: Digestive and metabolic adaptations of ruminants to undernutrition, and consequences on reproduction. *Reprod. Nutr. Dev*. 38: 131-152.
26. Clarke, L.; Yakubu, D. P.; Symonds, M.E. (1997). Influence of maternal bodyweight on size, conformation and survival of newborn lambs. *Reprod. Fert. Dev*. 5: 509-514.
27. Dalton, D. C., Knight, T. W., Johnson, D. L. Lamb survival in sheep breeds on New Zealand hill country. (1980). *New Zealand Journal of Agricultural Research*. 23: 167-173.
28. Daniel, Z. C., Brameld, J. M., Craigon, J., Scollan, N.D., Buttery, P.J., (2007). Effect of maternal dietary restriction during pregnancy on lamb carcass characteristics and muscle fiber composition. *J. Anim. Sci*. 85: 1565–1576.
29. Daza, A. (1997). Reproducción y sistemas de explotación en el ganado ovino. Madrid, Mundi-Prensa, Madrid, 381 p.
30. De Boer, H.D.B.L., Dumont, B.L., Pomeroy, R.W., Weniger, J.H. (1974). Manual on EAAP reference methods for the assessment of carcass characteristics in cattle. *Livestock Production Science*, 2: 151-164.
31. DIEA, (2017). Anuario Estadístico, Dirección de Estadística Agropecuaria, Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca, Uruguay. <http://www.mgap.gub.uy/sites/default/files/diea-anuario2017web01a.pdf>. Fecha de consulta: 16/10/2018

32. Du, M., Wang, B., Fu, X., Yang, Q., Zhu, M.J. (2015). Review: Fetal programming in meat production. *Meat Science*, 109: 40-47.
33. Du M, Tong J, Zhao JX, Underwood KR, Zhu MJ, Ford SP, Nathanielsz PW. (2010). Fetal programming of skeletal muscle development in ruminant animals. *J Anim Sci* 88: 51-60.
34. Dwyer, C.M., Stickland, N.C., Fletcher, J.M. (1994). The influence of maternal nutrition on muscle fiber number development in the porcine fetus and on subsequent postnatal growth. *J Anim Sci*. 72: 911–917.
35. Everett-Hincks, J.M., Dodds, K.G. (2008). Management of maternal-offspring behavior to improve lamb survival in easy care sheep systems. *Journal of Animal Science*. 86: E259–E270.
36. Fahey, A.J., Brameld, J.M., Parr, T., Buttery, P.J. (2005). The effect of maternal undernutrition before muscle differentiation on the muscle fiber development of the newborn lamb. *J Anim Sci* 83: 2564-2571.
37. Forbes, J.M. (1999) Natural feeding behaviour and feed selection. En: van der Heide, D., Huisman, E.A., Kanis, E., Osse, J.W., Verstegen, M. Regulation of Feed Intake. Wallingford, CABI, pp.3-11.
38. Forbes, J.M. (2007) Voluntary food intake and diet selection in farm animals. Wallingford, CABI, p 453.
39. Forgarty, N.M., Vonnahme, K.A., Hess, B.W., Nathanielsz, P.W., Ford, S.P. (2009). Effects of early gestational undernutrition on fetal growth, organ development, and placentomal composition in the bovine. *J Anim Sci* 87: 1950-1959.
40. Franch, A., Redondo Del Río, M.P., Suárez Cortina, L. (2009). Nutrición infantil y salud ósea. *An Pediatr (Barc)*. 72: 80.e1- 80.e1.
41. Freitas de Melo, A., Terrazas, A., Ungerfeld, R., Hotzel, M.J., Orihuela, A., Pérez Clariget, R. (2018). Influence of low pasture allowance during pregnancy on the attachment between ewes and their lambs at birth and during lactation. *Applied Animal Behaviour Science*. 199: 9-16.
42. Ganzabál, A. (2005). Análisis de registros reproductivos en ovejas Corriedale. INIA. Serie Actividades de Difusión, N° 401, p. 69-83.
43. García-Robles, R., Ayala, P., Perdomo, S. (2012). Epigenetics: Definition, molecular bases and implications in human health and evolution. *Revista Ciencias de la Salud*; 10: 59-71.
44. Gastel, T., Bielli, A., Pérez, R., López, A., Castrillejo, A., Tagle, R., Franco, J., Laborde, D., Forsberg, M., Rodriguez-Martinez, H. (1996). Seasonal variations in testicular morphology in Uruguayan Corriedale rams. *Anim. Reprod. Sci.* 40: 59-75.
45. Gregory, N.G. (2004). Physiology and behaviour of animal suffering. Garsington Road, UK: Blackwell. pp. 280.
46. Grigore, D., Ojeda, N.B., Alexander, B.T. (2008). Sex differences in the fetal programming of hypertension. *Gend. Med.* 5: (Suppl A) S121- S132.
47. Gondret, F., Lefaucheur, L., Juin, H., Louveau, I., Lebret, 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.
48. Gonzalez Bulnes, A., Torres Rovira, L., Ovilo, C., Astiz, S., Gomez Izquierdo, E., Gonzalez Anover, P., Pallares, P., Perez-Solana, M.L., Sanchez Sanchez, R. (2012). Reproductive, endocrine and metabolic feto-maternal features and

- placental gene expression in a swine breed with obesity/leptin resistance. *Gen. Comp. Endocrinol.* 176: 94- 101.
49. Gonzales, E. (2010). Origen fetal de las enfermedades expresadas en la edad adulta. *Monografía Actualización en Nutrición.* 11 (4): 303- 314.
  50. Gootwine E. (2013). Meta-analysis of morphometric parameters of late-gestation fetal sheep developed under natural and artificial constraints. *J Anim Sci* 91: 111-119.
  51. Haydock, K.P., Shaw, N.H., (1975). The comparative yield method for estimating dry matter yield of pastures. *Aust. J. Exp. Agric. Anim. Husb.* 5: 663-670.
  52. Hewison, A.J., Gaillard J.M. (1999). Successful sons or advantaged daughters? The Trivers–Willard model and sex-biased maternal investment in ungulates. *Trends in Ecology & Evolution.* 14: 229-234.
  53. Heymsfield, S.B., Gallagher, D., Visser, M., Núñez, C., Wang, Z.M. (1995). Measurement of skeletal muscle: laboratory and epidemiological methods. *J Gerontol A Biol Sci Med Sci.* 50: 35-40.
  54. Hughes, B.O., Dewar, W.A. (1971). A specific appetite for zinc in zincdepleted domestic fowls. *Brit. Poultry Sei.* 12: 255-258.
  55. Iason, G.R., Sim, D.A., Foreman, E., Fenn, P. (1994). Seasonal variation of voluntary food intake and metabolic rate in three contrasting breeds of sheep. *Anim Sci.* 3: 381-387.
  56. Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA), Secretariado Uruguayo de la Lana (SUL), Cámara Mercantil de Productos del País (2016). Guía para la producción ética de ovinos en Uruguay. Disponible en: <http://www.inia.uy/Documentos/P%C3%BAblicos/INIA%20Tacuaremb%C3%B3/2017/WEB%20Gu%C3%ADa%20de%20Recomendaciones%20Ovinas%20URUGUAY%202016.pdf>. Consultado: 27/10/2018
  57. Irigoyen, J., Masello, E., Sarno, R. (1978). Seminario: Mortalidad de corderos. Facultad de Agronomía, Paysandú, Uruguay, 44 p.
  58. Ithurralde, J., Genovese, P., Abud M.J., Perez-Clariget, R., Lopez-Perez, A., Bielli, A (2018). La oferta gestacional de campo natural afecta la expresion de PCNA y miogenina en fetos ovinos. *Jornadas de Investigación, Facultad de Agronomía, Montevideo, Uruguay.*
  59. Ithurralde, J., Bianchi, G., Feed, O., Nan, F., Ballesteros, F., Garibotto, G., Bielli, A., (2017). Variation in instrumental meat quality among 15 muscles from 14-month-old sheep and its relationship with fibre typing. *Anim. Prod. Sci.* 58(7): 1358-1365
  60. Ithurralde, J., Genovese, P., Abud M.J., Perez-Clariget, R., Lopez-Perez, A., Bielli, A. (2017). Ofertas de forraje de campo natural durante la gestación en ovinos: Inmunopositividad de PCNA en los músculos *Psoas major*, *Gluteobiceps* y *Semimembranosus* de fetos ovinos de 70 días de desarrollo. *X Jornadas Técnicas Veterinarias, Montevideo, Uruguay.*
  61. 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.
  62. Jefferies, B.C. (1961). Body condition scoring and its use in management. *Tasmanian J Agric.* 32: 19-21.
  63. Jones, S.D.M., Robertson, W.M., Price, M.A., Coupland, T., (1996). The prediction of saleable meat yield in lamb carcasses. *Can. J. Anim. Sci.* 76: 49-53.

64. Kenyon, P.R., Blair, H.T. (2014). Foetal programming in sheep – Effects on production. *Small Rumin. Res.* 118: 16-30.
65. Koong, L.J., Garrett, W.N., Rattray, P.V., (1975). A description of the dynamics of fetal growth in sheep. *J. Anim. Sci.* 41: 1065-1068.
66. Kremer, R. (2010). Corderos pesados en Uruguay: evolución e impacto en la producción de carne ovina. *Agrociencia.* 14 (3): 69-71.
67. Langlands, JP. (1989). Trace element nutrition of grazing ruminant. III. Copper oxide powder as copper supplement. *Aust J Agr Res.* 40: 187-193.
68. Lee, S.H., Joo, S.T., Ryu, Y.C. (2010). Skeletal muscle fiber type and myofibrillar proteins in relation to meat quality. *Meat Sci* 86: 166–170.
69. Lefaucheur, L., Gerrard, D. (2000). Muscle fiber plasticity in farm mammals. *J Anim Sci* 77: 1-19.
70. Martínez de Villarreal, L. (2008). Programación fetal de enfermedades expresadas en la etapa adulta. *Medicina Universitaria,* 10: 108-113
71. McCormick, C.M., Smythe, J.W., Sharma, S., Meaney, M.J., 1995. Sex-specific effects of prenatal stress on hypothalamic-pituitary-adrenal responses to stress and brain glucocorticoid receptor density in adult rats. *Dev. Brain. Res.* 84: 55–61.
72. Minson, J. D. (1990). *Forage in Ruminant Nutrition.* San Diego, Academic Press, 483 p.
73. Miranda de Vargas Jr., F., de Almeida Ricardo, H., Leão, AG., Rodríguez de Souza, M., Leonardo, AP., Cuéllar, A. (2014). Sistema de engorde de ovinos en confinamiento y sus costos relacionados. En: Ganzábal A. Guía práctica de producción ovina en pequeña escala en Iberoamérica. CYTED, pp. 48-53. Disponible en: <http://www.ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/3919/1/Guia-Practica-para-produccion-ovina-en-Iberoamerica.pdf>. Fecha de consulta: 26/10/2018
74. Montossi, F., Font-i-Furnols, M., del Campo, M., San Julian, R., Brito, G., Sañudo, C. (2014). Producción sostenible de carne ovina y las tendencias en las preferencias de los consumidores: Compatibilidades, contradicciones y dilemas sin resolver. (2014). Seminario de Actualización Técnica: Producción de Carne Ovina de Calidad. INIA. 221: 1-44
75. Montossi, F., Barbieri, I., Ciappesoni, G., Ganzabal, A., Banchemo, G., Soares de Lima, JM., Brito, G., Luzardo, S., San Julian, R., Silveira, C., Vazquez, A. (2011). Análisis y aportes del INIA para una ovinocultura más innovadora y competitiva. Cámara Mercantil de Productos del País. Disponible en: <http://www.camaramercantil.com.uy/docs/boletines/afe7b142d3736cfadfd4c445ba782bba.pdf>. Fecha de consulta: 18/07/2018
76. Montossi, F. (2002). Investigación aplicada a la cadena agroindustrial cárnica: avances obtenidos: carne ovina de calidad. Montevideo, Uruguay. INIA, Serie técnica 126, p 139.
77. Moreno, J.M., Dalmau, J. (2001). Alteraciones en la nutrición fetal y efectos a largo plazo: ¿algo más que una hipótesis? *Acta pediátrica española,* 59 (10): 50-58.
78. Nordby, D.J., Field, R.A., Riley, M.L., Kercher C.J. (1987). Effects of maternal undernutrition during early pregnancy on growth, muscle cellularity, fiber type and carcass composition in lambs. *J. Anim. Sci.* 64: 1419-1427.
79. NRC- National Reserch Council. (1985). *Nutrient requirements of sheep.* 6 Ed. Washington, National Academies Press, 111 p.



80. Oksbjerg, N., Petersen, J., Sørensen, I., Henckel, P., Vestergaard, M., Ertbjerg, P., Moller, A.J., Bejerholm, C., Stoier, S. (2000). Long-term changes in performance and meat quality of Danish Landrace pigs: A study on a current compared with an unimproved genotype. *Animal Science*, 71: 81-92.
81. Olmos, F. (1997). Efectos climáticos sobre la productividad de pasturas en la región noreste. *Boletín de Divulgación N° 64*. INIA Tacuarembó.
82. Orcasberro, R. (1985). Nutrición de la oveja de cría. 2do. II Seminario Técnico de producción ovina, SUL, Salto, Uruguay. p. 91-107.
83. Ornelas Gutierrez, T., Velazquez, A., Carrillo, L. (1987). Algunos factores ambientales que afectan el peso al nacer al destete de corderos pelibuey. *Tec. Pec. Méx.* 25: 289- 295.
84. Ortega, R.L., Bores, Q.R. (2000). Sistemas de alimentación de ovinos de pelo en pastoreo. Simposio La ovinocultura, alternativa para el norte de Tamaulipas. Río bravo, México. 24: 31-41.
85. Osgerby, J.C., Wathes, D.C., Howard, D., Gadd, T.S. (2002). The effect of maternal undernutrition on ovine fetal growth. *J Endocr.* 173: 131-141.
86. Ovilo, C., González-Bulnes, A., Benítez, R., Ayuso, M., Barbero, A., Pérez-Solana, M.L., 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. *Br J Nutr.* 111(4): 735-46.
87. Owen, S.N. (2008). The comparative population dynamics of browsing and grazing ungulates. En: Iain J. Gordon, Herbert H.T. Prins. *The Ecology of Browsing and Grazing*. Berlin, Springer-Verlag. pp.149-171.
88. Paim, T.P., McManus, C., Louvandini, H. (2010). Confinamiento de corderos. INCT: Información genético/sanitaria de la pecuaria brasilera. Disponible en: [http://inctpecuaria.com.br/images/informacoes-tecnicas/serie\\_tecnica\\_confinamento\\_cordeiros.pdf](http://inctpecuaria.com.br/images/informacoes-tecnicas/serie_tecnica_confinamento_cordeiros.pdf). Fecha de consulta: 18/07/2018.
89. Park, G.S., Moon, S., Ko, YD., Ha, J., Lee, J., Chang, H., Seon-Tea, J. (2002). Influence of slaughter weight and sex on yield and quality grades of Hanwoo (Korean native cattle) carcasses. *Jour of Anim Sci.* 80: 129-36.
90. Piaggio, L., Quintans, G., San Julián, R., Ferreira, G., Ithurralde, J., Fierro, S., Pereira, A.S.C., Baldi, S., Bancharo, G., (2018). Growth, meat and feed efficiency traits of lambs born to ewes submitted to energy restriction during mid-gestation. *Animal*, 2: 256-264.
91. Piazza, A. (2008). Rendimiento comercial al sacrificio y factores que lo afectan. En: Sañudo, C., González, C. (Ed.), *Aspectos estratégicos para obtener carne ovina de calidad en el cono sur americano*, Buenos Aires: Independencia, pp. 92-102.
92. Picard, B., Lefaucheur, L., Berri, C., Duclos, M., 2002. Muscle fibre ontogenesis in farm animal species. *Reprod Nutr Dev.* 42(5): 415-431.
93. Purslow, P.P. (2005). Review: Intramuscular connective tissue and its role in meat quality. *Meat Science.* 70: 435-447.
94. Ramírez-Velez, R. (2012). Programación fetal *in utero* y su impacto en la salud del adulto. *Endocrinol Nutr.* 6: 383-393.
95. Rehfeldt, C., Te Pas, M.F.W., Wimmers, K., Brameld, J.M., Nissen, P.M., Berri, C., Valente, L.M.P., Power, D.M., Picard, B., Stickland, N.C., Oksbjerg, N., (2011). Advances in research on the prenatal development of skeletal

- muscle in animals in relation to the quality of muscle-based food. I. Regulation of myogenesis and environmental impact. *Animal*, 5: 703-717.
96. Reyes, J., Zaragoza, J.L., Corona, V. (2011) Alimentación para ovinos de la región nor-poniente de Tlaxcala. INIFAP. Folleto técnico N° 46, 20 p.
  97. Robinson, J. (1989). Nutrición de la oveja preñada. En: Haresign, W. Producción ovina. México, AGT, p. 117-137.
  98. Romero, Y., Bravo, S. (2012). Fundamentos de la producción ovina en la Región de La Araucanía. Boletín de Divulgación N° 245, INIA. Disponible en: <http://biblioteca.inia.cl/medios/biblioteca/boletines/NR38519.pdf>. Fecha de consulta: 18/06/2018
  99. Romero, O. (2015) Evaluación de la Condición Corporal y Edad de los ovinos. INIA. Boletín de Divulgación N° 79. Disponible en: <http://biblioteca.inia.cl/medios/biblioteca/informativos/NR40188.pdf>. Fecha de consulta: 16/07/2018
  100. Salgado, C (2004). Producción ovina: Situación actual y perspectivas. Seminario de producción ovina, Paysandú-Uruguay. p. 7-13.
  101. Secretariado Uruguayo de la Lana (2016). Manual Práctico de Producción Ovina. Disponible en: <https://es.scribd.com/document/368401702/SUL-Manual-Practico-de-Produccion-Ovina>. Fecha de consulta: 16/06/2018
  102. Secretariado Uruguayo de la Lana (SUL). Boletín Exportaciones del Rubro Ovino. Período: Enero a diciembre 2017. [http://www.sul.org.uy/descargas/lib/datos\\_de\\_producci%C3%B3n\\_2017.pdf](http://www.sul.org.uy/descargas/lib/datos_de_producci%C3%B3n_2017.pdf). Fecha de consulta: 15/06/2018
  103. Sen, U., Sirin, E., Ensoy, U., Aksoy, Y., Ulutas, Z., Kuran, M., (2015). The effect of maternal nutrition level during mid-gestation on postnatal muscle fibre composition and meat quality in lambs. *Anim. Prod. Sci.* 56: 834-843.
  104. Seyed, M., Mehdi, B. (2017). The effect of sex and weaning age on growth performance of first generation lambs derived from crossing Romanov and Zel. *J Anim Res Nutr.* 2(4): doi: 10.21767/2572-5459.100024.
  105. Sibbald, A., Davidson, G. (1998). The effect of nutrition during early life on voluntary food intake by lambs between weaning and 2 years of age. *Animal Science*, 66: 697-703.
  106. Symonds, M.E., Pope, M., Sharkey, D., Budge, H. (2012) .Adipose tissue and fetal programming. *Diabetologia*.55: 1597-1606.
  107. Swatland, H.J. (1984). Muscle fiber differentiation and neuromuscular relationships. En: Swatland, H.J., *Structure and Development of Meat Animals*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, pp. 201-254.
  108. Tarazona, A., Ceballos, C., Naranjo, J., Cuartas, C. (2012). Factores que afectan el comportamiento de consumo y selectividad de forrajes en rumiantes. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*. 25: 473-487.
  109. Trivers, R. L., Willard, D. E. (1973). Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science*. 179: 90-92.
  110. Trivers, R.L. (1972). Parental investment and sexual selection. En: Campbell, B. *Sexual Selection and the Descent of Man*, Campbell, B. Aldine, Chicago. pp. 378
  111. Torres-Hernandez, G., Hohenboken, W. (1980). Relationships between ewe milk production and composition and preweaning lamb weight gain. *Journal of Animal Science*. 50: 597- 603.



112. Tygesen, M.P., Harrison, A.P., Therkildsen, M., (2007). The effect of maternal nutrition restriction during late gestation on muscle, bone and meat parameters in five month old lambs. *Livest. Sci.* 110: 230- 241.
113. Underwood, K.R., Tong, J.F., Price, P.L., Roberts, A.J., Grings, E.E., Hess, B.W., Means, W.J., Du, M., (2010). Nutrition during mid to late gestation affects growth, adipose tissue deposition, and tenderness in cross-bred beef steers. *Meat Sci.* 86: 588-593.
114. Uruguay XXI (2018). Oportunidad de inversión agropecuaria. Disponible en: <https://www.uruguayxxi.gub.uy/uploads/informacion/b5eb6050ca43af07330c66ca7fb7ba70f0cd8189.pdf>. Fecha de consulta: 16/06/2018
115. Vergara, H., Molina, A., Gallego, L. (1999). Influence of sex and slaughter weight on carcass and meat quality in light and medium weight lambs produced in intensive systems. *Meat Science.* 52: 221-226
116. Ward, S.S., Stickland, N.C., (1992). Why are slow and fast muscles differentially affected during prenatal undernutrition? *Muscle Nerve.* 14: 259-267.
117. Whorwood, C., Firth, K., Budge, H., Ymonds, M. (2001). Maternal undernutrition during early to midgestation programs tissue-specific alterations in the expression of the glucocorticoid receptor, 11 $\beta$ -Hydroxysteroid dehydrogenase isoforms, and type 1 angiotensin II receptor in neonatal sheep. *Endocrinology.* 7: 2854-2864.
118. Wilson, S.J., McEwan, J.C., Sheard, P.W., Harris, A.J. (1992). Early stages of myogenesis in a large mammal: Formation of successive generations of myotubes in sheep tibialis cranialis muscle. *Muscle Res Cell Motil* 13: 534-550.
119. Wood, J.D., Enser, M., Fisher, A.V., Nute, G.R., Sheard, P.R., Richardson, R.I., Hughes, S.I., Whittington, F.M. (2008). Review: Fat deposition, fatty acid composition and meat quality. *Meat Science,* 78: 343-358.
120. Zhu, M.J., Ford, S.P., Nathanielsz, P.W., Du, M., (2004). Effect of maternal nutrient restriction in sheep on the development of fetal skeletal muscle. *Biol. Reprod.* 71: 1968-1973.