



UNIVERSIDAD
DE LA REPÚBLICA
URUGUAY



Facultad de Veterinaria
Universidad de la República
Uruguay

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA

FACULTAD DE VETERINARIA

Programa de Posgrados

**EFECTO DE LA ESQUILA PREPARTO SOBRE PARÁMETROS
METABÓLICOS, PLACENTARIOS Y PRODUCTIVOS DE LAS
OVEJAS. REPERCUSIÓN SOBRE PARÁMETROS PRODUCTIVOS
DE SUS CORDEROS**

María Inés Cantou Mayol

TESIS DE MAESTRÍA EN SALUD ANIMAL

URUGUAY

2023



UNIVERSIDAD
DE LA REPÚBLICA
URUGUAY



Facultad de Veterinaria
Universidad de la República
Uruguay

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA

FACULTAD DE VETERINARIA

Programa de Posgrados

**EFFECTO DE LA ESQUILA PREPARTO SOBRE PARÁMETROS
METABÓLICOS, PLACENTARIOS Y PRODUCTIVOS DE LAS
OVEJAS. REPERCUSIÓN SOBRE PARÁMETROS PRODUCTIVOS
DE SUS CORDEROS**

María Inés Cantou Mayol

DMTV PhD Luis Cal Pereyra
Director de Tesis

DMTV PhD Karina Neimaur
Co-Director de Tesis

2023

**INTEGRACION DEL TRIBUNAL DE
DEFENSA DE TESIS**

Dr. José Manuel VERDES; DVM, MSc, PhD

Facultad de Veterinaria.

Universidad de la República, Uruguay.

Dr. José Ramiro GONZÁLEZ MONTAÑA; DVM, MSc, PhD

Facultad de Veterinaria.

Universidad de León, España.

Dr. Roberto KREMER; DVM, MSc

Facultad de Veterinaria.

Universidad de la República, Uruguay.

2023

ACTA DE DEFENSA DE TESIS



Centro de Posgrados
Facultad de Veterinaria
Universidad de la República

ACTA DEFENSA DE TESIS DE MAESTRIA

ORIENTACIÓN: Salud animal

LUGAR Y FECHA DE LA DEFENSA: 12/09/2023, aula 01, Fvet

TRIBUNAL: José Manuel Verdes, Roberto Kremer, José Ramiro González

CI	NOMBRE	CALIFICACIÓN	NOTA
38897542	Cantou Mayol, María Inés	5.5.5	12

NOTA: La calificación mínima para aprobar la defensa es B.B.B (6)

La estudiante realizó un muy buen trabajo de redacción del manuscrito, al que se le hicieron aportes mínimos por parte del tribunal para mejorar en la versión final a ser publicada. La presentación oral fue excelente, abordando el extenso trabajo realizado, que aporta conocimiento original tanto en el ajuste metabólico de la madre a la equina preparto (temprana y tardía) y su implicancia en el tamaño y peso del cordero, con aportes interesantes para aplicar en las condiciones productivas de Uruguay.

TRIBUNAL FIRMA

José Ramiro González-Montaña

Roberto Kremer

José Manuel Verdes

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quiero agradecer a mis tutores, Luis y Karina, por confiar en mi para llevar a cabo este trabajo y por darme la oportunidad de formar parte de su equipo de investigación, con el cual he tenido la oportunidad de seguir creando y profundizando conocimientos de esta carrera tan linda que he tenido la posibilidad de cursar y de ejercer, pero además por permitirme compartir tantos años de trabajo, asados, charlas y alegrías con excelentes personas.

En segundo lugar, a todos aquellos que participaron en este grupo de investigación a lo largo de todos estos años, especialmente a Fío, mi gran amiga y compañera de trabajo, por "empujarme" a realizar la maestría, y por no permitirme bajar los brazos, de no ser por ella no hubiera tenido la posibilidad de conocer tanta gente linda y compartir tantos momentos agradables; a Ceci, por siempre tener palabras lindas y alentadoras y por su gran ayuda informática; a Andrea y Leandro, por su gran ayuda en el trabajo de campo; a Pablo por siempre estar atento a los gustos gastronómicos de cada uno de nosotros y encender la parrilla cada noche gélida durante las guardias de partos y a Fernando por su ayuda con las ecografías carniceras.

Agradecer también a la Facultad de Veterinaria por permitirme cumplir el sueño de ser Veterinaria y poder especializarme en algo que tanto me gusta; a todo el personal del Campo Experimental N° 2 de Libertad, especialmente a Gustavo y sus perros, por cuidar nuestras ovejitas y colaborar con el trabajo de campo; al personal de Biblioteca por estar siempre dispuestos a brindar la información solicitada y sacar todas las dudas sobre las citas bibliográficas.

A mi familia y mis amigas de toda la vida, Capi, Noni, Maggie, Magui, Alex, Ire y a las que fueron apareciendo, Magui, Mica, Mel, por estar siempre al firme, tanto en las buenas como en las no tan buenas y por alentarme siempre a cumplir mis sueños.

A todos,

GRACIAS, GRACIAS, GRACIAS!!!!

INDICE

LISTADO DE FIGURAS	11
LISTADO DE CUADROS	11
RESUMEN	12
SUMMARY	14
1. INTRODUCCIÓN	15
2. ANTECEDENTES ESPECÍFICOS	18
2.1. RECORDATORIO DEL METABOLISMO OVINO.....	18
2.1.1. Metabolismo energético.....	18
2.1.2. Lipomovilización	20
2.1.3. Cetogénesis	21
2.1.4. Requerimientos energéticos de la oveja gestante.....	23
2.2. RECORDATORIO FISIOLÓGICO DE LA GESTACIÓN	26
2.2.1. Placenta	30
2.2.1.1. Funciones.....	30
2.2.1.2. Clasificación.....	31
2.2.1.3. Transporte de nutrientes, flujo sanguíneo y capacidad placentaria	33
2.3. ESQUILA PRE PARTO	36
2.3.1. Mecanismos de la EP para aumentar el peso al nacimiento de los corderos.....	36
2.3.1.1. Cambios en el consumo.....	36
2.3.1.2. Adaptaciones metabólicas	38
2.3.1.3. Cambios en la duración de la gestación.....	40
2.3.1.4. Cambios en el desarrollo placentario	41
2.3.2. Otros efectos de la EP en las madres.....	42
2.3.2.1. Producción y calidad de la lana.....	42
2.3.2.2. Calidad de la leche.....	42
2.3.3. Otros efectos de la EP sobre los corderos.....	43
3. HIPÓTESIS	45
4. OBJETIVOS	45
4.1. Objetivo General	45

4.2. Objetivos específicos	45
5. ESTRATEGIA DE INVESTIGACIÓN.....	46
6. MATERIALES Y MÉTODOS	46
6.1. DISEÑO EXPERIMENTAL.....	46
6.2. DETERMINACIONES EN LAS OVEJAS.....	48
6.2.1. Determinaciones en sangre	48
6.2.2. Determinaciones en la placenta	49
6.2.2.1. Peso de la placenta	49
6.2.2.2. Número y características de los cotiledones	49
6.2.2.3. Eficiencia placentaria	49
6.2.3. Determinaciones de parámetros productivos	49
6.2.3.1. Medición del crecimiento de lana	49
6.2.3.2. Determinaciones de las características de la lana	51
6.2.3.3. Determinaciones en leche: Composición	51
6.3. DETERMINACIONES EN LOS CORDEROS	52
6.3.1. Determinaciones de parámetros productivos	52
6.3.1.1. Peso Vivo	52
6.3.1.2. Determinaciones morfométricas	52
6.3.1.3. Determinación de la composición corporal	53
6.4. ANÁLISIS ESTADÍSTICO	53
7. RESULTADOS.....	54
7.1. DETERMINACIONES EN LAS OVEJAS.....	54
7.1.1. Determinaciones en sangre	54
7.1.1.1. Glicemia	54
7.1.1.2. Insulina	55
7.1.1.3. NEFA	56
7.1.1.4. BHB	57
7.1.2. Determinaciones en la placenta.....	58
7.1.2.1. Peso de la placenta	58
7.1.2.2. Número y característica de los cotiledones.....	58
7.1.2.3. Eficiencia Placentaria	58
7.1.2. Determinaciones de parámetros productivos en las madres.....	59

7.1.3.1. Medición del crecimiento de la lana	59
7.1.3.2. Determinaciones de las características de la lana	60
7.1.3.3. Determinaciones en leche: Composición	60
7.2. DETERMINACIONES EN LOS CORDEROS	62
7.2.1. Determinación de parámetros productivos.....	62
7.2.1.1. Peso vivo	62
7.2.1.2. Determinaciones morfométricas	63
7.2.1.3. Determinación de la Composición Corporal	65
8. DISCUSION	66
8.1. EFECTO DE LA EP SOBRE EL PERFIL METABÓLICO ENERGÉTICO DE LAS MADRES.....	66
8.2. EFECTO DE LA EP SOBRE PARÁMETROS PLACENTARIOS	68
8.3. EFECTO DE LA EP SOBRE LOS PARÁMETROS PRODUCTIVOS DE LAS MADRES.....	70
8.4. EFECTO DE LA EP SOBRE LOS PARÁMETROS PRODUCTIVOS DE LOS CORDEROS.....	70
9. CONCLUSIONES.....	72
10. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	73

LISTADO DE FIGURAS

Figura I. Esquema de las envolturas fetales de la placenta cotiledonaria.	28
Figura II. Representación esquemática del crecimiento en peso (kg) del feto, la glándula mamaria y la placenta durante la gestación.	29
FIGURA III. Esquema de la histología de los tejidos maternos y fetales que conforman la placenta.	32
Figura IV. Esquema de los diferentes momentos donde se realizó la técnica de parche en los tres grupos de animales.	50
Figura V. Evolución de la glicemia a partir del día 70 de la gestación, medida en mg/dl y expresada en media \pm SEM.	54
Figura VI. Evolución de la insulina a partir del día 70 de la gestación, medida en UI/ml y expresada en media \pm SEM.	55
Figura VII. Evolución de los NEFA durante la gestación, medidos en mmol/L y expresados en media \pm SEM.	56
Figura VIII. Evolución del BHB durante la gestación, medido en mmol/L y expresado en media \pm SEM.	57
Figura IX. Evolución de la concentración de la grasa de la leche, medida en g/100 ml y expresada en media \pm SEM.	61
Figura X. Evolución de la concentración de proteína de la leche, medida en g/100 ml y expresada en media \pm SEM.	61
Figura XI. Evolución de la concentración de la lactosa de la leche, medida en g/100 ml y expresada en media \pm SEM.	62

LISTADO DE CUADROS

Cuadro I. Resultados de parámetros placentarios	59
Cuadro II. Resultados del crecimiento y características de la lana	60
Cuadro III. Resultados de pesos vivos de corderos al nacimiento, señalada, destete y al momento de la ecografía carnífera (210 días de vida)	63
Cuadro IV. Resultados de las medidas morfométricas de los corderos al nacimiento, la señalada y al destete	64
Cuadro V. Resultados de la composición corporal de los corderos al momento de la realización de la ecografía carnífera (210 días de vida)	65

RESUMEN

En nuestro país la producción ovina se encuentra experimentando importantes cambios que representan nuevos desafíos para el sector. Sin embargo, nos enfrentamos a una drástica reducción del stock ovino nacional. La baja eficiencia reproductiva y el elevado porcentaje de mortandad de corderos, constituyen unas de las principales restricciones productivas en nuestro país. En los últimos años se han estudiado distintas alternativas de mejoras de este aspecto, incorporando diferentes opciones tecnológicas. Una de ellas es la práctica de la esquila preparto, la cual ha sido asociada con un aumento de la supervivencia del cordero en condiciones pastoriles. El objetivo de este trabajo fue evaluar los efectos de la esquila preparto (EP) en dos momentos diferentes de la gestación, sobre parámetros metabólicos y placentarios de las madres, así como sobre parámetros productivos de las madres y sus corderos. La estrategia utilizada fue realizar una EP temprana al día 70 (E70) y otra tardía al día 110 (E110) de gestación. Al día 70 de gestación, 37 ovejas Corriedale, multíparas y cargando un solo feto, fueron divididas aleatoriamente en 3 grupos (grupo A, n=12, esquila preparto al día 70 de gestación; grupo B, n=12, esquila preparto al día 110 de gestación y grupo C, n=13, no recibieron EP). Se evaluó los efectos de estos tratamientos sobre el metabolismo energético, glicemia, insulina, ácidos grasos no esterificados (NEFA) y β -hidroxibutirato (BHB), sobre parámetros placentarios (peso de la placenta, número y características de los cotiledones y eficiencia placentaria) y sobre parámetros productivos de las madres (crecimiento y calidad de la lana y composición de la leche). Se evaluó la repercusión de estos tratamientos maternos sobre algunos parámetros productivos de sus corderos como el peso vivo, las medidas morfométricas y la composición corporal. La EP temprana y tardía provocó cambios en el metabolismo energético, produciendo una disminución de la insulina sérica y el aumento de los valores sanguíneos de NEFA y de los BHB. Estas modificaciones en el perfil metabólico de las madres, ocasionó cambios en los parámetros placentarios de las ovejas esquiladas. La esquila preparto provocó un aumento del peso de la placenta ($506,3 \pm 18,5g$, $469,1 \pm 16,8g$, $380,3 \pm 7,4g$, E70, E110 y control, respectivamente). Asimismo, la E70 aumento el número ($30,1 \pm 2,7$ y $19,5 \pm 2,5$,

E70 y control, respectivamente) y peso de los cotiledones de 2 a 3 cm ($73,9 \pm 4,5g$ y $34,2 \pm 3,8g$, E70 y control, respectivamente). En tanto la E110 solo modificó el peso de los cotiledones de 2 a 3 cm ($58,3 \pm 5,4g$ y $34,2 \pm 3,8g$, E110 y control, respectivamente) y aumentó la eficiencia placentaria de la misma. La E70 y la E110 provocó un aumento del peso de los corderos al nacimiento de 1,5 kg y de 1,4 kg, respectivamente. En conclusión, la EP provocó cambios en el perfil metabólico y en la placenta de las ovejas los cuales ocasionaron un aumento en el peso y desarrollo de los corderos al nacimiento, lo que continuo hasta el destete.

SUMMARY

Sheep production in our country is undergoing significant changes that represent new challenges for the sector. However, we are facing a drastic reduction in the national sheep stock. Low reproductive efficiency and the high percentage of lamb deaths are some of the main production restrictions in our country. Different alternatives have been studied to improve this aspect in recent years, incorporating different technological options. One of them is the practice of prepartum shearing, which has been associated with an increase in lamb survival under pastoral conditions. The aim of this study was to evaluate the effects of prepartum shearing (PS) at two different times of gestation on the metabolic and placental parameters of the dams, as well as on the productive parameters of the dams and their lambs. The strategy was to perform an early PS at day 70 (E70) and a late PS at day 110 (E110) of gestation. At day 70 of gestation, 37 Corriedale ewes, multiparous and carrying a single foetus, were randomly divided into three groups (group A, n=12, prepartum shearing at day 70 of gestation; group B, n=12, prepartum shearing at day 110 of gestation and group C, n=13, did not receive PS). The impact of these maternal treatments on some productive parameters of their lambs, such as live weight, morphometric measurements and body composition, was evaluated. Early and late prepartum shearing caused changes in energy metabolism, decreasing serum insulin and increasing NEFA and BHB blood values. These changes in the metabolic profile of the dams caused changes in the placental parameters of the sheared ewes. Prepartum shearing caused an increase in placental weight ($506.3 \pm 18.5\text{g}$, $469.1 \pm 16.8\text{g}$, $380.3 \pm 7.4\text{g}$, E70, E110 and control, respectively). Likewise, E70 increased the number (30.1 ± 2.7 and 19.5 ± 2.5 , E70 and control, respectively) and weight of cotyledons from 2 to 3 cm ($73.9 \pm 4.5\text{g}$ and $34.2 \pm 3.8\text{g}$, E70 and control, respectively). Meanwhile, E110 only modified the weight of cotyledons from 2 to 3 cm ($58.3 \pm 5.4\text{g}$ and $34.2 \pm 3.8\text{g}$, E110 and control, respectively) and increased the placental efficiency. E70 and E110 increased lamb birth weight by 1.5 kg and 1.4 kg, respectively. In conclusion, PS caused changes in the ewes' metabolic and placental profile, resulting in increased birth weight and the lambs' development, which continued until weaning.

1. INTRODUCCIÓN

Uruguay es un país de tradición ganadera, donde la producción ovina forma parte de la historia del desarrollo económico y social del país. Por mucho tiempo fue el principal rubro proveedor de divisas y jugó un papel fundamental en el suministro de materia prima, base de nuestra industria textil nacional, y ha sido una de las principales fuentes alimenticias de nuestro entorno rural (Secretariado Uruguayo de la Lana, 2016; Rocanova, 2022). Uruguay posee un sistema de cría ovina predominantemente extensivo, basado en el pastoreo de campo natural, y orientado a la producción de carne y lana (Cardellino et al., 2018). De acuerdo con datos de declaración jurada de existencias ovinas DICOSE-SNIG en 2022 el stock fue de 6.164.985 (MGAP, 2022), donde el 56%, se encuentra en la región norte del país (Salto, Artigas, Paysandú y Tacuarembó), seguido por Durazno y Cerro Largo, constituyendo de esta manera, el 69% del total de los ovinos (Dirección Estadística Agropecuaria, 2021). La principal raza presente en nuestro país, es la corriedale, con 42% de la población total, seguido por merino (26%), ideal (9%), merilín (4%), y texel, romney marsh y merino dohne (con un 3% cada una) (MGAP- OPYPA, 2016).

A nivel global, nuestro país se ubica en los primeros lugares en exportaciones de tops de lana peinada, mientras que en carne ovina Uruguay es un exportador de gran potencial (Rocanova, 2022). En setiembre del año 2017, se anunció una nueva normativa que admite la exportación de carne ovina con hueso a Estados Unidos, permitiendo que Uruguay acceda a un mercado de alto valor, facilitándole a su vez, el ingreso de este producto a otros mercados internacionales (SUL, 2017). El incremento internacional de precios y mercados para la carne ovina brindan ventajosas perspectivas para el rubro ovino nacional. La producción de carne de cordero ha logrado consolidarse como una alternativa productiva (Ganzábal et al., 2003), constituyéndose en el principal ingreso de los sistemas de producción intensivos y semi-extensivos (Ganzábal et al., 2012). El ingreso de divisas al país por las exportaciones totales del rubro ovino, durante el 2022 fueron 265 millones de dólares. En cuanto a la carne ovina, ingresaron 103 millones de dólares, y el

principal destino sigue siendo China con el 49%, seguido por Brasil con un 17%, siendo la carne congelada con hueso el principal producto exportado (SUL, 2022).

Los índices de señalada promedio del país rondan el 60-70% (Fierro, 2020), los cuales son muy bajos, y fueron en parte responsables de la drástica reducción del stock ovino nacional. En la mayoría de los países donde se explota el ganado ovino las pérdidas de corderos al destete se sitúan entre un 15 y 30% de los corderos nacidos (Corner et al., 2006; Dwyer & Morgan, 2006; Fernández Abella, 2015). En Uruguay, la mortalidad perinatal de corderos sigue siendo la principal causa de pérdidas reproductivas de la explotación ovina (Ramos & Montossi, 2014). En nuestro país la sobrevivencia de corderos al destete es de un 17 a 32%, dependiendo del efecto año, con un promedio de un 20% (Ramos & Montossi, 2014). Las muertes se producen principalmente en las primeras 72 horas de vida, citándose como principales causas la inanición y la exposición al frío (Mari, 1987; Cal-Pereyra et al., 2011; Fernández Abella, 2015).

Las pariciones de los ovinos en Uruguay ocurren principalmente sobre fines de invierno y la primavera, donde si bien se produce un aumento de la temperatura media, también pueden ocurrir cambios bruscos en la misma, con escenarios adversos de bajas temperaturas, precipitaciones abundantes y vientos intensos (Freitas de Melo et al., 2018). A su vez, el campo natural, presenta una marcada disminución en la producción de forraje durante el invierno, momento en el que las ovejas están gestando, lo que las lleva a sufrir una restricción nutricional, provocando la pérdida de peso y condición corporal, lo que afecta negativamente el peso y las reservas energéticas de sus corderos al nacimiento, así como al establecimiento del vínculo madre-cría (Bancho et al., 2004; Freitas de Melo et al., 2018). Muchos estudios han demostrado que la supervivencia del cordero está disminuida en aquellos con bajo peso al nacer (Dalton et al., 1980; Fogarty et al., 2000). Por ende, cualquier técnica que pueda aumentar el peso de los corderos al nacimiento puede aumentar las tasas de supervivencia de los mismos al destete (Kenyon et al., 2002a).

Una de las técnicas que puede ser utilizada para aumentar el peso de los corderos al nacimiento es la esquila preparto (Vipond et al., 1987; Symonds et al., 1988; Kenyon et al., 2002b; Revell et al., 2002; Sherlock et al., 2003; Cam & Kuran, 2004; Corner et al., 2006; Sphor et al., 2011; De Barbieri et al., 2018; Rosales Nieto et al., 2020). Se ha demostrado, que la esquila preparto (EP) se asocia con un aumento de la supervivencia del cordero en condiciones pastoriles (Banchero et al., 2010). Los mecanismos por los cuales la esquila preparto logra aumentar el peso de los corderos al nacimiento aún no han sido elucidados (Rosales Nieto et al., 2020). Algunas hipótesis para explicar éste fenómeno son: 1. aumento del consumo de alimento por parte de la oveja preñada, 2. adaptaciones del metabolismo de la oveja gestante, 3. cambios en la duración de la gestación (Kenyon et al., 2003), 4. aumento del desarrollo placentario (De Barbieri et al., 2018).

Otra de las ventajas que se han mencionado de la EP es un aumento del peso al destete de los corderos tanto de ovejas con esquila preparto temprana (Corner et al., 2006; Sphor et al., 2011; De Barbieri et al., 2018) como con la esquila al final de la gestación (Cam & Kuran, 2004; Rosales Nieto et al., 2020), aunque este efecto ha sido menos consistente (De Barbieri et al., 2018). Se ha demostrado, además, que los corderos de madres con EP, presentaban cambios en la conformación, evaluados en las primeras horas post parto (Corner et al., 2006; Rosales Nieto et al., 2020), así como mayores tasas de sobrevivencia, tanto a las 72 horas post parto como al destete (De Barbieri et al., 2018).

Se considera fundamental profundizar en la investigación de los efectos de la esquila preparto en las características metabólicas y los parámetros productivos de las madres, así como en los parámetros productivos de sus corderos. Mediante este enfoque, se posibilitará el uso eficiente de esta técnica cada vez más extendida en nuestro país, permitiendo así aprovechar plenamente sus beneficios.

2. ANTECEDENTES ESPECÍFICOS

2.1. RECORDATORIO DEL METABOLISMO OVINO

2.1.1. Metabolismo energético

Dentro del metabolismo energético, la glucosa es un metabolito de gran importancia, debido a que es el principal sustrato energético a nivel cerebral, es vital para la síntesis de triglicéridos (TAG) y la contracción muscular, así como para el aporte de energía al feto y para la síntesis de lactosa en la glándula mamaria (Cal-Pereyra et al., 2011).

Los carbohidratos (CHO), azúcares o glúcidos, son la principal fuente de energía para los monogástricos. Sin embargo, los ovinos por ser rumiantes, absorben muy pocos CHO de la dieta en forma de glucosa, representando entre el 15 al 30% de la utilizada por el animal. Esto obliga a los rumiantes a obtener la mayor parte de la glucosa que necesita mediante un proceso denominado neoglucogénesis (NG), ruta metabólica que permite la síntesis de glucosa a partir de sustratos no glúcidos (Martín, 2015). El 90% de la misma se realiza en el hígado por lo que es considerado el órgano regulador de la concentración de glucosa sanguínea y del aporte de glucosa a los tejidos, mientras que el 10% restante se produce en los riñones (Radostits et al., 2007; Cal-Pereyra et al., 2012).

Los CHO ingeridos de la dieta, son fermentados por los microorganismos ruminales y transformados en ácidos grasos volátiles (ácido acético, propiónico y butírico), anhídrido carbónico y metano (Bonino et al., 1987; Martín, 2015). Los ácidos grasos volátiles (AGV) son absorbidos a nivel de las papilas ruminales y aportan el 70% de los requerimientos energéticos del animal (Bonino et al., 1987).

De los AGV, el propionato, es el principal sustrato de la NG. El mismo, es parcialmente transformado en lactato en la pared ruminal y ambos son convertidos en glucosa en el hígado, por lo que el propionato es considerado glucogénico y anticetogénico. El acetato y el butirato, por el contrario, no son utilizados en la síntesis de glucosa, por lo que se consideran cetogénicos (Bonino et al., 1987). Una

parte del acetato se utiliza en el hígado para la síntesis de grasa y el resto puede ser oxidado en el músculo o actuar como sustrato para la síntesis de grasa corporal o láctea (Bonino et al., 1987; Cirio & Tebot, 2000). El butirato es rápidamente absorbido en rumen y transformado en cuerpo cetónico (β -hidroxibutirato), el cual es oxidado en varios tejidos para la producción de energía (Bonino et al., 1987).

Los principales precursores de la NG en un rumiante bien alimentado, son el propionato, que se produce en mayor proporción (50-70%), seguido por el lactato (10-20%), los aminoácidos (7-14%) y el glicerol (6%) (Caldeira, 2005). Estos precursores ingresan a la vía neoglucogénica a diferentes niveles. El propionato entra al ciclo de Krebs, como succinilCoA y es convertido en oxalacetato (OAA), y allí continua con la vía neoglucogénica para dar glucosa. El lactato ingresa a nivel del piruvato, posteriormente es transformado en OAA y se continua hasta glucosa. Los aminoácidos ingresan principalmente como precursores del piruvato, luego de sufrir transaminaciones y desaminaciones. El glicerol entra a nivel de las triosafosfatos (Cirio & Tebot, 2000).

El propionato asegura entre un 50 y 70% de las necesidades de la NG, dependiendo de la alimentación y del estado fisiológico del animal (Caldeira, 2005). Más del 90% del propionato absorbido y circulando por la vena porta, es captado por el hígado. Debido a que el propionato proviene únicamente de las fermentaciones ruminales, su disponibilidad depende exclusivamente de la ingestión de alimentos (Radostits et al., 2007). El lactato proviene de la digestión bacteriana en el rumen (sobre todo en animales alimentados con CHO de fácil fermentación), de la transformación parcial del ácido propiónico en la pared ruminal, así como de la glicólisis de los músculos, cerebro y eritrocitos. Los aminoácidos, sobre todo alanina y glutamina, provienen de los alimentos y de la renovación de la proteína corporal, mientras que el glicerol es liberado de la hidrólisis de los triglicéridos (lipólisis) en los adipocitos (Caldeira, 2005).

En casos de subnutrición o ayuno, ocurre una alteración de la proporción de estos precursores de glucosa. Los aportes de propionato, y en menor medida, de lactato, se ven reducidos ya que ambos provienen de la alimentación. Los aminoácidos

también provienen de la digestión por lo que disminuye la producción de proteína microbiana, pero en casos de ayuno se incrementa la proteólisis, por lo que pueden disponer de aminoácidos de origen endógeno que pueden llegar a cubrir hasta un 20% de la NG. En estas situaciones, el precursor que adquiere mayor importancia es el glicerol (hasta 25%), ya que el animal incrementa su lipólisis. Por ende, el glicerol, de origen endógeno, y el propionato, de origen exógeno, tienden a sustituirse mutuamente como precursores de la NG según el estado nutricional y energético del animal (Cirio & Tebot, 2000; Caldeira, 2005; Raoofi et al., 2015).

La regulación de la NG, está dada por la disponibilidad de los precursores, el estado fisiológico del animal y por la regulación hormonal. El rol más importante lo cumple la disponibilidad de precursores, lo cual depende de la cantidad de alimento ingerido o de la movilización de las reservas lipídicas y proteicas. En cuanto al estado fisiológico del animal, frente a situaciones de alta producción, como son el último mes de gestación y el pico de lactación, aumentan los requerimientos de glucosa y la movilización de las reservas grasas, por lo que la NG aumenta (Cirio & Tebot, 2000). En cuanto al control hormonal, el glucagón, la hormona de crecimiento, los glucocorticoides y las catecolaminas, actúan como factores hiperglucemiantes, por lo que determinan la producción y liberación de la glucosa. Mientras que el factor hipoglucemiante por excelencia es la insulina, la cual cumple un papel inhibitorio de la producción hepática de glucosa y estimula su catabolismo (Bonino et al., 1987; Cirio & Tebot, 2000). El factor principal para el estímulo de la hipersecreción de insulina, está dada por el aumento de los AGV, principalmente del ácido propiónico, producidos en la digestión ruminal. Esta respuesta hormonal a los AGV es una particularidad exclusiva de los rumiantes. Luego de la ingesta del alimento, la NG es máxima, a partir del propionato, a pesar de la insulinemia alta, inducida por el propio propionato (Cirio & Tebot, 2000).

2.1.2. Lipomovilización

En situaciones de extrema exigencia metabólica, como son el último tercio de la gestación y la lactación, se generan déficits energéticos por desequilibrio entre los aportes y los requerimientos, con una gran disminución de la glucosa disponible

para proveer energía a los tejidos. Durante esta etapa, los aportes mediante la ingestión no acompañan la curva de los requerimientos, debido a la reducción importante de la capacidad del rumen. Frente a estas situaciones, se produce la movilización de las reservas grasas o lipomovilización, vía metabólica de gran importancia en el mantenimiento de la homeostasis energética del rumiante (Martín, 2015).

El tejido adiposo actúa como reserva corporal de energía. Está formado por los adipocitos que contienen TAG, formados por tres ácidos grasos de cadena larga esterificados a una molécula de glicerol (Cal-Pereyra et al., 2012). Los depósitos de TAG en el tejido adiposo, están sufriendo continua hidrólisis (lipólisis) y reestructuración (lipogénesis), determinando el nivel plasmático de ácidos grasos. Frente a un déficit energético o frente a situaciones de estrés, se altera el equilibrio de estos procesos, produciéndose un aumento de la lipólisis y la disminución de la lipogénesis, lo que lleva a una liberación masiva de ácidos grasos no esterificados (NEFA) y glicerol a la circulación sanguínea (Correa et al., 2010). Esto se traduce en una liberación importante de energía en forma de NEFA, la cual será utilizada en primera instancia para cubrir el déficit energético que le dio origen, y para la síntesis de los componentes lácteos. El glicerol liberado, será utilizado por el hígado como sustrato neoglucogénico. En el hígado la β -oxidación de los NEFA termina en la producción de acetil-CoA, el cual puede unirse al OAA y terminar en oxidación total para la producción de energía, o formar cuerpos cetónicos (Cirio & Tebot, 2000).

2.1.3. Cetogénesis

La síntesis de cuerpos cetónicos, se define como cetogénesis. Estos son derivados hidrosolubles de los NEFA (Cirio & Tebot, 2000), e incluyen al acetoacetato, β -hidroxibutirato (BHB), acetona y en menor medida isopropanol (Cal-Pereyra, 2007). Normalmente, se encuentran en la sangre y su sola presencia no constituye signo de enfermedad (Bonino et al., 1987; Herdt & Emery, 1992). El acetoacetato y el BHB son sustratos energéticos importantes, ya que al ser degradados producen acetil-CoA para el corazón, músculo y cerebro (Radostits et al., 2007). El BHB es utilizado, además, para la síntesis de ácidos grasos en la glándula mamaria, mientras que la

acetona es un producto de desecho (Cirio & Tebot, 2000). Debido a sus propiedades fisicoquímicas (pequeño tamaño, solubilidad y volatilidad), los cuerpos cetónicos son eliminados del organismo a través de los pulmones, la orina (donde la presencia de pequeñas cantidades es normal en el rumiante), el sudor y la leche (Cirio & Tebot, 2000; Martín, 2015).

Los cuerpos cetónicos se pueden producir por dos vías dependiendo del estado nutricional del animal (Radostits et al., 2007). En la oveja bien alimentada el epitelio ruminal es la fuente mayoritaria y durante la absorción del ácido butírico, se forma el BHB en la pared del rumen (Cal-Pereyra, 2007). Mientras que, en situación de subalimentación o ayuno, la cetogénesis se produce en el hígado a partir de los NEFA, los cuales dependen de la magnitud de la lipomovilización (Cirio & Tebot, 2000; Caldeira, 2005).

Durante el final de la gestación y el principio de la lactación de la oveja, la proporción de cuerpos cetónicos producidos por el hígado, usualmente se incrementa de cuatro a cinco veces (Caldeira, 2005; Raoofi et al., 2015). En estas condiciones de balance energético negativo (BEN) o hipoglucemia, se estimula la NG a partir del catabolismo del tejido adiposo y proteínas, provocando el aumento de los glucocorticoides, los cuales hidrolizan a los TAG liberando glicerol y ácidos grasos libres. Estos NEFA van hacia el hígado donde son catabolizados mediante β -oxidación, lo que genera gran producción de acetil-CoA. Este no va a poder ingresar al ciclo de Krebs, debido a la deficiencia de OAA, por la disminución de propionato (Caldeira, 2005; De Oliveira Feijó et al., 2016). El exceso de acetil-CoA, va a dar lugar a la formación del ácido acetoacético el cual pasa a la sangre de esta forma o luego de ser transformado a BHB o acetona (Martín, 2015), provocando el aumento de los mismos.

Por lo tanto, el BHB es un buen indicador del estado energético de las ovejas durante la gestación y permite conocer si sus requerimientos energéticos están siendo cubiertos (Cal-Pereyra et al., 2011). Los niveles sanguíneos del BHB reflejan el balance entre la movilización de grasa y la capacidad de utilizar los cuerpos cetónicos producidos (Gibbons, 1996). Russel et al. (1967) determinaron valores de

BHB en ovejas, según el grado de subnutrición, estableciendo los siguientes parámetros: valor normal de nutrición menor a 0.71 mmol/L; subnutrición moderada menor a 1.1 mmol/L y subnutrición severa mayor a 1.6 mmol/L.

2.1.4. Requerimientos energéticos de la oveja gestante

Una oveja de cría, a lo largo del ciclo productivo, atraviesa distintas etapas fisiológicas como son la gestación, la lactación y el período seco, lo que lleva a variar sus requerimientos nutricionales. Estos son máximos durante los últimos 50 días de gestación, así como, durante la lactación (Orcasberro, 1985; Gibbons, 1996).

En nuestro país, la gestación transcurre durante el invierno y en general sobre pasturas naturales, por lo que hay una disminución en el alimento tanto en cantidad como en calidad, la cual se estaría dando a partir de la mitad del período de gestación (Banchero et al., 2016). Está bien establecido que los eventos durante la vida prenatal tienen efecto a largo plazo sobre el crecimiento, desarrollo y la productividad de la descendencia en la vida posnatal. Por lo tanto, se deben llevar a cabo ciertas medidas de manejo para minimizar el efecto de la desnutrición materna durante la gestación, de manera de evitar el retraso en el crecimiento intrauterino, el cual se prolonga hasta el destete y más allá (Bell & Greenwood, 2016).

Durante los primeros 30 días de gestación, la alimentación de la oveja debe ser de mantenimiento a fin de conservar el estado corporal, siempre y cuando tengamos ovejas con una adecuada condición corporal, siendo esta igual o mayor a 3 puntos (Kenyon, 2016). Entre los 30 a 90 días, el crecimiento de la placenta está afectado tanto por el exceso como por la restricción de nutrientes maternos, así como también por el estrés térmico medioambiental, como sucede después de la esquila preparto (Banchero et al., 2016; Quintans et al., 2018). Durante los últimos 60 días de gestación, se producen los mayores requerimientos energéticos debido al mayor crecimiento del feto (Cal-Pereyra et al., 2011) y el mayor desarrollo de la glándula mamaria (Cam & Kuran, 2004). Deficiencias nutricionales en esta etapa provocarán

menor peso al nacimiento y menor crecimiento posnatal de los corderos (Quintans et al., 2018).

Se ha mencionado que restricciones nutricionales hasta los 20-30 días de gestación, afectan el desarrollo de los órganos vitales, tales como corazón, timo y páncreas, sin embargo, las restricciones no tienen efecto sobre el peso al nacimiento de los corderos o el crecimiento posnatal (Quintans et al., 2018). Restricciones alimenticias a partir del primer mes de gestación pueden ocasionar una disminución permanente del número de fibras musculares, lo cual puede provocar una reducción de la masa muscular, afectando negativamente el rendimiento de los animales a futuro (Bell & Greenwood, 2016). A su vez, se producirían cambios en la composición del músculo, conteniendo mayores concentraciones de TAG y grasa visceral. Por ende, se afectará no solo la masa muscular sino también la calidad del músculo, teniendo impacto negativo e irreversible sobre la producción potencial de carne del individuo (Banchero et al., 2016; Quintans et al., 2018). Además de producirse cambios en el músculo esquelético, la desnutrición materna, a partir de la mitad del período de gestación provocará la disminución del número de folículos secundarios, ya que en esta etapa es cuando se produce la foliculogénesis secundaria (del día 80 al día 135 de gestación). Esto provocará la reducción permanente del peso del vellón, así como un aumento del diámetro de la fibra (Bell & Greenwood, 2016).

El estado nutricional de la madre, influye tanto sobre el desarrollo del feto como de la placenta. La secreción de insulina y el IGF-I modulan el crecimiento fetal y placentario al regular el metabolismo, la partición de nutrientes, el flujo sanguíneo uterino y el transporte de nutrientes y los mismos son nutricionalmente sensibles (McMullen et al., 2005). Una alteración en la nutrición materna en el periodo de rápido crecimiento placentario (segundo tercio de gestación), puede alterar su capacidad de intercambio de nutrientes, particularmente de glucosa. Dandrea et al., (2001) mencionan que restricciones nutricionales durante este período, no altera el GLUT-1, por lo que el peso del feto no se vería afectado. El ARNm para el GLUT-1 placentario aumenta a medida que avanza la gestación, alcanzando su máximo el día 120 de gestación para corderos únicos. Sin embargo, en ovejas bien

alimentadas observaron un aumento del desarrollo placentario, así como de GLUT-1.

Clarke et al. (1998) mencionan que la restricción nutricional al principio y mitad del período de gestación pueden disminuir significativamente el crecimiento de la placenta. La restricción nutricional no solo reduce la energía disponible para el crecimiento del feto, sino que provoca la disminución de hormonas anabólicas como las hormonas tiroideas. Esto podría tener una influencia importante en el desarrollo de la placenta ya que las hormonas tiroideas estimularían la producción de varias hormonas placentarias necesarias para el crecimiento normal.

Lindsay (1988) menciona que las deficiencias en la alimentación de la oveja durante la última etapa de la gestación, tanto de energía como de proteína, reducen el peso final del feto debido a alteraciones en el desarrollo placentario. Está bien establecido que durante las últimas tres semanas de gestación el peso de la placenta y el peso del feto se correlacionan.

El período más sensible para la modificación del crecimiento de la placenta por factores nutricionales, con un efecto asociado sobre el peso al nacer de los corderos, es entre los 50 a 90 días de gestación, período de rápido crecimiento proliferativo de la misma (Robinson et al., 2002).

Por otro lado, se debe tener en cuenta que, durante el último tercio de la gestación, el gran desarrollo fetal provoca la disminución de la capacidad física del rumen, debido al aumento del volumen del útero, provocando una menor ingesta de alimento (Cal-Pereyra et al., 2012). Sumado a que el requerimiento de energía para la unidad feto-placentaria puede llegar a representar hasta el 45% de la glucosa materna y el 72% de la oferta de aminoácidos maternos (Banchero et al., 2005b), los altos requerimientos de esta etapa, no pueden ser cubiertos mediante el consumo de forraje. Debido a esto, la oveja produce la movilización de sus reservas corporales (Gibbons, 1996), sufriendo cambios metabólicos característicos de un BEN (Corner et al., 2008; Freitas de Melo et al., 2018).

Esta subnutrición en la oveja, provoca una disminución de la glucosa en sangre (hipoglucemia), e induce el retraso del crecimiento fetal, ya que disminuye la llegada de glucosa al feto por vía materna. Por ende, bajos niveles nutricionales tendrán un efecto directo sobre las posibilidades de supervivencia de los corderos (Gibbons, 1996). Sin embargo, Cal-Pereyra et al. (2012) mencionan que el ingreso de glucosa al feto parece ser independiente de la regulación de glucosa materna, ya que es relativamente insensible a la concentración sérica de insulina. Por lo tanto, los mecanismos de protección de suministro de glucosa al feto, aseguran la viabilidad del mismo a corto plazo, a pesar que los niveles de glucosa materna disminuyan.

El crecimiento de la glándula mamaria y la diferenciación celular también están influenciados por la nutrición de la madre en la gestación tardía. La producción de calostro y leche requiere una cantidad considerable de energía (Borrelli, 2001). Por lo tanto, el manejo nutricional es importante para asegurar el adecuado desarrollo de la glándula mamaria y la producción suficiente de calostro, así como la viscosidad del mismo (Banchemo et al., 2015).

Por consiguiente, la alimentación en el último tercio de la gestación es clave para mejorar el peso al nacer de los corderos, y, por ende, su supervivencia. A su vez, influye en el estado corporal de las madres, de manera de llegar con una condición corporal aceptable al momento del parto, así como en la producción láctea (Banchemo et al., 2002).

2.2. RECORDATORIO FISIOLÓGICO DE LA GESTACIÓN

La gestación es el proceso de desarrollo fetal intrauterino, que abarca desde el momento de la concepción hasta el nacimiento de un nuevo individuo (García Sacristán et al., 1998). Durante la gestación, se inicia una cascada de cambios morfológicos, funcionales y endocrinos del sistema reproductivo. Una vez ocurrida la fecundación, se inicia el proceso de división mitótica del cigoto, dando lugar a la formación de la mórula, la cual ingresa al útero a los 4 a 6 días (Fthenakis et al., 2012). A partir de este momento comienza a formarse una cavidad en su interior, convirtiéndose en blastocito, el cual está formado por la masa celular interna (MCI) y una cavidad o blastocele, rodeada por el trofoblasto (Arthur et al., 1991; Fthenakis

et al., 2012). El blastocito inicialmente se nutre por la secreción de las glándulas endometriales (Auad et al., 2019).

La MCI dará origen al cuerpo del embrión y el trofoblasto a las membranas fetales, las cuales son el amnios, el corion, el alantoides y la vesícula vitelina (Figura I) (Arthur et al., 1991). El corion, es la membrana más externa y es la primera estructura que entra en contacto con el endometrio. Es avascular, y en él se encuentran las vellosidades coriónicas que reciben los vasos sanguíneos del alantoides, dando la formación al alantocorion, que una vez que completa la vascularización, comienza su función placentaria (Arthur et al., 1991; Auad et al., 2019). El amnios es la membrana más interna, adyacente al feto. Dentro de esta se encuentra el líquido amniótico el cual cumple las funciones de protección, evita la desecación, lo protege de los cambios de temperatura, y permite que crezca libremente y le permite la movilidad. Este líquido es frecuentemente renovado y deglutido por el feto (Rojas & Rodríguez, 2014). El saco alantoideo es un espacio formado por dos capas de alantoides, que se ubica entre el amnios y el corion, formando la cavidad alantoidea, la cual contiene el líquido alantoideo que contiene los desechos metabólicos del feto u orina fetal (Auad et al., 2019). El alantoides va creciendo, llenándose de fluidos y se pone en contacto con el corion formando el alantocorion. La capa externa del alantoides es muy vascularizada y en ella se forman las arterias y venas umbilicales (Rojas & Rodríguez, 2014). El peso promedio de las membranas fetales (membrana coriónica, amniótica y alantoidea) de la oveja ronda los 450 gramos, aunque en el caso de gestaciones de trillizos es posibles encontrar valores superiores donde el peso total es de 710 gramos (Stegeman, 1974).

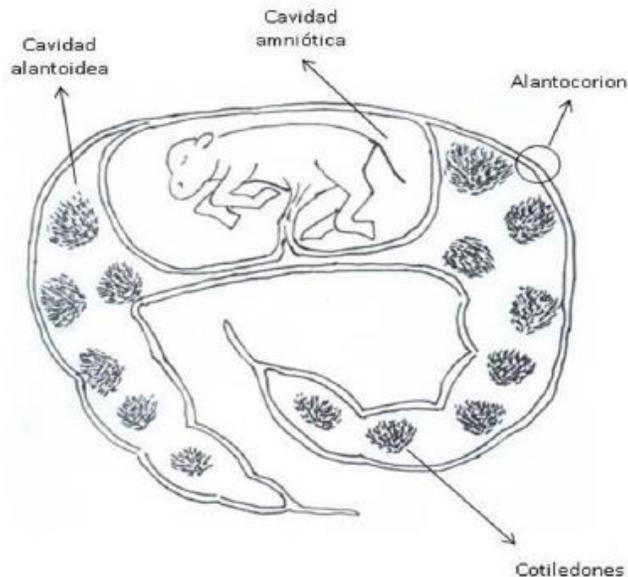


Figura I. Esquema de las envolturas fetales de la placenta cotiledonaria. Modificado de Auad et al. (2019).

Alrededor del día 9, se produce la eclosión del blastocito de la zona pelúcida y el embrión comienza a alargarse, y al día 15 aproximadamente, se produce la implantación, donde el trofoblasto entra en contacto con el endometrio (Arthur, et al., 1991; Fthenakis et al., 2012). Una vez producida la implantación, se establece un contacto íntimo entre el embrión y el endometrio, que permite el intercambio de nutrientes y productos metabólicos.

A medida que avanza la gestación de la oveja se van produciendo distintos eventos (Figura II), de esta manera, podemos dividir a la gestación en tres etapas:

a) primeros 30 días de gestación: comienza el desarrollo de los órganos que componen el aparato reproductor, el sistema inmunitario, el desarrollo de la glándula mamaria y del músculo esquelético, por lo que se estaría determinando el futuro desempeño de los fetos en la vida adulta (Quintans et al., 2018).

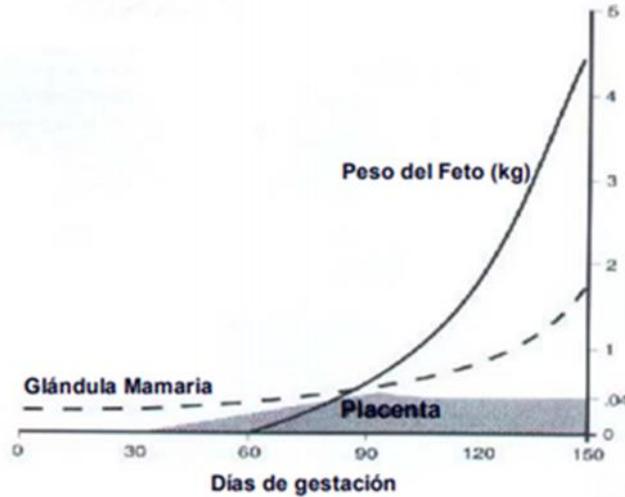


Figura II. Representación esquemática del crecimiento en peso (kg) del feto, la glándula mamaria y la placenta durante la gestación. Tomada de Geenty (1997).

b) entre los 30 a 90 días: se caracteriza por un rápido crecimiento de la placenta y un crecimiento pequeño del feto (Quintans et al., 2018). Cabe destacar que el crecimiento de la placenta, el desarrollo de los cotiledones, así como el flujo adecuado de sangre a la placenta, son los responsables de la alimentación del embrión y el feto durante la gestación, determinando su crecimiento y el peso al nacer.

c) los últimos 60 días de gestación (más específicamente en los últimos 40 días): en donde se produce el mayor crecimiento del feto, acumulando el 80 a 85% de su peso (Cal-Pereyra et al., 2011). En el último tercio de gestación, además del gran crecimiento fetal, también se produce el mayor desarrollo de la glándula mamaria y principalmente durante la última semana de gestación (Cam & Kuran, 2004; Banchemo et al., 2015). Como se puede observar en la Figura II, su crecimiento ocurre durante la gestación, preparándose para la lactancia, y la tasa de crecimiento se acelera exponencialmente a medida que avanza la gestación (Cam & Kuran, 2004). En esta etapa la glándula mamaria aumenta marcadamente de tamaño y su crecimiento se acompaña de la masiva síntesis de calostro, al inicio de la lactogénesis II (Banchemo et al., 2015; Agenbag et al., 2021).

2.2.1. Placenta

La placenta es un anexo embrionario y transitorio, propio de los mamíferos placentarios, imprescindible para el crecimiento y la supervivencia del feto durante su desarrollo (Roa et al., 2012; Auad et al., 2019). Se encuentra conformada por un componente materno, zona más superficial del endometrio, y un componente fetal, el corion fetal (Palacín et al., 1984; Roa et al., 2012). El desarrollo de la placenta comienza a partir del día 30 de gestación, creciendo en forma exponencial hasta llegar a un pico aproximado el día 90, momento en el cual su tamaño se estabiliza (Figura II) (Clarke et al., 1998; Montossi et al., 2005b; Sammin et al., 2009).

2.2.1.1. Funciones

La placenta cumple múltiples funciones a medida que progresa la gestación: intercambio, endocrina e inmune. Asume progresivamente y temporalmente las funciones de los órganos fetales mientras estos maduran. De esta manera, cumple la función fundamental de intercambio de gases (pulmones fetales), seguida por la absorción de nutrientes (tracto gastrointestinal) y la regulación del volumen del líquido y la excreción de productos de desechos entre la madre y el feto (riñones) (Auad et al., 2019). La placenta forma una verdadera interface entre la circulación materna y fetal, facilitando el intercambio gaseoso y metabólico entre ambas (Furukawa et al., 2014). Existe una intensa actividad de intercambio y síntesis, la madre pasa al feto nutrientes oxígeno, agua, glucosa, lactato, aminoácidos, ácidos grasos libres, vitaminas, electrolitos y hormonas entre otros (Roa et al., 2012; Furukawa et al., 2014). Del mismo modo, existe el pasaje de productos finales del metabolismo del feto a la madre, como urea y anhídrido carbónico. La transferencia de una sustancia a través de la barrera materno-fetal depende del espesor y de la extensión de la misma, así como del gradiente de concentración de la sustancia o la presencia de mecanismos de transferencia activos (Auad et al., 2019).

Además, cumple funciones de secreción de hormonas esteroideas y peptídicas y factores de crecimiento, que permiten el mantenimiento de la gestación (Auad et al., 2019). Dentro de las hormonas esteroideas secreta progesterona, responsable del mantenimiento de la gestación y estrógenos, responsables del desarrollo

proliferativo en los tejidos maternos. Como hormonas peptídicas produce el lactógeno placentario, el cual estimula el desarrollo y secreción de la glándula mamaria, el crecimiento de los órganos fetales y el peso de la placenta. También produce la gonadotrofina coriónica la cual mantiene el cuerpo lúteo funcional (Roa et al., 2012).

La placenta posee propiedades inmunosupresoras, produciendo una barrera entre los sistemas inmunes de la madre y el feto, protegiendo a este último, de ser rechazado como cuerpo extraño, ya que posee una gran cantidad de proteínas extrañas para el sistema inmune materno (Roa et al., 2012; Auad et al., 2019).

2.2.1.2. Clasificación

Existe una gran diversidad en la estructura de las placentas según las diferentes especies animales. Las clasificaciones de mayor relevancia son la histológica, fundamentada en el número de barreras que se interponen entre la sangre materna y la fetal (determinando la transferencia de inmunoglobulinas a través de este órgano) y la morfológica macroscópica, basada en la distribución de las vellosidades placentarias en el corion del feto (Auad et al., 2019).

En base a esto la placenta de la oveja la podemos clasificar histológicamente como epiteliocorial (Figura III), ya que presenta tres capas fetales (endotelio capilar, mesénquima fetal y epitelio del corion fetal) y tres maternas (epitelio de la mucosa uterina, tejido conjuntivo materno y endotelio de los capilares maternos) (Roa et al., 2012; Furukawa et al., 2014; Auad et al., 2019). Este tipo de placenta es menos permeable, más superficial y carece de una invasión significativa del útero, por lo que no se produce destrucción ni invasión de tejidos maternos (Furukawa et al., 2014).

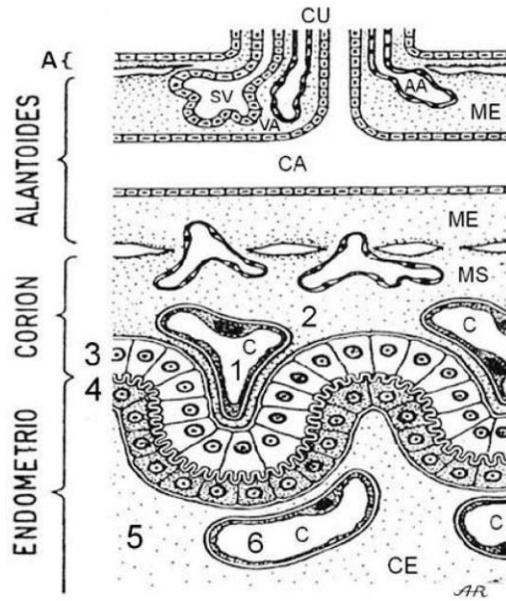


FIGURA III. Esquema de la histología de los tejidos maternos y fetales que conforman la placenta. 1. Endotelio del capilar fetal; 2. Mesénquima fetal; 3. Epitelio del corion fetal; 4. Epitelio uterino materno; 5. Conectivo uterino materno; 6. Endotelio del capilar materno (Roa et al., 2012).

Morfológicamente se clasifica como cotiledonaria, ya que las vellosidades coriónicas se agrupan en rosetas, denominadas cotiledones (Reynolds et al. 2005; Roa et al., 2012; Furukawa et al., 2014).

La capacidad de la madre para transferir nutrientes hacia el feto va a depender del número y del tamaño de los cotiledones, es decir de la superficie disponible para el intercambio materno-fetal (Dwyer & Lawrence, 2005). Alexander (1964) menciona que el número de los cotiledones es inversamente proporcional a su tamaño, de manera que cuando hay muchos, el tamaño individual es más pequeño, en cambio cuando existen pocos cotiledones su tamaño aumenta y así compensar el menor número. Adicionalmente, el número y tamaño de los cotiledones, puede ser afectado por el manejo y la nutrición durante la gestación, determinando así el flujo de nutrientes al feto, afectando por ende su desarrollo y el peso final del cordero (Montossi et al., 2005b).

En el endometrio materno existen engrosamientos, denominadas carúnculas maternas (Dwyer et al., 2005) de forma cóncava, presentando aproximadamente entre 100 a 120 carúnculas (Furukawa et al., 2014).

La unión del cotiledón (porción fetal) con la carúncula (porción materna) da origen a una estructura compleja y bien vascularizada denominada placentoma, la cual es la unidad funcional y por medio de la cual se producirá el intercambio de nutrientes, gases y otras moléculas, desde y hacia el feto (Dwyer et al., 2005; Roa et al., 2012).

Reynolds et al. (2005) mencionan que la placenta ovina presenta entre 60 a 100 placentomas, separados de manera relativamente uniforme sobre la superficie de las membranas fetales. A partir del día 120 de gestación, los mismos, pueden variar tanto en número, de 20 a 70 por feto, como en tamaño, de 10 mm a 50 mm de diámetro (Sammin et al., 2009).

2.2.1.3. Transporte de nutrientes, flujo sanguíneo y capacidad placentaria

La placenta es el órgano que juega un rol preponderante en controlar la oferta de nutrientes al feto en crecimiento en una oveja gestando, donde el tamaño de la misma estará condicionando fuertemente el peso al nacer del futuro cordero (Montossi et al., 2005b). El factor de crecimiento similar a la insulina (IGF-I) juega un papel fundamental en el desarrollo de la placenta a través de dos polipéptidos IGF-I e IGF-II, ubicados en los placentomas, los cuales son capaces de estimular la proliferación y diferenciación de varios tipos de células. La acción y la biodisponibilidad de los IGF están moduladas por las proteínas de unión (IGFBP). La glucosa es el principal regulador de la secreción de IGF-I, por lo tanto, va a determinar el desarrollo de la placenta y por ende el suministro de nutrientes al feto, determinado así el crecimiento fetal. Otro regulador importante del intercambio placentario es el factor de crecimiento vascular endotelial (VEGF), el cual promueve el crecimiento capilar, aumenta la permeabilidad vascular y regula el flujo sanguíneo placentario. El ARNm del VEGF placentario, se expresa en el corión fetal, epitelio amniótico y en los vasos sanguíneos maternos y fetales (McMullen et al., 2005).

El crecimiento fetal y la capacidad placentaria para el transporte de glucosa están muy influenciados por la cantidad de carúnculas y la cantidad de placentomas que se desarrollan (Dwyer et al., 2005; Ocak et al., 2013). La transferencia de glucosa desde la madre, se produce a través de un sistema de difusión facilitado, el mismo está mediado por los transportadores GLUT-1 y GLUT-3 (Père, 2003; McMullen et al., 2005).

Los tejidos útero-placentarios de los rumiantes pueden consumir hasta el 70% de la glucosa absorbida por la placenta y el feto (Ocak, et al., 2013). Se ha demostrado además que en hembras preñadas disminuye la utilización de glucosa en los tejidos maternos con el fin de suministrar grandes cantidades hacia el útero gestante. Los tejidos maternos deben, por lo tanto, usar otros combustibles aparte de la glucosa, como por ejemplo los ácidos grasos libres, para poder cumplir con sus requerimientos energéticos (Père, 2003).

En el último tercio de la gestación, el crecimiento del feto ovino no solo se ve afectado por el suministro materno de nutrientes, sino que también, por el flujo sanguíneo uterino a la placenta y por la capacidad placentaria de transporte de nutrientes (Dwyer et al., 2005).

El desarrollo de la placenta y el crecimiento y supervivencia fetal se encuentran íntimamente relacionados con el flujo sanguíneo uterino. El aumento adecuado de este a lo largo de la gestación, es esencial no solo para el crecimiento uterino, sino para el crecimiento placentario y fetal (Lang et al., 2003).

La adaptación cardiovascular materna tiene que proporcionar la perfusión uterina necesaria para cumplir con los requisitos del feto en desarrollo mediante el transporte de nutrientes y oxígeno a la placenta y al feto. En la oveja en gestación, se produce un aumento del gasto cardiaco de un 70% y además hay una redistribución hacia diferentes órganos, aumentando la perfusión hacia el útero de un 0,5% a 20%. Este enorme aumento de la perfusión uterina se produce en respuesta al crecimiento de los vasos y a la vasodilatación, de manera de asegurar un adecuado transporte de nutrientes y oxígeno al feto en crecimiento (Lang et al., 2003).

Lang et al. (2003) mencionan que la reducción del flujo sanguíneo uteroplacentario, parecería afectar primero a la placenta, ya que es la primera en estar expuesta a la reducción del suministro de nutrientes y oxígeno, la cual sufre una adaptación al disminuir su tamaño, lo que puede conducir a una transferencia reducida de oxígeno y nutrientes y a una producción reducida de factores de crecimiento. El peso placentario y el peso fetal, así como las medidas morfométricas de los corderos, se pueden ver afectados por la restricción del flujo uterino.

Se considera a la eficiencia placentaria (EF) como la capacidad de la placenta para sostener el crecimiento fetal. La medición de la EF es la relación entre el peso total del cordero al nacer y el peso placentario, es decir, gramos de feto producidos por un solo gramo de placenta (Ocak et al., 2013).

El peso de la placenta se vuelve cada vez más importante para explicar la variación en el peso fetal en la gestación tardía, demostrando la importancia de la función placentaria para mantener el crecimiento del feto en los últimos días de la gestación (Clarke et al., 1998; Greenwood et al., 2000; Dwyer et al., 2005). Se ha demostrado además que las variaciones en el peso fetal están asociadas al número y peso de cotiledones fetales y que el número varía según tamaño y distribución (Rhind et al., 1980).

Debido a que la placenta llega a su pico de crecimiento al día 90 de gestación (Lang et al., 2003; Montossi et al., 2005b) la masa placentaria parece no cambiar a pesar del rápido crecimiento del feto, por lo que, en lugar de un mayor aumento de peso, se produce un aumento de la capacidad funcional de la placenta (es decir maduración funcional), de modo que la placenta puede satisfacer las demandas crecientes de nutrientes y oxígeno del feto (Lang et al., 2003).

Ocak et al. (2013) mencionan que la placenta juega un rol fundamental no solo para garantizar un buen crecimiento fetal durante el último tercio de la gestación, sino también para el adecuado desarrollo del cerebro fetal, con posibles consecuencias para el comportamiento neonatal, ya que la desnutrición de la oveja durante la gestación perjudica tanto el vigor como la capacidad para llevar a cabo conductas complejas.

2.3. ESQUILA PRE PARTO

La esquila preparto se realiza en diferentes momentos de la gestación, clasificándose de esta manera en esquila preparto temprana (entre los 70 y 90 días de gestación), y tardía (entre los 100 y 120 días de gestación) (Banchemo et al., 2007).

Debido a que la fecha de esquila coincide con el invierno, el riesgo de esta práctica es la presencia de un temporal con las ovejas recién esquiladas, lo que puede llevar a la mortandad de algunos animales por hipotermia (Kenyon et al., 2003). Por lo tanto, la EP debe desarrollarse en aquellos establecimientos donde las ovejas tengan una aceptable condición corporal y que presenten superficies de campo protegidas del viento y con buena cantidad y calidad de forraje (Gibbons, 1996).

2.3.1. Mecanismos de la EP para aumentar el peso al nacimiento de los corderos

En cuanto a los mecanismos por los cuales la esquila preparto (ya sea temprana o tardía) logra aumentar el peso de los corderos al nacimiento siguen sin estar claros (Rosales Nieto et al., 2020). Algunas teorías son por un aumento del consumo de alimento por parte de la oveja preñada, adaptaciones del metabolismo de la oveja gestante y cambios en la duración de la gestación (Kenyon et al., 2003), así como por un aumento del desarrollo placentario (De Barbieri et al., 2018).

2.3.1.1. Cambios en el consumo

Una de las teorías del efecto de la esquila preparto sobre el aumento del peso al nacer de los corderos es atribuido al mayor consumo de las madres esquiladas (Wodzicka-Tomaszewska, 1963; Russel et al., 1985). Hay una creciente evidencia que indica que los eventos durante el desarrollo fetal no solo tienen consecuencias importantes inmediatamente después del nacimiento, sino que pueden extenderse en el período posnatal y más allá (Godfrey & Barker, 2000). Por lo tanto, resulta evidente que la nutrición de la madre y del feto a lo largo de la gestación tiene una gran influencia en el crecimiento, desarrollo y maduración de varios órganos claves (Symonds et al., 1995).

Los requerimientos energéticos de una oveja preñada con un solo cordero hacia las etapas finales de la gestación llegan a ser de un 150% mayores que sus requerimientos de mantenimiento (Rook, 2000). Como consecuencia del importante crecimiento fetal en las últimas semanas de gestación, la oveja experimenta un aumento de sus necesidades nutritivas, y especialmente de energía, lo que obliga a ésta a aumentar el consumo de nutrientes, incrementar la eficiencia de utilización de esos nutrientes por los tejidos e incluso a movilizar, si es preciso, sus reservas corporales (Cal-Pereyra et al., 2011).

Por tanto, la buena nutrición de la oveja en la etapa de gestación avanzada está estrechamente relacionada con el peso al nacer de su cordero y, en consecuencia, de la supervivencia postnatal del mismo (Gibbons, 1996; Cal-Pereyra et al., 2011). Los corderos más pesados, tienen más reservas energéticas para afrontar sus pérdidas de temperatura, tienen mayor vigor, demoran menos tiempo en incorporarse, maman calostro más rápido y resisten mejor las bajas temperaturas, por lo cual tienen una mayor tasa de supervivencia (Gibbons, 1996). Banchemo et al. (2005b) sostienen la importancia de aportar un alto nivel nutricional en el último tercio de la gestación, no solo para lograr altos pesos vivos al nacimiento, sino que además un mayor desarrollo de la glándula mamaria y así favorecer la producción de calostro y reforzar el vínculo entre la oveja y su cordero, el cual es fundamental para la supervivencia del mismo.

Cabe mencionar, que la esquila preparto elimina la propiedad aislante del vellón de la oveja, por lo que aumenta la susceptibilidad al estrés por frío (Murphy et al., 2019). Debido a esto, deben aumentar la producción de calor metabólico a partir de la dieta y de la movilización de las reservas corporales, para mantener la temperatura corporal (Husain et al., 1997; Murphy et al., 2019). A partir de esta presunción es evidente que, en explotaciones extensivas, esta época de esquila sólo debería implementarse con forraje de buena calidad y cantidad disponible en el periodo inmediatamente posterior a la esquila (Gibbons, 1996). Sin embargo, se ha demostrado que la esquila preparto produce un aumento del peso de los corderos al nacer, independientemente de los cambios en el consumo de alimento materno

(Symonds et al., 1988; Husain et al., 1997; Kenyon et al., 2002c; Revell et al., 2002), o que dicho aumento del consumo, sólo explicaría parcialmente el incremento del peso al nacer (Vipond et al., 1987).

2.3.1.2. Adaptaciones metabólicas

Se ha sugerido que el aumento de peso de los corderos al nacimiento en ovejas esquiladas preparto, se debe a una adaptación metabólica de la madre en respuesta al estrés por frío (Thompson et al., 1982; Symonds et al., 1986; Revell et al., 2000). De esta manera, se produce el aumento de las concentraciones plasmáticas de glucosa, debido a la estimulación de la NG hepática; así como la movilización del tejido adiposo, provocando el aumento de los NEFA y del glicerol. Estos sustratos, normalmente, se absorben y se usan como combustible en respuesta al estrés por frío, pero en el animal preñado algunos pueden atravesar la placenta y estar disponibles para el feto, provocando de esta manera el aumento del peso al nacimiento (Thompson et al., 1982).

Se conoce que los factores importantes que determinan el desarrollo fetal son el sustrato materno y el ambiente hormonal, los cuales influyen en la partición de nutrientes dentro del cuerpo y, por lo tanto, intervienen en el suministro de energía al feto en crecimiento (Symonds & Lomax, 1992). Durante el final de la gestación, las demandas de energía fetal son altas y la conservación de la energía del feto es un requisito previo para garantizar el crecimiento y el desarrollo del mismo, siendo la glucosa y el lactato los principales sustratos energéticos (Ocak et al., 2013). Se ha demostrado, además, la existencia de una correlación entre la glucosa plasmática de la madre y la del feto, por ende, con un aumento en la producción de glucosa materna se podría esperar que estimule el crecimiento fetal (Thompson et al., 1982). Por consiguiente, los cambios en la concentración de glucosa en la sangre materna y las alteraciones posteriores en el suministro de glucosa al feto pueden alterar el crecimiento del mismo (Symonds et al., 1995). Estos resultados confirman que exponer ovejas preñadas al frío puede cambiar la partición de nutrientes entre la madre y el feto a favor del feto (Thompson et al., 1982).

Otros autores han mencionado que el aumento de las concentraciones de glucosa en el plasma materno, provocado por la esquila de invierno, podría deberse a una disminución de la concentración de insulina en plasma (Symonds et al., 1986; Revell et al., 2000). A su vez, Symonds et al. (1988) han demostrado una mayor sensibilidad de los tejidos maternos a la insulina, lo que puede representar un mecanismo para asegurar el suministro continuo de glucosa a la unidad placenta-fetal, reduciendo así la utilización de la misma por los tejidos maternos. Además, se produce la disminución concomitante en plasma de la relación insulina-glucagón, lo cual estimula la NG hepática. Sin embargo, Revell et al. (2000) mencionan que el pasaje de la glucosa no estaría dado por cambios en la sensibilidad a la insulina, sino que podría deberse a un aumento en el aclaramiento de la glucosa no insulino dependiente, por lo que la captación de la misma a través de la placenta sería un candidato probable para dar cuenta de un aclaramiento de glucosa más rápido en la circulación materna.

Se ha estudiado la partición de glucosa en madres de distintas especies domésticas, estableciendo que la placenta presenta una gran tasa de utilización de este metabolito (Ocak et al., 2013). Dado el papel fundamental de la glucosa en el metabolismo energético y que es fácilmente transferido al feto a través de la placenta, la glucosa es un fuerte candidato para explicar el aumento del crecimiento fetal en ovejas esquiladas. A pesar de los hallazgos que sugieren la posibilidad de una redirección de la glucosa materna hacia la unidad placenta-fetal, hay falta de evidencia para confirmar esto (Rosales Nieto et al., 2020). A su vez, Sherlock et al. (2003) no encontraron diferencias en las concentraciones de glucosa entre ovejas esquiladas y no esquiladas a mitad de la gestación, lo que indicaría que el aumento del peso no estaría dado por el aumento de la glucosa.

Symonds et al. (1986) manifiestan que cuando la ingesta de alimentos se mantiene constante, la producción de calor mejora en ovejas esquiladas y este mayor requerimiento de energía se cumple principalmente a través de una mayor tasa de oxidación de las grasas por el músculo esquelético. Estas adaptaciones parecen ser el resultado de un aumento de la concentración plasmática de hormonas tiroideas y

hormona del crecimiento. Del mismo modo, Sherlock et al. (2003) sostienen que ovejas esquiladas a mitad de la gestación, producen corderos más pesados al nacimiento por un aumento en las concentraciones de la hormona tiroidea materna. Esto lleva a una mayor movilización de las grasas, y, por ende, al aumento de las concentraciones de los NEFA en la sangre materna, lo que a su vez mejora la nutrición de la placenta y por lo tanto el peso al nacer de los corderos. El aumento de los niveles plasmáticos de NEFA puede evitar que la glucosa sea utilizada como fuente de energía por la madre, por lo que aumenta la disponibilidad de la misma para la captación placentaria (Revell et al., 2000). Sin embargo, Symonds et al. (1986) no encontraron aumento de la concentración de NEFA, lo cual probablemente se deba a una mayor adaptación de las ovejas esquiladas a la utilización de los mismos como fuente primaria de energía.

En cuanto al pasaje de los NEFA y glicerol de la madre al feto es muy pequeño, por ende, la exposición al frío de la madre no alteraría las concentraciones de NEFA y glicerol en el feto. Los ácidos grasos cruzan la placenta hemocorial de roedores, conejos y primates, y son incorporados en los lípidos fetales, mientras que su absorción por los fetos de rumiantes, porcinos y equinos es muy baja (Père, 2003).

Con respecto al BHB, las concentraciones de dicho cuerpo cetónico en plasma, son un buen indicador del estado energético de las ovejas durante la gestación y permite conocer si sus requerimientos energéticos están siendo cubiertos (Cal-Pereyra et al., 2011). Se ha encontrado que la EP tardía produce una disminución de la concentración de BHB en plasma de ovejas esquiladas probablemente debido a que las ovejas sin esquila presentan una subutilización de dicho cuerpo cetónico en el hígado, debido a la falta del cambio transitorio del metabolismo producido por la esquila (Murphy et al., 2019). Sin embargo, otros estudios no encontraron diferencias en las concentraciones de BHB en sangre materna, entre ovejas esquiladas y sin esquila (Symonds et al., 1988; Sherlock et al., 2003).

2.3.1.3. Cambios en la duración de la gestación

Se ha evidenciado, además, un aumento de la duración de la gestación en ovejas con EP temprana, produciendo como beneficio el aumento del vigor de los corderos,

debido a que los mismos son más maduros (Banchero et al., 2010). Kenyon et al. (2002c) han citado que el crecimiento fetal en el último tercio de la gestación es de aproximadamente 150 a 200 g/día por lo que el aumento de la duración de la gestación podría aumentar el peso al nacimiento de los corderos. Sin embargo, si bien se ha encontrado un aumento de la duración de la gestación en ovejas esquiladas, la misma no podría explicar por si sola el aumento del peso de los corderos al nacimiento (Thompson et al., 1982; Cam & Kuran, 2004).

2.3.1.4. Cambios en el desarrollo placentario

Otro mecanismo responsable del aumento del peso de los corderos al nacer de ovejas esquiladas a mitad de la gestación, es un posible cambio en el desarrollo placentario (De Barbieri et al., 2018). La placenta es el órgano que juega un rol preponderante en controlar la oferta de nutrientes al feto en crecimiento en una oveja gestando, donde el tamaño de la misma estará condicionando fuertemente el peso al nacer del futuro cordero (Montossi et al., 2005b).

La esquila durante el crecimiento placentario puede provocar un incremento en el tamaño de la placenta, y por consiguiente del feto y posteriormente del cordero al nacer (Montossi et al., 2005a) así como también un aumento del número de cotiledones en ovejas esquiladas al día 70 de gestación (De Barbieri et al., 2018). Esto podría ser explicado por un efecto multifactorial; el aumento del flujo de nutrientes al feto, un aumento en la movilización de las reservas corporales de la oveja, así como un cambio en los patrones maternos de oferta y utilización de nutrientes del útero (Montossi et al., 2005b; Banchero et al., 2007). Se ha demostrado que las ovejas esquiladas durante la mitad de la gestación presentaron una mayor probabilidad de afectar el desarrollo placentario y, por lo tanto, el peso de los corderos al nacer, que aquellas que recibieron la esquila durante la gestación tardía (Kenyon et al., 2003). Sin embargo, Revell et al. (2002) si bien encontraron aumentos del peso al nacer en corderos de ovejas esquiladas durante la mitad de la gestación, no obtuvieron cambios en el peso de la placenta, por lo que atribuyeron los aumentos de peso de los corderos a un posible incremento de la eficiencia de absorción placentaria de nutrientes.

2.3.2. Otros efectos de la EP en las madres

2.3.2.1. Producción y calidad de la lana

Pero otro aspecto importante de la práctica de la EP es su efecto sobre la producción de lana de la madre, sobre todo en características que integran la calidad de la misma. Se ha comprobado que el crecimiento de lana es menor durante el invierno-primavera temprana (Sumner et al., 1994; Dick & Sumner, 1997), lo que a menudo coincide con la preñez tardía y la lactación temprana, por lo que se ha sugerido que la aplicación de esta práctica durante este periodo podría tener un efecto pequeño sobre la producción de lana en el año (Kenyon, 2002) o incluso no tenerlo (Husain et al., 1997). De Barbieri et al. (2018) sugieren que se produce una menor producción de lana probablemente a que se prioriza el crecimiento fetal sobre la producción de lana al realizar la esquila en la mitad de la gestación. Sin embargo, se han registrado efectos positivos sobre la calidad de la lana en aquellas ovejas esquiladas durante la gestación (Wodzicka-Tomaszewska, 1963). Varios estudios han demostrado que la esquila preparto tendría efectos sobre la resistencia de mecha, mejorándola (Montossi et al., 2005a) e incluso sobre la ubicación del punto de ruptura, al cambiar la posición del punto débil en la mecha (Campbell et al., 2011; De Barbieri et al., 2018). Sin embargo, sus efectos sobre el diámetro promedio de fibra no fueron significativos ($P < 0.05$) en ovejas Romney Marsh de acuerdo con Dabiri et al. (1996). Por otra parte, en nuestro país, Montossi et al. (2005b), obtuvieron resultados similares en ovejas Corriedale y además un efecto significativo sobre el coeficiente de variación del diámetro.

2.3.2.2. Calidad de la leche

Una posible explicación al mayor peso al destete, podría deberse a la producción y composición de la leche de la madre (Sphor et al., 2011). La nutrición del cordero durante sus primeras tres a cuatro semanas de vida depende completamente de la leche materna, la cual utilizan con una muy alta eficiencia, por cada kilo o menos de sólidos de leche pueden ganar un kilo de peso (Banchemo et al., 2005a). Por lo tanto, el peso vivo ganado del cordero está relacionado con la producción de leche y posiblemente a la composición o calidad de la misma, pero esta información es

escasa (Sphor et al., 2011). Se ha observado una mayor producción de leche en ovejas esquiladas, tanto al día 100 (Cam & Kuran, 2004) como al día 53 de gestación (Sphor et al., 2011) en comparación con ovejas sin esquilar. Esto es posible que se deba a cambios en las concentraciones maternas de metabolitos y hormonas en respuesta a la esquila, los cuales pueden cambiar la partición de nutrientes hacia el útero grávido y el desarrollo de la glándula mamaria (Sphor et al., 2011). Se sabe que el crecimiento de la glándula mamaria ocurre durante la gestación, preparándose para la lactancia, y la tasa de crecimiento se acelera exponencialmente a medida que avanza la gestación, por ende, estos cambios podrían haber estimulado el desarrollo de la glándula mamaria durante las últimas etapas de la gestación (Cam & Kuran, 2004). Otra posible explicación a la mayor producción de leche podría deberse a una mejor estimulación de las ovejas para la secreción de la misma, por parte de los corderos de ovejas esquiladas preparto, los cuales son más pesados (Cam & Kuran, 2004; Sphor et al., 2011) y más vigorosos al nacer (Banchemo et al., 2010). En cuanto a la composición química de la leche, no se han encontrado cambios de la misma entre ovejas esquiladas preparto y sin esquilar (Sphor et al., 2011).

2.3.3. Otros efectos de la EP sobre los corderos

Otra de las ventajas que se han mencionado de la EP es un aumento del peso al destete de los corderos tanto de ovejas con esquila temprana (Corner et al., 2006; Sphor et al., 2011; De Barbieri et al., 2018) como con la esquila al final de la gestación (Cam & Kuran, 2004; Rosales Nieto et al., 2020), aunque este efecto ha sido menos consistente (De Barbieri et al., 2018).

Se ha demostrado, además, que presentaban cambios en la conformación de los mismos, los cuales eran menos altos y presentaron mayores circunferencias de pecho y longitud de lomo, evaluados en las primeras horas post parto (Corner et al., 2006; Rosales Nieto et al., 2020), así como mayores tasas de sobrevivencia, tanto a las 72 horas post parto como al destete (De Barbieri et al., 2018). Sin embargo, Kenyon et al. (2002a) si bien encontraron que la esquila a mitad de la gestación aumenta el peso de los corderos al nacer, no evidenciaron diferencias en la tasa de

supervivencia de corderos, así como tampoco aumento del peso al destete (Dabiri et al., 1996; Husain et al., 1997; Revell et al., 2002). A su vez, si bien se ha demostrado que los corderos nacidos de ovejas esquiladas a mitad de la gestación fueron más pesados al nacer que aquellos nacidos de ovejas esquiladas al final de la misma, estos corderos no presentaron diferencias significativas en el peso al destete (De Barbieri et al., 2014).

3. HIPÓTESIS

La esquila preparto en ovejas gestando un solo feto producirá cambios en su perfil metabólico energético y en sus parámetros placentarios, lo cual repercutirá positivamente en parámetros productivos de las mismas y de sus corderos.

4. OBJETIVOS

4.1. Objetivo General

Evaluar los efectos de la esquila preparto sobre el perfil metabólico energético y parámetros placentarios de las madres, así como, la repercusión de estos tratamientos sobre parámetros productivos de las ovejas y sus corderos.

4.2. Objetivos específicos

1. Determinar los efectos de la esquila preparto al día 70 de la gestación en ovejas corriedale gestando un sólo cordero, sobre el perfil metabólico energético y parámetros placentarios de las mismas.
2. Determinar los efectos de la esquila preparto al día 110 de la gestación en ovejas corriedale gestando un sólo cordero, sobre el perfil metabólico energético y parámetros placentarios de las mismas.
3. Evaluar la influencia de los tratamientos maternos sobre parámetros productivos de las madres y sus corderos.

5. ESTRATEGIA DE INVESTIGACIÓN

La estrategia utilizada consistió en realizar una EP en dos momentos diferentes de la gestación (una temprana al día 70 de la gestación y otra tardía al día 110 de la gestación) en ovejas Corriedale gestando un solo cordero y alimentadas a campo natural. Se evaluaron los posibles efectos de estos tratamientos sobre el perfil metabólico energético (a través de la determinación de la glicemia y los valores séricos de insulina, NEFA y BHB) y sobre parámetros placentarios (a través de la determinación del peso de la placenta, número y peso de los cotiledones y eficiencia placentaria). Se evaluó, además, su efecto sobre algunos parámetros productivos de las madres (crecimiento y calidad de la lana y composición bromatológica de la leche). Como parte de la estrategia se evaluó asimismo la posible repercusión de estos tratamientos maternos sobre parámetros productivos de sus corderos, a través de la determinación del peso vivo hasta los 210 días de vida, medidas morfométricas hasta el destete, así como su composición corporal a los 210 días de vida.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1. DISEÑO EXPERIMENTAL

El protocolo de investigación se llevó a cabo en el Campo Experimental N° 2 de la Facultad de Veterinaria, Libertad, Departamento de San José (34° 38´S; 56° 39´W), Uruguay. El mismo se realizó bajo la supervisión de la Comisión de Ética en el Uso de Animales de la Facultad de Veterinaria (CEUAFVET – 635).

Este trabajo fue realizado desde el mes de febrero del año 2020 hasta el mes de marzo del año 2021. En el experimento se utilizaron 70 ovejas Corriedale adultas, entre 4 y 5 años, multíparas, identificadas por medio de caravanas numeradas y tres carneros de la misma raza de 4 años. Estas ovejas fueron seleccionadas de un total de 100 hembras, de acuerdo a su condición corporal, dentición y al estado de las ubres y las pezuñas, de manera de homogenizar la muestra. Se seleccionaron animales con un peso homogéneo y una condición corporal por encima de 3, valorados en un rango de 1 a 5 (Russel et al., 1969).

Se sincronizaron los celos de las 70 ovejas, con esponjas intravaginales, conteniendo 160 mg de progesterona (Cronipres® CO, Biogénesis-Bagó) durante 12 días (Da Silva et al., 2016). Una vez retiradas las esponjas, se realizó el servicio por monta natural utilizando tres carneros provistos con arneses marcadores. El control de las montas se efectuó durante cuatro días (17 al 20 de marzo), registrándose el día de la monta como el día cero (0) de la gestación. El día 40 tras retirar los carneros, se realizó el diagnóstico de gestación por ultrasonografía transrectal (Moallem et al., 2016). Se descartaron del ensayo las ovejas vacías y las portadoras de dos o más fetos, seleccionando de esta forma 37 ovejas gestando un solo feto. Posteriormente a la cubrición, las 37 ovejas seleccionadas pasaron a alimentarse en una pastura natural, compuesta principalmente de *Cynodon dactylon*. Se realizó el análisis de la pastura donde cada 100 g de materia seca de pasto aportó 14.1% de proteína bruta, 64.9% de Fibra neutro detergente, 26.9% de Fibra ácido detergente y 1.50 Mcal/kg de energía metabolizable (Laboratorio Colaveco, Colonia, Uruguay).

En el día 70 de la gestación las ovejas se dividieron aleatoriamente en 3 grupos, aplicándose el siguiente protocolo:

Grupo E70 (n=12): en el día 70 de la gestación las ovejas de este grupo fueron esquiladas (esquila preparto temprana) con un peine R13.

Grupo E110 (n=12): en el día 110 de la gestación las ovejas de este grupo fueron esquiladas (esquila preparto tardía) con un peine R13.

Grupo C (n=13) (grupo control): las ovejas de este grupo no fueron esquiladas preparto.

Teniendo en cuenta que la duración de la gestación de las ovejas Corriedale es de 147.9 ± 1.9 días (Benech, 2007), en el mes de agosto, se controlaron los partos por un plazo de 10 días, durante las 24 horas, en un corral destinado a tal fin (5 días antes y 5 posteriores a la fecha estimada de parto). Las medidas del mismo fueron de 100mts x 60mts. Este corral contaba con luz artificial, 2 bebederos y 4 comederos donde se les aportó fardos de alfalfa *ad libitum* (cada 100 g de materia seca de fardo

aportó 23.7% de proteína bruta, 39.8% de Fibra neutro detergente, 21.8% de Fibra ácido detergente y 1.71 Mcal/kg de energía metabolizable; Laboratorio Colaveco, Colonia, Uruguay). Una vez paridas y registradas todas las variables a estudiar durante la primera hora de vida de los corderos y de recolectada la placenta, las ovejas fueron llevadas a un potrero de mayor tamaño, en donde se continuó registrando las variables a estudiar.

6.2. DETERMINACIONES EN LAS OVEJAS

6.2.1. Determinaciones en sangre

Las muestras de sangre se obtuvieron por punción de la vena yugular con jeringas de 10 ml y agujas 18G. Todas las ovejas fueron muestreadas a los 70, 75, 80, 90, 100, 110, 115, 120, 130 y 140 días de gestación para valorar glicemia y concentración sérica de insulina, NEFA y BHB.

La sangre para determinación de glicemia se colectó en tubos con fluoruro de sodio y EDTA, mientras que se utilizaron tubos secos para determinar insulina, NEFA y BHB. Las muestras extraídas se centrifugaron inmediatamente y se almacenaron congeladas a -20°C en tubos Eppendorf debidamente rotulados e identificados hasta su procesamiento.

Las muestras de glicemia se analizaron en el Laboratorio de Patología del Departamento de Patobiología de la Facultad de Veterinaria. Insulina, NEFA y BHB se determinaron en el Laboratorio de Endocrinología y Metabolismo Animal de la Facultad de Veterinaria. La glicemia se determinó por un método enzimático colorimétrico, utilizando para ello los Kits comerciales Glucose Liquicolor® (Human). Se midió la absorbancia a 500 nm, a una temperatura de 37 °C, en un colorímetro digital HUMALYSER Junior. Las concentraciones de insulina se determinaron usando un ensayo inmunoradiométrico (IRMA) con un kit comercial (DIASource Immuno Assays S.A, Nivelles, Belgica). Las concentraciones de NEFA se determinaron por el método enzimático colorimétrico ACS ACOD, utilizando el reactivo NEFA -HR 2, Fujifilm Wako Pure Chemical, Osaka, Japón, con un límite de detección de 0,01 mmol/L y una linealidad de hasta 4 mmol/L, mediante el

espectrofotómetro BA200. Las concentraciones de BHB se determinaron por un método cinético enzimático, D-3-Hydroxybutyrate, utilizando el reactivo BHB BioSystem S.A., Barcelona, España, con un límite de detección de 0,016 mmol/L y una linealidad de hasta 8.00 mmol/L, mediante el espectrofotómetro BA200.

6.2.2. Determinaciones en la placenta

6.2.2.1. Peso de la placenta

Una vez que se produjo la expulsión de la placenta, se recogió inmediatamente, se lavó con abundante agua y se secó con papel absorbente, registrándose su peso con una balanza digital.

6.2.2.2. Número y características de los cotiledones

Los cotiledones placentarios fueron disecados del corioalantoides y subdivididos por tamaño (A: <1 cm; B: entre 1 y 2 cm; C: entre 2 y 3 cm; D: entre 3 y 4 cm; E: entre 4 y 5 cm y F: > 5 cm de diámetro). Se registró para cada placenta el número y peso de los cotiledones de cada tamaño.

6.2.2.3. Eficiencia placentaria

Se calculó como el cociente entre el peso del cordero al parto (en gramos) sobre el peso de la placenta (en gramos).

6.2.3. Determinaciones de parámetros productivos

6.2.3.1. Medición del crecimiento de lana

Se evaluó utilizando la técnica de Área de muestreo o parche (Mid-side patch) desarrollada por Langlands & Wheeler (1968) en un área determinada (100 cm²) en la zona media de costilla. Este procedimiento consiste en el marcado inicial del área de muestreo (punto de inicio de la medición del crecimiento de lana) y posterior esquila de la zona con tijera eléctrica (punto final del período de medición). Luego de la remoción del parche, se midieron cuatro lados y una diagonal del mismo y su área fue calculada utilizando la fórmula de Heron: $\sqrt{s(s-a)(s-b)(s-c)}$. La tasa de crecimiento de lana fue calculada utilizando la siguiente fórmula: [(peso lana sucia

(g)/área del parche (cm²) / días de experimento) x 1000000] (De Barbieri et al., 2015).

En la Figura IV se muestran los diferentes momentos en que se realizó la técnica de parche. En el grupo E70, en el momento de la EP temprana (día 70 de gestación), se delimitó en la zona de costilla el área de muestreo (10x10 cm), mientras que la esquila final del mismo se realizó a los 120 días post parto. En el grupo E110, la delimitación del área de muestreo se realizó en el momento de la EP tardía (día 110 de gestación) y a los 120 días después del parto se esquiló la zona del parche. En el grupo C se realizó la delimitación del área de muestreo el día 70 de gestación (momento de la EP del grupo E70) y a los 120 días después del parto, se esquiló la zona del parche.

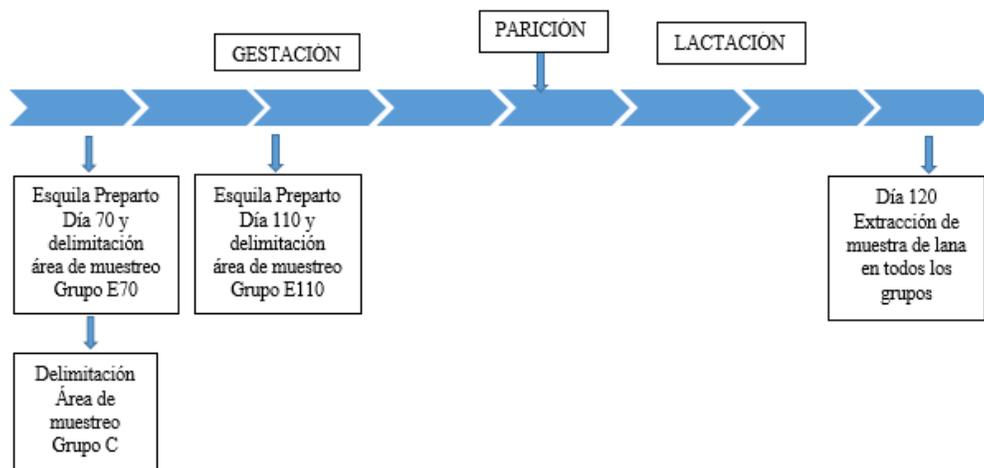


Figura IV. Esquema de los diferentes momentos donde se realizó la técnica de parche en los tres grupos de animales.

La lana extraída de cada parche fue lavada en el Laboratorio de Lanasy de la Unidad Académica de Ovinos, Lanasy Caprinos de Facultad de Veterinaria en un tren de lavado de 4 piletas, con agua caliente y un detergente no iónico diluido al 25% en las tres primeras piletas. A continuación, las muestras fueron centrifugadas para eliminar el exceso de agua y el secado posterior de las mismas se realizó en estufa

de aire forzado a una temperatura de 105°C durante 3 horas. Luego fueron acondicionadas en el Laboratorio durante 12 horas a una temperatura de 20°C ± 2 y 65% ± 2% de humedad, para pesar las muestras en condiciones estándares.

6.2.3.2. Determinaciones de las características de la lana

En la muestra de lana extraída por parche de la zona de costilla se realizaron las siguientes determinaciones objetivas:

- a. *Largo de mecha:* Se midió con regla el promedio del largo de 5 mechales de lana sucia representativas de la muestra y se expresaron en cm.
- b. *Resistencia de mecha:* Se determinó en 5 mechales de lana sucia con el equipo *Staple Breaker*. Se expresaron en Newtons/ktex (IWTO-30, 2010).
- c. *Rendimiento al lavado:* De la muestra extraída de la zona del parche, se registró su peso y se colocó en bolsas de malla numeradas para mantener la identificación de los animales y se procedió al lavado en el tren de lavado. Se calculó como la relación entre peso sucio y el limpio expresado en %, a 16% de humedad.
- d. *Diámetro promedio y variabilidad:* De las muestras de lana extraídas de los parches una vez estimado el crecimiento de lana, se preparó una submuestra de 10 g para determinación del diámetro promedio, coeficiente de variación del diámetro y porcentaje de fibras mayores a 30 µm. Esta determinación se realizó en el Laboratorio de Lanitas del SUL con el equipo *Optical Fibre Diameter Analyser 2000 (OFDA)* (IWTO 12, 2010).

6.2.3.3. Determinaciones en leche: composición

A partir de los 10 días de producido el parto y quincenalmente hasta 120 días post parto, se determinó la composición de la leche de las ovejas de los tres grupos experimentales. A cada oveja se le administró una dosis intramuscular de 10 UI de oxitocina y a los cinco minutos se procedió al ordeño manual hasta el vaciado de la ubre. Se homogenizó la muestra de leche y se tomó una submuestra de leche (20

ml), la cual se colocó en un recipiente con conservador bronopol. Fue enviada al laboratorio Colaveco (Colonia, Uruguay) para la realización de un análisis de composición bromatológica (% de lactosa, proteínas y grasa).

6.3. DETERMINACIONES EN LOS CORDEROS

6.3.1. Determinaciones de parámetros productivos

6.3.1.1. Peso Vivo

A la hora de producido el parto (luego de que el cordero se alimentó) se registró el peso corporal (Peso vivo al nacimiento) y se realizó la identificación. Los corderos fueron luego pesados a los 40 días de vida (Peso vivo a la señalada) y a los 120 días de vida, fecha en que se destetaron los corderos (Peso vivo al destete). Por último, los corderos fueron pesados a los 210 días de vida (Peso vivo a los 210 días de vida). Para la determinación del peso se utilizó una balanza digital.

6.3.1.2. Determinaciones morfométricas

Se registraron medidas de la dimensión corporal del cordero (mediante cinta métrica) incluyendo:

- a. *longitud del lomo*: desde la nuca hasta la base de la cola
- b. *circunferencia del pecho*: inmediatamente posterior a la extremidad anterior
- c. *longitud de la extremidad anterior izquierda (MAI)*: distancia entre el punto más craneal y lateral de la articulación escapulo-humeral hasta la punta de la pezuña
- d. *longitud del miembro posterior izquierdo (MPI)*: punto más caudal de la tuberosidad isquiática hasta la punta de la pezuña

Estas determinaciones se realizaron luego de registrar el peso corporal, al nacimiento (a la hora de nacido), a la señalada (40 días) y al destete (120 días).

6.3.1.3. Determinación de la composición corporal

Se determinó área del ojo de bife (AOB), profundidad del bife (AB) y espesor de grasa subcutánea (EG) con un ecógrafo Mylab Esaote en el espacio intercostal entre la 12ª y 13ª costilla de los corderos a los 210 días de vida.

6.4. ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Se realizó una estadística descriptiva (media \pm SEM) de todas las variables determinadas. Para determinar si las variables analizadas se distribuyen dentro de una curva normal se aplicó el test de Kolmorov-Smirnov.

Los parámetros sanguíneos (glicemia, insulina, NEFA y BHB) y la composición de la leche de las ovejas (% de grasa, % de proteínas y % de lactosa) fueron analizados utilizando un análisis de varianza (ANOVA) para medidas repetidas, seguido de la prueba Scheffe, incluyéndose el efecto del tratamiento (esquila preparto temprana, esquila preparto tardía y control sin esquilar). Los parámetros placentarios de las ovejas, las características de crecimiento y calidad de lana y los parámetros de desarrollo de los corderos fueron analizadas utilizando un análisis de varianza (ANOVA), seguido de la prueba Scheffe, incluyéndose el efecto del tratamiento (esquila preparto temprana, esquila preparto tardía y control sin esquilar). Los análisis estadísticos se realizaron con el programa STATA (Statistics/Data Analysis. StataCorp LLC) versión 15.2 (2012). Se consideraron diferencias significativas cuando $p < 0.05$ y la tendencia cuando $p < 0.10$.

7. RESULTADOS

7.1. DETERMINACIONES EN LAS OVEJAS

7.1.1. Determinaciones en sangre

7.1.1.1. Glicemia

Al día 70 de gestación no se encontró diferencia estadísticamente significativa en la glicemia entre los tres grupos experimentales, presentando en ese momento, los grupos E70, E110 y control, valores de $58 \pm 8,21$; $62 \pm 10,87$ y $59,82 \pm 7,74$ mg/dl respectivamente.

Al comparar los valores de glicemia entre los tres grupos a lo largo del ensayo, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas (Figura V).

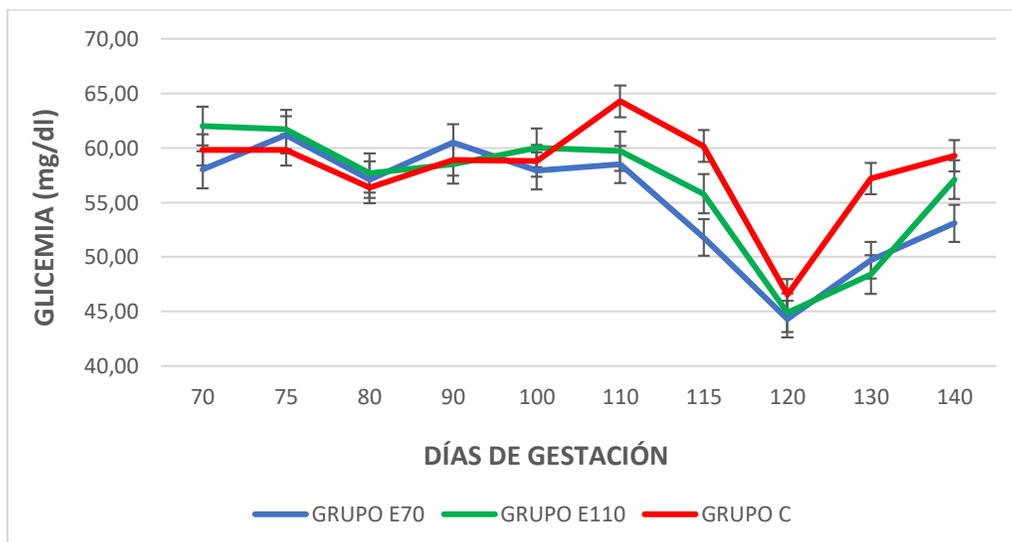


Figura V. Evolución de la glicemia a partir del día 70 de la gestación, medida en mg/dl y expresada en media \pm SEM. Grupo E70 (ovejas esquiladas al día 70 de gestación), grupo E110 (ovejas esquiladas al día 110 de la gestación) y grupo C (control, ovejas sin esquilar). * = diferencia estadísticamente significativa.

7.1.1.2. Insulina

Al día 70 de gestación no se encontró diferencia estadísticamente significativa en los valores de insulina sérica entre los tres grupos experimentales, presentando en ese momento, los grupos E70, E110 y control, valores de $9,83 \pm 2,94$; $8,49 \pm 1,75$ y $8,18 \pm 2,69$ UI/ml respectivamente. Como se observa en la Figura VI, al día 75 de la gestación el grupo E70 ($6,15 \pm 2,63$ UI/l) presentó una disminución de la insulina, la cual fue estadísticamente significativa al compararla con el grupo control ($9,44 \pm 4,17$ UI/ml) ($p=0.040$). Al día 115 de la gestación, el grupo E110 ($5,78 \pm 1,4$ UI/ml) presentó una disminución significativa de la insulina con respecto al grupo control ($9,07 \pm 2,44$ UI/ml) ($p=0.015$).

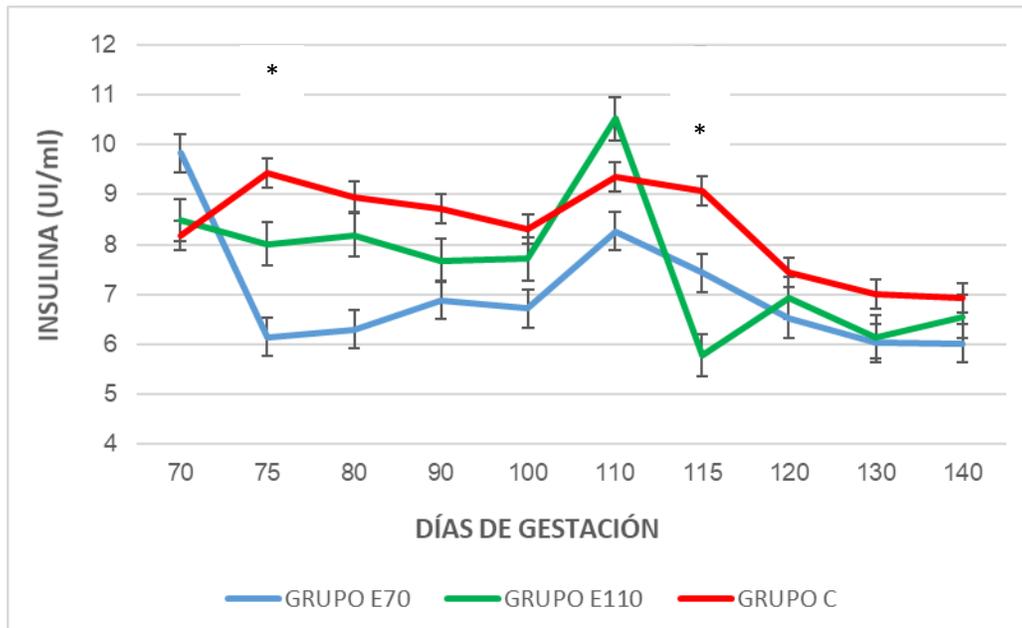


Figura VI. Evolución de la insulina a partir del día 70 de la gestación, medida en UI/ml y expresada en media \pm SEM. Grupo E70 (ovejas esquiladas al día 70 de gestación), grupo E110 (ovejas esquiladas al día 110 de gestación), grupo C (control, ovejas sin esquilar). * = diferencia estadísticamente significativa.

7.1.1.3. NEFA

Al día 70 de gestación no se encontró diferencia estadísticamente significativa en los valores de NEFA entre los tres grupos experimentales, presentando en ese momento, los grupos E70, E110 y control, valores de $0,298 \pm 0,088$; $0,294 \pm 0,076$ y $0,269 \pm 0,098$ mmol/L respectivamente. Como se observa en la Figura VII, al día 75 de gestación, el grupo E70 ($0,389 \pm 0,077$ mmol/L) presentó un aumento en los valores séricos de NEFA, el cual fue estadísticamente significativo al compararlo con el grupo control ($0,254 \pm 0,119$ mmol/L) ($p=0.018$). Al día 115 de la gestación, el grupo E110 ($0,832 \pm 0,341$ mmol/L) presentó una diferencia estadísticamente significativa con el grupo E70 ($0,475 \pm 0,123$ mmol/L) ($p=0.016$), así como una tendencia al compararlo con el grupo control ($0,578 \pm 0,220$ mmol/L; $p=0.083$).

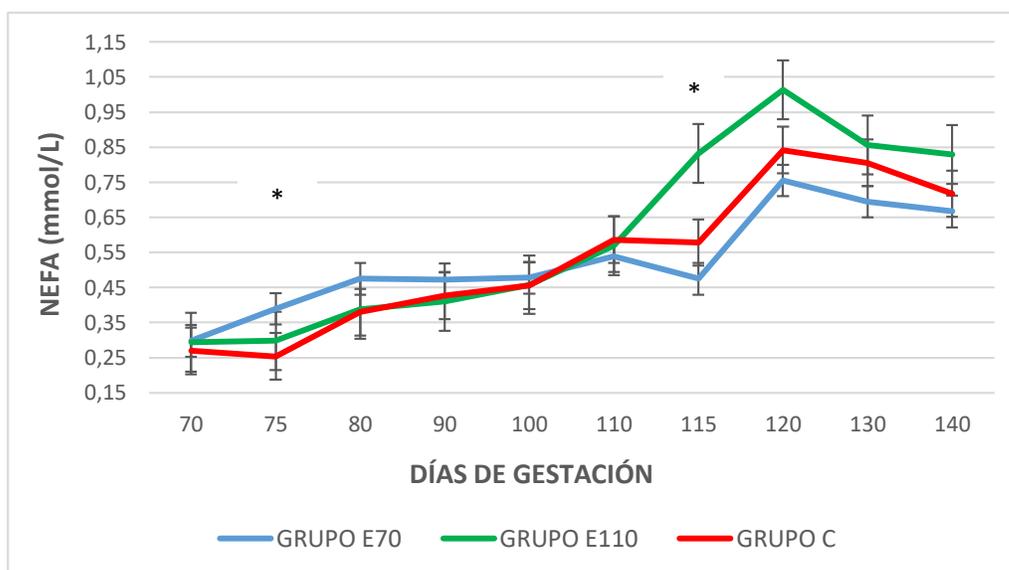


Figura VII. Evolución de los NEFA durante la gestación, medidos en mmol/L y expresados en media \pm SEM. Grupo E70 (ovejas esquiladas al día 70 de gestación), grupo E110 (ovejas esquiladas al día 110 de gestación), grupo C (control sin esquilar). * = diferencia estadísticamente significativa.

7.1.1.4. BHB

Al día 70 de gestación no se encontró diferencia estadísticamente significativa en los valores de BHB sérico de los tres grupos experimentales, presentando en ese momento, los grupos E70, E110 y control, valores de $0,48 \pm 0,06$; $0,49 \pm 0,07$ y $0,48 \pm 0,07$ mmol/L, respectivamente. Como se observa en la Figura VIII, el grupo E70 presentó valores de este cuerpo cetónico superiores a los demás grupos experimentales al día 75 de la gestación, los cuales fueron estadísticamente significativos al compararlo con los grupos E110 ($p=0.008$) y control ($p=0.014$). El grupo E110 presentó valores séricos estadísticamente superiores de BHB al día 115 de la gestación con respecto a los grupos E70 y control ($p=0.020$ y $p=0.003$ respectivamente). También se observaron diferencias estadísticamente significativas al día 120 de gestación entre los grupos E110 y E70 ($p=0.039$).

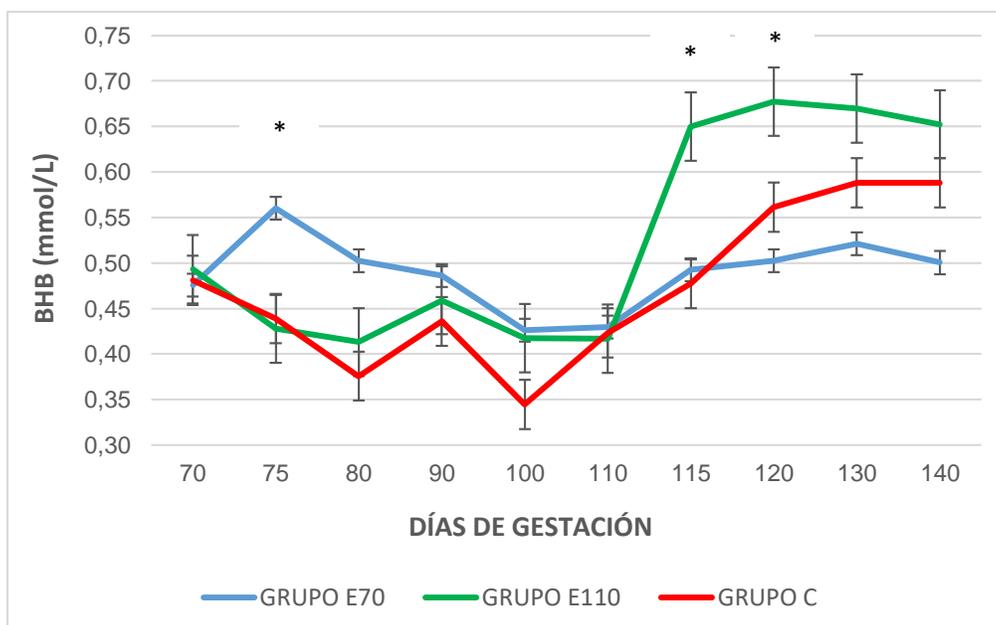


Figura VIII. Evolución del BHB durante la gestación, medido en mmol/L y expresado en media \pm SEM. Grupo E70 (ovejas esquiladas al día 70 de gestación), grupo E110 (ovejas esquiladas al día 110 de gestación), grupo C (control sin esquilar). * = diferencia estadísticamente significativa.

7.1.2. Determinaciones en la placenta

7.1.2.1. Peso de la placenta

Como se observa en el Cuadro I, el peso de la placenta fue mayor en las ovejas con esquila preparto (grupos E70 y E110), al compararlas con las ovejas del grupo control ($p=0.000$ y $p=0.001$, respectivamente).

7.1.2.2. Número y característica de los cotiledones

En cuanto al número y peso de los cotiledones, solo encontramos diferencias estadísticamente significativas en el número y peso de los cotiledones de 2 a 3 cm de diámetro (Cuadro I).

El número de cotiledones de 2 a 3 cm de diámetro en las ovejas esquiladas al día 70 de la gestación (E70) fue significativamente mayor ($p=0.021$), que en aquellas ovejas sin esquilar (grupo C).

El peso de los cotiledones de 2 a 3 cm de diámetro fue mayor en las placentas de las ovejas con esquila preparto al día 70 ($p=0.000$) y 110 de la gestación ($p=0.003$), que en el grupo de ovejas sin esquilar (grupo C).

7.1.2.3. Eficiencia Placentaria

La eficiencia placentaria presentó una tendencia entre el grupo E110 y el grupo control, siendo mayor en el grupo de ovejas esquiladas preparto al día 110 de gestación (Cuadro I).

Cuadro I. Resultados de parámetros placentarios

	E70	E110	CONTROL
Peso placenta (g)	506,3 ± 18,5 ^a	469,1 ± 16,8 ^b	380,3 ± 7,4 ^c
Nº cot. < 1 cm	7,3 ± 0,8	6,6 ± 1,4	10,5 ± 1,1
Peso cot. < 1 (g)	2,9 ± 0,7	2,8 ± 0,7	4,4 ± 0,5
Nºcot. 1 a 2 cm	40,9 ± 5,0	40,0 ± 6,3	41,3 ± 6,1
Peso cot. 1 a 2 (g)	50,0 ± 7,1	48,5 ± 6,8	44,5 ± 6,1
Nº cot. 2 a 3 cm	30,1 ± 2,7 ^d	24,7 ± 2,2	19,5 ± 2,5 ^e
Peso cot. 2 a 3 (g)	73,9 ± 4,5 ^f	58,3 ± 5,4 ^g	34,2 ± 3,8 ^h
Nº cot. 3 a 4 cm	5,3 ± 0,4	6,1 ± 2,3	3,5 ± 0,7
Peso cot. 3 a 4 (g)	22,0 ± 3,2	25,6 ± 10,1	15,1 ± 3,1
Nº cot. 4 a 5 cm	1,0 ± 0	3,0 ± 0	2,0 ± 0
Peso cot. 4 a 5 (g)	6,0 ± 0	21,0 ± 0	11,5 ± 4,5
Nº cot. > 5 cm	1,0 ± 0	1,6 ± 0,7	1,0 ± 0
Peso cot. > 5 (g)	9,5 ± 0,5	15,0 ± 11,0	7,3 ± 0,3
Eficiencia placentaria	10,6 ± 0,3	11,6 ± 0,3 ⁱ	10,5 ± 0,2 ^j

Nota: E70 = Esquiladas al día 70 de gestación; E110 = Esquiladas al día 110 de gestación; Control = Grupo sin esquilar.

cot. (cotiledones).

Valores expresados en media ± SEM.

Diferencias significativas: ^{a-c} p=0.000; ^{b-c} p=0.000; ^{d-e} p=0.021; ^{f-h} p=0.000; ^{g-h} p=0.003; ^{i-j} p=0.086.

7.1.2. Determinaciones de parámetros productivos en las madres

7.1.3.1. Medición del crecimiento de la lana

Con respecto a las mediciones realizadas en la lana, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas en el crecimiento de lana en el área del parche (Cuadro II).

Cuadro II. Resultados del crecimiento y características de la lana

	E70	E110	CONTROL	P
Crecimiento ($\mu\text{g}/\text{cm}^2/\text{d}$)	738,8 \pm 34,8	863 \pm 67,8	761,2 \pm 90,1	ns
Rendimiento al lavado (%)	72,4 \pm 1,6	76,8 \pm 2,7	73,5 \pm 2,1	ns
Largo de mecha (cm)	5,6 \pm 0,3	4,8 \pm 0,3	4,9 \pm 0,2	ns
Diámetro promedio (μm)	29,7 \pm 1,7	29,9 \pm 1,6	26,7 \pm 1,2	ns
Coefficiente de variación de diámetro (%)	19,1 \pm 1,1	20,9 \pm 1,3	21,4 \pm 1,3	ns
Resistencia de la mecha (N/ktex)	37,8 \pm 7,0	42,1 \pm 1,6	36,2 \pm 3,5	ns
% Fibras > 30 μm	46,4 \pm 11,1	43,3 \pm 9,5	24,5 \pm 6,3	ns

Nota: E70 = Esquiladas al día 70 de gestación; E110 = Esquiladas al día 110 de gestación; Control = Grupo sin esquilar.

P<0.05; ns: no significativo.

Valores expresados en media \pm SEM.

7.1.3.2. Determinaciones de las características de la lana

Como se observa en la Cuadro II tampoco se encontraron diferencias significativas en las características de la lana determinadas objetivamente.

7.1.3.3. Determinaciones en leche: composición

Como se observa en las figuras IX a XI, la concentración de grasa, proteínas y lactosa no presentó diferencias significativas entre los diferentes grupos experimentales, en ninguno de los muestreos realizados a partir del día 10 de lactación hasta el momento del destete de los corderos, realizado a los 120 días post parto.

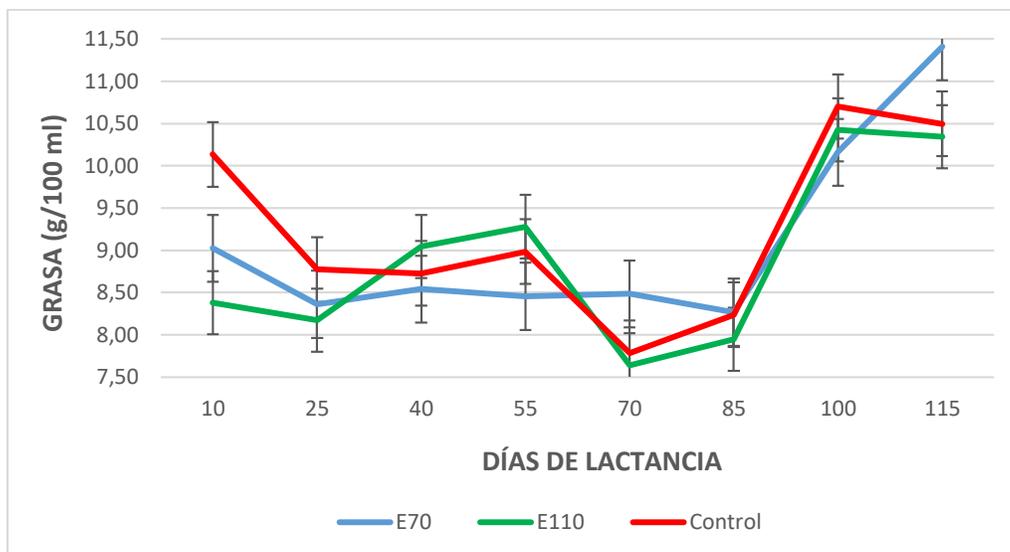


Figura IX. Evolución de la concentración de la grasa de la leche, medida en g/100 ml y expresada en media \pm SEM. Grupo E70 (ovejas esquiladas al día 70 de gestación), grupo E110 (ovejas esquiladas al día 110 de gestación), grupo C (control sin esquilar). * = diferencia estadísticamente significativa.

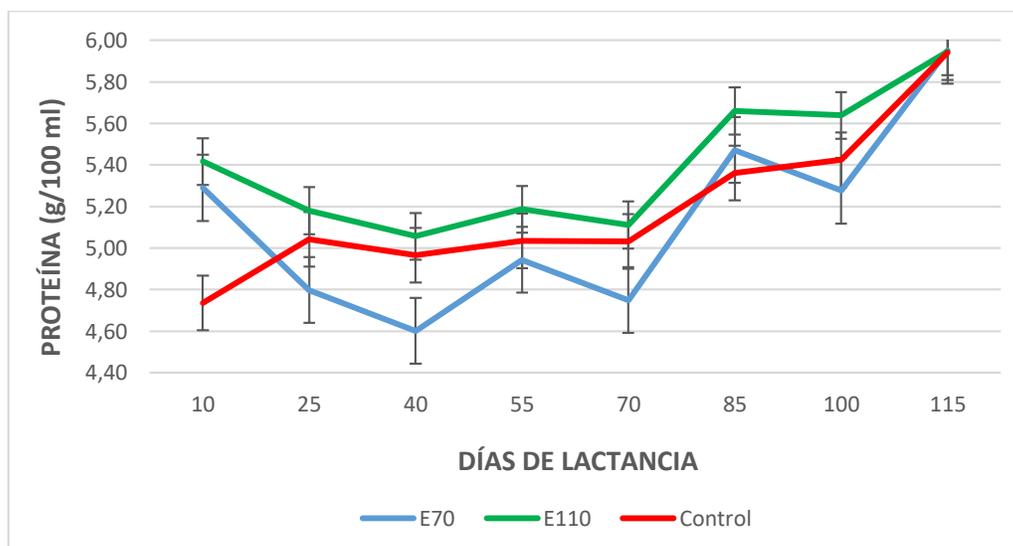


Figura X. Evolución de la concentración de proteína de la leche, medida en g/100 ml y expresada en media \pm SEM. Grupo E70 (ovejas esquiladas al día 70 de gestación), grupo E110 (ovejas esquiladas al día 110 de gestación), grupo C (control sin esquilar). * = diferencia estadísticamente significativa.

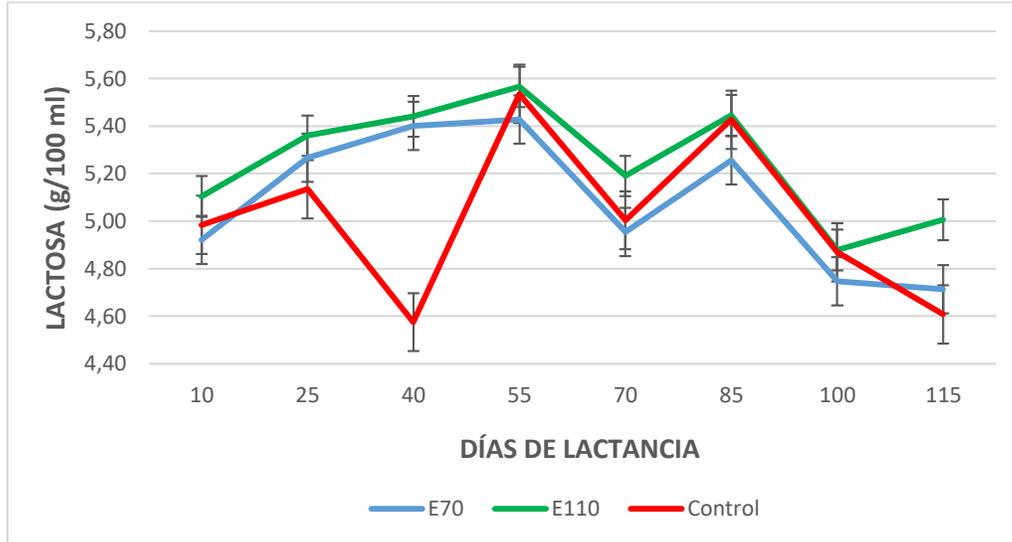


Figura XI. Evolución de la concentración de la lactosa de la leche, medida en g/100 ml y expresada en media \pm SEM. Grupo E70 (ovejas esquiladas al día 70 de gestación), grupo E110 (ovejas esquiladas al día 110 de gestación), grupo C (control sin esquilar). * = diferencia estadísticamente significativa.

7.2. DETERMINACIONES EN LOS CORDEROS

7.2.1. Determinación de parámetros productivos

7.2.1.1. Peso vivo

Como se observa en la Cuadro III, los corderos nacidos de las madres esquiladas a los 70 y 110 días de la gestación lograron un mayor peso al parto que los corderos nacidos de las ovejas del grupo control ($p=0.000$). Esa diferencia de peso se mantuvo al momento de la señalada ($p=0.001$ y $p=0.000$), al destete ($p=0.004$ y $p=0.000$) y a los 210 días de vida ($p=0.006$ y $p=0.000$) entre los corderos nacidos de las ovejas de los Grupos E70 y E110 y los nacidos de las ovejas sin esquilar (grupo control).

Cuadro III. Resultados de pesos vivos de corderos al nacimiento, señalada, destete y al momento de la ecografía carnífera (210 días de vida)

	E70	E110	CONTROL
PV Nacimiento (kg)	5,5 ± 0,1 ^a	5,4 ± 0,2 ^b	4,0 ± 0,1 ^c
PV Señalada (kg)	17,4 ± 0,3 ^d	18,5 ± 0,6 ^e	13,5 ± 0,4 ^f
PV Destete (kg)	34,7 ± 0,4 ^g	37,0 ± 1,8 ^h	27,2 ± 0,7 ⁱ
PV 210 Días de vida (kg)	41,3 ± 0,8 ^j	44,3 ± 1,6 ^k	33,9 ± 1,0 ^l

Nota: E70= Esquiladas al día 70 de gestación; E110 = Esquiladas al día 110 de gestación; Control = Grupo sin esquilar.

PV (peso vivo).

Valores expresados en media ± SEM.

Diferencias significativas: ^{a-c} p= 0.000; ^{b-c} p= 0.000; ^{d-f} p=0.001; ^{e-f} p=0.000; ^{g-i} p=0.004; ^{h-i} p=0.000; ^{j-l} p=0.006; ^{k-l} p=0.000.

7.2.1.2. Determinaciones morfométricas

Como se observa en la Cuadro IV, los corderos nacidos de los grupos esquilados a los 70 (E70) y 110 días de la gestación (E110), obtuvieron una mayor circunferencia de pecho que los hijos de las ovejas del grupo control, tanto al nacimiento (p=0.001 y 0.003, respectivamente) como a la señalada (p=0.000 y 0.003, respectivamente).

A la señalada, los corderos nacidos del grupo E110 presentaron una mayor longitud del miembro posterior izquierdo (tendencia, p=0,073) con respecto a los corderos del grupo control (Cuadro IV).

Al destete, los corderos hijos de las ovejas del Grupo E70 obtuvieron una mayor circunferencia de pecho que los nacidos del grupo control (p=0.007), y los nacidos del grupo E110 obtuvieron una mayor longitud de miembro posterior que los nacidos del grupo control (p=0.001) (Cuadro IV).

Cuadro IV. Resultados de las medidas morfométricas de los corderos al nacimiento, la señalada y al destete

	E70	E110	CONTROL
NACIMIENTO:			
Long. lomo (cm)	44,9 ± 1,1	43,7 ± 1,2	41,4 ± 1,1
Circunf. pecho (cm)	41,2 ± 0,5 ^a	40,8 ± 0,6 ^b	37,5 ± 0,5 ^c
MAI (cm)	36,0 ± 1,5	35,7 ± 0,6	33,8 ± 0,8
MPI (cm)	41,0 ± 0,7	39,6 ± 0,4	39,2 ± 0,7
SEÑALADA:			
Long. lomo (cm)	72,0 ± 1,7	67,3 ± 2,6	66,0 ± 1,2
Circunf. pecho (cm)	71,2 ± 1,3 ^d	69,3 ± 1,0 ^e	63,3 ± 0,6 ^f
MAI (cm)	49,4 ± 1,0	48,6 ± 1,6	46,2 ± 0,6
MPI (cm)	55,2 ± 1,8	57,6 ± 1,5 ^g	52,6 ± 0,7 ^h
DESTETE:			
Long. lomo (cm)	80,8 ± 1,7	85,0 ± 1,0	80,3 ± 1,8
Circunf. pecho (cm)	94,2 ± 1,5 ⁱ	89,2 ± 1,7	83,6 ± 2,2 ^j
MAI (cm)	61,9 ± 0,7	62,5 ± 1,7	58,5 ± 1,7
MPI (cm)	71,0 ± 1,0	73,7 ± 0,8 ^k	65,0 ± 1,5 ^l

Nota: E70= Esquiladas al día 70 de gestación; E110 = Esquiladas al día 110 de gestación; Control = Grupo sin esquilar.

Nacimiento (día 1 de vida); Señalada (40 días de vida); Destete (120 días de vida); Long. Lomo (longitud de lomo); Circunf. Pecho (circunferencia de pecho); MAI (longitud miembro anterior izquierdo); MPI (longitud miembro posterior izquierdo).

Valores expresados en media ± SEM.

Diferencias significativas: ^{a-c} p= 0.001; ^{b-c} p= 0.003; ^{d-f} p=0.000; ^{e-f} p=0.003; ^{g-h} p=0.073; ^{i-j} p=0.007; ^{k-l} p=0.001.

7.2.1.3. Determinación de la composición corporal

Como se observa en la Cuadro V, al momento de la realización de la ecografía carnífera, los corderos de los diferentes grupos no presentaron diferencias estadísticamente significativas para el área de ojo de bife, profundidad de bife ni para el espesor de grasa subcutánea.

Cuadro V. Resultados de la composición corporal de los corderos al momento de la realización de la ecografía carnífera (210 días de vida)

	E70	E110	CONTROL	P
AOB (cm ²)	10,2 ± 0,2	10,1 ± 0,2	9,5 ± 0,2	ns
AB (cm)	2,4 ± 0,1	2,3 ± 0,1	2,1 ± 0,1	ns
EG (mm)	1,9 ± 0,2	2,1 ± 0,1	1,6 ± 0,1	ns

Nota: E70= Esquiladas al día 70 de gestación; E110 = Esquiladas al día 110 de gestación; Control = Grupo sin esquilar.

AOB (área de ojo de bife); AB (profundidad del bife); EG (espesor de grasa subcutánea).

P<0.05; ns: no significativo.

Valores expresados en media ± SEM.

8. DISCUSION

8.1. EFECTO DE LA EP SOBRE EL PERFIL METABÓLICO ENERGÉTICO DE LAS MADRES

La EP a mitad de la gestación como al final de la misma en ovejas Corriedale gestando un solo feto provocó cambios en las concentraciones séricas de insulina, NEFA y BHB de las madres.

Sin embargo, los valores de glicemia no se vieron afectados, coincidiendo con lo reportado por Revell et al. (2000) y Sherlock et al. (2003), en ovejas esquiladas a mitad de la gestación; y por Symonds et al. (1988) y Murphy et al. (2019) en madres esquiladas al final de la gestación.

La EP provocó la disminución de la concentración de insulina coincidiendo con lo reportado por Symonds et al. (1986) y Revell et al. (2000) quienes sugieren que esta disminución puede deberse al estrés por la exposición al frío de las ovejas esquiladas. Esta disminución de temperatura conduciría a adaptaciones metabólicas con el resultado de un aumento de la glicemia. Este aumento de la glucosa en sangre sería consecuencia de la disminución de la secreción de insulina, del aumento de la concentración de cortisol y del aumento del catabolismo de las grasas (Thompson et al., 1982; Symonds et al., 1986; Rosales Nieto et al., 2020). Sin embargo, en este ensayo los valores de glicemia no se vieron afectados por la EP. Una posible explicación puede ser debido a un rápido pasaje de glucosa a través de la placenta, lo cual no nos permitió observar dicho aumento, ya que las muestras se tomaron a los cinco días de realizada la esquila, y luego cada 10 días, mientras que Symonds et al. (1986) realizaron la toma de muestras cada una hora, por 24 horas, el día 132 de gestación. Dicho pasaje de glucosa a través de la placenta es independiente de las concentraciones de insulina (Cal-Pereyra et al., 2012) y se realiza por difusión facilitada, la cual está determinada por el gradiente transplacentario de concentración de glucosa y por la disponibilidad de las proteínas transportadores de glucosa GLUT-1 y GLUT-3 (Père, 2003; Ward et al., 2004; McMullen et al., 2005). De esta manera, se produce la alteración en la distribución de los nutrientes entre la madre y el feto, a favor de este. Así, esa glucosa adicional

circulante podría atravesar la placenta y aumentar el suministro de glucosa al feto, ya que las concentraciones de glucosa en el plasma materno y fetal están positivamente correlacionadas (Thompson et al., 1982). Sumado a esto, Revell et al. (2000) y Père (2003) han demostrado que en hembras preñadas disminuye la utilización de glucosa por sus tejidos, teniendo que utilizar otros combustibles aparte de la glucosa, como por ejemplo los ácidos grasos libres, para poder cumplir con sus requerimientos energéticos con el fin de suministrar grandes cantidades hacia la unidad feto-placentaria. Por lo tanto, la esquila de invierno en las ovejas preñadas provocaría una adaptación metabólica a largo plazo a un entorno frío que es beneficioso tanto para la madre como para el feto, donde las ovejas esquiladas estarían mejor adaptadas para satisfacer las mayores necesidades de glucosa del final de la gestación (Symonds et al., 1986).

Los valores de NEFA son indicadores de la movilización de las grasas. Los mayores valores de NEFA en los grupos esquilados se obtuvieron únicamente a los cinco días post esquila, lo cual coincide con lo reportado por Symonds et al. (1988) y Rosales Nieto et al. (2020) quienes obtuvieron un aumento transitorio de los NEFA hasta los 3 días y 15 días post esquila, respectivamente. Las ovejas al momento de la esquila pierden el aislamiento del vellón, por lo que son expuestas al estrés por frío, y deben cubrir los requerimientos energéticos para la producción de calor. Symonds et al. (1986) mencionan que la exposición al frío provoca el aumento de las necesidades energéticas para la producción de calor en un 28% en comparación a las no esquiladas. Revell et al. (2000) y Sherlock et al. (2003) mencionan que el estrés por frío en las hembras preñadas provocaría una mayor sensibilidad de las madres a las catecolaminas produciéndose el aumento de las concentraciones de corticoides y de hormonas tiroideas, las cuales estimularían la neoglucogénesis y la lipólisis provocando el aumento de la glucosa y de los NEFA. A pesar de una falta sostenida en los niveles de NEFA en las ovejas esquiladas, es posible que la esquila asociada a la exposición al frío genere una mayor dependencia de los tejidos maternos de NEFA como fuente primaria para obtener energía, de manera de asegurar el suministro de glucosa hacia el feto en crecimiento (Rosales Nieto et al., 2020).

El mayor valor de NEFA que presentaron las ovejas con EP tardía a los 5 días posterior a su esquila en relación a las ovejas con EP temprana, podría deberse a que las ovejas esquiladas al final de la gestación deben cubrir mayores demandas energéticas tanto por la exposición al frío como por la mayor demanda fetal en éste momento. A su vez, las ovejas con EP temprana tendrían una adaptación a largo plazo a la exposición al frío, utilizando los NEFA como fuente primaria de energía hacia el final de la gestación (Symonds et al., 1986).

Teniendo en cuenta que los cuerpos cetónicos se forman en el hígado a partir de los NEFA (Michaux et al., 1981; Contreras, 1998) y que dicho aumento se puede visualizar a las 24 horas del aumento de estos últimos (Cal-Pereyra et al., 2015), la movilización de los NEFA provocó un rápido incremento de los BHB, por lo cual estos dos metabolitos tuvieron un comportamiento similar en los dos grupos esquilados.

8.2. EFFECTO DE LA EP SOBRE PARÁMETROS PLACENTARIOS

La EP tuvo efectos sobre el peso de la placenta, así como en el número y peso de los cotiledones, coincidiendo con lo reportado anteriormente por Banchemo et al. (2010) sobre el aumento del peso de la placenta y con De Barbieri et al. (2018) con el aumento del número de los cotiledones.

Un dato relevante aportado por el presente trabajo es que dichos autores encontraron estas diferencias con EP temprana. Banchemo et al. (2010) en condiciones pastoriles, a diferencia de nuestros hallazgos, solo encontraron diferencias en el peso de la placenta en ovejas Corriedale gestando un solo cordero esquiladas el día 70 de gestación, sin encontrar aumentos de peso en las ovejas esquiladas el día 110 de gestación. Este dato es de suma importancia ya que se ha demostrado la asociación positiva entre el peso de la placenta y el peso del cordero al nacimiento (Clarke et al., 1997; Banchemo et al., 2007). Una posible explicación al aumento del peso de la placenta podría ser los cambios producidos en el metabolismo energético debido al estrés por frío provocado por la EP, produciría un aumento en la perfusión de glucosa hacia los tejidos útero-placentarios, los cuales tienen una tasa metabólica 10 veces mayor a la del feto y consumen hasta el 50%

o más de la glucosa absorbida de la circulación uterina antes de que llegue al feto (Ward et al., 2004; Ocak et al., 2013). Otra posible explicación al aumento del peso de la placenta podría ser el aumento en el peso de los cotiledones de las ovejas esquiladas preparto, ya que en el presente trabajo se encontró que el peso de los cotiledones de las ovejas esquiladas a mitad y final de la gestación fue mayor a las ovejas sin esquilar, presentándose esta diferencia únicamente en los cotiledones de 2 a 3 cm. Estos datos difieren de lo reportado por De Barbieri et al. (2018) quienes no obtuvieron diferencias en el peso ni en el tamaño de los cotiledones. Es de destacar que estos autores solo midieron y pesaron el 20% del total de cotiledones de cada placenta y no realizaron la diferenciación de los mismos por peso o tamaño, así como tampoco encontraron diferencias en el peso de la placenta. En este trabajo las ovejas con E110 no solo obtuvieron aumentos en el peso de la placenta, sino que además lograron aumentos del peso de los cotiledones de 2 a 3 cm, por tanto, se podría suponer que esta tecnología provocaría modificaciones en la placenta más allá del día 90 de gestación (Alexander, 1964). Sería necesario realizar más estudios para evaluar este efecto.

La EP al día 70 de gestación, tuvo un efecto además sobre el número de los cotiledones de 2 a 3 cm, a diferencia de lo reportado por Banchemo et al. (2010) quienes, a pesar de encontrar un aumento en el peso de la placenta, no evidenciaron diferencias en el número total de cotiledones. Nuestros resultados coinciden con Montossi et al. (2005b) y De Barbieri et al. (2018) quienes obtuvieron un aumento en el número de cotiledones de ovejas esquiladas a mitad de la gestación con respecto a ovejas sin esquilar, pero estos autores no realizaron la diferenciación de los mismos por tamaño.

Sin embargo, la E110 no modificó la cantidad de los cotiledones, pero sí el peso de los mismos. Estos hallazgos son de gran interés ya que se ha demostrado que existe una correlación entre el peso de la placenta y el peso del feto a término, en donde el peso al nacer se correlacionaría más estrechamente con el peso de los cotiledones, que con el tamaño de los mismos (Alexander, 1964), ya que los lugares de transferencia de nutrientes hacia el feto son a través de los cotiledones (Dwyer

& Lawrence, 2005). A su vez, este grupo presento una mayor eficiencia placentaria. De acuerdo con Revell et al. (2002) los mayores pesos al nacimiento de los corderos sin cambios en el peso de la placenta ni de los cotiledones, podría deberse a una mayor eficiencia en la absorción de nutrientes por la placenta.

8.3. EFECTO DE LA EP SOBRE LOS PARÁMETROS PRODUCTIVOS DE LAS MADRES

El crecimiento de la lana no se vio afectado por la EP temprana o tardía. Resultados similares fueron reportados por Parker et al. (1991) en ovejas cruza border leicester x romney esquiladas al día 91 de gestación y Husain et al. (1997), en ovejas romney marsh esquiladas en parto tardío. Es de destacar que los datos en la literatura del efecto de la esquila parto sobre esta característica son escasos.

Por otra parte, no se observaron efectos del momento de la esquila sobre las demás características de la lana. Estas características fueron evaluadas exclusivamente en el área del parche durante el período de tiempo específico de estudio. Es importante destacar que los resultados reportados en la literatura hacen referencia a características medidas en mechas de un año de crecimiento.

En cuanto a la composición química de la leche, esta no difirió entre los grupos de animales. Estos resultados son coincidentes con los reportados por Sphor et al. (2011) quienes evaluaron el efecto de la EP temprana en ovejas Ideal desde el día 7 post parto hasta los 105 días de lactancia. Incluso, no se reportan diferencias en la composición del calostro en ovejas Corriedale esquiladas parto temprano o tardío (Banchemo et al., 2010). Por lo tanto, la esquila de ovejas durante la gestación provocaría aumentos en la producción de la leche (Cam & Kuran, 2004; Sphor et al., 2011), pero no alteraría la composición química de la misma.

8.4. EFECTO DE LA EP SOBRE LOS PARÁMETROS PRODUCTIVOS DE LOS CORDEROS

El presente ensayo demostró que la EP provocó un aumento del peso de los corderos al nacimiento, y dicho efecto se mantiene al destete, e incluso hasta los 210 días de vida. Varios autores reportan resultados similares sobre el peso al

nacimiento de los corderos tanto en hijos de madres esquiladas preparto temprano o preparto tardío (Thompson et al., 1982; Vipond et al., 1987; Kenyon et al., 2002a; Kenyon et al., 2002b; Revell et al., 2002; Sherlock et al., 2003; Cam & Kuran, 2004; Corner et al., 2006; Sphor et al., 2011; De Barbieri et al., 2018; Rosales Nieto et al., 2020). En nuestro caso obtuvimos una diferencia de peso con respecto al grupo control de 1,5 kg y 1,4 kg en corderos nacidos de ovejas con EP temprana y tardía respectivamente, lo cual concuerda con los resultados de Sphor et al. (2011) y Thompson et al. (1982) quienes obtuvieron una diferencia de 1,4 kg con EP temprana y de 0,9 kg con EP tardía, respectivamente. El mayor peso al nacimiento de los corderos de ovejas esquiladas preparto podría deberse a los cambios en el metabolismo energéticos de las madres, los cuales se vieron reflejados en un aumento en el peso de la placenta y de los cotiledones, lo que permitió un mayor pasaje de nutrientes al feto.

El efecto positivo de la EP sobre el aumento de peso se mantuvo al momento de la señalada. Considerando que los corderos se alimentan exclusivamente de leche materna durante el primer mes de vida (Banchemo et al., 2005a), es plausible que las ovejas esquiladas hayan experimentado una mayor producción de leche. Este aumento podría atribuirse a un efecto de la esquila sobre el desarrollo mamario, posiblemente inducido por cambios en metabolitos y hormonas específicos, coincidiendo con las observaciones de Cam y Kuran (2004). Otra posible explicación es que los corderos, al nacer con un mayor peso, ejerzan una estimulación adicional en la glándula mamaria debido a su mayor vigor (Banchemo et al., 2010). Al momento del destete, se mantuvo la diferencia de peso entre los grupos de ovejas con tratamiento y las ovejas del grupo control, coincidiendo con lo reportado por varios autores (Sherlock et al., 2003; Cam & Kuran, 2004; Corner et al., 2006; Sphor et al., 2011; De Barbieri et al., 2018; Rosales Nieto et al., 2020) e incluso hasta los 210 días de vida. No se encontraron referencias en la literatura que evalúen los efectos de la EP sobre el peso de los corderos más allá del destete.

Como forma de evaluar el desarrollo de los corderos se determinaron medidas morfométricas. Al nacimiento los corderos hijos de las madres esquiladas al día 70

y 110 de gestación presentaron una mayor circunferencia de pecho, diferencia que se mantuvo hasta el momento de la señalada en ambos grupos y hasta el destete en aquellos corderos hijos de las madres con esquila preparto temprana. A la señalada y al destete los corderos hijos de ovejas con E110 presentaron mayor longitud de los miembros posteriores. Corner et al. (2006) y DeNicolo et al. (2008) quienes trabajaron con EP temprana en ovejas romney obtuvieron en los corderos al nacimiento también mayor circunferencia de pecho y largo de lomo, mientras que DeNicolo et al. (2008) encontraron además un mayor largo de los miembros anteriores. Asimismo, la composición corporal medida a los 210 días de vida no se vio afectada por la EP.

9. CONCLUSIONES

La EP temprana y tardía en ovejas gestando un solo feto provocó cambios en su metabolismo energético. Se produjo una disminución de la insulina sérica la cual no se vio reflejada en un aumento de los valores de glicemia. Así mismo la EP ocasionó una lipomovilización, la cual se vio reflejada en un incremento transitorio de los valores séricos de NEFA y de los BHB.

Estas modificaciones en el perfil metabólico de las madres, ocasionó cambios en los parámetros placentarios de las ovejas esquiladas. La EP temprana provocó un aumento del peso de la placenta y del número y peso de los cotiledones de 2 a 3 cm. En tanto la esquila tardía aumento el peso y la eficiencia de la placenta, modificando solamente el peso de los cotiledones de 2 a 3 cm.

Los cambios en el perfil metabólico y en la placenta de las ovejas esquiladas preparto provocaron un aumento en el peso y desarrollo de sus corderos al nacimiento. Se determinó un mayor desarrollo de los corderos hijos de las ovejas esquiladas preparto hasta el destete, en tanto el peso de estos corderos continuó siendo superior hasta los 210 días de vida.

10. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Agenbag, B., Swinbourne, A. M., Petrovski, K., & van Wettere, W. H. (2021). Lambs need colostrum: A review. *Livestock Science*, 251, 104624.
2. Alexander, G. (1964). Studies on the placenta of the sheep (*Ovis aries* L.) placental size. *Journal of Reproduction and Fertility*, 7, 289-305.
3. Arthur, G., Noakes, D., & Tearson, H. (1991). *Reproducción y Obstetricia Veterinaria* (6a ed.). Madrid: Interamericana Mc. Graw-Hill.
4. Auad, J., Cerutti, J., Cooper, L. G., Lozano, N. A., Deltrozzo, J., Trezza, C. A., ... & Lozano, A. (2019). Estructura de la placenta y su impacto en la transferencia de la inmunidad materno-fetal: Revisión en mamíferos domésticos.
5. Banhero, G., González, D., Piaggio, L., & Quintans, G., (2016). Programación fetal ¿Qué es y cómo afecta al ser humano y a los animales?. *Revista INIA* (46), 13-15.
6. Banhero, G. E., Milton, J. T. B., Lindsay, D. R., Martin, G. B., & Quintans, G. (2015). Colostrum production in ewes: a review of regulation mechanisms and of energy supply. *Animal*, 9(5), 831-837.
7. Banhero, G., Vázquez, A., Montossi, F., De Barbieri, I., & Quintans, G. (2010). Pre-partum shearing of ewes under pastoral conditions improves the early vigour of both single and twin lambs. *Animal Production Science*, 50(4), 309-314.
8. Banhero, G., Montossi, F., De Barbieri, I., & Quintans, G. (2007). Esquila parto; algunos mecanismos implicados que podrían explicar la mayor supervivencia de corderos nacidos de ovejas esquiladas durante la gestación. XXXV Jornadas Uruguayas de Buiatría.
9. Banhero, G., Delucci, M. I., Fernández, M. E., & Quintans, G. (2005a). Producción y calidad de leche de los biótijos maternos: IdealxIdeal, IdealxIle de France, IdealxMilchschaef e IdealxTexel. Treinta y Tres, Tacuarembó: INIA.

10. Banchemo, G., Quintans, G., Milton, J., & Lindsay, D. (2005b). Alimentación estratégica para mejorar la lactogénesis de la oveja al parto. Seminario de Actualización Técnica. Reproducción ovina: Recientes avances realizados por el INIA. Tacuarembó, Uruguay. INIA Serie de Actividades de Difusión 401. p. 127, 136.
11. Banchemo, G. E., Quintans, G., Martin, G. B., Lindsay, D. R., & Milton, J. T. B. (2004). Nutrition and colostrum production in sheep. 1. Metabolic and hormonal responses to a high-energy supplement in the final stages of pregnancy. *Reproduction, Fertility and Development*, 16(6), 633-643.
12. Banchemo, G. E. (2002). Supplementation of Corriedale ewes with maize during the last week of pregnancy increases production of colostrum. *Anim Prod Aust*, 24, 273.
13. Bell, A. W., & Greenwood, P. L. (2016). Prenatal origins of postnatal variation in growth, development and productivity of ruminants. *Animal Production Science*, 56(8), 1217-1232.
14. Benech Gulla, A. (2007). Evaluación del ayuno como posible método de inducción del parto en el ganado ovino (Tesis doctoral). Universidad de León, León.
15. Bonino, J., Sienna, R., & Sorondo, M. (1987). Toxemia de la preñez. En J. Bonino, A. Durán del Campo y J.J. Mari, *Enfermedades de los lanares: Vol.2. Enfermedades infecciosas y no transmisibles* (pp. 239-265). Montevideo: Hemisferio Sur.
16. Borrelli, P. (2001). Producción Animal sobre pastizales naturales. En *Ganadería Sustentable en la Patagonia*. Recuperado de https://inta.gob.ar/sites/default/files/script-tmp-capitulotme_5.pdf
17. Caldeira, R. (2005). Monitorização da adequação do plano alimentar e do estado nutricional em ovelhas. *Revista Portuguesa de Ciências Veterinárias*, 100, 125-139.
18. Cal-Pereyra, L., Benech, A., González-Montaña, J. R., Acosta-Dibarrat, J., Da Silva, S., & Martín, A. (2015). Changes in the metabolic profile of pregnant ewes

to an acute feed restriction in late gestation. *New Zealand Veterinary Journal*, 63(3), 141-146.

19. Cal-Pereyra, L., Acosta Dibarrat, J., Benech, A., Da Silva, S., Martín, A., & González Montaña, J.R. (2012). Ewe pregnancy toxemia. *Revista Mexicana de Ciencias Pecuarias*, 3(2), 247-264.

20. Cal-Pereyra, L., Benech, A., Da Silva, S., Martín, A., & González-Montaña, J. R. (2011). Metabolismo energético en ovejas gestantes esquiladas y no esquiladas sometidas a dos planos nutricionales: Efecto sobre las reservas energéticas de sus corderos. *Archivos de Medicina Veterinaria*, 43(3), 277-285.

21. Cal-Pereyra, L. (2007). Inducción experimental de Toxemia de la Gestación Ovina. Aplicación a la explotación ovina en Uruguay (Tesis Doctoral). Universidad de León.

22. Cam, M. A. & Kuran, M. (2004). Shearing pregnant ewes to improve lamb birth weight increases milk yield of ewes and lamb weaning weight. *Asian-Australasian Journal of Animal Sciences*, 17(12), 1669-1673.

23. Campbell, A. J. D., Larsen, J. W. A., & Vizard, A. L. (2011). The effect of annual shearing time on wool production by a spring-lambing Merino flock in south-eastern Australia. *Animal Production Science*, 51(10), 939-951.

24. Cardellino, R., Wilcox, C., & Trifoglio, J.L. (2018). El Mercado de la lana y su efecto en la producción ovina uruguaya. *País Agropecuario*, 24, 22-24.

25. Cirio, A., & Tebot, I. (2000). Fisiología metabólica de los rumiantes (No. V300 CIRf 2a. ed). Universidad de la República.

26. Clarke, L., Heasman, L., Juniper, D. T., & Symonds, M. E. (1998). Maternal nutrition in early-mid gestation and placental size in sheep. *British Journal of Nutrition*, 79(4), 359-364.

27. Clarke, L., Yakubu, D. P., & Symonds, M. E. (1997). Influence of maternal bodyweight on size, conformation and survival of newborn lambs. *Reproduction, fertility and development*, 9(5), 509-514.

28. Contreras, P. A. (1998). Síndrome de movilización grasa en vacas lecheras al inicio de la lactancia y sus efectos en salud y producción de los rebaños. *Archivos de medicina veterinaria*, 30(2), 17-27.
29. Corner, R. A., Kenyon, P. R., Stafford, K. J., West, D. M., Lopez-Villalobos, N., Morris, S. T., & Oliver, M. H. (2008). Effect of nutrition from mid to late pregnancy on the performance of twin-and triplet-bearing ewes and their lambs. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 48(5), 666-671.
30. Corner, R. A., Kenyon, P. R., Stafford, J. K., West, D. M., & Oliver, M. H. (2006). The effect of mid-pregnancy shearing or yarding stress on ewe post-natal behaviour and the birth weight and post-natal behaviour of their lambs. *Livestock Science*, 102(1-2), 121-129.
31. Correa, M. N., González, F. H. D., & Silva, S. D. (2010). *Transtornos metabólicos nos animais domésticos*. Editora e Gráfica Universitária, Pelotas. 520p.
32. Dabiri, N., Morris, S. T., Wallentine, M., McCutcheon, S. N., Parker, W. J., & Wickham, G. A. (1996). Effects of pre-lamb shearing on feed intake and associated productivity of May-and August-lambing ewes. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 39(1), 53-62.
33. Dalton, D. C., Knight, T. W., & Johnson, D. L. (1980). Lamb survival in sheep breeds on New Zealand hill country. *New Zealand journal of agricultural research*, 23(2), 167-173.
34. Dandrea, J., Wilson, V., Gopalakrishnan, G., Heasman, L., Budge, H., Stephenson, T., & Symonds, M. E. (2001). Maternal nutritional manipulation of placental growth and glucose transporter 1 (GLUT-1) abundance in sheep. *Reproduction-Cambridge-*, 122(5), 793-800.
35. Da Silva, S., Cal-Pereyra, L. G., Benech, A., Acosta-Dibarrat, J., Martin, M. J., Abreu, M. C., ... & González-Montaña, J. R. (2016). Evaluation of a fibrate, specific stimulant of PPAR α , as a therapeutic alternative to the treatment of clinical

ovine pregnancy toxemia. *Journal of Veterinary Pharmacology and Therapeutics*, 39(5), 497-503.

36. DeNicolo, G., Kenyon, P. R., Morris, S. T., Morel, P. C. H., & Wall, A. J. (2008). Mid-pregnancy shearing of autumn-lambing ewes in New Zealand. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 48(7), 957-960.

37. De Barbieri, I., Montossi, F., Viñoles, C., & Kenyon, P. R. (2018). Time of shearing the ewe not only affects lamb live weight and survival at birth and weaning, but also ewe wool production and quality. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 61(1), 57-66.

38. De Barbieri, I., Hegarty, R. S., Li, L., & Oddy, V. H. (2015). Association of wool growth with gut metabolism and anatomy in sheep. *Livestock Science*, 173, 38-47.

39. De Barbieri, I., Montossi, F., Viñoles, C., & Kenyon, P. R. (2014). Effect of shearing ewes during mid-and late-pregnancy on lambs weight at birth and survival to weaning under grazing conditions in Uruguay. *Small Ruminant Research*, 119(1-3), 28-32.

40. De Oliveira Feijó, J., Oliveira, A. M., Pereira, R. A., Martins, C. F., Del Pino, F. A. B., Ferreira, M. B., ... & Corrêa, M. N. (2016). Protocolo de indução de cetose subclínica e seu efeito sobre parâmetros bioquímicos em ovelhas gestantes. *Science and Animal Health*, 4(1), 21-34.

41. Dick, J. L., & Sumner, R. M. W. (1997). Seasonal changes in fibre and follicle characteristics related to wool bulk in Perendale ewes. *Proceedings-New Zealand Society of Animal Production*, 57, 61-64.

42. Dirección Estadística Agropecuaria (DIEA) (2021). Anuario Estadístico Agropecuario 2020. Montevideo, MGAP, DIEA. Recuperado de <https://descargas.mgap.gub.uy/DIEA/Anuarios/Anuario2021/LIBRO%20ANUARIO%202021%20Web.pdf>

43. Dwyer, C. M., & Morgan, C. A. (2006). Maintenance of body temperature in the neonatal lamb: effects of breed, birth weight, and litter size. *Journal of Animal Science*, 84(5), 1093-1101.
44. Dwyer, C. M., Calvert, S. K., Farish, M., Donbavand, J., & Pickup, H. E. (2005). Breed, litter and parity effects on placental weight and placentome number, and consequences for the neonatal behaviour of the lamb. *Theriogenology*, 63(4), 1092-1110.
45. Dwyer, C. M., & Lawrence, A. B. (2005). A review of the behavioural and physiological adaptations of hill and lowland breeds of sheep that favour lamb survival. *Applied animal behaviour science*, 92(3), 235-260.
46. Fernández Abella, D. (2015). *Tecnologías reproductivas bovinas y ovinas*. Montevideo: Hemisferio Sur.
47. Fierro, S. (2020). ¿Dónde se pierden los corderos? Un acercamiento al diagnóstico. 5to Taller de Gestión Ovina. INIA La Estanzuela e INIA Tacuarembó.
48. Fogarty, N. M., Hopkins, D. L., & Van de Ven, R. (2000). Lamb production from diverse genotypes. 1. Lamb growth and survival and ewe performance. *Animal Science*, 70(1), 135-145.
49. Freitas-de-Melo, A., Ungerfeld, R., Orihuela, A., Hötzel, M. J., & Pérez-Clariget, R. (2018). Restricción alimenticia durante la gestación y vínculo madre-cría en ovinos: una revisión. *Veterinaria (Montevideo)*, 54(210), 27-36.
50. Fthenakis, G. C., Arsenos, G., Brozos, C., Fragkou, I. A., Giadinis, N. D., Giannenas, I., ... & Valasi, I. (2012). Health management of ewes during pregnancy. *Animal reproduction science*, 130(3-4), 198-212.
51. Furukawa, S., Kuroda, Y., & Sugiyama, A. (2014). A comparison of the histological structure of the placenta in experimental animals. *Journal of toxicologic pathology*, 27(1), 11-18.

52. Ganzábal, A., Ciappesoni, G., Banchemo, G., Vazquez, A., Ravagnolo, O., & Montossi, F. (2012). Biotipos maternas y terminales para enfrentar los nuevos desafíos de la producción ovina moderna. *Revista INIA*, 29, 14-18.
53. Ganzábal, A., Ruggia, A., & Miquelerena, J. (2003). Producción de corderos en sistemas intensivos. *Producción Ovina Intensiva. Serie de Actividades de difusión de INIA*, 342:1-7.
54. García Sacristán, A., Castejón Montijano, F., De la Cruz Palomino, L.F., González Gallego, J., Murillo López de Silanes, M.D., & Salido Ruiz, G. (1998). *Fisiología Veterinaria*. Madrid: Interamericana.
55. Geenty, K. G. (1997). A guide to improved lambing percentage for farmers and advisors. *Wool of New Zealand*, 128.
56. Gibbons, A. (1996). Efecto de la esquila sobre el peso al nacimiento de los corderos merino en el sistema extensivo patagónico. Recuperado de http://www.produccion-animal.com.ar/produccion_ovina/produccion_ovina/194Efecto_esquila_sobre_peso%20.pdf
57. Godfrey, K., & Barker, D. (2000). Fetal nutrition and adult disease. *American Journal of Clinical Nutrition*, 71(5), 1344-1352.
58. Greenwood, P. L., Slepatis, R. M., & Bell, A. W. (2000). Influences on fetal and placental weights during mid to late gestation in prolific ewes well nourished throughout pregnancy. *Reproduction, Fertility and Development*, 12(4), 149-156.
59. Herdt, T. H., & Emery, R. S. (1992). Therapy of diseases of ruminant intermediary metabolism. *Veterinary Clinics of North America: Food Animal Practice*, 8(1), 91-106.
60. Husain, M. H., Morris, S. T., McCutcheon, S. N., & Parker, W. J. (1997). Pasture management to minimise the detrimental effects of pre-lamb shearing. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 40(4), 489-496.

61. IWTO-12 (2010). Measurement of the Mean and Distribution of Fibre Diameter Using the Sirolan-Laserscan Fibre Diameter Analyser. International Wool Textile Organisation, Bruxelles, Belgium.
62. IWTO-30 (2010). Determination of Staple Length and Staple Strength. International Wool Textile Organisation, Bruxelles, Belgium.
63. Kenyon, P. R. (2016). El uso de la nutrición para incrementar la producción ovina. *Revista INIA* (46), 9-12.
64. Kenyon, P.R., Morris, S.T., Revell, D.K., & McCutcheon, S.N. (2003). Shearing during pregnancy – review of a policy to increase birthweight and survival of lambs in New Zealand pastoral farming systems. *New Zealand Veterinary Journal*, 51(5), 200-207.
65. Kenyon, P. R. (2002). The effect of mid-pregnancy shearing on lamb birthweight and survival to weaning. (Tesis doctoral). Massey University, Nueva Zelanda.
66. Kenyon, P.R., Morris, S.T., & McCutcheon, S.N. (2002a). Does an increase in lamb birthweight though mid-pregnancy shearing necessarily mean an increase in lamb survival rates to weaning? *New Zealand Society of Animal Production*, 62, 53-56.
67. Kenyon, P. R., Morris, S. T., Revell, D. K., & McCutcheon, S. N. (2002b). Nutrition during mid to late pregnancy does not affect the birthweight response to mid pregnancy shearing. *Australian Journal of Agricultural Research*, 53(1), 13-20.
68. Kenyon, P. R., Morris, S. T., Revell, D. K., & McCutcheon, S. N. (2002c). Maternal constraint and the birthweight response to mid-pregnancy shearing. *Australian Journal of Agricultural Research*, 53(5), 511-517.
69. Lang, U., Baker, R. S., Braems, G., Zygmunt, M., Künzel, W., & Clark, K. E. (2003). Uterine blood flow—a determinant of fetal growth. *European Journal of Obstetrics & Gynecology and Reproductive Biology*, 110, S55-S61.

70. Langlands, J. P., & Wheeler, J. L. (1968). The dyebanding and tattooed patch procedures for estimating wool production and obtaining samples for the measurement of fibre diameter. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 8(32), 265-269.
71. Lindsay, D. (1988). *Breeding the flock. Modern research and reproduction in sheep*. Inkata Press.
72. Mari, J.J. (1987). Pérdidas de corderos. En J. Bonino Morlán, A. Durán del Campo, y J.J. Mari, *Enfermedades de los lanares: Vol.3. Enfermedades infecciosas y no transmisibles* (pp.73-100). Montevideo: Hemisferio Sur.
73. Martín Alonso, M.J. (2015). *Alternativas a la terapia convencional de la Toxemia de gestación ovina mediante el manejo del surco reticular y la administración oral de soluciones glucosadas* (Tesis de doctorado). Universidad de León. Recuperado de <https://buleria.unileon.es/bitstream/handle/10612/5822/Tesis%20Ramiro%20Gon%20E1lez.pdf;jsessionid=043246072682A738B2F4BF2DC08C9752?sequence=1>
74. McMullen, S., Osgerby, J. C., Milne, J. S., Wallace, J. M., & Wathes, D. C. (2005). The effects of acute nutrient restriction in the mid-gestational ewe on maternal and fetal nutrient status, the expression of placental growth factors and fetal growth. *Placenta*, 26(1), 25-33.
75. Michaux, J. M., Sylvie, F., Romdane, N. M., & Mouthin, G. (1981). Les troubles du métabolisme des corps cétoniques chez les mammifères domestiques. *Rec Med Veterinaire*, 157(6), 471-8.
76. Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca (2022). Datos actualizados basados en la Declaración Jurada de Existencias DICOSE – SNIG. Recuperado de: <https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/datos-y-estadisticas/datos/datos-actualizados-basados-declaracion-jurada-existencias-dicose-snig-2021>
77. Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca - OPYPA (2016). Análisis sectorial y cadenas productivas. Temas de Política. Estudios. Anuario. Recuperado

de:

https://descargas.mgap.gub.uy/OPYPA/Anuarios/Anuario%202016/anuario_opypa_2016_en_baja.pdf

78. Moallem, U., Rosov, A., Honig, H., Ofir, I., Livshits, L., & Gootwine, E. (2016). Molasses-based supplement improved the metabolic status of late-pregnant ewes bearing multiple fetuses. *Animal Feed Science and Technology*, 219, 83-93.
79. Montossi, F., Ganzábal, A., De Barbieri, I., Nolla, M., & Luzardo, S. (2005a). La mejora de la eficiencia reproductiva de la majada nacional: un desafío posible, necesario e impostergable. En INIA, Seminario de actualización técnica: Reproducción ovina, recientes avances realizados por el INIA (pp.1-15). Treinta y Tres, Tacuarembó: INIA.
80. Montossi, F., De Barbieri, I., Digiero, A., Martínez, H., Nolla, M., Luzardo, S., ... & Costales, J. (2005b). La esquila parto temprana: una nueva opción para la mejora reproductiva ovina. En Seminario de Actualización técnica: reproducción ovina. Recientes avances realizados por el INIA (pp. 85-103). Treinta y Tres: INIA.
81. Murphy, T. W., Stewart, W. C., Smith, C. G., & Taylor, J. B. (2019). Effects of late gestation shearing on BW, feed intake and plasma metabolite concentrations in Rambouillet ewes managed outdoors during winter. *Animal*, 13(3), 600-605.
82. Ocak, S., Ogun, S., & Onder, H. (2013). Relationship between placental traits and maternal intrinsic factors in sheep. *Animal Reproduction Science*, 139(1-4), 31-37.
83. Orcasberro, R. (1985). Nutrición de la oveja de cría. En Secretariado Uruguayo de la Lana, Seminario Técnico de Producción Ovina (Vol. 2, pp. 91-107). Salto: SUL.
84. Palacín, M; Lasunción, M, & Herrera E (1984). Transporte de metabolitos a través de la placenta. *Revista Española de Pediatría*, 40 (3), 163-198.
85. Parker, W. J., Morris, S. T., & McCutcheon, S. N. (1991). Wool production and feed intake in unmated and mated Border Leicesterx Romney crossbred ewes

shorn in July or November. *New Zealand journal of agricultural research*, 34(4), 427-437.

86. Père, M. C. (2003). Materno-foetal exchanges and utilisation of nutrients by the foetus: comparison between species. *Reproduction Nutrition Development*, 43(1), 1-15.

87. Quintans, G., Clariget, J., López Mass, C., Piaggio, L., & Banchemo, G. (2018). Programación fetal ¿La nutrición que reciben las vacas y ovejas durante su gestación afectan el desempeño de sus crías? XLVI Jornadas Uruguayas de Buiatría.

88. Radostits, O.M., Gay, C.C., Hinchcliff, K.W., & Constable, P.D. (2007). *Veterinary Medicine: A Textbook of the diseases of cattle, horses, sheep, pigs and goats* (10a ed.). Philadelphia: Saunders.

89. Ramos, Z., & Montossi, A. P. F. (2014). Alternativas tecnológicas para aumentar la supervivencia de corderos: "Control integrado de parición en ovinos". *Revista INIA-Nº*, 38, 12.

90. Raoofi, A., Jafarian, M., Safi, S., & Vatankhah, M. (2015). Comparison of energy related metabolites during peri-parturition period in single and twin-bearing Lori-Bakhtiari ewes. *Iranian Journal of Veterinary Medicine*, 9(3), 149-154.

91. Revell, D. K., Morris, S. T., Cottam, Y. H., Hanna, J. E., Thomas, D. G., Brown, S., & McCutcheon, S. N. (2002). Shearing ewes at mid-pregnancy is associated with changes in fetal growth and development. *Australian Journal of Agricultural Research*, 53(6), 697-705.

92. Revell, D. K., Main, S. F., Breier, B. H., Cottam, Y. H., Hennies, M., & McCutcheon, S. N. (2000). Metabolic responses to mid-pregnancy shearing that are associated with a selective increase in the birth weight of twin lambs. *Domestic Animal Endocrinology*, 18(4), 409-422.

93. Reynolds, L. P., Borowicz, P. P., Vonnahme, K. A., Johnson, M. L., Grazul-Bilska, A. T., Redmer, D. A., & Caton, J. S. (2005). Placental angiogenesis in sheep models of compromised pregnancy. *The Journal of physiology*, 565(1), 43-58.
94. Rhind, S. M., Robinson, J. J., & McDonald, I. (1980). Relationships among uterine and placental factors in prolific ewes and their relevance to variations in foetal weight. *Animal Science*, 30(1), 115-124.
95. Roa I, Smok SC, & Prieto GR. (2012). Placenta: Anatomía e Histología Comparada. *Int. J. Morphol.*, 30 (4), 1490-1496.
96. Robinson, J. J., Rooke, J. A., & McEvoy, T. G. (2002). Nutrition for conception and pregnancy. *Sheep nutrition* (ed. M Freer and H Dove), 189-211.
97. Rocanova, M. (2022). El rubro ovino en Uruguay: tradición, innovación y oportunidades. *OVINOS SUL, La revista del Secretariado Uruguayo de la lana*. N.190, pp 23-27.
98. Rojas, M., & Rodríguez, Á. (2014). Embryonic Annexes. *International Journal of Medical and Surgical Sciences*, 1(4), 301-309.
99. Rook, J. S. (2000). Pregnancy toxemia of ewes, does, and beef cows. *Veterinary Clinics of North America: Food Animal Practice*, 16(2), 293-317.
100. Rosales Nieto, C. R., Mantey, A., Makela, B., Byrem, T., Ehrhardt, R., & Veiga-Lopez, A. (2020). Shearing during late pregnancy increases size at birth but does not alter placental endocrine responses in sheep. *Animal*, 14(4), 799-806.
101. Russel, A. J. F., Armstrong, R. H., & White, I. R. (1985). Studies on the shearing of housed pregnant ewes. *Animal Science*, 40(1), 47-53.
102. Russel, A. J. F., Doney, J. M., & Gunn, R. G. (1969). Subjective assessment of body fat in live sheep. *The Journal of Agricultural Science*, 72(3), 451-454.
103. Russel, A. J. F., Doney, J. M., & Reid, R. L. (1967). The use of biochemical parameters in controlling nutritional state in pregnant ewes, and the effect of

undernourishment during pregnancy on lamb birth-weight. *The Journal of Agricultural Science*, 68(3), 351-358.

104. Sammin, D., Markey, B., Bassett, H., & Buxton, D. (2009). The ovine placenta and placentitis. *Veterinary Microbiology*, 135 (1-2): 90-97.

105. Sherlock R.G., Kenyon P.R., Morris S.T., & Parkinson T.J. (2003). Metabolic changes in ewes shorn during mid-pregnancy. *New Zealand Society of Animal Production*, 63: 144-148.

106. SUL, Secretariado Uruguayo de la Lana (2022). Uruguay, Exportaciones del rubro ovino. Periodo enero a agosto de 2022. Recuperado de https://www.sul.org.uy/descargas/be/Boletin_de_Exportaciones_Enero_Agosto.pdf

107. SUL (2017). Ingreso de carne ovina a EEUU. Recuperado de <http://www.sul.org.uy/noticias/262>

108. SUL (2016). Recuperado de <https://www.sul.org.uy/noticias/416#:~:text=La%20producci%C3%B3n%20ovina%20ha%20sido,econ%C3%B3mico%20y%20social%20del%20Uruguay.&text=Durante%202018%20se%20exportaron%20en,los%2069%20millones%20de%20d%C3%B3lares>

109. StataCorp. (2012). *Stata Statistical Software: Release 6.0*. College Station, TX: Stata Corporation.

110. Stegeman, J.H.J. (1974). Placental development in the sheep and its relation to fetal development. A qualitative and quantitative anatomic and histologic study. *Bijdragen tot de dierkunde*, 44 (1), 3–72.

111. Sphor, L., Banchemo, G., Correa, G., Osório, M. T. M., & Quintans, G. (2011). Early prepartum shearing increases milk production of wool sheep and the weight of the lambs at birth and weaning. *Small Ruminant Research*, 99(1), 44-47.

112. Sumner, R. M. W., Clarke, J. N., Pearson, A. J., & Speedy, P. M. (1994). Repeatability of seasonal wool growth in Merino sheep. *Proceedings-New Zealand Society of Animal Production*, 54, 163-163.

113. Symonds, M. E., Bird, J. A., Clarke, L., Gate, J. J., & Lomax, M. A. (1995). Nutrition, temperature and homeostasis during perinatal development. *Experimental Physiology: Translation and Integration*, 80(6), 907-940.
114. Symonds, M. E., & Lomax, M. A. (1992). Maternal and environmental influences on thermoregulation in the neonate. *Proceedings of the Nutrition Society*, 51(2), 165-172.
115. Symonds, M. E., Bryant, M. J., Shepherd, D. A. L., & Lomax, M. A. (1988). Glucose metabolism in shorn and unshorn pregnant sheep. *British Journal of Nutrition*, 60(2), 249-263.
116. Symonds, M. E., Bryant, M. J., & Lomax, M. A. (1986). The effect of shearing on the energy metabolism of the pregnant ewe. *British Journal of Nutrition*, 56(3), 635-643.
117. Thompson, G. E., Bassett, J. M., Samson, D. E., & Slee, J. (1982). The effects of cold exposure of pregnant sheep on foetal plasma nutrients, hormones and birth weight. *British Journal of Nutrition*, 48(1), 59-64.
118. Vipond, J. E., King, M. E., Inglis, D. M., & Hunter, E. A. (1987). The effect of winter shearing of housed pregnant ewes on food intake and animal performance. *Animal Science*, 45(2), 211-221.
119. Ward, J. W., Wooding, F. B. P., & Fowden, A. L. (2004). Ovine feto-placental metabolism. *The Journal of Physiology*, 554(2), 529-541.
120. Wodzicka-Tomaszewska, M. (1963). The effect of shearing on the appetite of the sheep. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 6(5), 440-447.