UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE VETERINARIA

Programa de Posgrados

EFECTO DE LA ESQUILA PREPARTO EN DIFERENTES ETAPAS DE LA PREÑEZ, SOBRE LA POBLACIÓN FOLICULAR DE LA PIEL Y CARACTERÍSTICAS DE LA LANA DE LA PROGENIE EN MERINO AUSTRALIANO

ANDREA MARTÍN NEGRÍN

TESIS DE MAESTRÍA EN PRODUCCIÓN ANIMAL

URUGUAY 2025

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA FACULTAD DE

VETERINARIA

Programa de Posgrados

EFECTO DE LA ESQUILA PREPARTO EN DIFERENTES ETAPAS DE LA PREÑEZ, SOBRE LA POBLACIÓN FOLICULAR DE LA PIEL Y CARACTERÍSTICAS DE LA LANA DE LA PROGENIE EN MERINO AUSTRALIANO

ANDREA MARTÍN NEGRÍN

DMTV PhD Karina Neimaur
Director de Tesis

DMTV PhD Luis Cal-Pereyra
Co-director

2025

INTEGRACIÓN DEL TRIBUNAL DE

DEFENSA DE TESIS

Dr. Eduardo N FRANK, DMV, PhD
Facultad de Veterinaria
Universidad Nacional de la Rioja, Argentina

Dr. Julio OLIVERA; DMV, PhD
Facultad de Veterinaria
Universidad de la República, Uruguay

Dr. José Manuel VERDES; DVM, MSc, PhD
Facultad de Veterinaria
Universidad de la República, Uruguay

2025

ACTA DE DEFENSA DE TESIS DE MAESTRÍA

Materia: 10002 TESIS DE MAESTRÍA	Orientación: Producción Animal	
Período: JULIO 2025		
Fecha evaluación: 17/07/2025	Hora: 10:00	Lugar: Aula 101, FVET

Tribunal:
Presidente: Eduardo Frank (Profesor Titular, Mejoramiento Animal, Departamento Académico de Ciencias y Tecnologías Aplicadas a la Producción, el Ambiente y el Urbanismo, Universidad Nacional de La Rioja, Argentina)
2° Integrante: Julio Olivera
3er Integrante: José Manuel Verdes García

C.I.	Nombre	Concepto	Nota
4705463 - 0	Andrea, Martin Negrin	EXCELENTE	E

Nota: La calificación mínima para aprobar la defensa es Aceptable (A)

AGRADECIMIENTOS

A lo largo de estos años, fueron muchas las personas e instituciones que colaboraron y dedicaron horas de trabajo para que el proyecto fuera un éxito.

En primer lugar, quiero agradecer a Kari y Luis, mis tutores. Que me recibieron después de muchos años y confiaron en mi para llevar a cabo este gran proyecto. Por su guía, apoyo e incentivo para seguir adelante. Por integrarme a un equipo de trabajo genial, que me permitió conocer y reencontrarme con gente increíble.

También quiero agradecer a las personas que colaboraron para que saliera todo adelante. A Belén, mi eterna compañera de guardia de partos, por las largas jornadas, con carreras, acarreos de emergencia en carretilla, actividades gourmet y ayuda en el procesamiento de las muestras de lana. A Fio y Pablo por sus extensas jornadas de laboratorio, los reyes del pipeteo. A Ceci, por todo su trabajo con el procesamiento de las biopsias y estar dispuesta a dedicar tiempo y ojos en el conteo de folículos. A Livia, por todo el tiempo dedicado al análisis estadístico. Y sin querer olvidarme de algún nombre, a todos los que fueron parte de este gran equipo en los años que estuvimos trabajando.

A mi familia y las churus, que a lo largo de los años me han acompañado en todas mis locuras, con kilómetros, mudanzas y palabras de aliento para mantenerme en marcha. A Cata y Reni que llegaron a dar una nueva luz y alegría a mi vida. A Naty por cuidar el fuerte cada vez que me iba y asegurarse que el Chavo y compañía se mantuvieran en orden y dedicar su tiempo para ayudarme con la presentación.

Agradecer a Facultad de Veterinaria, por permitirme formarme en esta carrera que amo. Al campo experimental N°1 y su personal por colaborar durante todo el trabajo.

A Alejandra de Biblioteca de Facultad, por la buena disposición y ayuda al momento de buscar los artículos.

A la ANII por haber apostado por este proyecto y haberme brindado una beca de maestría que fue de mucha importancia para poder dedicar tiempo a todas las actividades.

A la CSIC I+D por haber visto la relevancia de nuestro trabajo y ayudarnos con la financiación del proyecto de investigación.

A Dios, por ser fortaleza y guía y darme la constancia de en cada reinicio “sacudir la tierra” y seguir adelante.

A todos; gracias, gracias, gracias!!

INDICE

AGRADECIMIENTOS i
RESUMEN 1
SUMMARY 2
1. INTRODUCCIÓN 3
2. ANTECEDENTES ESPECÍFICOS 6
2.1. PROGRAMACIÓN FETAL 6
2.1.1. La importancia de la placenta 8
2.1.2. Principales factores que pueden afectar al feto 9
2.1.2.1. Nutrición 9
2.1.2.2. Ambiente uterino 14
2.1.2.3. Edad de la madre 16
2.1.2.4. Estrés calórico 17
2.1.2.5. Otros factores que afectan el ambiente uterino: Esquila preparto 17
2.2. ESQUILA PREPARTO 18
2.2.1. Esquila preparto y cambios metabólicos en la oveja 19
2.2.2. Esquila preparto y peso y condición corporal de las madres 20
2.2.3. Esquila preparto y producción y calidad de lana de la madre 20
2.2.4. Esquila preparto y producción de leche de la madre 22
2.2.5. Esquila preparto, peso al nacer, sobrevivencia y destete 23
2.2.6. Esquila preparto, órganos fetales y resistencia al frio de los corderos 24
2.2.7. Esquila preparto y su efecto sobre la población folicular y las características de lana de la progenie 25
2.3. HORMONAS TIROIDEAS 26
2.3.1. Anatomía funcional de la glándula tiroides 26
2.3.2. Factores que afectan la concentración de las hormonas tiroideas 29
2.3.3. Funciones de las hormonas tiroideas 30
2.3.3.1. Hormonas tiroideas y metabolismo 30
2.3.3.2. Hormonas tiroideas, gestación y desarrollo fetal 31
2.3.3.3. Hormonas tiroideas y temperatura 33
2.3.3.4. Hormonas tiroideas y producción de lana en los ovinos 36
2.3.3.5. Hormonas tiroideas y la producción de lana en el feto-cordero 37
2.3.4. La esquila y las hormonas tiroideas 38
2.4. LA FIBRA DE LANA 39
2.4.1. Folículos primarios (FP) 41
2.4.2. Folículos secundarios (FS) 43
2.4.3. Relación S/P 47

2.4.4. Factores que afectan los folículos 48
2.4.5. Características de la lana 50
3. HIPÓTESIS 53
4. OBJETIVOS 53
4.1. Objetivo general 53
4.2. Objetivos específicos 53
5. MATERIALES Y MÉTODOS 54
5.1. Animales utilizados y diseño experimental 54
5.1.1. Alimentación 55
5.1.2. Parición y manejo de corderos 56
5.1.3. Sanidad de majada de cría y progenie 56
5.2. Mediciones en los animales 56
5.2.1. Ovejas 56
5.2.1.1. Muestreo de sangre 56
5.2.1.2. Determinación de hormonas tiroideas 57
5.2.2. En la progenie 57
5.2.2.1. Extracción y procesamiento de biopsias de piel 57
5.2.2.2. Determinaciones subjetivas en el vellón 58
5.2.2.3. Determinaciones objetivas en el vellón 59
5.3. Registros meteorológicos y determinación del Índice de Enfriamiento o Sheep Chill Index 61
5.4. Análisis estadístico 62
6. RESULTADOS 63
6.1. Hormonas 63
6.1.1. Concentración de triyodotironina (T3) 63
6.1.2. Concentración de tiroxina (T4) 63
6.2. Peso de los corderos 66
6.3. Biopsias de piel 66
6.3.1. Conteo folicular 66
6.4. Mediciones en lana 68
6.4.1. Características visuales del vellón 68
6.4.2. Características de la lana medidas en forma objetiva 69
7. DISCUSIÓN 71
7.1. Efecto de la esquila preparto y la edad gestacional sobre el comportamiento de las hormonas tiroideas maternas 71
7.2. Efecto de la esquila preparto sobre el peso de los corderos, el conteo folicular y características del vellón 73
7.3. Efecto de la edad gestacional sobre el peso de los corderos, el conteo folicular y características del vellón 75
8. CONCLUSIONES 76
9. BIBLIOGRAFÍA 77

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1 - Periodos de la preñez ovina y principales acontecimientos en la formación de musculo, grasa y folículos de lana en el feto.....7
Figura 2 - Representación esquemática de la regulación de la glándula tiroidea y actividad de las hormonas tiroideas.. 29
Figura 3 - Corte transversal esquemático de una imagen microscópica de biopsia de piel Merino a nivel de las glándulas sebáceas. Sección longitudinal esquemática a través de los folículos y estructuras accesorias.....40
Figura 4 - Diagrama resumido de etapas en el desarrollo de los folículos primarios en el feto Merino.....43
Figura 5 - Diagrama resumido de las etapas en el desarrollo de los folículos secundarios originales en el feto Merino.....45
Figura 6 - Cortes longitudinales y transversales esquemáticos de un haz de tres folículos secundarios.....47
Figura 7 - Esquila preparto Tally-hi de los animales.....55
Figura 8 - Diagrama de muestreo de sangre en ovejas en torno a la esquila.....56
Figura 9 - Extracción y procesamiento de biopsias de piel.....58
Figura 10 - Evaluación visual de los vellones utilizando la escala de 1 a 5 de Visual Sheep Scores.....59
Figura 11 - Galpón de esquila, balanza para pesar vellón y extracción de muestra de lana. Laboratorio de lanas de la UA Ovinos, Lanas y Caprinos.....61
Figura 12 - Interacción esquila con tiempo sobre la concentración de triyodotironina (T3).....65
Figura 13 - Efecto de la esquila, edad gestacional y tiempo sobre la concentración de Tiroxina (T4).....65
Figura 14 - Corte histológico de piel: grupos foliculares.....68

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro I. Densidad y relación S/P media en ovinos.....49
Cuadro II. Composición de pastura y ración.....55
Cuadro III. Datos promedio de viento, temperatura media y chill index para los días en torno a la esquila.....62
Cuadro IV. Medias de mínimos cuadrados ± EEM y P valor de los principales efectos de los factores incluidos en el modelo.....64
Cuadro V. Medias de mínimos cuadrados ± EEM de peso al nacimiento de los corderos.....66
Cuadro VI. Medias de mínimos cuadrados ± EEM de parámetros foliculares.....67
Cuadro VII. Medias de mínimos cuadrados ± EEM de características visuales del vellón.....69
Cuadro VIII. Medias de mínimos cuadrados ± EEM de características de la lana medidas en forma objetiva.....70

RESUMEN

La esquila preparto ha mostrado efectos beneficiosos sobre el peso al nacer y la sobrevivencia de los corderos. Sin embargo, su impacto sobre características de la lana de la progenie ha sido escasamente explorado con resultados contradictorios. Por este motivo, el objetivo de esta tesis fue aportar nuevos conocimientos sobre los efectos de la esquila preparto temprana o tardía, sobre la población folicular de la piel y características del vellón de la progenie de ovejas Merino y de los mecanismos que regulan dichos efectos.

El estudio se realizó a lo largo de dos años en el Campo Experimental Nº1 de la Facultad de Veterinaria (Migues). Se utilizaron 230 ovejas Merino Australiano, multíparas. El servicio de inseminación artificial se realizó en forma diferencial, la mitad de los animales se inseminaron desde el 8-13 de marzo y la otra mitad del 8-13 de abril, con semen fresco y durante 6 días. A los 45 días de finalizada cada inseminación se realizó una ecografía diagnóstica y se seleccionaron 120 ovejas con preñez simple. Se asignaron aleatoriamente a cuatro tratamientos según momento de inseminación (temprana o tardía) y esquila preparto (con o sin). Se realizaron muestreos de sangre en las ovejas para análisis de triyodotironina (T3) y tiroxina (T4) libres mediante RIA. La esquila se efectuó el 20 de julio en los grupos esquilados, de forma tal que las ovejas fueron esquiladas en dos etapas gestacionales. Al nacimiento los corderos fueron identificados y pesados. A los 12 meses se les realizó una biopsia cutánea para determinar el número de folículos, densidad folicular y relación Secundario/Primario. También se evaluó en el vellón subjetivamente el color, carácter, fleece-rot, grosor, penetración de tierra, toque y entrecruzamiento de fibras. Se determinó, además, peso de vellón sucio y limpio, rendimiento al lavado, largo, color limpio y resistencia de mecha.

Las ovejas esquiladas presentaron concentraciones significativamente mayores de T3 y T4, así como una interacción significativa entre esquila y tiempo de muestreo para T3 ($P<0,01$). No se registró un efecto significativo de la esquila sobre las variables foliculares ni sobre el peso al nacer de los corderos. La esquila no afectó ninguna de las características visuales u objetivas de la lana. Sin embargo, la edad gestacional tuvo un efecto significativo sobre el peso al nacer de los corderos ($P<0,01$), así como sobre la población folicular ($P<0,01$), el peso de vellón, el diámetro de fibra y el porcentaje de fibras mayores a 30µ ($P<0,05$). En conclusión, la esquila preparto provocó un aumento en las concentraciones de hormonas tiroideas maternas, evidenciando una respuesta fisiológica al estrés térmico por frío. El aumento en hormonas tiroideas como respuesta a la esquila, no generó modificaciones en la población folicular ni en las características del vellón de la progenie. Se evidenció un efecto de programación fetal inducido por estímulos asociados a la edad gestacional que provocó cambios en las características foliculares y del vellón. Es necesario profundizar en el conocimiento de los estímulos y mecanismos que desencadenan estos cambios para comprender su impacto en la producción de lana fina.

SUMMARY

Pre-partum shearing has been associated with beneficial effects on lamb birth weight and survival. However, its impact on the wool characteristics of the offspring remains poorly understood, with findings being contradictory. This thesis aimed to contribute new knowledge on the effects of early or late prepartum shearing on the skin follicular population and fleece traits of Merino sheep offspring, as well as the mechanisms underlying these effects. The study was conducted over two years at Experimental Station No. 1 of the Faculty of Veterinary Medicine (Migues), using 230 multiparous Australian Merino ewes. Artificial insemination was carried out in two periods, with half of the animals inseminated from March 8-13 and the other half from April 8-13, using fresh semen and over six days. Forty-five days after each insemination, a diagnostic ultrasound was performed, and 120 ewes with single pregnancies were selected. Animals were randomly assigned to four treatments based on moment of insemination (early or late) and prepartum shearing (shorn or unshorn). Blood samples were collected on the sheep for analysis of free triiodothyronine (T3) and thyroxine (T4) using RIA. Shearing took place on July 20 in the shorn groups so that the ewes were shorn in two gestational stages. At birth, the lambs were identified and weighed. At 12 months, a skin biopsy was performed to determine the follicular number, density, and secondary/primary follicle ratio. The fleece was also subjectively evaluated for colour, character, fleece rot, staple thickness, dust penetration, handle, and cross-linking. In addition, greasy and clean fleece weight, wool yield, staple length, scoured colour, and staple strength were determined. Prepartum shearing significantly increased maternal T3 and T4 concentrations, with a significant shearing x sampling time interaction for T3 ($P<0.01$). However, shearing had no effect on lamb birth weight, follicular variables, or wool characteristics. In contrast, gestational age affected birth weight ($P < 0.01$), follicular population ($P < 0.01$), fleece weight, fibre diameter, and the percentage of fibres greater than 30 µm ($P < 0.05$). In conclusion, prepartum shearing increased maternal thyroid hormone concentrations, indicating a physiological response to cold thermal stress. The increase in thyroid hormones in response to shearing did not cause changes in the follicular population or the characteristics of the offspring's fleece. An effect of fetal programming induced by stimuli associated with gestational age was observed, causing changes in follicular and fleece characteristics. Further research is needed to identify the stimuli and mechanisms that trigger these changes in order to comprehend their impact on fine wool production.

1. INTRODUCCIÓN

La producción de lana y carne ovina se realiza en diferentes regiones del mundo. Si bien en los últimos años la lana ha sido sustituida en gran medida por fibras sintéticas, la industria lanera ha logrado posicionar este producto como una alternativa ecológica, destacando por sus propiedades naturales y su carácter biodegradable (Doyle et al., 2021). Si bien la lana sólo representa alrededor del 1% del consumo mundial de fibra (Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca (MGAP)-OPYPA, 2024), sigue siendo una fibra muy valorada y buscada debido a su confort excepcional y sus cualidades estéticas, especialmente en los segmentos de alta gama o de lujo del mercado textil (Botha y Hunter, 2010). De los aproximadamente 1,2 X 10^9 kg de lana que se producen a nivel mundial, aproximadamente el 56% se utiliza en prendas de vestir, el 42% en textiles para el hogar y el 2% en aplicaciones industriales (Botha y Hunter, 2010). En la actualidad, los precios de la lana alcanzados en el mercado lanero internacional reflejan una demanda moderada, como consecuencia de la situación de menor crecimiento económico en mercados clave como China y Europa (MGAP-OPYPA, 2024). No obstante, el desarrollo de nuevas aplicaciones técnicas, junto con una creciente valorización de las fibras naturales y sostenibles, abre oportunidades prometedoras para el posicionamiento estratégico de la lana en nichos de alto valor agregado, impulsando así su potencial de crecimiento a mediano y largo plazo.

Uruguay se destaca a nivel internacional como uno de los principales exportadores de tops de lana peinada y un exportador de gran potencial de carne ovina (Rocanova, 2022). En el año 2024, el ingreso de divisas al país por las exportaciones totales del rubro ovino fue de 225,7 millones de dólares, presentando un aumento de 2,8% con respecto al 2023 (Secretariado Uruguayo de la Lana (SUL), 2024). En el período 2023-2024 las lanas Merino más finas (17 micras-µm) alcanzaron los precios más altos del mercado. Incluso al comparar las lanas de 21 micras con las de 28 micras, se observa una diferencia significativa en el valor relativo, que varía entre 3,3 y 4 veces a favor de las lanas más finas (MGAP-OPYPA, 2024). La exportación de lana sucia ha tenido valores récord en el 2024, creciendo un 119% su volumen exportado por encima de la lana peinada (SUL, 2025). Este crecimiento responde a una demanda en crecimiento por parte de China; tendencia que se ha mantenido estable en el primer trimestre de 2025. Egipto ha sido el segundo destino de la lana sucia de nuestro país en estos primeros meses, con importaciones por un total de USD 1,7 millones (SUL, 2025). China, además, fue el principal destino de la lana lavada, mientras que la India fue el segundo destino, registrando un aumento interanual del 167%. En términos de diámetro, el sector que tuvo mejor desempeño en el primer trimestre del año fue el de las lanas de diámetros menores a 21 µm, categoría que fue la más exportada representando un 26% del volumen total (SUL, 2025).

Uruguay es un país agrícola-ganadero que posee una superficie total de 17,5 millones de hectáreas, de las cuales 15,2 millones son destinadas a esta actividad (MGAP-DIEA, 2024). La producción ovina en Uruguay ha sido fundamental para su

desarrollo económico y social, y fue por mucho tiempo el principal rubro proveedor de divisas jugando un papel fundamental en el suministro de materia prima para nuestra industria textil nacional, constituyendo una de las principales fuentes alimenticias de nuestro entorno rural (SUL, 2016; Rocanova, 2022). La explotación ovina se caracteriza por ser predominantemente extensiva, basada en pastoreo sobre campo natural, con un enfoque dual, orientado a la producción de lana y carne (Cardellino et al., 2018). Según los datos de la última declaración jurada DICOSE-SNIG 2024, el stock ovino nacional se encuentra en 5,36 millones de cabezas, distribuidos principalmente en la zona norte del país, 58% entre los departamentos de Artigas, Salto, Paysandú y Tacuarembó, llegando a un 71% de existencias si incluimos los departamentos de Cerro Largo y Durazno (MGAP-DIEA 2024). Sin embargo, las existencias de ovinos a nivel nacional vienen en marcado descenso desde 1990, momento en que se registró un pico de aproximadamente 25 millones de cabezas (Riani, 2023). Durante el período 2022-2023 hubo una reducción del stock mayoritariamente en las categorías de carneros, ovejas de cría y capones, debido a una intensa sequía que llevo a un aumento en la faena de ovinos (Riani, 2023). Posteriormente, durante la primavera de 2023, el verano y el otoño de 2024, se registraron niveles excesivos de precipitaciones que afectaron principalmente categorías jóvenes. Estos factores, junto con una baja de los precios logrados por la lana y la carne, han profundizado la reducción del stock en los últimos años (MGAP-OPYPA, 2024).

Desde su introducción al país en el siglo XVII, la producción ovina ha estado en permanente evolución en cuanto a su orientación, respondiendo a variaciones en la demanda de sus principales productos. Estas dinámicas han provocado una modificación progresiva en la composición racial de la majada. Actualmente, la principal raza presente en nuestro país es la Corriedale, que representa el 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). En este contexto de cambio, los desafíos para impulsar el crecimiento sostenible del rubro ovino han motivado una estrategia orientada a la diferenciación y valorización de los productos, posicionando tanto la lana como la carne ovina como specialities en nichos de mercado altamente exigentes. Particularmente en el rubro lanero, han cobrado relevancia diversas iniciativas impulsadas por instituciones uruguayas como el Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA) y el Secretariado Uruguayo de la Lana (SUL), en coordinación con la Sociedad de Criadores de la raza Merino Australiano y el sector industrial. Estas acciones han favorecido el incremento del stock de la raza Merino, y con ello, el crecimiento sostenido en la producción de lanas finas y superfinas en el país (Montossi, 2013). La raza Merino se caracteriza por la producción de lanas de diámetros finos, con un promedio de 21,8 µm (Montossi et al., 2007), atributo altamente valorado en los mercados internacionales más exigentes. Este proceso de mejora ha estado acompañado por la incorporación de tecnologías orientadas a un manejo más eficiente, tanto en lo animal como en la gestión de pasturas y en el uso de la mano de obra (Montossi et al., 2005), consolidando así una cadena de valor más competitiva y especializada.

En este marco, las condiciones agroclimáticas de Uruguay representan una ventaja comparativa, ya que hacen al país especialmente apto para la explotación de ovinos en régimen de pastoreo (Azzarini y Ponzoni, 1971). No obstante, uno de los principales desafíos radica en la marcada estacionalidad de la producción de materia seca en las pasturas naturales (Pigurina, 1991), lo que provoca escasez de alimento en determinadas épocas del año. Esta limitante impacta directamente sobre la eficiencia productiva, particularmente en los sistemas extensivos, donde la disponibilidad forrajera en momentos críticos resulta determinante para la supervivencia y el desarrollo de los corderos. De hecho, se estima que entre un 20 y un 30% de las pérdidas reproductivas ocurren en las primeras 72 horas de vida de los corderos (Montossi et al., 1998).

En ese sentido, la etapa de gestación ovina adquiere un papel central en la eficiencia global del sistema, no solo por las exigencias fisiológicas que impone a la madre, sino también por sus repercusiones a largo plazo sobre la calidad y productividad de la progenie. Al igual que ocurre con la producción de forraje, los requerimientos nutricionales y de manejo del animal varían estacionalmente, siendo especialmente elevados durante la gestación y la lactancia. Desde el punto de vista nutricional, la preñez puede dividirse en tres períodos: durante el primer tercio, si bien las demandas energéticas del embrión son bajas, la actividad metabólica y la tasa específica de crecimiento son elevadas (Robinson et al., 1999); en el segundo tercio se desarrolla la placenta, alcanzando su máximo desarrollo hacia el día 90 de gestación, mientras que el crecimiento fetal sigue siendo limitado; finalmente, en el último tercio ocurre el mayor crecimiento fetal, lo que implica un aumento sustancial en las demandas nutricionales (Kenyon y Webby, 2007). Este último período suele coincidir con condiciones ambientales adversas, como el invierno y la menor disponibilidad de forraje, lo que obliga a aplicar estrategias tecnológicas para mitigar dichos efectos. Entre las prácticas recomendadas se destacan la suplementación estratégica, el mejoramiento forrajero, el manejo nutricional diferencial según el número de fetos (Oficialdegui, 1992; Banchero y Quintans, 2005), así como la alimentación específica previa al parto (Pisón, 2012). Una de las tecnologías que ha mostrado resultados promisorios es la esquila preparto, que no solo facilita el manejo de las ovejas al momento del parto, sino que también ha demostrado reducir significativamente la mortalidad neonatal, especialmente en las primeras 72 horas de vida (Banchero et al., 2007a; 2007c). Además de sus beneficios inmediatos en la supervivencia y el peso al nacer, la esquila preparto se vincula con un enfoque emergente de gran interés: la programación fetal. Este concepto plantea que ciertas condiciones experimentadas por la madre durante la gestación pueden inducir cambios fenotípicos en la descendencia, con implicancias en su desempeño productivo futuro (Barker y Clark, 1997; Godfrey y Barker, 2000). Si bien los efectos positivos de esta práctica sobre la sobrevivencia y crecimiento de los corderos están bien documentados, su impacto sobre características de calidad, como la lana de la progenie, ha sido escasamente explorado y presenta resultados contradictorios, sin antecedentes concluyentes a nivel nacional.

2. ANTECEDENTES ESPECÍFICOS

2.1. PROGRAMACIÓN FETAL

La programación fetal, también llamada programación del desarrollo o programación del desarrollo fetal, es la respuesta a un desafío específico al organismo mamífero durante una ventana de tiempo crítica del desarrollo (Du et al., 2015). Esta teoría de la programación fetal sugiere que un estímulo o insulto en un periodo crítico y sensible de la vida temprana resulta en cambios a largo plazo en la fisiología o el metabolismo (Barker y Clark, 1997; Godfrey y Barker, 2000). Esto implica que el ambiente intrauterino puede alterar la expresión del genoma fetal, lo que resulta en adaptaciones del desarrollo que modifican permanentemente la actividad del eje hipotalámico-pituitario-gonadotrópico, así como el desarrollo de varios tejidos y órganos (Figura 1) (Barker y Clark, 1997; Wu et al., 2006a; Reynolds et al., 2010), incluyendo el desarrollo de la placenta (Reynolds et al., 2023). De esta forma la señalización extrauterina busca implementar respuestas adaptativas predictivas, guiadas principalmente por cambios epigenéticos, proporcionando un vínculo entre los cambios ambientales y fisiológicos para prepararse para el entorno posnatal (Sarkies, 2019). Estas alteraciones se asocian, a su vez, con un mayor riesgo a diversas afecciones crónicas (Greenwood y Bell, 2003b; Reynolds et al., 2019). En la vida fetal, los tejidos y órganos del cuerpo atraviesan lo que se llama periodos críticos de desarrollo (Widdowson y McCance, 1975; Kelly et al., 2006) que coinciden con los momentos de rápida división celular (Barker y Clark, 1997). Los diferentes periodos críticos en los que maduran los órganos y sistemas indican que, es probable, que un entorno intrauterino adverso en diferentes etapas del desarrollo tenga efectos específicos a corto y largo plazo (Godfrey y Barker, 2000). Así, los factores externos que afectan el desarrollo intrauterino temprano en la vida, como el número de fetos y la nutrición materna, entre otros, podrían tener efectos duraderos en la salud y la productividad del animal. Estos efectos podrían transmitirse entre generaciones independientemente de la herencia del ADN (Kenyon y Blair, 2014). Por lo tanto, el resultado fenotípico es una interacción multinivel entre el genoma, el epigenoma, los factores ambientales y otros factores no genéticos (Ibeagha-Awemu y Khatib, 2023). Un punto importante es que la programación fetal no siempre es mala, los cambios resultantes en la estructura, función y expresión genética de los órganos, permite que el feto en desarrollo se adapte a las presiones de selección ambiental con relativa rapidez, mucho más que la evolución a través de selección natural (Hales y Barker, 2001; Vaag et al., 2012). Se ha sugerido que la programación fetal puede preparar al feto para la vida posnatal, en lo que se denomina una respuesta adaptativa predictiva (Gluckman y Hanson, 2004, Gluckman y Hanson, 2006). Así, por ejemplo, la reducción de la disponibilidad de nutrientes maternos puede inducir cambios en el desarrollo que promuevan un fenotipo energéticamente “ahorrador”, lo que lleva a una descendencia que se adapta mejor a un ambiente posnatal restringido en nutrientes (Hales y Barker, 2001; Vaag et al., 2012).

Los cambios en el desarrollo fetal y la magnitud de las respuestas productivas están influenciados no solo por los nutrientes que llegan al feto, sino también por la duración y el nivel de la intervención, el tamaño de la camada, el sexo y la nutrición de los padres antes de la concepción, la edad y raza materna, la temperatura ambiental, la salud y altitud entre otros (Reynolds et al., 2019; Barcellos et al., 2024). Entonces, por ejemplo, las gestaciones múltiples, la edad/paridad de la madre, la nutrición materna y el tamaño de la oveja tienen el potencial de influir en el crecimiento fetal y el peso al nacer de los corderos. Cualquier impacto en el peso al nacer tiene implicancias para la supervivencia y el crecimiento de los corderos hasta el destete, cambios que se hacen menos evidentes hacia el año (Kenyon y Blair, 2014). Asimismo, la programación fetal paterna es un nuevo concepto que demuestra que las experiencias ambientales de un padre cercanas al periodo de apareamiento pueden alterar el semen y el fenotipo de la descendencia resultante (Barcellos et al., 2024). Estos mecanismos pueden estar asociados con firmas epigenéticas, estrés oxidativo, citoquinas y el microbioma seminal (Dahlen et al., 2023). Sin embargo, estos datos aún son preliminares y requieren mayor investigación (Barcellos et al., 2024).

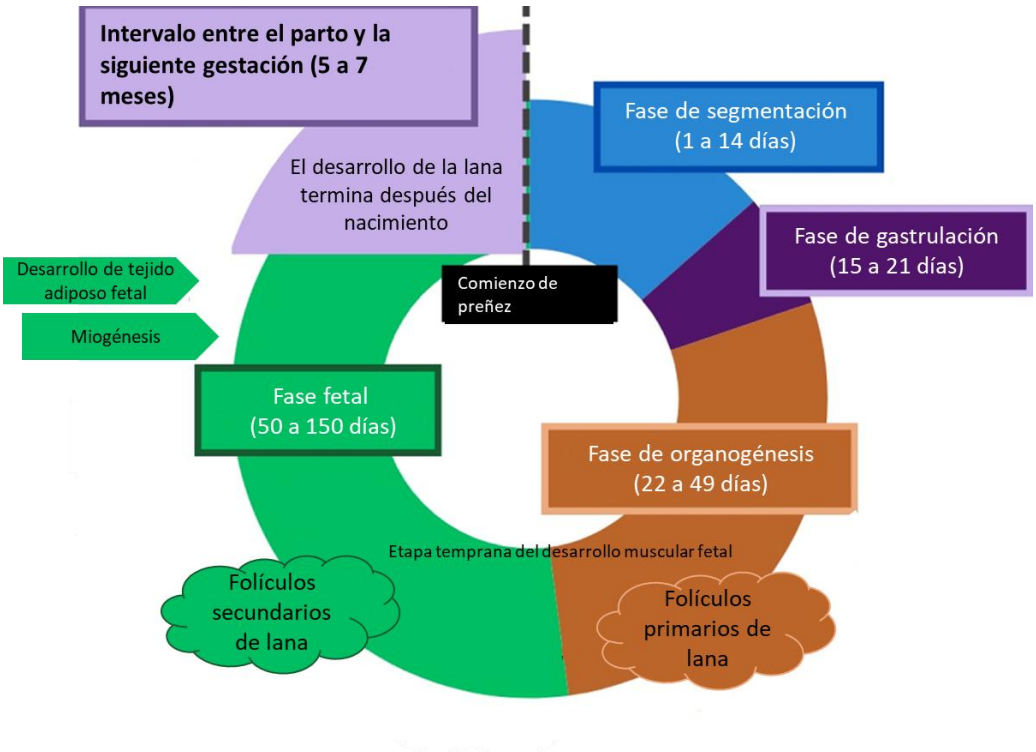


Figura 1 - Periodos de la preñez ovina y principales acontecimientos en la formación de músculo, grasa y folículos de lana en el feto (adaptado de Barcellos et al., 2024).

Se han encontrado efectos altamente significativos de la edad materna (de un año vs madres mayores) y el número de fetos (trillizos vs hijos únicos y mellizos) sobre la mortalidad de la descendencia debido a neumonía (Holland et al., 2018). Por otro lado, se ha demostrado que la restricción alimentaria y la alimentación materna excesiva pueden alterar la organogénesis (Pillai et al., 2017), lo que hace que este

período sea crítico para el correcto desarrollo de órganos y glándulas (Hyatt et al., 2008; Raja et al., 2016; Hoffman et al., 2016; Pillai et al., 2017).

En suma, la programación fetal, es una “herramienta” que permite provocar cambios en la progenie, estimando así los efectos productivos y reproductivos a esperar en el sistema. En términos prácticos, mediante la programación fetal se puede mejorar el desempeño productivo mediante el aumento de tejidos de interés comercial, como el músculo esquelético, el tejido adiposo y la lana, generando resultados económicos adicionales en la industria ovina (Barcellos et al., 2024).

2.1.1. La importancia de la placenta

En las ovejas, como en otros mamíferos placentarios, el crecimiento pos-embrionario se vuelve cuantitativamente significativo solo después de la mitad de la gestación (Greenwood y Bell, 2003b). Existen estudios que demuestran que el suministro de nutrientes y oxigeno es el aspecto del entorno intrauterino que generalmente limita el crecimiento fetal (Gluckman et al., 1990). En este sentido, la placenta es el órgano que permite el paso de nutrientes, gases respiratorios (como oxígeno y dióxido de carbono) y productos de desecho entre los sistemas materno y fetal a través de la circulación sanguínea. Aunque el tamaño de la placenta solo proporciona una medida indirecta de su capacidad para transferir nutrientes al feto, está estrechamente relacionado con el tamaño del feto al nacer (Godfrey y Barker, 2000). La placenta ovina es de tipo cotiledonario, es decir, está conectada a la pared del útero mediante cotiledones que conectan con las carúnculas, denominándose al conjunto placentomas (Hyttel et al., 2012), siendo éstos, los encargados del intercambio de nutrientes en las ovejas (Ford, 2000). Este intercambio de nutrientes, gases y desechos se produce a través de la permeabilidad selectiva de las membranas placentarias. La capacidad funcional de la placenta está determinada, entre otros factores, por el número y tamaño de los placentomas, que pueden ser controlados por factores maternos y fetales (Şen et al., 2013; Şen y Önder, 2016). Incluso, se ha demostrado una relación positiva entre la masa placentaria y el peso al nacer de los corderos (Yapi et al., 1992; De Barbieri et al., 2018; Cantou et al., 2024; Scaglione-Sanson et al., 2024).

El crecimiento placentario máximo durante la preñez ocurre entre los días 40-90 de gestación (Quintans et al., 2018). Por lo tanto, la restricción alimentaria materna durante este periodo puede afectar negativamente su desarrollo (Reynolds et al., 2010). Se ha demostrado que la desnutrición al comienzo de la gestación provoca un agrandamiento de la placenta, lo que se interpreta como una adaptación destinada a extraer mayor cantidad de nutrientes del entorno materno (McCrabb et al., 1992). A su vez, en el primer tercio de la preñez, el feto gana solo el 10% de su peso al nacer (Şen y Önder, 2016), por lo que las anomalías o el desarrollo placentario insuficiente pueden afectar directamente su crecimiento y desarrollo e incluso su viabilidad (Şen et al., 2021).

Aunque la formación de la placenta ocurre temprano en la preñez, las fallas en el desarrollo placentario pueden verse reflejadas en el crecimiento fetal durante el

último tercio de la gestación y en el nacimiento, ya que las funciones estructurales y funcionales de la placenta y el feto se establecen durante los dos primeros meses de gestación (Vonnahme et al., 2007). Se conoce que, un suministro sanguíneo materno-fetal comprometido puede conducir a una redistribución de energía y nutrientes para favorecer el desarrollo de órganos críticos necesarios para la supervivencia inmediata (como ser cerebro y corazón) a expensas de otros (tejido muscular, por ejemplo) (Zhu et al., 2006), lo que puede resultar en fallas metabólicas durante la vida extrauterina (Barcellos et al., 2024). Además, en estudios realizados en ovejas, se ha demostrado que la desnutrición materna aumenta la absorción de glucosa uteroplacentaria, pero reduce la absorción de glucosa fetal en comparación con animales control (Carver y Hay, 1995), incluso, pudiendo alterar funciones metabólicas específicas de tejidos y órganos (Meakin et al., 2022).

2.1.2. Principales factores que pueden afectar al feto

2.1.2.1. **Nutrición**

<u>Nutrición de progenitores</u>

La evidencia actual sugiere que la nutrición de los padres antes de la concepción influye en los aspectos productivos de la descendencia (Toschi et al., 2020). La nutrición materna durante la preñez tiene la capacidad de programar el desarrollo fetal y en consecuencia afectar el crecimiento posnatal y el desempeño productivo (Greenwood y Bell, 2003a; Ithurralde et al., 2019; Reynolds et al., 2019). De este modo, influye en el crecimiento del feto y el tamaño del recién nacido, ya sea directamente como resultado de la ingesta inadecuada de nutrientes y de las concentraciones de sustrato circulante, o indirectamente debido a los efectos sobre la capacidad de la placenta para transportar nutrientes al feto (Greenwood y Bell, 2003b), siendo uno de los principales factores que afectan el ambiente uterino (Kenyon y Blair, 2014; Khanal y Nielsen, 2017).

El desarrollo de la progenie puede verse afectado directamente, a través del deterioro *per se* del suministro de nutrientes al feto, o indirectamente a través de cambios epigenéticos (Elolimy et al., 2019). La programación fetal, especialmente la provocada por la restricción nutricional, ha demostrado que tiene efectos que pueden ser permanentes en la vida posnatal, dependiendo del nivel, fase y duración de la restricción (Godfrey y Barker, 2000; Kelly et al., 2006; Vautier y Cadaret, 2022). La desnutrición materna provoca la movilización de reservas energéticas (Russel et al., 1969), aumentando la circulación de ácidos grasos no esterificados, lo que puede desencadenar un proceso inflamatorio tanto en la madre como en el feto (Jones, 1969). Sin embargo, la sobrenutrición durante la fase de placentación, también puede provocar un aumento del riesgo de complicaciones graves durante la preñez (Sousa et al., 2023). En este sentido, la sobrealimentación de borregas y ovejas jóvenes, asociado con un bajo desarrollo de la placenta, el útero y el flujo sanguíneo umbilical, tiene un impacto directo en el suministro de glucosa, oxígeno y aminoácidos, llevando

a una disminución del crecimiento fetal (Wallace et al., 2002; Wallace et al., 2003).

Pero no solo es importante la nutrición durante la gestación, ya que Quigley et al. (2005) sugirieron que la desnutrición materna entre el día 18 antes del apareamiento y el día 6 después del mismo puede afectar negativamente la salud fetal y el desarrollo muscular en fetos ovinos. Por lo tanto, se puede inferir que el embrión ya es sensible a los efectos nutricionales en la etapa inicial de escisión, e incluso, estudios recientes han buscado comprender como esto puede afectar el desarrollo fetal y posnatal posterior (Barcellos et al., 2024). Además, se ha demostrado que el aporte de nutrientes al feto, el periodo de gestación y la duración de la intervención son factores responsables de cambios en el desarrollo de la descendencia (Sartori et al., 2020). Incluso, la mayoría de los autores coinciden en que el período de mayor relevancia en la nutrición materna y el efecto en la progenie se produce en la segunda mitad de la gestación, o más precisamente en el último tercio de esta (Banchero et al., 2009; Cal Pereyra et al., 2011).

Nutrición, desarrollo fetal y sobrevivencia

El desarrollo fetal exitoso depende en gran medida del ambiente nutricional proporcionado por la madre durante la gestación, especialmente en sus etapas finales. Uno de los principales factores que comprometen la viabilidad del feto y su desempeño postnatal es el retraso del crecimiento intrauterino (RCIU), fenómeno que se asocia a un suministro inadecuado de nutrientes debido a insuficiencia placentaria y/o a bajas concentraciones de metabolitos circulantes maternos, particularmente cuando la ingesta de nutrientes y las reservas corporales son limitadas (Greenwood y Bell, 2003b).

Diversos estudios han abordado los efectos de la desnutrición y la sobrenutrición materna sobre el desarrollo de órganos fetales. Sartori et al. (2022) observan que el hígado es uno de los órganos más afectado por la desnutrición durante la gestación, presentando una marcada reducción de su peso absoluto. La principal adaptación del feto a la falta de nutrientes u oxigeno consiste en ralentizar su ritmo de división celular, especialmente en aquellos tejidos que atraviesan periodos críticos de desarrollo. Esta disminución en la velocidad de la división celular se produce ya sea como efecto directo de la desnutrición en la célula o debido a concentraciones alteradas de factores de crecimiento u hormonas (Barker y Clark, 1997).

La evidencia científica sugiere que, es menos probable que la nutrición al principio de la gestación influya en el crecimiento fetal, peso al nacimiento y al destete de los corderos (Greenwood et al., 2010), al compararlo con las últimas etapas de la preñez, a menos que la restricción sea severa (Kenyon y Blair, 2014). Greenwood y Thompson (2007) sugieren que cualquier efecto potencial de la nutrición materna al comienzo y a la mitad de la gestación también puede aliviarse mediante niveles adecuados de nutrición al final de la preñez. Además, en varios estudios parece que los niveles de nutrición materna superiores durante la preñez tienen un impacto limitado en el peso al nacimiento o al destete (Kenyon y Blair, 2014).

Aunque el genoma fetal determina el potencial de crecimiento en el útero, se

ha comprobado que desempeña un papel subordinado en la determinación del crecimiento que se logra realmente (Carr-Hill et al., 1987). Si bien los períodos prolongados de desnutrición durante la preñez o al final de la gestación pueden influir negativamente en el peso vivo después del destete, es poco probable que condiciones menos graves tengan algún efecto (Greenwood et al., 2010). Sin embargo, estudios como el de Sartori et al. (2020) concluyen que la desnutrición en el segundo y último tercio de la gestación reduce el peso del cordero tanto durante la gestación, al parto, como durante el puerperio, requiriendo al menos 120 días posnatales para alcanzar el mismo peso que un grupo control de corderos nacidos de ovejas sin restricción alimenticia. A su vez, si bien los corderos nacidos únicos de ovejas con y sin restricción alimenticia no presentan diferencias en cuanto a la supervivencia, sí se evidencia una mayor supervivencia en corderos mellizos nacidos de ovejas sin restricción nutricional (Holst et al., 1986).

En contextos extensivos como los de nuestra región, las majadas criadas sobre campo natural pueden sufrir restricciones nutricionales en el invierno, lo que, generalmente se ajusta al tercio medio y último de gestación, y esta situación podría repercutir en el desempeño durante la recría y engorde de sus corderos (Ferreira et al., 2014). No obstante, no solo la subnutrición puede generar problemas. La sobrealimentación materna en ovejas jóvenes y borregas se asocia con una reducción del desarrollo placentario y del flujo sanguíneo uterino y umbilical (Wallace et al., 2002; Ingvorsen et al., 2015; Edwards et al., 2020) afectando directamente la absorción de glucosa, oxígeno y aminoácidos, provocando así, una disminución del crecimiento fetal en el tercer trimestre de la preñez (Wallace et al., 2002; Wallace et al., 2003). Estos hallazgos refuerzan la necesidad de diseñar estrategias nutricionales específicas y ajustadas al estado fisiológico de la madre durante la gestación tardía con el objetivo de asegurar un desarrollo fetal óptimo, mejorar la supervivencia neonatal y potenciar el desempeño productivo de la progenie.

Nutrición fetal: efecto en la reproducción

Se considera que un feto en crecimiento normal ha alcanzado entre el 80 y el 85% de su peso final al nacer, aproximadamente en el día 131 de gestación, y se considera que los componentes del eje hipotalámico-pituitario-ovárico son completamente funcionales (Robinson, 1977; Reynolds et al., 2019). Por lo tanto, injurias nutricionales graves durante toda la preñez pueden afectar las estructuras reproductivas de los fetos (Rhind, 2004). Se ha constatado que la nutrición materna durante la gestación afecta la foliculogénesis en los ovarios (Rae et al., 2002; Kenyon y Blair, 2014), llegando a observar una disminución en un 20% de la tasa de ovulación a los 20 meses de edad en corderas nacidas de madres con restricción energética durante los primeros 95 días de preñez (Rae et al., 2002). Numerosos estudios sugieren que la nutrición materna puede afectar el desarrollo del ovario sin afectar su tamaño en el feto (Kenyon y Blair, 2014). Además, se plantea que la desnutrición tiene el potencial de influir en el desempeño reproductivo de la descendencia adulta, pero para que esto ocurra, la injuria nutricional debe ser prolongada e incluir el período de mitad de gestación (Kenyon y Blair, 2014).

La nutrición materna durante la gestación no solo incide en el crecimiento somático y la supervivencia de la progenie, sino que también puede tener efectos duraderos sobre su desarrollo reproductivo, particularmente en los machos. En ellos, la nutrición materna durante la gestación afecta las estructuras testiculares (Pedrana et al., 2020), como el recuento de células de Sertoli, y reduce el diámetro de los túbulos seminíferos que persisten hasta la madurez (Kotsampasi et al., 2009). Si bien la suplementación de hembras preñadas y subnutridas aumenta el número de células de Sertoli al nacimiento (Bielli et al., 2001), las restricciones alimentarias durante la gestación pueden afectar la capacidad de la pituitaria de los corderos de liberar gonadotrofinas, comprometiendo la producción de la hormona folículo estimulante (FSH), la cual es necesaria para alcanzar un tamaño y número normales de células de Sertoli después del nacimiento (Deligeorgis et al., 1996). Pese a estos hallazgos, siguen siendo escasos los estudios que evalúan de forma sistemática los efectos de niveles de nutrición superiores al mantenimiento durante la preñez sobre el desempeño reproductivo de la descendencia (Kenyon y Blair, 2014), lo que resalta la necesidad de continuar investigando esta dimensión menos explorada del impacto de la nutrición prenatal.

Nutrición fetal: efectos productivos

La desnutrición materna durante la gestación puede generar adaptaciones fisiológicas en el feto que priorizan la supervivencia inmediata, muchas veces en detrimento del desarrollo de tejidos asociados al rendimiento productivo. Uno de los mecanismos descritos con mayor claridad es la redistribución del flujo de nutrientes al feto, haciendo que este priorice el uso de energía para tejidos críticos necesarios para la sobrevivencia inmediata, como el corazón y el cerebro, en detrimento de tejidos menos prioritarios como musculo y grasa (Hales y Barker, 2001; Zhu et al., 2006). Esta adaptación, si bien permite sostener la viabilidad fetal, puede traducirse posteriormente en una disminución del rendimiento y calidad de la canal (Barcellos et al., 2024).

Sin embargo, los efectos de la desnutrición materna no son uniformes a lo largo de la gestación. Diversos estudios han evidenciado que, durante el primer tercio, la restricción nutricional tiende a no impactar significativamente en el peso corporal ni en el desarrollo morfométrico de los corderos (Greenwood y Bell, 2003a; Sartori et al., 2020). Esto se atribuye, en parte, a la baja demanda de nutrientes durante esta etapa de la preñez, combinado con la utilización de reservas corporales por parte de la madre para cubrir la restricción energética y ajustes en las funciones placentarias (Sartori et al., 2020). Coincidentemente, Greenwood et al. (2010) reportan que la desnutrición materna al principio y a la mitad de la gestación tiene poco o ningún efecto en la composición corporal de los corderos.

En el último tercio de gestación, los efectos nutricionales se manifiestan en parámetros absolutos de crecimiento, especialmente el peso al nacer, pero se construyen principalmente a partir de la matriz base de los primeros dos tercios de la preñez (Cadaret et al., 2022). De manera similar a la desnutrición, la sobrenutrición conduce al desarrollo de un ambiente proinflamatorio tanto en la madre como en el

feto, lo que, a través de diferentes mecanismos (Jones et al., 2018; Li et al., 2019) lleva a la inhibición de la diferenciación de los adipocitos, provocando hipertrofia en lugar de hiperplasia (Guilherme et al., 2008). Además de sus efectos sobre el crecimiento, la composición corporal y la función reproductiva, la nutrición materna durante la gestación puede tener implicancias significativas en la capacidad lactante futura de las hembras nacidas bajo diferentes condiciones alimentarias. Se ha demostrado que el área del conducto mamario fetal disminuye debido a una subnutrición materna durante la preñez (Jenkinson, 2003). Dicha área podría afectar la masa de tejido secretor (Knight y Sorensen, 2001). van der Linden et al. (2009) observan que, ovejas Romney que nacieron de madres alimentadas en nivel de mantenimiento durante la preñez tienden a producir más leche a los 2 años, lo que resulta en que sus crías sean más pesadas al momento del destete. Este efecto no se mantiene en la segunda lactancia, aunque sí hay cambios en la composición de la leche (Blair et al., 2010). En su primera lactancia, a los dos años, las hijas de ovejas alimentadas en niveles de mantenimiento durante los días 21 a 50 de gestación producen una mayor cantidad de leche acumulada en comparación con las nacidas de ovejas sub o sobrealimentadas (Paten et al., 2013). Sin embargo, la producción de leche de las ovejas cuyas madres habían sido sobrealimentadas durante los días 50 a 140 de gestación tiende a ser mayor que las nacidas de ovejas alimentadas a niveles de mantenimiento (Paten et al., 2013). Estos resultados sugieren que la nutrición materna durante etapas específicas de la gestación puede programar el desarrollo del aparato mamario de sus hijas, afectando su capacidad productiva como futuras madres. Asimismo, refuerzan la importancia de considerar no solo los niveles absolutos de alimentación durante la gestación, sino también el momento en que se produce la intervención nutricional.

Nutrición fetal: efecto sobre la producción de lana

El desarrollo del sistema folicular en fetos ovinos, aunque determinado en parte por la carga genética, se ve fuertemente influenciado por el ambiente nutricional durante la gestación, especialmente en las etapas críticas en que los folículos secundarios se encuentran en formación activa (Barriola, 1966). Una nutrición adecuada durante estos períodos resulta clave para asegurar el número y calidad de los folículos, y, por ende, la producción y características de la lana en la vida postnatal. Existen diferentes etapas en el desarrollo de los folículos de lana en los fetos ovinos (Carter y Hardy, 1947; Hardy y Lyne, 1956). Los folículos primarios comienzan a formarse alrededor del día 40 de vida fetal y la producción de fibras de lana comienza en torno al día 90 (Carter, 1939; Hardy y Lyne, 1956). Por otro lado, los folículos secundarios comienzan a ser visibles alrededor del día 70 de vida del feto, desarrollándose hasta aproximadamente el día 126, pero su maduración se completa aproximadamente 8 semanas después del nacimiento (Hocking-Edwards et al., 1996).

Los folículos secundarios producen fibras con un menor diámetro que los folículos primarios, por lo que una reducción en el número de iniciación y maduración de los folículos secundarios puede conducir a una disminución en la producción de

lana, lo que lleva a un aumento en el diámetro promedio de la fibra de estos vellones (Kelly et al., 2006). En razas de diámetro de lana grueso, la relación folículo secundario/folículo primario (relación S/P) en fetos de 142 días se reduce en un 41% después de haber sometido a las madres a desnutrición entre los días 112 y 131 de gestación (Hutchinson y Mellor, 1983). Sin embargo, estudios realizados con la raza Rambouillet en Estados Unidos, muestran que ni la desnutrición ni la sobrenutrición en los últimos dos tercios de la gestación tiene efecto sobre el número de folículos primarios, secundarios, diámetro o longitud de las fibras de la descendencia (Magolski et al., 2011). Con estos datos, se puede concluir, que la aparente reducción en el peso del vellón observada en muchos estudios puede no deberse a la menor producción de lana en sí, sino más bien a un menor tamaño de los corderos (Barcellos et al., 2024). Por ello, una mejor nutrición de las ovejas en las últimas etapas de la gestación parece ser el medio más consistente para aumentar el peso del vellón y disminuir el diámetro de fibra de la progenie (Kenyon y Blair, 2014).

Paralelamente, otros autores, han visto que la subnutrición durante la preñez media y tardía ha tendido a reducir el número de folículos, provocando así un vellón más liviano y ligeramente grueso (Sherlock et al., 2005; Oldham et al., 2011; Kenyon y Blair, 2014). Esto coincide también, con un estudio desarrollado por Kelly et al. (2006), quienes realizaron un seguimiento mediante biopsias de piel a la progenie de ovejas sometidas a subnutrición, obteniendo diferencias significativas en cuanto a la población de folículos, la calidad y la producción de lana respecto a la descendencia de ovejas control, e incluso, dicha diferencia se mantiene hasta las mediciones efectuadas ya de borregas y posteriormente como ovejas adultas. Por otra parte, la mejora de la nutrición resulta en un aumento del peso del vellón y una tendencia a un menor diámetro en los corderos hasta los cinco años (Behrendt et al., 2006; Behrendt et al., 2011; Thompson et al., 2011), si bien, en ninguno de estos estudios se ajustó el peso de vellón por el peso vivo del animal, lo que podría influir en la interpretación de los resultados

Se ha establecido que el efecto de la subnutrición depende del momento en que se dé la restricción, la severidad y duración de esta. Además, es importante destacar que, por la dinámica de desarrollo folicular, los cambios en la población de folículos que ocurren durante la vida fetal son permanentes (Kelly et al., 2006). Restricciones que se den en el momento en que se están generando y madurando los folículos secundarios, pero que encuentra los folículos primarios ya formados, afectaran a los primeros (Kelly et al., 2006) determinando así, la futura producción de lana de estos animales. En este sentido, resulta crítico comprender que la programación fetal de la producción lanar se establece durante la vida intrauterina, y que la nutrición materna constituye una herramienta clave para optimizar tanto la cantidad como la calidad de lana en la progenie ovina.

2.1.2.2. **Ambiente uterino**

El ambiente uterino representa un factor determinante en la programación del crecimiento fetal y en el desempeño productivo posterior de los animales, afectando

tanto la formación de carne como de lana durante la vida fetal. Dentro de los múltiples factores que condicionan este entorno, el tipo de gestación (particularmente las preñeces múltiples) juega un rol central. En las gestaciones gemelares, el número de placentomas por feto es reducido, y, en consecuencia, también se reduce la eficiencia para transferir nutrientes hacia feto (van der Linden et al., 2013), causando una disminución en el crecimiento fetal, que se torna aún más grave en escenarios de desnutrición (Barcellos et al., 2024).

La competencia intrauterina por espacio y nutrientes también compromete el desarrollo fetal de manera diferencial. De acuerdo con Casellas y Caja (2014), esta situación tiene implicancias duraderas, incluso durante la vida adulta. Estos autores analizando los datos de registros de 38 años de pariciones demuestran que las hembras con menor peso al nacer presentan una menor prolificidad a lo largo de su vida reproductiva. Estos resultados muestran el efecto dramático de la programación fetal en mellizos más livianos, que podría estar relacionado con un deterioro temprano del desarrollo ovárico y folicular (Rae et al., 2001). Sin embargo, otros estudios ofrecen resultados contrastantes. Por ejemplo, Safari et al. (2007) observan un mayor rendimiento reproductivo en ovejas que fueron mellizas.

En relación con la pubertad, los resultados también son variables. van der Linden et al. (2007) plantean que corderas gemelas alcanzaron la pubertad con un peso más liviano, pero a una edad ligeramente mayor, que las corderas nacidas únicas. No obstante, Kenyon et al. (2008), no identifican diferencias significativas en la entrada a la pubertad entre corderas mellizas y únicas, lo cual sugiere que el peso vivo podría ser el factor explicativo principal de esta diferencia (Kenyon y Blair, 2014).

En términos productivos, se informa que los corderos nacidos de parto múltiple producen menos lana que los nacidos únicos, aunque esta diferencia a menudo disminuye con la edad (Thompson et al., 2011). Es probable que estas diferencias estén mediadas, al menos en parte, por un menor peso (Behrendt et al., 2011). En un estudio realizado con ovinos Merino, se encontró que los corderos de preñeces gemelares producen menos lana y tienen mayores diámetros de fibra que sus compañeros nacidos de gestaciones de un solo feto (Lewer et al., 1992). También en esta raza, Schinckel (1953) plantea que la relación S/P es un 10% menor en fetos mellizos que en únicos hasta el primer año. Sin embargo, la literatura sobre el efecto del tipo de parto sobre el diámetro de fibra es inconsistente. Mientras algunos estudios muestran que los corderos nacidos de partos múltiples producen lana más fina que los nacidos únicos (Safari et al., 2007), otros sugieren que el resultado sería el contrario, produciendo, los mellizos, vellones más gruesos respecto a los de parto único (Thompson et al., 2011). Incluso, Sherlock et al. (2005) observan que a los 5 meses de edad los corderos nacidos como trillizos producen vellones más finos que los nacidos mellizos.

Por otra parte, estudios con transferencia embrionaria también han contribuido a dilucidar la importancia del ambiente uterino. Sharma et al. (2009, 2012) trabajando con trasplante de embriones entre razas de diferente tamaño observan que, si bien el tamaño físico del útero afecta el crecimiento del embrión, el entorno materno influye en su desarrollo. A pesar de que los embriones de raza grande trasplantados en raza

pequeña son más livianos al nacer, estas diferencias desaparecen a los 6 meses de edad. Esto refuerza la hipótesis de que el ambiente intrauterino regula el crecimiento fetal, condicionado por la fisiología y morfología materna. La restricción materna normal del crecimiento fetal se refleja en la fuerte asociación entre el peso al nacer y la altura y dimensiones pélvicas de la madre (Barker y Clark, 1997). En conjunto, estos hallazgos subrayan que la gestación múltiple y el entorno uterino juegan un papel crucial en la programación del crecimiento, la función reproductiva y la producción de lana de la progenie. Comprender estas interacciones es clave para diseñar estrategias de manejo que permitan mitigar los efectos adversos de las limitaciones intrauterinas, especialmente en sistemas pastoriles extensivos.

2.1.2.3. **Edad de la madre**

La edad de la madre al momento de su primera gestación, así como su peso y tamaño corporal, pueden ejercer una influencia significativa sobre el crecimiento y desarrollo de la descendencia, tanto en etapas tempranas como en fases posteriores de la vida productiva. En particular, ovejas primíparas jóvenes —generalmente de un año— presentan limitaciones fisiológicas que pueden comprometer el ambiente intrauterino y, por ende, afectar negativamente al feto. Kenyon y Blair (2014) sugieren que la menor talla corporal y el desarrollo incompleto de ovejas jóvenes podrían traducirse en una capacidad uterina reducida, lo que limitaría el crecimiento fetal. En la misma línea, Afolayan et al. (2007) plantean que los corderos hijos de borregas de un año tienen pesos de canal más livianos, generado por pesos vivos más livianos, en comparación con los nacidos de ovejas adultas. Además, se demuestra que, el retraso del crecimiento de los fetos en ovejas primíparas sobrealimentadas es atribuido a una reducción primaria del crecimiento placentario (Wallace et al, 2000).

No obstante, los efectos de la edad materna no se manifiestan de forma uniforme en todos los aspectos productivos de la progenie. Por ejemplo, Kenyon y Blair (2014) no encuentran diferencias en el desempeño reproductivo de las ovejas nacidas de borregas jóvenes respecto a aquellas nacidas de ovejas multíparas. De igual forma, Loureiro et al. (2012) no observan diferencias significativas en la producción de leche entre ovejas nacidas de borregas y aquellas nacidas de ovejas adultas, lo cual sugiere que, al menos en algunos parámetros funcionales, el impacto de la edad materna puede ser limitado o compensado durante el crecimiento posnatal.

En resumen, aunque la edad de la madre puede influir negativamente en el crecimiento fetal y en el peso de la progenie al nacimiento, sus efectos sobre otros aspectos del desempeño productivo pueden ser más sutiles o transitorios. Estos hallazgos destacan la importancia de considerar la madurez fisiológica de las hembras al momento del primer servicio, especialmente en sistemas donde se prioriza el crecimiento rápido y el buen desarrollo posnatal de los corderos.

2.1.2.4. **Estrés calórico**

El ambiente térmico durante la gestación constituye otro factor crítico en la programación del desarrollo fetal, con efectos que pueden ser tan determinantes como los nutricionales. Múltiples ensayos demuestran que la exposición de las ovejas gestantes a condiciones de estrés térmico, particularmente a altas temperaturas, puede afectar adversamente la formación de los folículos pilosos en el feto, comprometiendo así la futura producción lanar. Cartwright y Thwaites (1976a) observan que el estrés térmico durante la gestación no afecta de manera significativa el desarrollo de los folículos primarios, pero sí reduce marcadamente la cantidad de folículos secundarios inmaduros, los cuales son esenciales para una alta densidad de fibras de lana en la adultez. En sus estudios, los corderos nacidos de ovejas expuestas a altas temperaturas presentan una mayor densidad de folículos primarios, pero una menor densidad de folículos secundarios, con un desarrollo incompleto de estos últimos. Estos hallazgos permiten concluir que el desarrollo folicular secundario es más vulnerable a las condiciones ambientales adversas intrauterinas que el desarrollo de los folículos primarios.

Además del impacto sobre el sistema folicular, se reporta que el estrés calórico durante la preñez también puede provocar una reducción significativa en el grosor de la piel y en el peso al nacer de los corderos (Cartwright y Thwaites, 1976b), lo que puede comprometer no solo la producción de lana, sino también la termorregulación y la supervivencia neonatal. Estos efectos refuerzan la importancia de considerar el manejo ambiental y de confort térmico de las ovejas preñadas, especialmente durante los períodos de desarrollo crítico del folículo secundario, como parte de una estrategia integral de optimización del rendimiento lanar y del bienestar animal en sistemas de producción ovina.

2.1.2.5. **Otros factores que afectan el ambiente uterino: Esquila preparto**

Se ha comprobado que la esquila preparto genera un “estrés” en la oveja preñada. El mismo provoca cambios metabólicos y comportamentales en la madre que se ha visto que tienen efectos en el feto en desarrollo. La esquila preparto provoca modificaciones en la placenta. Resultados de Cantou et al. (2024) y Scaglione-Sanson et al. (2024) demuestran que la esquila preparto de ovejas Corriedale aumenta el peso de la placenta, el número de cotiledones de 2-3 cm y el peso de estos, llevando a una mayor eficiencia placentaria. Resultados similares de Banchero et al. (2007a), muestran que las placentas de ovejas con esquila preparto son de mayor peso que aquellas de ovejas sin esquilar. En la mayoría de los casos, se observa un aumento en el peso al nacer de los corderos hijos de madres con esquila preparto (Keady y Hanrahan, 2009), principalmente cuando los mismos están “destinados” a nacer con bajo peso (Kenyon et al., 2002a). Esto estaría explicado, entre otros factores, por un aumento del flujo de nutrientes al feto producto del incremento en el consumo voluntario de alimentos de la madre (Keady y Hanrahan, 2009), un aumento en la

movilización de las reservas corporales de la oveja (Jopson et al., 2002; Cantou et al., 2024), así como cambios en los patrones maternales de oferta y utilización de nutrientes del útero gestante (Revell et al, 2000). Estas diferencias de peso, incluso, tienden a mantenerse al destete (Kenyon et al., 2004a; Keady y Hanrahan, 2009; Cantou et al., 2024). Por otro lado, Jopson et al. (2002), demuestran cambios en la conformación de los corderos al nacer, determinando que los hijos de ovejas esquiladas preparto son más largos y menos altos que aquellos hijos de ovejas esquiladas posparto. Se observan, además, cambios comportamentales en los corderos nacidos de ovejas con esquila preparto temprana, constatándose un mayor éxito al mamar que los corderos nacidos de ovejas sin esquilar (Banchero et al., 2007a, Scaglione-Sanson et al., 2024). Posiblemente estos cambios se deben a una mayor madurez de los corderos al momento de nacer, ya que la esquila preparto logra extender 0,5 (Kenyon et al., 2002b) y hasta incluso 1,2 días (De Barbieri et al., 2005) la gestación.

En cuanto a su efecto sobre la producción de lana y población folicular de los corderos, los resultados son escasos y en algunos casos contradictorios, encontrándose pocos trabajos en la literatura internacional, de los cuales la mayoría son realizados en razas carniceras (Revell et al., 2002; Sherlock et al., 2002; Kenyon et al., 2005).

2.2. ESQUILA PREPARTO

La elección de la época de esquila es una de las principales decisiones que un productor de lana debe tomar, habiéndose extendido en los últimos años la práctica de la esquila preparto. Ésta ha sido promocionada como una tecnología que puede aumentar los pesos al nacer y por lo tanto lograr mayores tasas de sobrevivencia de los corderos (Sherlock et al., 2002; Cam y Kuran, 2004) con énfasis en ovejas en pastoreo (Kenyon et al., 2002c; Revell et al., 2002; Sphor et al., 2011).

La esquila preparto puede realizarse entre los 70 y 90 días de gestación (temprana) o entre los 100 y 120 días de gestación (tardía) (Banchero et al., 2007b). El período de mayor crecimiento de la placenta se produce entre los 60 y 90 días de la gestación, por lo tanto, la esquila preparto podría provocar un incremento adicional en el tamaño de esta y, en consecuencia, del feto y posteriormente del cordero al nacer (Banchero et al., 2007b). La esquila preparto presenta ventajas económicas directas, como son la comercialización de la lana esquilada de mayor calidad (mayor resistencia de mecha) y menor cantidad de lana perdida por la muerte de ovejas durante el período de parto (Morris et al., 1999). Sin embargo, es necesario que los productores estén al tanto de todas las posibles consecuencias de la aplicación de cualquier tecnología en su sistema (Sherlock et al., 2002). La principal desventaja de una esquila preparto son las pérdidas potencialmente elevadas de ovejas después de la esquila en climas fríos, ventosos y húmedos (Morris et al., 1999). Al momento de plantearse la posibilidad de implementar una esquila preparto, hay que tener en cuenta, además, que no todas las ovejas son candidatas para aplicar esta tecnología,

Kenyon et al. (2002c) sugieren que hay dos condiciones que afectan la capacidad de respuesta a la esquila. Por un lado, está el hecho de que la oveja tenga el potencial de responder y segundo, debe tener los medios para responder, es decir, un nivel adecuado de reservas maternas y/o un nivel nutricional adecuado que permita que los nutrientes adicionales vayan al feto en crecimiento.

2.2.1. Esquila preparto y cambios metabólicos en la oveja

La esquila es un factor de estrés tanto agudo (Hargreaves y Hutson, 1990) como crónico (Pierzchala et al., 1983). Los factores de estrés agudos para las ovejas incluyen el encierro (comúnmente implicados perros, personas y vehículos), aislamiento, ruido de maquinaria de esquila y manejo por el esquilador (Hargreaves y Hutson, 1990). El factor de estrés crónico es el provocado por el frío al realizar la remoción de la lana en invierno cuando las condiciones son frías, húmedas y/o ventosas, pudiendo incluso, provocar hipotermia (Pierzchala et al., 1983).

La esquila preparto está asociada a cambios en la concentración materna de metabolitos, tales como glucosa, glicerol y ácidos grasos no esterificados (Thompson et al., 1982; Sherlock et al., 2003) y hormonas, como el cortisol (Pierzchala et al., 1983; Sherlock et al., 2003; Hefnawy et al., 2018), hormonas tiroideas (Morris et al., 2000; Sherlock et al., 2003) e insulina (Symonds et al., 1986; Cantou et al., 2024). Estos cambios pueden influenciar el desarrollo y crecimiento de tejidos asociados al útero grávido (Revell et al., 2002). El aumento de las concentraciones plasmáticas de glucosa es debido a la estimulación de la neoglucogénesis hepática, por otro lado, la movilización de tejido adiposo provoca el aumento de los ácidos grasos no esterificados (NEFA) y glicerol. En condiciones de mantenimiento, estos sustratos se utilizan como combustible en respuesta al estrés por frio, pero en condiciones de gestación, algunos pueden atravesar la placenta para estar a disposición del feto (Thompson et al., 1982). En el último tercio de gestación, las demandas de energía fetal son altas y es necesario cubrirlas para garantizar el crecimiento y desarrollo del feto, siendo la glucosa y el lactato los principales sustratos energéticos (Ocak et al., 2013). Los factores importantes que determinan el desarrollo fetal son el sustrato materno y el ambiente hormonal, ya que estos influyen en la partición de nutrientes dentro del cuerpo, interviniendo en el suministro de energía al feto en crecimiento (Symonds y Lomax, 1992). Se demostró que existe una correlación entre la glucosa plasmática de la madre y la del feto (Thompson et al., 1982), por lo que los cambios en la concentración de glucosa de la sangre materna acompañados de alteraciones en el suministro de glucosa al feto pueden alterar el crecimiento de este (Symonds et al., 1995).

Las ovejas con esquila preparto tienen una mayor tasa de oxidación de las grasas por el músculo esquelético para mejorar la producción de calor cuando la ingesta se mantiene constante (Symonds et al., 1986). Esta adaptación es el resultado de un aumento en las concentraciones plasmáticas de las hormonas tiroideas y de la hormona de crecimiento (Symonds et al., 1986). Sherlock et al. (2003) plantean que los corderos nacidos de ovejas que fueron esquiladas preparto temprano son más

pesados al parto debido a un aumento en las concentraciones de hormonas tiroideas, ya que los niveles de T3 y T4 son los que muestran la mayor y más prolongada respuesta a este tipo de esquila. Este aumento de las hormonas tiroideas provocaría una mayor movilización de grasas, con el correspondiente aumento de los NEFA, los cuales son utilizados por la madre, dejando más glucosa disponible para el feto (Revell et al., 2000).

2.2.2. Esquila preparto y peso y condición corporal de las madres

Los efectos de la esquila preparto sobre el peso vivo y la condición corporal de las ovejas han sido objeto de diversos estudios, con resultados que varían según la raza, el momento de la esquila y las condiciones del sistema productivo. En general, los resultados no han sido concluyentes, aunque se han identificado algunas tendencias relevantes. Varios autores trabajando con ovejas de las razas Romney, Coopworth y sus cruzas, en condiciones pastoriles de Nueva Zelanda, esquiladas preparto, no encontraron diferencias en los pesos vivos ni en la condición corporal durante la gestación y la lactancia de estas en referencia a aquellas no esquiladas cuando eran corregidos por peso de vellón (Kenyon et al., 2002c; Revell et al., 2002; Sherlock et al., 2003). Sin embargo, en nuestro país, Sphor et al. (2011) trabajando con ovejas de la raza Polwarth en condiciones de pastoreo, describen que aquellas esquiladas preparto temprano tienen una mayor ganancia de peso y mayor peso al parto que las ovejas que permanecen sin esquilar, aunque este mayor peso no se ve reflejado en la condición corporal. Además, en trabajos realizados con ovejas Corriedale, si bien no se ve el efecto de la esquila preparto temprana sobre el peso de las ovejas, se comprueba una menor condición corporal de aquellas que son esquiladas en la mitad de la gestación al compararlas con ovejas esquiladas posparto (Montossi et al., 2005; De Barbieri et al., 2018). En contraste, López-Mazz et al. (2018), trabajando con ovejas de la misma raza en condiciones de pastoreo, no observan un efecto de la esquila preparto temprana en la condición corporal de las ovejas durante la gestación y lactación. Por su parte, Cam y Kuran (2004) en un estudio con esquila preparto tardía, establecen una tendencia a mayores pesos vivos desde el momento de la esquila hasta el parto, lo que sugiere que el momento específico en que se realiza la esquila podría influir en los resultados obtenidos. En conjunto, estos estudios muestran que los efectos de la esquila preparto sobre el peso y la condición corporal de las ovejas pueden depender de múltiples factores, incluidos la raza, el momento de la esquila, el sistema de manejo y las condiciones ambientales. Estos elementos deben considerarse al diseñar estrategias de manejo reproductivo y nutricional en sistemas de producción ovina.

2.2.3. Esquila preparto y producción y calidad de lana de la madre

Un aspecto importante de la esquila preparto es su efecto sobre la producción de lana de la madre, y también en características que definen la calidad de esta. En

relación con la producción de lana, los resultados reportados en la literatura son variados. En estudios realizados en ovejas Corriedale en nuestro país, se vio que las ovejas esquiladas preparto presentaron un mayor peso de vellón sucio y limpio (Zana et al., 1988). Por el contrario, Fernández Abella et al. (1991) no describe diferencias en la producción de lana de ovejas Ideal esquiladas en preparto tardío al compararlas con ovejas esquiladas después del parto. Resultados similares fueron obtenidos por Morris et al. (2000) y Montossi et al. (2005), quienes no describen diferencias en peso de vellón limpio. Asimismo, se ha comprobado que el crecimiento de lana es menor durante el invierno y primavera temprana (Sumner et al., 1994; Dick & Sumner, 1997), lo que a menudo coincide con la preñez tardía y la lactación temprana. Se ha sugerido que, por este motivo, la aplicación de la esquila preparto en esta época del año podría tener un efecto pequeño en la producción anual de lana (Kenyon, 2002) o incluso no tenerlo (Husain et al., 1997; Revell et al., 2002). Sin embargo, en trabajos más recientes, De Barbieri et al. (2018) observan que ovejas Corriedale esquiladas a mitad de la gestación producen vellones más livianos (3,28 kg vs 3,46 kg) y con mayor resistencia (35,9 N/ktex vs 31,9 N/ktex), incluso, con mayores rendimientos que aquellos provenientes de ovejas esquiladas después del parto (82% vs 79,3%). Resultados similares se observan en un estudio realizado en Argentina, en la raza Merino Australiano, donde se registró un mayor peso de vellón sucio en las ovejas esquiladas posparto, sin embargo, estas diferencias no se mantienen en el peso de vellón limpio, explicado por una diferencia en el rendimiento al lavado de 7 puntos porcentuales (67% vs 60%) a favor de las ovejas esquiladas preparto (González et al., 1988). Posiblemente, esta diferencia se deba a que, en la Patagonia, la esquila preparto evita la acumulación de tierra en los vellones que se produce por los vientos fuertes de primavera (González et al., 1988). Por otra parte, existen trabajos en la literatura internacional en los cuales se demuestra que la esquila preparto aumenta el peso del vellón sucio de la oveja (Smeaton et al., 2000; Kenyon, 2002; Kenyon et al., 2002c).

La calidad de la lana está determinada por diferentes características, siendo las principales el diámetro promedio de fibras y su variabilidad, el largo de mecha, el color, la resistencia de mecha y el rendimiento al lavado (Barriola, 1966; Rogers y Schlink, 2010; Khan et al., 2012). Se reportan efectos positivos de la esquila preparto sobre algunas de estas (Wodzicka-Tomaszewska, 1963). En cuanto al diámetro promedio y coeficiente de variación de este, no se encuentran variaciones significativas con el tipo de esquila empleado tanto en ovejas Corriedale en nuestro país (Montossi et al., 2005), como en ovejas de las razas Border Leicester y Romney Marsh en Nueva Zelanda (Dabiri et al.,1996). Con respecto al color de la lana, aspecto que está muy relacionado al clima, según Abella y Preve (2008), las lanas uruguayas presentan problemas de color, con niveles de amarillamiento por encima de los valores que se desean. Resultados reportados en nuestro país demuestran que la lana obtenida por esquila preparto presenta un mayor grado de amarillamiento (Y-Z) que la resultante de la esquila posparto (De Barbieri et al., 2018). Este resultado podría explicarse si se considera que las ovejas esquiladas preparto llegan al verano, con mechas más largas que aquellas esquiladas en primavera (De Barbieri et al.,

2018). Estas lanas con mechas de mayor longitud mantendrían más la humedad y, por tanto, serían más susceptibles a la presencia de coloraciones amarillas (Henderson, 1968; Neimaur et al., 2009). Sin embargo, en un estudio realizado bajo condiciones nacionales de verano seco, Trujillo et al. (2024), trabajando con ovejas Merino Australiano, no reportan diferencias en el color (evaluado subjetivamente), grado de amarillamiento (Y-Z) ni en el brillo (Y) de los vellones obtenidos mediante esquila preparto en comparación con los obtenidos mediante esquila tradicional. Paralelamente, varios estudios demuestran que la esquila preparto tendría efectos sobre la resistencia de mecha, mejorándola (Montossi et al., 2005; Mueller et al., 2013) ya que, la esquila se realiza cuando la parte más débil de la fibra está en el extremo (Hawker y Littlejohn, 1989). Los vellones obtenidos de esquila posparto son más débiles cerca de la mitad de la mecha. Esto puede incidir negativamente en la longitud media de las fibras en el procesamiento (Campbell et al., 2011; De Barbieri et al., 2018). No obstante, otros autores, por el contrario, no reportan ningún efecto de la esquila preparto sobre la resistencia de la mecha a la tracción (Maund, 1980; Morris et al., 2000).

2.2.4. Esquila preparto y producción de leche de la madre

Diversos estudios demuestran que la esquila preparto puede influir positivamente en la producción de leche de las ovejas durante la lactancia. Cam y Kuran (2004) reportan que ovejas esquiladas en etapas avanzadas de la gestación presentan una mayor producción de leche a lo largo de todo el período de lactancia en comparación con aquellas que no fueron esquiladas. Estos resultados son consistentes con los obtenidos por Sphor et al. (2011), quienes observan que ovejas con esquila temprana en condiciones pastoriles, producen un 22% más de leche a lo largo de la lactancia al compararlas con ovejas sin esquilar. Sin embargo, el porcentaje total de solidos no tiene cambios significativos (Sphor et al., 2011). El aumento de producción de leche puede deberse 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 gestante y el desarrollo de la glándula mamaria (Sphor et al., 2011). Cabe destacar que el crecimiento de la glándula mamaria ocurre durante la gestación, y la tasa de crecimiento se acelera exponencialmente a medida que la misma avanza, por lo tanto, los cambios ocasionados por la esquila preparto podrían estimular el desarrollo de la glándula mamaria durante las últimas etapas de la gestación (Cam y Kuran, 2004). En contraste con estos hallazgos, Banchero et al. (2007c; 2010) no observan diferencias en la producción de calostro una hora posparto, así como tampoco en las concentraciones de grasa y proteína, entre ovejas con esquila preparto temprana, tardía y control. Sin embargo, el contenido de lactosa del calostro de las ovejas con esquila preparto tardía es significativamente mayor al de ovejas con esquila preparto temprana y posparto (Banchero et al., 2010) y, por ende, la viscosidad es menor (Banchero et al., 2007c). Estos resultados reflejan que los efectos de la esquila preparto sobre la producción y composición láctea pueden estar condicionados por el

momento de la esquila, así como por factores ambientales, genéticos y de manejo asociados a cada sistema de producción.

2.2.5. Esquila preparto, peso al nacer, sobrevivencia y destete

La esquila preparto temprana y tardía ha demostrado aumentar el peso al nacer de los corderos (Kenyon et al., 2002a, 2002b, 2002c; Revell et al., 2002; Sherlock et al., 2003; Kenyon et al., 2006; Sphor et al., 2011; De Barbieri et al., 2018), tanto en corderos de gestación única (Cam y Kuran, 2004; Scaglione-Sanson et al., 2024; Kenyon et al., 2006) como en mellizos (Revell et al., 2000; López-Mazz et al., 2018). Se sugiere 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). Estos pesos varían de acuerdo con el momento en que se realice la esquila preparto (sea temprana o tardía). Kenyon et al. (2006) reportan que corderos nacidos de ovejas con esquila temprana presentan mayor peso al nacer; sin embargo, la esquila tardía no tiene efecto sobre el mismo, o bien el efecto es menor (Morris y McCutcheon, 1997). Coincidiendo con estos resultados, Morris et al. (1999) y Kenyon et al. (2003) plantean que los efectos sobre el peso al nacer son más consistentes cuando las ovejas son esquiladas de forma temprana. Scaglione-Sanson et al. (2024) trabajando con ovejas Corriedale con gestaciones únicas, reportan mayor peso al nacimiento y a las 72 horas de vida en corderos nacidos de madres con esquila preparto temprana y tardía, al compararlos con corderos nacidos de madres con esquila posparto. Asimismo, Cantou et al. (2024) trabajando con la misma raza y condiciones, demuestran que los corderos nacidos de ovejas con esquila preparto, tanto temprana como tardía, logran un mayor peso al nacer, a la señalada y al destete, que aquellos corderos nacidos de ovejas esquiladas luego del parto. Sin embargo, van Reenen et al. (2010), en un estudio realizado en ovejas Merino, no encontró diferencias en los pesos al nacimiento al comparar los corderos de ovejas con esquila preparto temprana, tardía y sin esquilar. En gestaciones múltiples, la esquila preparto temprana, aumenta el peso al nacer en 0,13-0,44 kg, la sobrevivencia al destete en un 5,5% y el peso al destete en 1,07 kg (Kenyon et al., 2006). Por otra parte, se observa que los corderos nacidos de ovejas esquiladas a los 80 días de gestación presentan una mayor circunferencia torácica y longitud dorsal en comparación con aquellos nacidos de ovejas no esquiladas (Corner et al., 2006; Scaglione-Sanson et al., 2024).

Se reporta que el mayor peso al nacimiento en los corderos está asociado con una mayor supervivencia hasta el destete (Morris et al., 1999; Kenyon et al., 2002a; Kenyon et al., 2003; Cam y Kuran, 2004; De Barbieri et al., 2018), observándose incrementos en la supervivencia de entre 8 y 17% en algunos casos (Montossi et al., 2005). No obstante, los resultados no siempre son consistentes. Por ejemplo, Kenyon et al. (2006) trabajando con ovejas Romney sometidas a esquila preparto temprana, no reportan mejoras en la supervivencia de los corderos a pesar de los mayores pesos al nacer. En ese sentido, Kenyon et al. (2002a; 2002b) sugieren que para que el mayor

peso al nacimiento se vea reflejado en una mayor sobrevivencia, una importante proporción de los corderos deben estar predispuestos a nacer con pesos por debajo del óptimo. En estudios realizados en Uruguay, se reporta, una mayor sobrevivencia de corderos hijos de ovejas con esquila preparto, independientemente de sus pesos al nacer (Montossi et al., 2005). Esta mejora podría deberse a un mayor vigor del cordero *per se* o a factores maternos como una mejor producción de calostro, un proceso de parto más rápido o una combinación de cualquiera de estos (Banchero et al., 2010).

Múltiples trabajos reportan un efecto de la esquila preparto en la duración de la gestación (Revell et al., 2002; Banchero et al., 2010; López_Mazz et al., 2018), incrementando hasta en 1,2 días el largo de esta, lo que puede deberse a un descenso del estrés por calor que tendrían los animales esquilados con respecto a los no esquilados en los días previos al parto (De Barbieri et al., 2005). Esta mayor duración de la gestación podría estar contribuyendo al aumento de la sobrevivencia, ya que permitiría que los corderos sean más maduros al nacer y manifiesten un mayor vigor (Banchero et al., 2007a; López-Mazz et al., 2018).

2.2.6. Esquila preparto, órganos fetales y resistencia al frio de los corderos

El desarrollo de ciertos órganos fetales, como el hígado, los pulmones y el tejido adiposo, se muestra particularmente sensible a cambios en la disponibilidad y utilización de nutrientes maternos durante la gestación (Symonds et al., 1995). Estas alteraciones pueden afectar la capacidad del cordero para adaptarse al medio extrauterino, con consecuencias fisiológicas que persisten durante la vida posnatal (Symonds y Lomax, 1992). En este sentido, se reporta que la esquila preparto temprana aumenta el peso del hígado en un 16% (Scaglione-Sanson et al., 2024), de la tiroides fetal en un 67% y de los pulmones en un 9%, además de un aumento en el peso de la grasa parda peri-renal del 40% (Revell et al., 2002). Resultados similares son observados por Clarke et al. (1997), quienes plantean que, al nacer, los corderos nacidos de ovejas esquiladas poseen más tejido adiposo perirrenal que los nacidos de ovejas no esquiladas. Estas modificaciones pueden traducirse en una mayor resistencia al frío en los neonatos. Se propone que los corderos provenientes de ovejas esquiladas preparto poseen un mayor volumen (Stott y Slee, 1985) o una mayor capacidad metabólica (Symonds et al., 1992) de grasa parda (BAT, por sus siglas en inglés), la cual es esencial para la termogénesis no temblorosa. De hecho, la actividad termogénica total de este tejido, medida durante las primeras dos horas posparto, es 40% mayor en corderos de ovejas esquiladas (Symonds et al., 1992). Este aumento en la termogénesis podría explicar, al menos en parte, la mejora en la supervivencia neonatal observada en varios estudios. No obstante, los efectos de la esquila preparto sobre la fisiología térmica de los corderos pueden estar influenciados por las condiciones ambientales. En ambientes pastoriles, Kenyon et al. (2002c) no encuentran diferencias en la tasa metabólica posnatal de los corderos asociadas con

la esquila preparto temprana, lo que sugiere que la respuesta fisiológica podría depender del contexto climático y del manejo.

2.2.7. Esquila preparto y su efecto sobre la población folicular y las características de lana de la progenie

Existen escasos reportes respecto al efecto de la esquila preparto sobre el desarrollo de los folículos de la piel y la producción de lana de la progenie, especialmente en la raza Merino Australiano, no existiendo antecedentes en nuestro país. Se sugiere que la esquila preparto tendría efectos diversos en las características de los folículos de la piel de la progenie resultante. Sherlock et al. (2002) realizó un ensayo utilizando ovejas de la raza Romney Marsh, trabajando bajo la premisa de que los cambios nutricionales en el feto (inducidos por la redistribución de nutrientes y cambios en la selectividad de la placenta) provocados por la esquila preparto de las madres, podían tener efectos negativos o positivos en el desarrollo folicular. Estos autores demuestran que, corderos nacidos de ovejas con esquila preparto tienen una disminución en la densidad de los folículos secundarios con el correspondiente mayor diámetro de fibra; sin embargo, no encuentran diferencias en la relación S/P.

Por su parte, Revell et al. (2002), en un estudio con ovejas cruzas Border Leicester con Romney Marsh no observan diferencias en la densidad de folículos primarios entre corderos únicos provenientes de madres esquiladas y no esquiladas en el preparto temprano. No obstante, la densidad de folículos primarios es un 16% mayor en corderos mellizos respecto a corderos únicos. Sin embargo, la densidad de los folículos secundarios aumenta un 9% en respuesta a la esquila preparto temprana tanto en corderos únicos como en mellizos. Este aumento se ve reflejado en una mayor relación S/P en corderos de ovejas esquiladas preparto. Paralelamente, Kenyon et al. (2005, 2006) trabajando con ovejas de la raza Romney Marsh no encuentran efecto de la esquila preparto temprana y tardía en la densidad de folículos primarios (4,27 vs 4,76 vs 4,43 en esquila tradicional) y secundarios (18,17 vs 18,87 vs 16,72 en esquila tradicional), ni tampoco en la relación S/P (1,50 vs 1,38 vs 1,36 en esquila tradicional) en corderos de parto único. Asimismo, no se observan efectos sobre el diámetro de fibra, coeficiente de variación del diámetro de fibra ni en el rendimiento al lavado del vellón.

En la misma línea, van Reenen et al. (2010), en un estudio realizado con ovejas Merino, tampoco observan efecto de la esquila preparto sobre la relación S/P, densidad de folículos primarios, ni sobre el índice folicular primario (FNI), que representa el producto de la densidad folicular por el área de superficie estimada del cordero (Fozi et al., 2007). Es relevante destacar que este es el único trabajo de estas características realizado específicamente en la raza Merino. Además, si bien los corderos hijos de ovejas con esquila preparto presentan menor densidad de folículos totales, menor densidad de folículos secundarios y menor FNI que aquellos nacidos de ovejas de esquila tradicional, no se observa un efecto de la esquila de las madres sobre las características del vellón de la progenie.

En cuanto al color de la lana, Sherlock et al. (2002) reportan que la esquila preparto temprana tuvo un efecto significativo sobre esta característica, ya que los corderos únicos nacidos de ovejas esquiladas tienen lana más blanca que aquellos nacidos de ovejas con esquila tradicional. Resultados similares obtienen Kenyon et al. (2006), quienes, realizando esquila preparto tardía, demuestran que los corderos hijos de ovejas esquiladas preparto tienen lana más blanca con respecto a los corderos de ovejas esquiladas después del parto.

Respecto al peso de vellón, Revell et al. (2002) reportan una disminución significativa del 17% en corderos únicos nacidos de ovejas con esquila preparto temprana, al compararlo con los nacidos de ovejas con esquila tradicional. Sin embargo, el peso del vellón de los corderos mellizos nacidos de ovejas con esquila preparto solo presenta una tendencia a ser mayor. Esta misma tendencia fue reportada en un estudio realizado en Nueva Zelanda por Sherlock et al. (2002) en corderos mellizos, pero no se registra una disminución en corderos únicos. Por otra parte, van Reenen et al. (2010), no encuentran diferencias en los pesos de vellón de corderos Merino nacidos de ovejas con esquila preparto temprana, tardía o posparto. Además, en cuanto al rendimiento al lavado, el mismo no se ve afectado por la esquila (Revell et al., 2002).

Estas diferencias en los resultados podrían atribuirse no solo a las características raciales, sino también a las condiciones experimentales particulares de cada estudio, como la condición corporal y el peso vivo de las madres durante la gestación, variables que influyen directamente sobre el crecimiento fetal y, potencialmente, sobre la producción de lana de la progenie (Kenyon et al., 2002c; van Reenen et al., 2010). En este sentido, los escasos ensayos disponibles y las respuestas dispares observadas ponen de manifiesto la necesidad de generar investigaciones adicionales, particularmente en la raza Merino Australiano, en las condiciones productivas de Uruguay.

2.3. HORMONAS TIROIDEAS

2.3.1. Anatomía funcional de la glándula tiroides

Anatómicamente la glándula tiroides se localiza en posición ventral en relación con la tráquea, a nivel del primer o segundo anillo traqueal. Está formada por dos lóbulos que descansan a cada lado de la tráquea, los cuales están conectados por una porción estrecha de tejido (istmo) (Cunningham, 2003). La unidad básica de la glándula tiroides es el folículo tiroideo. Este consta de una esfera hueca, formada por una sola capa de células epiteliales que limitan un espacio repleto de líquido (McDonald, 1991). Este líquido es una sustancia homogénea denominada coloide, siendo la principal forma de almacenamiento de las hormonas tiroideas (Cunningham, 2003).

La función principal de la glándula tiroides consiste en acumular yodo y fijarlo

al aminoácido tirosina para formar las hormonas tiroideas (HT) bajo el control de la adenohipófisis, mediante la secreción de la hormona estimulante de la tiroides (TSH) (Griffin y Ojeda, 1992). La glándula tiroides produce hormonas metabólicas como la triyodotironina (T3), la tiroxina (T4), la triyodotironina inversa (rT3) y la calcitonina (Hedge et al., 1987; Kaneko et al., 1997). En fetos y adultos, la biodisponibilidad de la TSH y las dos hormonas tiroideas biológicamente activas T3 y T4, están determinadas por varios factores. Por un lado, la actividad del eje hipotálamo-hipofisario-tiroideo y la producción de T3 y T4, a lo que se suma la conversión periférica de T4 a T3 o a metabolitos inactivos y, por último, la captación de hormonas tiroideas en los tejidos objetivo y la activación de los procesos celulares mediante la unión a los receptores de la hormona tiroidea (Forhead y Fowden, 2014) (Figura 2).

El yodo que ingresa por la ingesta es convertido en yoduro en el tracto intestinal y posteriormente transportado a la tiroides, donde las células foliculares lo captan mediante un proceso de transporte estimulado por la TSH (Cunningham, 2003). La T4 sintetizada por la glándula tiroides tiene una afinidad con los receptores que es 10 a 20 veces menor que la de la T3 (Silva, 1984), por lo cual se la considera una prohormona. Ésta requiere una deyodación en tejidos periféricos para producir T3, el cual es el metabolito más activo (Pascual-Leone, 2000; Souza et al., 2002; Bassett et al., 2003; Rudas et al., 2005). En el torrente sanguíneo T3 y T4 se unen a proteínas plasmáticas específicas, principalmente la globulina conjugadora de tiroxina (GCT) y en menor cantidad a albúmina y prealbúmina (Cunningham, 2003). Únicamente la hormona libre es la metabólicamente activa y la porción unida a la proteína actúa como un reservorio en situaciones de rápido aumento o disminución en la distribución de la hormona a los tejidos (Bartalena, 1990; Utiger, 1995; Yen, 2001). Por tanto, la síntesis de las hormonas tiroideas no es continua, ya que una gran cantidad de la hormona activa se almacena como coloide, esto les permite a los mamíferos soportar períodos de carencia de yodo sin efectos inmediatos derivados de la disminución de las HT (Yen, 2001; Cunningham, 2003).

Si bien la glándula tiroides produce T3, la mayor cantidad de ésta se genera por monodesyodación de la T4 en la periferia de los tejidos, mediante las enzimas yodotironina desyodasa D1 (que se encuentra en hígado, riñón y tiroides) y D2 (presente en cerebro, tejido adiposo pardo e hipófisis) (Pascual-Leone, 2000; Souza et al., 2002; Bassett et al., 2003; Rudas et al., 2005). Por el contrario, la enzima D3, es la responsable de inactivar a T4 y T3 mediante 5-monodesyodación. Por tanto, el nivel intracelular de T3 depende de las actividades relativas de estas tres desyodasas (Bianco et al., 2002). La D3 está ampliamente distribuida por todo el cuerpo, desempeñando un papel importante en la regulación de la homeostasis de las hormonas tiroideas (Bianco et al., 2002; Bianco y Kim, 2006). Se expresa particularmente en la placenta, el útero y en los tejidos fetales, limitando la bioactividad de las HT y desempeñando un papel crítico en el desarrollo y maduración del eje tiroideo del feto y del animal recién nacido (Galton, 2005; Hernandez et al., 2006). La participación de las hormonas tiroideas en acciones rápidas es posible como resultado de la regulación específica por parte de las enzimas yodotironina desyodasa. A diferencia de D1 y D3, que tienen vidas medias de 12 y 8 horas,

respectivamente, D2 tiene una vida media del orden de una hora debido a su rápida degradación (Baqui et al., 2003). Por lo tanto, D2 es un candidato para la regulación rápida de T3 intracelular (Bassett et al., 2003).

El crecimiento de las células tiroideas y todos los pasos en la síntesis y secreción de las hormonas tiroideas son estimulados por la TSH (Figura 2). A su vez, la síntesis y liberación de TSH es estimulada por el tripéptido hipotalámico (TRH). El aumento de los niveles plasmáticos de hormona tiroidea ejerce un control de retroalimentación negativa tanto en la hipófisis como en el hipotálamo (Utiger, 1995). La glándula tiroides de un ovino adulto contiene un 90,4%, 8,8% y 0,7% de T4, T3 y rT3, respectivamente (Chopra et al., 1975). En estos animales, más del 99,9% de T4 y 99,5% de T3 circulan en la sangre unidos a proteínas plasmáticas (Chopra et al., 1975). Pequeñas cantidades de la hormona activa T3 provienen de la glándula tiroides, pero en ovejas adultas, al menos el 50% de la T3 sérica deriva de la monodesyodación de T4 en tejidos periféricos (Fisher et al., 1972; Chopra et al., 1975). La vida media de las hormonas tiroideas es de 1-1,7 días y 5-6 horas para T4 y T3, respectivamente, siendo la concentración promedio en suero de T3 de 55ng/100ml (rango de 35-92ng/100ml) y de T4 de 6,0 µg/100ml (rango de 4-7,2 µg/100ml) (Fisher et al., 1972). Existen numerosos factores que modifican esta concentración (Matamoros et al., 2003).

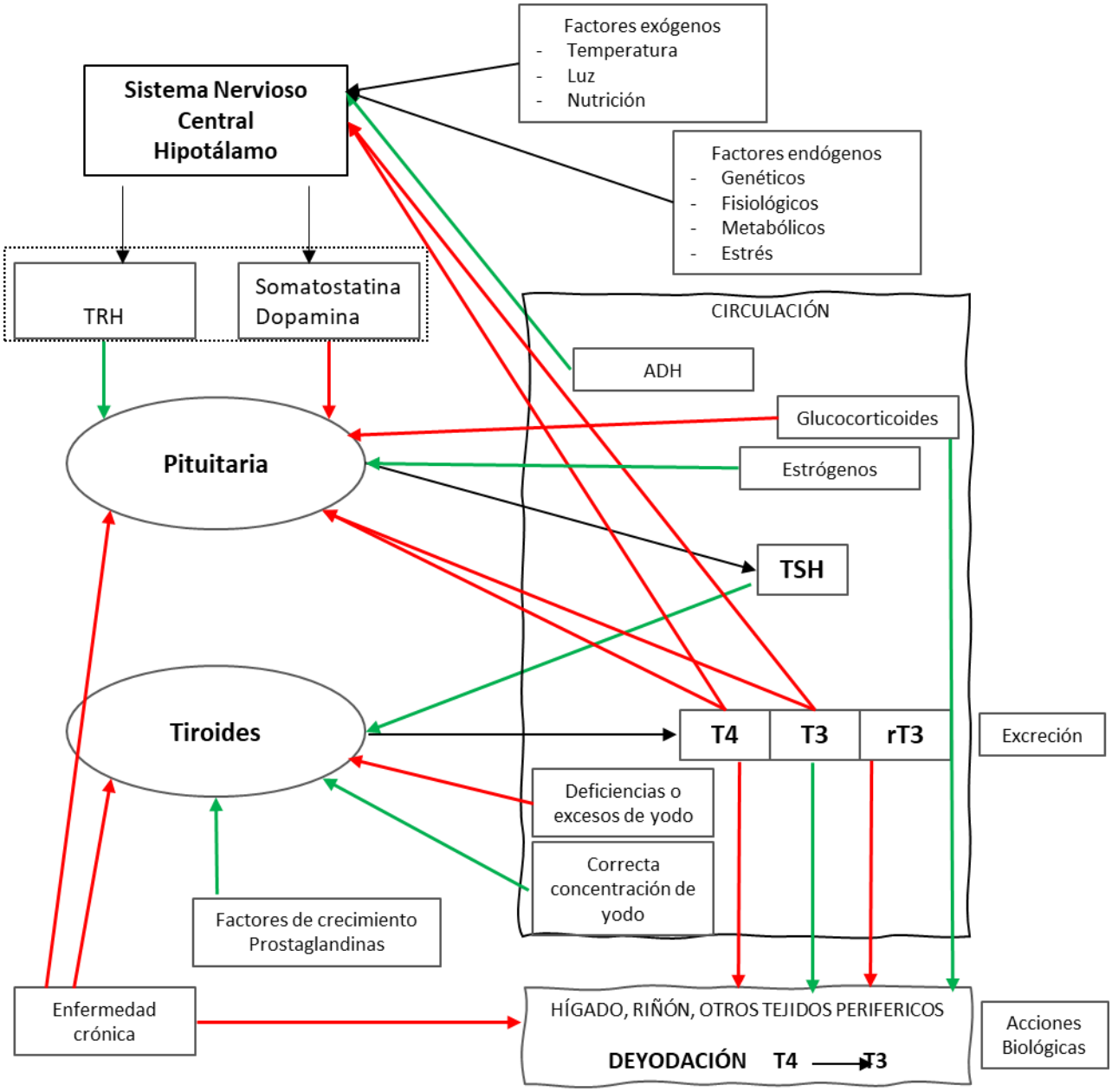


Figura 2 - Representación esquemática de la regulación de la glándula tiroidea y actividad de las hormonas tiroideas. Flechas rojas indican inhibición, flechas verdes marcan estimulación (adaptado de Todini, 2007).

2.3.2. Factores que afectan la concentración de las hormonas tiroideas

a. Sexo: independientemente de la edad, las hembras y hembras castradas presentan mayores concentraciones de T4 que los machos y machos castrados (Rijnberk, 1996), aunque en recién nacidos no existen estas diferencias (Todini et al., 1992).
b. Edad: los valores de T4 van disminuyendo con la edad, siendo los animales recién nacidos los que presentan las concentraciones más altas (Rijnberk, 1996).

c. Raza: existen diferencias de T3 y T4 al nacer, relacionados con adaptaciones raciales a condiciones de crianza y termorregulación (Doubek et al., 2003; Dwyer y Lawrence, 2005; Dwyer y Morgan, 2006).
d. Enfermedades: las concentraciones basales de T3 y T4 disminuyen en varias enfermedades sistémicas crónicas o agudas (enfermedades renales, hepáticas e infecciosas) (Panciera, 1998).
e. Balance energético: frente a una situación de balance energético negativo, un mecanismo de protección que tiene el organismo es la disminución de las hormonas tiroideas (Vanjonack y Johnson, 1975).
f. Yodo: animales pastoreando forrajes con bajo yodo disponible presentan una disminución en la concentración de T4 (Rijnberk, 1996; Contreras et al., 2002).
g. Selenio: forrajes con deficiencia de selenio provocan una disminución en la concentración de T3 (Contreras et al., 2002).
h. Estado fisiológico: la concentración de T3 y T4 aumenta en las primeras semanas de gestación para comenzar a disminuir paulatinamente a medida que avanza (Steinhauser et al., 2021), además, al comienzo de la lactancia y cuanto mayor es la producción láctea, menor es la concentración de T4 (Vanjonack y Johnson, 1975; Akasha et al., 1987).
i. Estrés: del mismo modo en que ocurre con el balance energético negativo, un mecanismo de protección del organismo frente a situaciones de estrés prolongado es disminuir la concentración basal de las hormonas tiroideas (Rijnberk, 1996).
j. Fármacos: fármacos como los glucocorticoides, las sulfas, la furosemida, la fenilbutazona, el propiltiouracilo y el metimasol, disminuyen la concentración de T3 y T4 en los animales (Kaneko et al., 1997; Panciera, 1998).

2.3.3. Funciones de las hormonas tiroideas

2.3.3.1. **Hormonas tiroideas y metabolismo**

Las hormonas tiroideas aumentan la producción de energía y el consumo de oxígeno en la mayoría de los tejidos (García Sacristán et al., 1995; Taylor et al., 2013). Se considera crucial una correcta función de estas para sostener el desempeño productivo de los animales (crecimiento, producción de leche, producción de fibras). El nivel de hormonas circulantes puede tomarse como un indicador del estatus metabólico y nutricional de los animales (Todini et al., 2007). La disminución en los niveles de las hormonas tiroideas se asocia con signos de apatía, hipotermia e intolerancia al frio, bradicardia y alteraciones cutáneas (Tsibulnikov et al., 2020; Sampaio et al., 2021). Las hormonas tiroideas desempeñan un papel fundamental en los mecanismos que permiten a los animales adaptar su metabolismo a diferentes condiciones ambientales, cambios en los requerimientos y disponibilidad de nutrientes, así como también en la formación de los folículos de la piel y crecimiento de las fibras de lana (Matamoros et al., 2003; Morales y Rodríguez, 2005; Todini, 2007) ya que activan la transcripción nuclear de muchos genes en prácticamente

todas las células, influyendo en la actividad funcional de todo el organismo (Bassett et al., 2003). Las acciones nucleares de la T3 son sensibles a los inhibidores de la transcripción y la traducción y tienen una latencia de horas a días (Yen, 2001).

Se ha reportado la existencia de variaciones estacionales en los niveles hormonales y actividad de la glándula tiroidea, los cuales son particularmente importantes en animales en pastoreo donde las principales funciones fisiológicas son estacionales (consumo, reproducción, producción de lana) (Todini, 2007). En los ovinos, las hormonas tiroideas juegan un rol importante en la expresión de la ciclicidad estacional (Nicholls et al., 1988). Se ha comprobado que sólo se necesita un nivel mínimo de secreción de T4 para permitir que se produzca la transición al anestro estacional en las ovejas (Maurenbrecher y Barrell, 2003). En un ensayo realizado con ovejas tiroidectomizadas se constata que, si bien comienzan con la estación reproductiva al mismo tiempo que ovejas intactas, las primeras continúan ciclando mientras que las segundas entran en anestro estacional (Maurenbrecher y Barrell, 2003).

Los niveles de hormonas tiroideas varían, además, dependiendo del estado reproductivo. Se reporta que, durante la preñez, tanto la actividad de la glándula tiroides como los niveles de hormonas circulantes aumentan en todas las especies de mamíferos (Todini, 2007). Sin embargo, Colodel et al. (2010) trabajando con ovejas criollas en Brasil, observan que las concentraciones de T3 y T4 son menores en el primer, segundo y tercer tercio de gestación, al compararlas con ovejas no gestantes, pero al parto, las concentraciones son similares. En cabras, durante la segunda mitad de la preñez, estos niveles van disminuyendo progresivamente, posiblemente debido al balance energético negativo (Todini et al., 2007). Estos resultados son muy similares a los observados en ovejas, donde la concentración de T4 plasmático es elevada durante la preñez temprana y disminuye gradualmente alcanzando valores más bajos durante la preñez tardía y posparto (Yildiz et al., 2005; Novoselec et al., 2009; Colodel et al., 2010). En este sentido, Bekeová et al. (1991) reportan que las concentraciones de HT disminuyen desde las 36 horas hasta los 21 días posparto, para luego aumentar de manera constante hasta el día 51. Este incremento en los niveles de T4 durante la lactancia tardía parece estar relacionado con la disminución en la producción de leche (Bass, 1989). Asimismo, se verificó que, al igual que en cabras, las concentraciones de T3 y T4 en ovejas gestando mellizos es significativamente más baja que en aquellas que gestan un solo cordero (Yildiz et al., 2005), lo que sugiere una mayor demanda fisiológica y un posible compromiso del metabolismo endocrino materno ante gestaciones múltiples.

2.3.3.2. **Hormonas tiroideas, gestación y desarrollo fetal**

Desde la mitad de la gestación en fetos ovinos, la glándula tiroides secreta T4 y T3 bajo el control del eje hipotálamo-hipofisario, siendo este eje completamente funcional alrededor del momento del nacimiento (Forhead y Fowden, 2014). Se ha visto que, en fetos ovinos, durante el último tercio de gestación, las concentraciones séricas de T4 son ligeramente más altas o comparables con las de ovejas adultas,

mientras que la T3 sérica fetal es mucho más baja, aumentando progresivamente después del nacimiento (Chopra et al., 1975; Klein et al., 1978). Estas diferencias en las concentraciones de hormonas séricas se relacionan con diferencias en la actividad desyodasa periférica, ya que el contenido tiroideo relativo de T4 y T3 es similar en fetos y adultos (Chopra et al., 1975). Los niveles bajos de T3 fetal también se mantienen mediante sulfatación y deyodación (Wu et al., 2006b). En el feto, los niveles bajos de T3 permiten que prevalezcan los procesos anabólicos, a pesar de la alta tasa de secreción de T4 fetal (Dussault et al., 1971). El aumento de cortisol preparto aumenta la D1 del tejido adiposo hepático, renal y perirrenal, y a su vez, reduce las actividades de la D3 renal y placentaria (Forhead et al., 2006). La mayor disponibilidad de T3 activa es importante para las últimas fases de la diferenciación tisular. El desarrollo funcional del tejido adiposo pardo permite optimizar la termogénesis sin temblores, permitiendo así una adecuada termorregulación en el recién nacido (Schermer et al., 1996).

En algunas especies, las hormonas tiroideas maternas pueden contribuir al control del crecimiento y desarrollo embrionario temprano, antes del inicio de la actividad de la hormona tiroidea fetal (Obregon et al., 2007), mediante un transporte activo de la misma a través de la placenta (Visser, 2016). En todas las especies de mamíferos, la placenta transporta activamente yoduro desde la circulación materna a la fetal para que esté disponible para la síntesis de las HT (Forhead y Fowden, 2014), este transporte de yodo disminuiría el disponible para la madre, siendo el posible causante de la disminución de los niveles de T3 materna a medida que avanza la gestación (Colodel et al., 2010). Antes de que la glándula tiroides fetal sea funcional, las concentraciones de T4 medidas en el líquido amniótico, los tejidos y la circulación del feto, derivan de la madre por transferencia transplacentaria (Contempré et al., 1993). Una vez que el feto puede producir sus propias hormonas tiroideas, la T4 materna solo hace una modesta contribución a la concentración total en el feto (Forhead y Fowden, 2014).

Las hormonas tiroideas tienen un papel esencial en el desarrollo fetal. Estimulan el crecimiento intrauterino durante la segunda mitad de la gestación a través de acciones anabólicas sobre el metabolismo fetal y efectos sobre los factores reguladores del crecimiento y los sistemas endocrinos (Forhead y Fowden, 2014). Además, tienen acciones en el desencadenamiento de eventos de desarrollo específicos, como la diferenciación de los folículos de lana (Forhead y Fowden, 2014). Varios de los cambios madurativos preparto inducidos por las hormonas tiroideas aumentan la funcionalidad del sistema nervioso simpático, mejorando de esta manera la respuesta del neonato al estrés del parto y ayudando a su adaptación al nuevo entorno extrauterino (Forhead y Fowden, 2014). De hecho, los efectos de un estado alterado de la hormona tiroidea durante el desarrollo intrauterino pueden tener consecuencias de por vida a través de cambios permanentes en la estructura y función de los tejidos (Forhead y Fowden, 2014).

La placenta de la oveja está expuesta y es potencialmente modificada en respuesta a las hormonas tiroideas proporcionadas por la madre durante la gestación (Hopkins y Thorburn, 1971; Dussault et al., 1972), y a pesar de que no está claro como estas

hormonas maternas cruzan la placenta ovina, se acepta que las respuestas maternas en las hormonas tiroideas son reflejadas en el feto (Clarke et al., 1998). La transferencia placentaria de hormonas tiroideas maternas puede llegar a ser particularmente importante en condiciones de hipotiroidismo fetal, cuando el pronunciado gradiente de HT de la madre al feto puede ayudar a la adquisición fetal transplacentariamente de las mismas (Forhead y Fowden, 2014). Sin embargo, la placenta epiteliocorial de la oveja parece ser impermeable a las hormonas tiroideas maternas, habiendo una transferencia materno-fetal insignificante en la segunda mitad de la gestación (Piosik et al., 1997), incluso durante el hipotiroidismo fetal (Hopkins y Thorburn, 1972). La eficacia de la placenta ovina como barrera a las HT significa que el feto ovino depende del desarrollo de su propio eje tiroideo en el útero (Forhead y Fowden, 2014). Sin embargo, acciones que afectan los niveles de hormonas tiroideas en las madres (como ser la esquila preparto) provocan que corderos nacidos de madres esquiladas, tengan una concentración de T3 mayor a la de corderos de madres sin esquilar, aunque sin cambios en los niveles de T4 (Clarke et al., 1997). En un estudio realizado por Revell et al. (2002), se determina que la esquila preparto aumenta el peso relativo de las glándulas tiroideas fetales en un 60-160%, lo cual podría estar relacionado con un aumento en la liberación de hormonas tiroideas en la madre pos-esquila (Morris et al., 2000). Mientras que, Bell et al. (1989) determinan que existe una asociación positiva entre las concentraciones de T3 en la circulación materna y el crecimiento de la placenta y el feto en ovejas.

2.3.3.3. **Hormonas tiroideas y temperatura**

Los animales homeotermos deben mantener su temperatura corporal estable para cumplir con sus funciones vitales de forma normal. Esta temperatura en el ovino se encuentra en torno a 39,5 °C. Para lograr este objetivo, utilizan principalmente dos mecanismos, de producción y disipación de calor (Azzarini, 1983). Si tenemos en cuenta las condiciones climáticas de nuestro país, el aspecto más importante está relacionado a la respuesta al frio, aunque el estrés por calor también puede tener efectos notorios sobre la reproducción y producción de lana (Azzarini, 1983). Una de las primeras respuestas del animal frente a condiciones de bajas temperaturas, es reducir las pérdidas de calor. Esto lo consiguen modificando su comportamiento para reducir el área de exposición y vasoconstricción periférica para reducir la diferencia de temperatura entre el ambiente y la piel (García Sacristán et al., 1995). Luego de disminuir la pérdida de calor, se producen en el animal otros mecanismos que consisten en el incremento de la producción de calor (termogénesis). La exposición al frío provoca escalofríos y la liberación de catecolaminas que inducen una termogénesis adaptativa sin escalofríos (Bassett et al., 2003), con un aumento en el consumo y el consiguiente incremento en el metabolismo (García Sacristán et al., 1995). Posteriormente se da un aumento en la secreción de adrenalina favoreciendo así la glucogenólisis hepática. También se incrementa la secreción de T4, para estimular la oxidación celular, la absorción intestinal y potenciar la acción calorífera de la adrenalina. El tejido adiposo pardo (BAT) produce calor de manera inmediata y

en grandes cantidades, al ser un tejido muy vascularizado, favorece la rápida distribución del calor producido a través del incremento en el metabolismo lipídico (García Sacristán et al., 1995). En pequeños mamíferos y humanos recién nacidos, dicha termogénesis adaptativa contribuye significativamente al mantenimiento de la temperatura corporal y está mediada por un aumento en la expresión nuclear de la proteína desacopladora (UCP1) en el BAT. Esto requiere las acciones sinérgicas de las catecolaminas y las acciones genómicas de la hormona tiroidea, las cuales en conjunto dan como resultado un aumento al triple en los niveles de proteína UCP1 mitocondrial después de 4 a 5 días y una modulación de la respuesta lipolítica (de Jesus et al., 2001). Las catecolaminas también aumentan rápidamente la expresión de la D2 en BAT, lo que provoca hipertiroidismo específico de tejido y un aumento del doble de la T3 plasmática (Bassett et al., 2003). El mecanismo de estimulación de la tiroides por estrés por frío se basa en la conducción de impulsos nerviosos desde los receptores periféricos del frío hasta el hipotálamo, donde se produce la estimulación de las neuronas noradrenérgicas centrales involucradas en la regulación de TRH-TSH y/o el eje hipotalámico-hipofisario-tiroides (Kotani et al., 1973; Szabo y Frohman, 1977). Por tanto, se puede decir que un importante regulador exógeno de la actividad de la glándula tiroides es la temperatura ambiental (Dickson, 1993), por lo que se ha encontrado una relación inversa entre la temperatura ambiente y las concentraciones sanguíneas de HT en ovejas (Valtorta et al., 1982; Webster et al., 1991; Starling et al., 2005) y cabras (Todini et al., 1992). Durante el estrés por calor, las concentraciones de T3 y T4, así como la tasa metabólica, el consumo de alimento, el crecimiento y la producción de leche disminuyen (Valtorta et al., 1982; Silanikove, 2000). Por otro lado, el estrés por frio en ovejas (Hocquette et al., 1992) y carneros (Doubek et al., 2003) principalmente inducido por la esquila (Morris et al., 2000) llevan a un aumento de los niveles de HT en sangre y cortisol (Kennedy et al., 1977; Sasaki y Weekes, 1984).

Los rumiantes muestran respuestas fisiológicas adaptativas cuando son expuestos al frío y a la restricción alimentaria (Morales y Rodríguez, 2005). Se ha visto que, la exposición al frio, reduce la temperatura rectal de corderos e incrementa los niveles plasmáticos de cortisol, la tasa metabólica, los niveles de insulina y T3, cuando los animales tienen una adecuada ingesta de energía (Ekpe y Christopherson, 2000). En contraposición, si bien la restricción alimenticia incrementa los niveles plasmáticos de cortisol, reduce la ganancia diaria promedio de peso, la tasa metabólica, el balance energético, la temperatura rectal y los niveles de insulina y T3 (Ekpe y Christopherson, 2000). Estas alteraciones en la respuesta endocrina pueden estar relacionadas con la provisión de sustratos para usar en la termogénesis. La combinación de nutrientes insuficientes con la exposición al frio, puede restringir la productividad de los rumiantes y los hace más susceptibles a la hipotermia (Ekpe y Christopherson, 2000).

La importancia metabólica de las hormonas tiroideas está marcada por su acción en aumentar el consumo de oxígeno de los tejidos, y como resultado, aumentan la producción de calor, afectan el metabolismo de los carbohidratos, facilitan el movimiento de la glucosa hacia la grasa y el músculo, la absorción de glucosa mediada por la insulina y afectan el metabolismo de los lípidos (Greco y

Stabenfeldt, 1997).

La temperatura en el ovino

Se han encontrado diferencias raciales en las concentraciones de T3 y T4 que se relacionan con la capacidad termorreguladora de los ovinos. Al nacer, corderos Caramora tienen niveles más altos de T3 y T4 que corderos Suffolk, dato que se correlaciona con una temperatura corporal más alta y una mejor capacidad termorreguladora (Dwyer y Morgan, 2006). En el caso de corderos Merino de 2-3 días de edad, sometidos a estrés por frio, muestran un mayor aumento de los niveles de HT en comparación con corderos Romney-Marsh (Doubek et al., 2003). Se ha visto que las razas que normalmente se crían en condiciones extensivas de regiones montañosas tienen una termorregulación mejorada que las criadas de forma intensiva en tierras bajas, relacionado en parte con las características del vellón de nacimiento o birthcoat, acompañado por concentraciones más altas de HT de las primeras con respecto a las segundas (Dwyer y Lawrence, 2005).

La temperatura de la piel de un ovino luego de esquilado es más baja que antes de la esquila, lo que se explica por la remoción del vellón que resultaba un aislante, aumentando el gradiente de temperatura entre el animal y el ambiente (García Pintos y Garrido, 1987). Estudios realizados con ovejas esquiladas y sin esquilar, expuestas a condiciones ambientales extremas, demuestran la importancia del vellón para el mantenimiento de la homeotermia (MacFarlane, 1968; Whittow, 1971). Al bajar la temperatura del aire se llega al punto donde, la producción metabólica de calor resulta inadecuada para mantener la temperatura normal del cuerpo (Saravia y Cruz, 2003). Sin embargo, Pehlivan et al. (2020) comparando ovejas Akkaraman vacías en Turquía, observan que, si bien la temperatura rectal de las ovejas no varió luego de la esquila, la concentración de T4 fue significativamente mayor una hora pos-esquila, manteniéndose por arriba de los valores basales incluso a los 30 días.

Todos los animales tienen una zona termoneutral de temperatura ambiente, lo cual implica que el animal no necesita realizar grandes esfuerzos a través de los mecanismos termorreguladores para mantener la temperatura corporal (García Sacristán et al., 1995). Esta zona termoneutral posee un límite inferior (Temperatura Crítica Inferior o TCI) y un límite superior (Temperatura Crítica Superior o TCS) (García Sacristán et al., 1995). La TCI, es la temperatura a partir de la cual los animales aumentan su tasa metabólica para protegerse del frío, es decir, se produce un aumento en el consumo debido a la energía extra que el animal necesita, lo cual ocasiona una reducción de la actividad productiva. En contraposición, la TCS es aquella a partir de la cual el animal comienza un incremento en las pérdidas de calor para evitar la sobrecarga calórica (sudoración, jadeo, vasodilatación) (García Sacristán et al., 1995). El valor de la TCI no es único y absoluto, sino que depende de una serie de factores que lo modifican, entre ellos se encuentran el nivel nutricional, el grado de aislación (largo de lana), el viento y la lluvia (Azzarini, 1983). En general, los ovinos tienen una TCI mucho más baja que especies que se adaptan a la producción bajo confinamiento, siendo para una oveja esquilada (en mantenimiento y con 1 cm de crecimiento de lana) de aproximadamente +28 °C. Esta TCI,

relativamente alta, se debe a la ausencia de la aislación térmica que proporciona la lana. Esta misma oveja con 10 cm de lana tendría una TCI mucho más baja, de -3 °C (es más tolerante al frío) (Blaxter, 1967). La pérdida de calor en un ovino se ha estimado por diferentes autores, quienes han utilizado para su determinación diferentes ecuaciones matemáticas que incluyen mediciones de temperatura corporal, y parámetros meteorológicos como temperatura ambiental, precipitaciones y velocidad del viento. Estas ecuaciones incluso difieren de acuerdo con el largo de mecha del vellón (Ames y Insley, 1975; Mount y Brown, 1983). Si se consideran dos grados de aislación (2 y 8 cm de largo de lana), diferentes condiciones de viento y de alimentación, la TCI puede modificarse de 30º C para una oveja en mantenimiento, con 2 cm de lana y una velocidad del viento de 32 km/h; hasta -30º C, cuando ésta se encuentra ganando 2 kg por semana, con 8 cm de largo de mecha y viento de 10 km/h (Blaxter et al., 1967).

2.3.3.4. **Hormonas tiroideas y producción de lana en los ovinos**

A nivel de la piel, la disponibilidad de las hormonas tiroideas puede depender no solo de los niveles de hormona circulantes sino también de la síntesis local de T3 (Todini, 2007). Se describe actividad de D2 y D3, pero no de tipo D1 en muestras de piel de cabras de cachemire (Villar et al., 1998; Villar et al., 2000), mostrando una marcada variabilidad individual entre animales y cambios estacionales (Todini, 2007). La enzima D2 es mayor durante el fotoperiodo invernal de días cortos y menor durante los periodos de días largos, mientras que el tipo D3 muestra un comportamiento opuesto (Todini, 2007).

Las hormonas tiroideas pueden tener efectos indirectos en la función del folículo de lana (Hynd, 1994). Se describe que juegan un papel importante en la capacidad del folículo para producir fibra, a través de la promoción de la madurez folicular y las tasas de atrofia de los folículos secundarios (ambos en el período perinatal) o el cierre completo de los folículos adultos (McDowall et al., 2011). Se comprobó que la tiroidectomía deprime el crecimiento de la lana (Ferguson et al., 1965) y la administración de tiroxina tiene efectos positivos en la misma (Hart, 1957). Además, las hormonas tiroideas influyen no sólo en la maduración de los folículos (Ferguson et al., 1956; Hopkins y Thorburn, 1972) sino también en la tasa de producción de fibra en animales adultos (Hart, 1957; Labban, 1957; Ferguson et al., 1965). Se observa que los momentos de crecimiento rápido o creciente de la lana coinciden con picos en la concentración de hormona tiroidea (Lincoln et al., 1980). En un ensayo donde se realizó tiroidectomía a animales adultos, se redujo el crecimiento de la lana en aproximadamente 60%, en gran parte por la disminución del crecimiento de la longitud de la fibra (Ferguson et al., 1965). Asimismo, la administración de T4 a ovejas con función tiroidea normal eleva el crecimiento de la lana como consecuencia del aumento de la longitud de las fibras, sin afectar el diámetro (Hart, 1957). Estos resultados coinciden con los encontrados por Hynd (1994), quien establece que, ovejas tiroidectomizadas, tienen una reducción en la producción de lana, llegando a un 42% de la producción normal, mientras que, otras con hipertiroidismo provocado,

obtienen un 138% de crecimiento de lana, comparado con el grupo control. Además, la cirugía de tiroidectomía realizada en ovejas Merino adultas resulta en el cierre inducido de una gran cantidad de folículos de lana (Hynd, 1994). Por otra parte, en un estudio realizado con cabras de Angora y diferentes niveles de hormonas tiroideas (hipertiroidismo, hipotiroidismo y eutiroidismo) encuentran que el crecimiento de la fibra de mohair y la tasa de crecimiento de la longitud del mohair son mayores para las cabras hipertiroideas que para las hipotiroideas y eutiroideas. En cuando al diámetro del mohair, el mismo es menor para el hipertiroidismo que para las cabras hipotiroideas y eutiroideas (Puchala et al., 2001).

Por otro lado, la sensibilidad a la falta o exceso de hormonas tiroideas puede depender de la raza, la estación y las interacciones con otros factores reguladores (Todini, 2007). Se ha visto que T4, pero no T3 reduce el diámetro de la fibra en ovejas suplementadas con selenio (Donald et al., 1994), pero la administración de T4 no logra evitar el aumento en el diámetro de la lana luego de un mayor consumo de alimento (Lee et al., 2001).

En resumen, la información disponible sugiere que la actividad tiroidea adecuada es indispensable para mantener la funcionalidad folicular y maximizar el potencial productivo del vellón, aunque la magnitud y naturaleza de las respuestas pueden variar según la especie, raza, estado fisiológico y condiciones ambientales.

2.3.3.5. **Hormonas tiroideas y la producción de lana en el feto-cordero**

Las hormonas tiroideas desempeñan papeles importantes en el normal desarrollo y función de órganos en el feto (Smith y Sabry, 1983). Durante las etapas finales del desarrollo fetal, las hormonas tiroideas son necesarias para promover la maduración de muchos tejidos y órganos, incluido el tejido adiposo pardo, el hígado y los pulmones (Symonds, 1995). Estas hormonas también son importantes durante el desarrollo y ciclo de los folículos pilosos y de la lana (Billoni et al., 2000). En este sentido, se reporta que, en fetos de 81-96 días que fueron tiroidectomizados, si bien la iniciación de los folículos no se vio afectada, si lo hizo la maduración de estos, evidenciado por la ausencia de fibras en los folículos (Hopkins y Thorburn, 1972). Es decir que, si bien están presentes folículos primarios y secundarios, se reduce la proporción que contiene fibras. Por el contrario, la administración de T4 a fetos de oveja en el día 90 de gestación acelera el desarrollo de los folículos primarios de lana y glándulas sebáceas (Hopkins y Thorburn, 1972). Asimismo, en corderos que se sometieron a tiroidectomía al nacer, se ve que el desarrollo posnatal de los folículos también es afectado, ya que se altera la maduración de estos (Ferguson et al., 1956). Por el contrario, la administración de hormonas tiroideas exógenas restaura la madurez de los folículos secundarios en estos corderos (Ferguson et al., 1956).

Experimentos de manipulación de los niveles de T3 y T4 en ovejas gestantes producen diferentes efectos en los fetos. McDowall et al. (2011) trabajando con un grupo de ovejas al que se le administró T4 exógeno y otro al que se le aplicó un inhibidor de tiroides en el momento del desarrollo de los folículos primarios en los fetos, no consiguen modificar el peso al nacer de los corderos, ni el vellón de

nacimiento (registrado a las 12 hs de nacidos). A estos corderos, a la semana de vida se les realizó biopsias de piel, donde se observa que, la densidad de folículos primarios, secundarios y total es significativamente menor en los corderos expuestos a T4 exógena en el útero, en comparación con los grupos control. La relación S/P no se ve alterada, sin embargo, si hay diferencias significativas en las relaciones S/P maduros vs inmaduros. Además, los corderos nacidos de madres con inhibidor de tiroides, tienen un aumento en la relación de folículos inmaduros, con respecto a aquellos nacidos de madres suplementadas con T4 exógeno. Asimismo, el T4 exógeno aumenta la densidad de glándulas sebáceas, principalmente aquellas asociadas a folículos secundarios (McDowall et al., 2011).

Revell et al. (2002) proponen que el aumento en los niveles de hormonas tiroideas debido al estrés por frío podría causar un aumento de la densidad de los folículos secundarios. En cerdos, se demostró que niveles elevados de T4 fetal, aumentan el número de folículos (Hausman, 1992) y además el hipertiroidismo en cabras Mohair de 5 meses de edad se asocia con un menor diámetro de fibra (Puchala et al., 2001). En cuanto a otras características de importancia productiva, McDowall et al. (2011) no encuentran diferencias significativas entre los tratamientos en el peso del vellón sucio, el rendimiento al lavado del vellón, diámetro de fibra y porcentaje de fibras mayores a 30 micras, aunque esta última característica tiene una tendencia a ser mayor en animales a los que se les provoco un hipertiroidismo. Al revisar estos mismos animales al año, se observa que los borregos expuestos a T4 exógena en el útero muestran densidades totales de folículos de lana más altas en comparación con animales con hipotiroidismo provocado, y esto se atribuye en gran medida al aumento de las densidades de folículos secundarios totales y maduros (McDowall et al., 2011). Por lo tanto, es posible que las elevaciones de los niveles de hormonas tiroideas maternas en la mitad de la gestación puedan resultar en cambios en las características de las fibras de lana en la progenie (Kenyon et al., 2004b).

2.3.4. La esquila y las hormonas tiroideas

En los últimos años, se ha buscado conocer cuáles son los mecanismos por los que, la práctica de la esquila preparto de la hembra tiene influencia en el crecimiento y desarrollo de tejidos asociados con el útero gestante, generando efectos sobre la producción de la progenie (Revell et al., 2002). La esquila preparto se asocia con cambios en las concentraciones maternas de metabolitos, como la glucosa, el glicerol y los ácidos grasos no esterificados (Thompson et al., 1982; Clarke et al., 1997; Sherlock et al., 2003); así como hormonas, tales como los corticoesteroides (Thompson et al., 1982; Pierzchala et al., 1983; Sherlock et al., 2003), la insulina (Symonds et al., 1986) y las hormonas tiroideas (Clarke et al., 1997; Morris et al., 2000) provocando en las ovejas una respuesta alta y prolongada en los niveles de T3 y T4 (Symonds et al., 1989; Morris et al., 2000; Sherlock et al., 2003). Además, la exposición prolongada al frío en sí se conoce como la causante de la elevación de las concentraciones de T3 y T4 (Westra y Christopherson, 1976; Drews y Slebodzinski, 1985). El mecanismo de la estimulación tiroidea por estrés por frío debido a la esquila

en invierno o una exposición repentina de las ovejas a una temperatura ambiental más baja parece ser el mismo (Kotani et al., 1973). En un ensayo realizado por Morris et al. (2000) con ovejas cruza Romney Marsh en 3 momentos diferentes de esquila preparto, se observa un aumento en las concentraciones plasmáticas de T3 durante al menos 20 días después de la esquila, tanto en ovejas de gestación única como en mellizos. A su vez, Sherlock et al. (2003) informan aumentos tanto en T3 como en T4 hasta 14 días después de esquilar ovejas a mitad de la gestación. Por su parte, Drews y Slebodzinski (1985) ven un rápido aumento en los niveles de T3, con el pico cuatro horas después de la esquila. Este pico disminuye a las 24 horas, pero su concentración permanece significativamente elevada en comparación con la concentración previa a la esquila. Sin embargo, para el caso de la T4, los niveles aumentan bruscamente durante las primeras 4 horas después de la esquila, pero a diferencia de T3, el pico se observa después de 24 horas. La disminución de T4 es menos pronunciada y para el cuarto día, la concentración todavía se mantiene elevada. Contrariamente, Capurro y Cardozo (2010) no encuentran diferencias en las concentraciones de T3 y T4 medidas diariamente en ovejas con y sin esquila preparto, pero atribuyen esto al mal estado general de las ovejas.

Estos antecedentes evidencian que la esquila preparto puede inducir una respuesta endocrina significativa, particularmente en el eje tiroideo, aunque su magnitud y duración parecen estar condicionada por factores como el momento de la esquila, las condiciones ambientales y el estado fisiológico de los animales.

2.4. LA FIBRA DE LANA

La piel en los mamíferos representa una barrera natural entre el organismo y el medio externo, está formada por dos capas superpuestas: la externa, de origen ectodérmico, denominado epidermis, y la interna, más gruesa, formada por tejido conjuntivo, denominado dermis, con su génesis en el mesodermo (Moore et al., 2016). La dermis, a su vez, está formada por dos capas; la papilar, donde se encuentran los folículos pilosos, las glándulas sudoríparas y sebáceas (Waites y Voglmayr, 1962) y el músculo piloerector, y, por otro lado, la capa reticular, formada por haces de fibras de colágeno (Costa et al., 2006).

Las fibras de lana crecen a partir de estructuras llamadas folículos, presentes en la piel (Hynd et al., 1996; Dellman, 1998; De Gea, 2007; Kazmi et al., 2018). Los folículos, son un apéndice epidérmico que penetra profundamente en la dermis subyacente (Hynd et al., 1996; Dellman, 1998), formándose luego de que las células epidérmicas reciben ciertos estímulos de los fibroblastos que se encuentran debajo (Hynd et al., 1996). Histológicamente, los folículos se clasifican en: primarios y secundarios (Kazmi et al., 2018). El folículo primario se dispone en grupos de a tres (grupo trío) (Barriola, 1966), es más grande que el secundario, por lo que tiende a producir fibras más largas y gruesas. Por otra parte, el folículo secundario es más pequeño, se encuentra en mayor número y posee además diferencias en las estructuras a las que se asocia (Elvira, 2009) (Figura 3).

El desarrollo de los folículos primarios y secundarios comienza en distintos momentos del período prenatal (Carter y Hardy, 1947; Hardy y Lyne, 1956) y está bien establecido que no se inician nuevos folículos después del nacimiento (Carter, 1943; Carter y Hardy, 1947; Schinckel, 1953; Fraser, 1954; Hardy y Lyne, 1956). La organización de los folículos en la piel de los ovinos consiste en un grupo básico de tres folículos primarios y un número variable de folículos secundarios (Costa et al., 2006). Según Carter (1955) la relación numérica final (postnatal) entre los folículos primarios y secundarios depende, principalmente de factores hereditarios, pero está sujeto a cierto grado de modificación por influencia del medio ambiente durante el periodo de crecimiento del feto ovino.

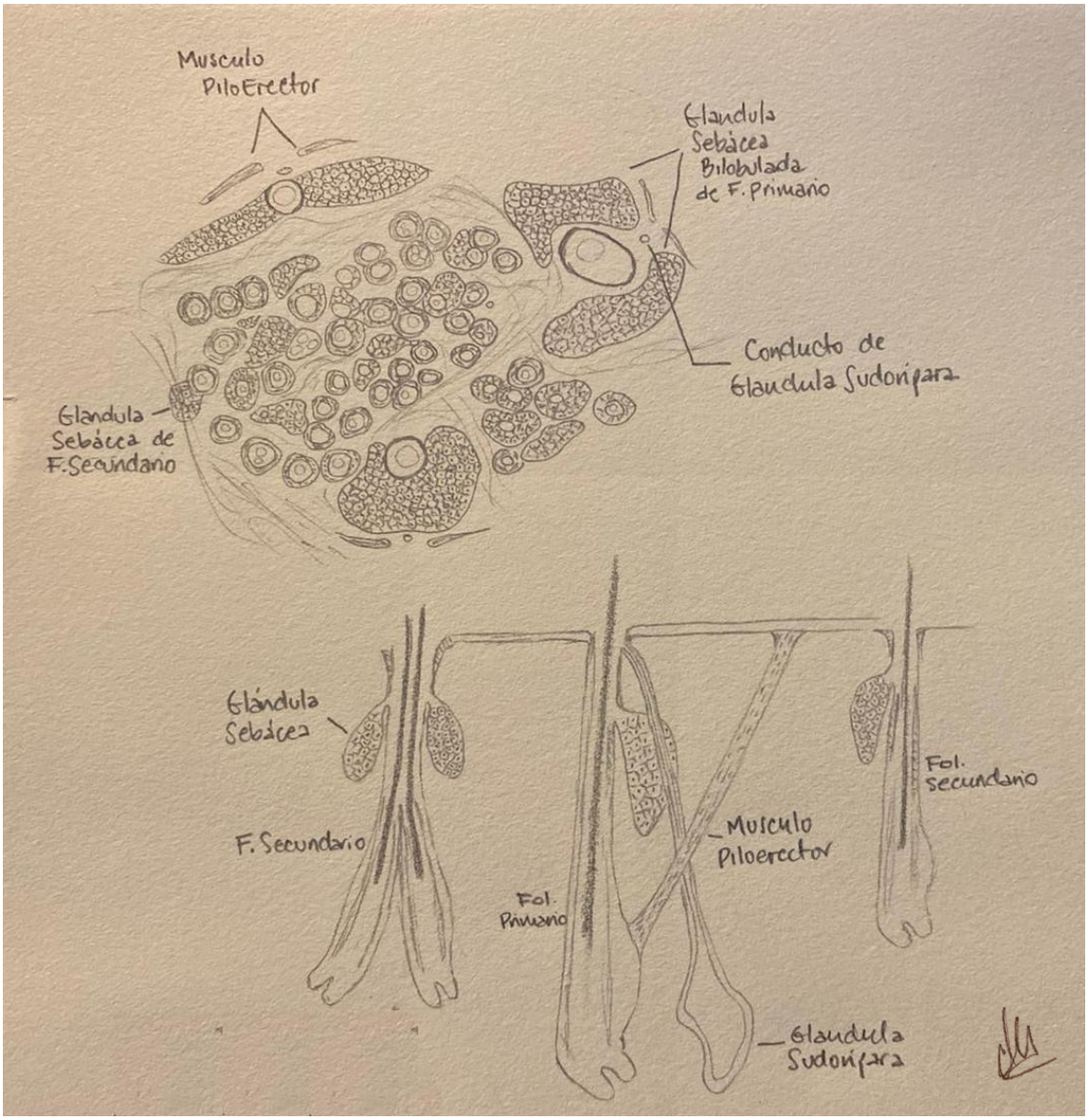


Figura 3 - Imagen superior: Corte transversal esquemático de una imagen microscópica de biopsia de piel Merino a nivel de las glándulas sebáceas, mostrando la triada de folículos primarios y agrupaciones de folículos secundarios. Imagen inferior: sección longitudinal esquemática a través de los folículos y estructuras accesorias (realizado por Dra Andrea Martin, modificado de Hardy y Lyne, 1956).

2.4.1. Folículos primarios (FP)

Los primeros folículos que se inician en el feto son llamados folículos primarios. Estos son visibles a partir de los 40 días de gestación y comienzan a producir fibra a los 90 días de gestación (Carter, 1939; Hardy y Lyne, 1956). La posición y el tamaño de los folículos primarios se establece ya en el día 60 en el feto, esto determina luego la posición y tamaño de los folículos secundarios (Hynd et al., 1996). La cantidad de los folículos primarios difiere poco entre los animales y no cambia significativamente después de los 90 días de gestación (Hocking-Edwards, 1999). Cuando los folículos primarios están completamente diferenciados se presentan asociados con estructuras accesorias como las glándulas sudoríparas, las sebáceas y el musculo piloerector (Costa et al., 2006). El desarrollo de los folículos se da siguiendo una serie de etapas (Hardy y Lyne, 1956; Ryder y Stephenson, 1968) que se muestran en la Figura 4:

- **Etapa F1** – También llamada etapa de "Tapón folicular", es la primera etapa en la formación de un folículo, donde la multiplicación celular en un punto de la epidermis forma un tapón de células, que se invagina hacia la dermis. Al mismo tiempo, hay una aglomeración de células dérmicas debajo del tapón epidérmico. Hasta este momento aún no existe una irrigación sanguínea especial para el folículo, pero comienza a aparecer una formación con estructura de malla a partir de los capilares sanguíneos.
- **Etapa F2** – Se conoce como la fase de pre-papila. La base del tapón folicular se aplana, el rudimento de la glándula sudorípara aparece como una yema sólida a un lado del folículo (etapa F2a). Posteriormente se forma la yema de la glándula sebácea bilobulada debajo del rudimento de la glándula sudorípara, y se pueden reconocer las células sebáceas diferenciadas (etapa F2b).
- **Etapa F3** – Se denomina fase papila, donde la base del tapón folicular se tornea en una estructura con forma de cúpula llamada papila. Esta etapa se puede subdividir en la etapa F3a, cuando la longitud de la papila es menor que su diámetro y en la etapa F3b donde su longitud es igual o algo mayor que el diámetro. A veces, el rudimento de la glándula sudorípara se muestra dilatado hacia distal y se pueden encontrar los primeros rastros del músculo piloerector. En este momento del desarrollo (aproximadamente al día 90 de vida fetal), el folículo alcanzó el nivel de los capilares, y estos, en ocasiones lo rodean. A nivel de la epidermis se comienza a formar el canal piloso a partir de la queratinización celular (endurecimiento y muerte) y de la aparición de mayores espacios intercelulares.
- **Etapa F4** – Esta etapa, llamada cono de la fibra, es más difícil de distinguir en el Merino que en otros mamíferos porque la capa de Henle aún no es refringente. La longitud de la papila dérmica es igual o mayor a su diámetro. La parte más profunda de la glándula sudorípara puede presentar una luz pequeña. El músculo piloerector está presente como dos hebras extendidas debajo de la epidermis a los lados del folículo a nivel profundo. El canal capilar se ha desarrollado aún más.

- **Etapa F5** – En esta etapa, identificada como cono de la fibra adelantada, el cono piloso ahora es refringente y alcanza el nivel de la base de la glándula sebácea bilobulada, que está bien desarrollada. La glándula sudorípara a veces tiene una luz pequeña. Con frecuencia existe un espacio para el conducto piloso tanto en la epidermis como en el cuello del folículo.
- **Etapa F6** – En la etapa de formación de la fibra, la punta de la fibra de lana endurecida, queratinizada se encuentra al nivel o por encima del nivel en el que se abre la glándula sebácea. La glándula sudorípara comienza a ensancharse por debajo del nivel donde pasa entre las dos tiras del músculo piloerector. Se completa la formación del canal capilar. La multiplicación de las células de la epidermis que rodean la papila empuja la fibra hacia arriba por la presión ejercida en el bulbo. Al día 100 de vida fetal, la papila aún no contiene vasos sanguíneos, sin embargo, si existe una red de capilares sanguíneos rodeando el folículo.
- **Etapa F7** – La fase denominada fibra en la epidermis, está caracterizada por la punta de la fibra de lana que ha emergido a través de las capas internas de la vaina y ahora se encuentra al nivel epidérmico en el canal piloso. La parte superior del canal suele estar curvada, formando un ángulo obtuso con el eje del folículo y queda casi paralela a la superficie de la piel. Se considera que la grasa de la lana ingresa al canal para facilitar el pasaje de la fibra en esta etapa.
- **Etapa F8** – O fase de emergencia de la fibra, donde debido a la creciente presión ejercida sobre la epidermis, esta se rompe y emerge la punta de la fibra por la superficie de la piel.

Los folículos se organizan en forma de grupos, conformados por 3 folículos primarios llamados “tríos” con un número variable de folículos secundarios asociados a este (Pérez Álvarez et al., 1992). El comienzo del “trio” se da por 1 folículo primario que se inicia aislado del resto, denominado “folículo central”, asociado a él, se iniciará una glándula sudorípara (etapa pre-trío). La iniciación de los folículos centrales comienza en la cara y nuca del feto, posteriormente aparecen en el cuello, extremidades y flanco, por último, entre los días 54-63 de gestación aparecen en el resto del cuerpo (Ryder y Stephenson, 1968). Luego, se desarrollan los dos folículos primarios restantes, llamados “folículos laterales” a los 75 días de vida fetal (etapa trío) (Pérez Álvarez et al., 1992). La etapa trio, dura 15 días, hasta este momento solo hay presencia de folículos primarios. Posteriormente, se inicia la etapa pos-trío, con la iniciación de los folículos secundarios relacionados al “trio” (Pérez Álvarez et al., 1992). Esta etapa comienza a los 90 días de gestación, siendo el período más largo, ya que se extiende hasta el nacimiento (Ryder y Stephenson, 1968), culminando con el establecimiento del vellón de nacimiento del cordero. En relación con la densidad de los folículos (maduros e inmaduros) se observa un aumento entre los días 76 y 83 de gestación, alcanzándose el pico de densidad aproximadamente a los 83 días (Hocking-Edwards et al., 1996). Posteriormente se ve una disminución significativa en la densidad de estos hasta el día 126 de gestación, después del cual no hay cambios

hasta el día 143 de preñez (Hocking-Edwards et al., 1996). Hocking-Edwards et al. (1996) al comparar corderos Merino con corderos de otras razas (Romney, Merino x Romney y Drysdale) antes del nacimiento, describen que los corderos Merino tienen significativamente más folículos primarios por unidad de área de piel. Después del nacimiento, cada genotipo muestra una disminución similar en la densidad de folículos primarios a lo largo del tiempo. Estableciendo que esta densidad disminuye exponencialmente desde los 114 días de gestación hasta el destete (Hocking-Edwards, 1999).

La maduración de la población de folículos primarios se produce rápidamente y se completa dentro de los 14 días posteriores a la primera observación de una fibra en un folículo primario (día 97 de gestación) (Hocking-Edwards et al., 1996).

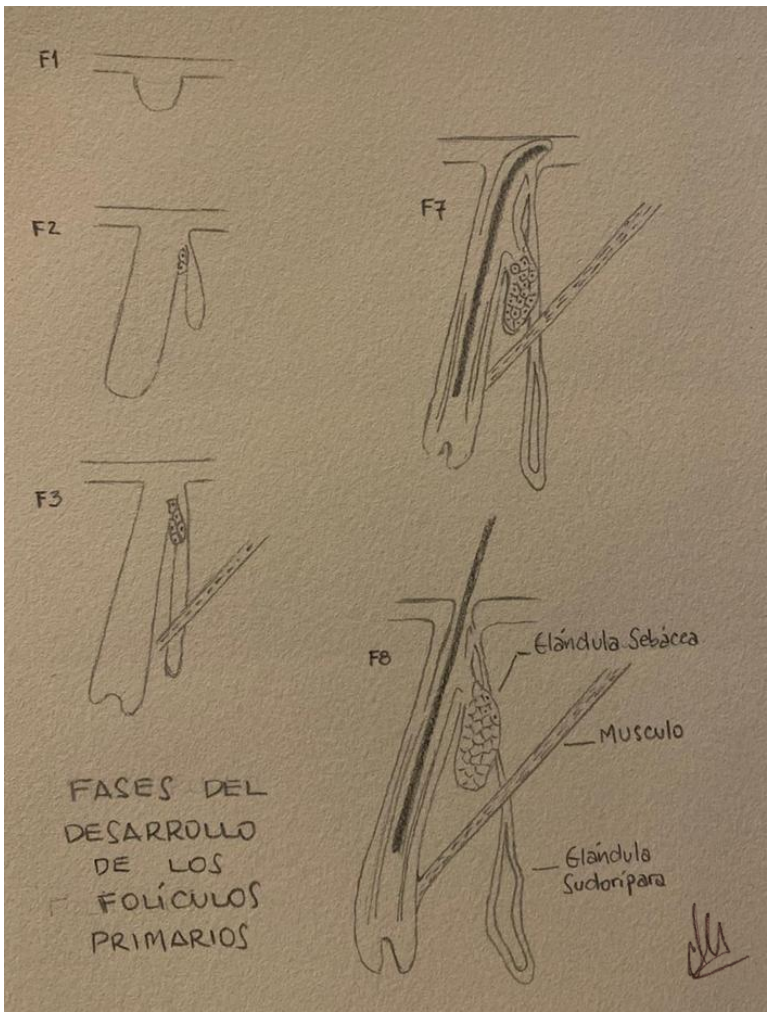


Figura 4. Diagrama resumido de etapas en el desarrollo de los folículos primarios en el feto Merino (realizado por Dra Andrea Martin, modificado de Hardy y Lyne, 1956).

2.4.2. Folículos secundarios (FS)

El proceso de desarrollo de los folículos secundarios presenta ciertas diferencias respecto al de los primarios. La más importante es que la mayoría de ellos forman nuevos folículos a partir de los folículos secundarios originales (FSO), pero,

además, no se asocian a estructuras accesorias como la glándula sudorípara y el musculo piloerector. En cambio, si pueden relacionarse a una glándula sebácea (a veces de menor tamaño que la asociada al folículo primario) o estar independiente (Costa et al., 2006). Los FSO no aparecen hasta aproximadamente los 70 días de gestación, posteriormente, algunos de estos folículos comienzan a ramificarse, formando los folículos secundarios derivados alrededor de los 100 días de preñez, esta ramificación continúa hasta el nacimiento (Schinckel, 1955a; Short, 1955a; Haydy y Lyne, 1956; Schinckel y Short, 1961; Everitt, 1967; Hocking Edwards et al., 1996; Kelly et al., 1996).

Los folículos secundarios inician su desarrollo en la última etapa de la vida fetal, aumentando en número muy lentamente, dando origen, únicamente, a fibras típicas de lana, no meduladas (Helman, 1965). Sin embargo, el desarrollo de éstos ocurre más rápido por carecer de las estructuras accesorias que acompañan a los folículos primarios (Ryder y Stephenson, 1968).

Se pueden identificar las siguientes etapas en el desarrollo de los folículos secundarios (Hardy y Lyne, 1956) (Figura 5):

- **Etapa F1** - Al comienzo de esta etapa aparece un agregado de células dérmicas debajo del tapón epidérmico, que continúa alargándose y conserva su base redondeada.
- **Etapa F2** - El folículo secundario original suele ser más alargado que los folículos primarios cuando su base comienza a aplanarse. No se forma un rudimento de glándula sudorípara en esta etapa ni en ninguna posterior. El rudimento de la glándula sebácea no suele aparecer hasta más tarde.
- **Etapa F3** - Al igual que con los folículos primarios, esta etapa se puede subdividir en F3a, cuando la longitud de la papila es menor que su diámetro y F3b, cuando su longitud es igual o mayor que su diámetro. El rudimento de la glándula sebácea, con células sebáceas diferenciadas, suele aparecer en F3a. No se forman músculos piloerectores en esta etapa ni en ninguna posterior. En F3b a veces surge un nuevo folículo secundario derivado (FSD) a partir del folículo secundario original, frecuentemente como una rama lateral por encima del nivel de la glándula sebácea. Cada FSD tiene al principio una base redondeada y se clasificaría como F1.
- **Etapa F4** - El cono piloso es similar al de los folículos primarios. Hay muchas células sebáceas diferenciadas, pero el rudimento de la glándula no sobresale mucho de la pared del folículo y rara vez es bilobulado. Las células sebáceas pueden migrar al cuello del folículo antes de la formación del canal piloso. Con frecuencia, en esta etapa, muchos FSD se han formado como ramas del FSO o del primer FSD.
- **Etapa F5** - El cono piloso es refringente y alcanza el nivel de la base de la glándula sebácea. Dentro del cono piloso se pueden reconocer la capa de Huxley y la cutícula y la corteza de la fibra en desarrollo. La formación del canal piloso epidérmico comienza, frecuentemente en la región superior del cuello del folículo, y las células sebáceas se degeneran en la parte inferior del cuello del folículo.

- **Etapa F6** - Esta etapa es similar a la de los folículos primarios, excepto que la formación del canal piloso está menos avanzada. Generalmente hay un espacio de canal en la parte inferior del cuello del folículo.
- **Etapa F7** - La punta de la fibra de lana queratinizada ha emergido a través de la vaina interna de la raíz y se encuentra en un canal piloso completo que es común al haz de folículos. La curvatura característica del canal piloso de los folículos primarios no se observa en los folículos secundarios originales.
- **Etapa F8** – Emergencia de la fibra en la superficie de la piel.

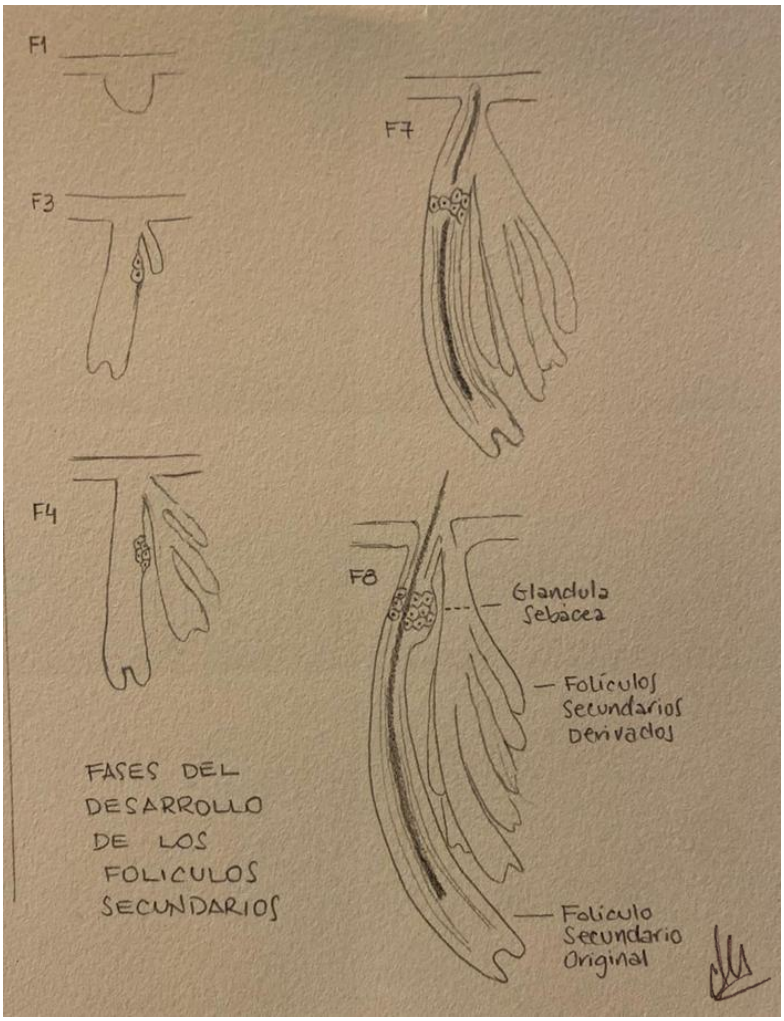


Figura 5. Diagrama resumido de las etapas en el desarrollo de los folículos secundarios originales en el feto Merino. Se muestran, además, algunas etapas del desarrollo de los folículos secundarios derivados (realizado por Dra Andrea Martin, modificado de Hardy y Lyne, 1956).

Los folículos secundarios derivados pasan por las mismas etapas de desarrollo que los originales, salvo algunas diferencias (Hardy y Lyne, 1956):

- La etapa F1 es una gemación de un folículo secundario original o un folículo secundario derivado, y no de la epidermis.
- Es posible que la glándula sebácea no se forme en la etapa F3.

- El canal piloso en el que ingresa la fibra secundaria derivada en la etapa F7 es el canal común para el haz de folículos que se formó antes de la punta de la fibra del folículo secundario original.

No todos los FSO se ramifican, particularmente los primeros en desarrollarse permanecen sin dividirse (folículos secundarios originales no ramificados). Lo más común es que los FSO se ramifiquen de forma lateral, por lo general se da al nivel de la glándula sebácea o por encima (Figura 6). Los haces más grandes suelen ser aquellos en los que el FSO ramificado está en el margen del grupo de folículos, y los FSD surgen como ramas laterales. Otros haces, en los que el FSO ramificado está más cerca del centro del grupo, tienden a tener menos folículos (Hardy y Lyne, 1956). En la raza Merino, un gran número de FSD, son iniciados por ramificación de algunos secundarios originales, formando agrupaciones de hasta 9 folículos derivados a partir de un original (Hardy y Lyne, 1956).

Si bien, al nacer, todos los FS están presentes, a diferencia de los FP que inician su producción de fibras antes del nacimiento, 36 días previo al nacimiento, sólo el 2% de los folículos secundarios están produciendo fibra y esta cifra aumenta al 27% al nacer (Hocking-Edwards, 1999). En Merino sólo entre el 16% y el 33% de los folículos secundarios producen una fibra al nacimiento (Schinckel, 1955a; Short, 1955a; Schinckel y Short, 1961; Everitt, 1967; Hocking-Edwards et al., 1996; Kelly et al., 1996). Después del mismo, se ve un rápido aumento en la tasa de maduración de los FS, de modo que el 60% produce fibra a los 13 días y el 95% lo hace dos semanas después, de modo que todos los folículos secundarios están maduros a los 41 días después del nacimiento (Hocking-Edwards, 1999). Se creía que los folículos secundarios continuaban iniciándose hasta el nacimiento en los Merinos y que todos los iniciados producían una fibra en ausencia de factores estresantes fisiológicos (Hocking-Edwards, 1999). Sin embargo, a los 126 días de gestación, Hocking-Edwards et al. (1996) informan un pico en la relación S/P en fetos Merino y cruza Merino-Romney que es significativamente mayor que el S/P a los 143 días de gestación. Esto puede deberse a una S/P inusualmente alta en los fetos a los 126 días de gestación o a alguna regresión de los folículos secundarios antes del nacimiento (Hocking-Edwards, 1999).

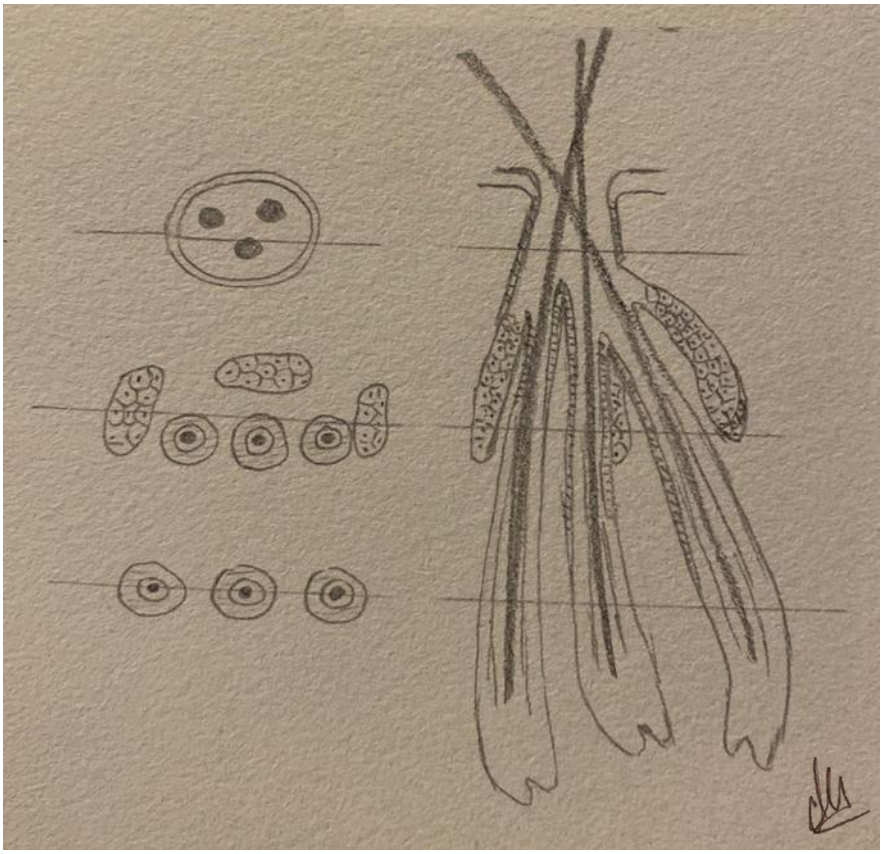


Figura 6. Cortes longitudinales y transversales esquemáticos de un haz de tres folículos secundarios completamente desarrollados en el Merino (realizado por Dra Andrea Martin, modificado de Hardy y Lyne, 1956).

2.4.3. Relación S/P

La calidad de la lana está en función del tipo y número de folículos (Kazmi et al., 2018). En general, las fibras finas crecen a partir de folículos secundarios, mientras que las fibras gruesas crecen a partir de folículos primarios. La estructura del vellón está íntimamente relacionada con el número, distribución y comportamiento de los folículos, siendo el principal determinante de la calidad de la fibra, variando entre regiones del cuerpo, individuos y razas (Kazmi, 2014).

La población de FS se expresa habitualmente con referencia a la población de FP en un área específica de piel. Es así como se obtiene la llamada relación folículo secundario/folículo primario o relación S/P. Una mayor relación S/P significa un mayor número de folículos secundarios por cada primario, es decir, una mayor densidad (Mendoza Amaral, 1968; Ryder y Stephenson, 1968). De esta forma, valores altos en la relación S/P indican ovinos con fibras de lana finas, y reducidos valores en esta relación corresponden a un ovino con fibras gruesas y de baja calidad (Carter y Clarke, 1957). Existe una correlación negativa entre la densidad del folículo de lana y el diámetro de la fibra (Hynd et al., 1996; Moore et al., 1998) y, por tanto, cuanto mayor es el grado de ramificación secundaria del folículo de lana, más fino es el vellón, por otro lado, el diámetro de fibra parece estar relacionado de forma cercana a las dimensiones del bulbo del folículo, y en asociación a la tasa de producción celular del

bulbo (Hynd, 1994). La relación S/P es máxima al nacer (Carter y Hardy, 1947), y las variaciones se deben en gran medida a dos factores, el número de FSO y el número de FSD formados a partir de ellos (Hardy y Lyne, 1956).

2.4.4. Factores que afectan los folículos

La iniciación y el desarrollo de los FS se ven deprimidos por la desnutrición materna (Short, 1955b; Schinckel y Short, 1961; Everitt, 1967; Hutchinson y Mellor, 1983; Kelly et al., 1996; Khan et al., 2012), el estrés fisiológico como la temperatura ambiente alta durante la gestación tardía (Cartwright y Thwaites, 1976a) y la hipoxia materna durante la última etapa de la preñez (Jacobs et al., 1986). Esta depresión puede provocar una disminución en la producción de lana y un aumento en el diámetro promedio de las fibras, porque son los folículos iniciados más tarde los que producen fibras con un diámetro menor (Hocking-Edwards, 1999). Se ha visto qué la realimentación de ovejas desnutridas después de 117 días de gestación no tiene ningún efecto sobre el S/P de sus corderos (Hutchinson y Mellor, 1983). Según Short (1955b), un nivel bajo de nutrición en la vida prenatal y posnatal temprana deprime la densidad de los folículos, pero no la capacidad de producir lana en una edad posterior cuando la nutrición es adecuada.

No se ha encontrado correlación entre la relación S/P y el peso al nacer de los corderos (Schinckel, 1955b; Short, 1955a) ni diferencias significativas entre los valores de relación S/P en corderos únicos y mellizos (Schinckel, 1955b). Sin embargo, Corbett (2001) reporta que la producción de lana de los animales adultos es menor en los ovinos nacidos como mellizos que en los nacidos únicos.

La densidad folicular se define como el número total de folículos por unidad de piel (Maddocks y Jackson, 1988). La densidad prenatal de folículos secundarios (folículos inmaduros y maduros), la densidad total de folículos (folículos secundarios y primarios inmaduros y maduros) y la relación S/P difieren no solo entre razas, sino que también entre genotipos con la edad (Hocking-Edwards et al., 1996) (Cuadro I). Desde el día 119 hasta el nacimiento, los corderos Merino tienen una densidad de folículos secundarios significativamente mayor que la cruza Merino x Romney (Hocking-Edwards et al., 1996). Al menos el 98% de los folículos primarios están produciendo fibra el día 104 de gestación en Merino x Romney, Drysdale y Wiltshire, y el día 111 en Romney y Merino (Hocking-Edwards et al., 1996). Por otro lado, si bien los mayores pesos de vellón se observan a los 5 años de vida, el número de folículos activos disminuye con la edad (Corbett, 2001). Numerosos ensayos indican que los ovinos con genética de alta producción con bajo diámetro de fibra tienden a ser aquellos con alta densidad de folículos, alta relación S/P, folículos ubicados de forma uniforme y dispuestos en grupos grandes (Hynd et al., 1996).

El número de folículos secundarios que se inician en el feto está controlado genéticamente y constituye la principal diferencia en las poblaciones de folículos entre razas de ovejas (Hocking-Edwards et al., 1994). Se sabe que el número de folículos secundarios es mayor en razas de lana fina, pudiendo llegar a existir 80 millones en raza Merino, mientras que en Romney Marsh llegan a 15 a 20 millones (Elvira, 2009).

Las lanas tipo Merino deben tener una relación S/P no menor a 25/1, las lanas medias tipo Corriedale, una relación de 10/1, mientras que las gruesas tipo Romney y Lincoln 5/1 (Carter, 1955) (Cuadro I).

Cuadro I. Densidad y relación S/P media en ovinos de 12 meses de edad según raza (adaptado de Carter, 1955).

Razas	**Folículos/mm^2**	**Relación S/P**
Merino Australiano	71	25
Ideal	50	13
Corriedale	28	10
Romney Marsh	22	6
Lincoln	14	5

También se han observado diferencias en las densidades de folículos entre razas luego del nacimiento. Según resultados obtenidos por Hocking-Edwards et al. (1996), los corderos Merino tienen una mayor densidad de folículos secundarios que corderos de las razas Romney, Drysdale y Wiltshire. Al compararla con la cruza Merino x Romney, se observa una densidad de folículos secundarios significativamente menor que en corderos Merino una y tres semanas después del nacimiento, después de lo cual los dos genotipos tienen densidades de folículos secundarios similares hasta las 32 semanas después del nacimiento.

Se ha visto también una diferencia en los tiempos de maduración de los folículos secundarios dependiente de la raza de los animales. Hocking-Edwards et al. (1996), trabajando con diferentes genotipos, observan que, después del nacimiento, la población de folículos secundarios madura a un ritmo más lento y durante un período más largo en Merino y la cruza Merino x Romney que en Romney y otras razas. A las 3 semanas de vida, las razas Romney, Drysdale y Wiltshire tienen un porcentaje significativamente mayor de folículos secundarios maduros (96, 71 y 96% respectivamente) que Merino (38%) y Merino x Romney (35%) y esta tendencia continua hasta 12 semanas después del nacimiento (Hocking-Edwards et al., 1996). Por otro lado, la dermis de la raza Merino presenta capacidad de iniciación folicular hasta los dos años de edad, aunque las estructuras accesorias se determinan en los primeros 45-50 días de gestación (Marston, 1948).

Hocking-Edwards et al. (1996) concluyen que las diferencias en los tipos de vellón entre razas no se deben a diferencias en el momento de iniciación y desarrollo de los folículos o en la densidad de los folículos, y que hay poca diferencia entre los genotipos que mudan el vellón (Wiltshire) y los que no lo hacen (Romney) en el desarrollo pre y posnatal de la población de folículos. Asimismo, Hocking-Edwards (1999) logra identificar el período comprendido entre los días 90 y 125 de gestación como el momento crítico para el desarrollo de diferentes poblaciones de folículos en genotipos Merino y no Merino.

Las densidades foliculares, así como el tipo predominante de folículo varía,

además, según la zona del cuerpo y el sexo de los animales. En ovejas Corriedale se vio que, en los machos, la región del flanco muestra una densidad de folículos primarios significativamente mayor que el cuello, tórax y lomo, mientras que, en las hembras, la región del flanco muestra una densidad significativamente mayor que el cuello y el tórax y una diferencia no significativa con el lomo (Kazmi et al., 2018). Variaciones en las densidades de folículos primarios según la zona del cuerpo también se describe en múltiples razas por variados autores (Kazmi et al., 2018). La diferencia en la densidad de folículos entre machos y hembras dentro de la raza Corriedale es similar a las observaciones en Merino (Andrews et al., 1998). En cuanto a la densidad de folículos secundarios, Kazmi et al. (2018), concluyen que las hembras Corriedale presentan mayor densidad que los machos, siendo consistente en que la zona de mayor presencia de folículos secundarios es la del flanco.

2.4.5. Características de la lana

El análisis de las características de la lana es un medio eficaz para determinar y diferenciar la cantidad y calidad del producto. Las principales características de la lana son el diámetro de la fibra, peso del vellón sucio, peso del vellón limpio, variación del diámetro de la fibra, longitud de la fibra, rendimiento al lavado, resistencia de la fibra y el color (ICAR, 2024).

- **Peso de vellón sucio (PVS):** Es la cantidad de lana que se obtiene de la esquila, puede variar considerablemente según la raza, la edad y la salud del animal, así como las condiciones ambientales y de manejo (Cottle, 2010). Se obtiene pesando con una balanza la totalidad del vellón recién extraído, pudiendo incluirse la barriga.
- **Peso de vellón limpio (PVL):** El peso de vellón limpio se refiere al rendimiento total de lana sucia menos las contaminaciones por cera, sudor, polvo y materia vegetal, expresado como porcentaje (Thornberry y Atkins, 1984; Jones et al., 2004; Rogers y Schlink, 2010). Por lo tanto, se refiere al rendimiento de fibras de lana utilizables dentro de la lana no procesada, y se calcula como el peso total del vellón sucio multiplicado por el rendimiento de lavado (Cottle, 1991).
- **Rendimiento al lavado:** Es una característica no técnica de gran importancia que informa sobre la cantidad total de fibra disponible (Khan et al., 2012). Se calcula como el cociente entre el peso de la lana lavada, secada y acondicionada y el peso de la lana sucia multiplicado por cien (Thornberry y Atkins, 1984; Sanjurjo, 2005; Rogers y Schlink, 2010), refiriéndose generalmente a la cantidad de fibra de lana limpia (utilizable), con un contenido de humedad estándar que se espera que se produzca cuando se procesa un lote de lana sucia (Botha y Hunter, 2010). Se calcula lavando una muestra del vellón sucio y secándolo hasta peso constante (Cottle, 1991).
- **Diámetro de fibra (DF):** Se refiere al ancho promedio de una única sección transversal de fibra de lana (Gillespie y Flanders, 2010), expresado en micras. Los valores más altos indican lana más gruesa y los valores más bajos indican

lana más fina. Esta característica determina el uso final y, por tanto, el valor de la lana, representando aproximadamente el 75-80% del total del precio de la lana sucia (Jones et al., 2004; Cottle, 2010; Mortimer et al., 2010), puede representar hasta el 80% del rendimiento del hilado de lana peinada y las variaciones en el tacto de la tela, siendo generalmente superiores las fibras más finas (Botha y Hunter, 2010; Khan et al., 2012). Se mide por medio de diferentes equipos como el Sirolan-Laserscan, el equipo OFDA o el Airflow, entre otros (Holman y Malau-Aduli, 2012).

Las lanas con bajo DF (o lanas más finas) pueden procesarse para obtener hilos que sean adecuados para usos finales textiles de prendas de vestir de alto valor (Warn et al., 2006; Rowe, 2010). Así, las lanas más finas pueden producir tejidos característicamente livianos, suaves, con tacto y caída superiores (Cottle, 2010). Las lanas más gruesas con valores altos de DF son adecuadas para usos menos lujosos y de menor valor, como alfombras, prendas exteriores o ropa de cama (Poppi y McLennan, 2010). El DF ejerce una gran influencia en el valor de la lana post-procesamiento, de ahí su gran influencia en la calidad general de la lana (Angel et al., 1990; Rowe, 2010).

- **Variación del diámetro de la fibra:** El diámetro de la fibra no es homogéneo, sino que oscila entre 10 y 70 µm (Wood, 2003). Los vellones individuales de cualquier raza de ovinos están compuestos de millones de fibras que varían en diámetro y longitud, habiendo aproximadamente 60 millones de fibras en un solo vellón (Botha y Hunter, 2010). En consecuencia, los valores de diámetro de fibra de OFDA o Sirolan-Laserscan se representan como distribuciones normales, que permiten evaluar el grado de variación presente (Aylan-Parker y McGregor, 2002; Greeff, 2006; Botha y Hunter, 2010). Este nivel de variación se puede expresar en términos de desviación estándar (SD) del diámetro de la fibra o coeficiente de variación (CV) (Holman y Malau-Aduli, 2012). El SD es una medida de la variación del diámetro de la fibra dentro de una distribución normal que se ha estandarizado con un 66% de las fibras aisladas dentro de una SD del valor de DF y un 95% representadas dentro de dos SD (Greeff, 2006). Valores altos de SD demuestran una mayor variación del diámetro de la fibra en comparación con bajos valores de SD que se asocian con un rango de diámetro de fibra menor (Holman y Malau-Aduli, 2012). El CV es un refinamiento de SD porque se deriva de los valores de SD divididos por DF y expresados como porcentaje. A diferencia de SD, el CV permite comparar las variaciones del diámetro de las fibras entre lanas con diferentes valores de DF (Baxter y Cottle, 1997; Baxter y Cottle, 1998; Brown et al., 2002; Cottle, 2010). Cuanto menor es la variación del diámetro de la fibra en la lana, mayor es la demanda del mercado (Aylan-Parker y McGregor, 2002), precio y mejor será la calidad de la lana (Holman y Malau-Aduli, 2012).
- **Longitud de la fibra:** La longitud de la fibra es la longitud de un grupo de fibras de lana (mecha). Se está convirtiendo en un determinante cada vez más importante de la calidad y el valor de la lana (Edriss et al., 2007; Valera et al., 2009; Gillespie y Flanders, 2010), ya que influye en el tipo de proceso de

industrialización que se utilice (Khan et al., 2012). Depende de la longitud de cada fibra y del grado de rizado, está relacionado con la tasa de crecimiento y la duración del periodo de crecimiento (Khan et al., 2012). La longitud deseada de la mecha es de aproximadamente 7 a 8 cm. Generalmente, si la fibra promedio mide menos de 7-8 cm, su uso es limitado ya que generalmente resultan en pelusas y apelotonamientos en las superficies de las telas de las prendas de vestir, y pérdida de fibras en las alfombras de lana (Wood, 2003). Sin embargo, la lana demasiado larga (≥ 12-13 cm) puede causar dificultades de fabricación durante el cardado y el peinado (Kazmi et al., 2018). Muchas técnicas convencionales durante el procesamiento promueven la rotura de la fibra, lo que provoca el acortamiento de estas, que de otro modo serían largas, especialmente durante las fases de cardado (Botha y Hunter, 2010; Wood, 2010). Por lo tanto, la influencia del largo de mecha en la calidad y el precio de la lana está estrechamente asociada con la resistencia de la fibra (Brown et al., 2002; Gillespie y Flanders, 2010)

- **Resistencia de la fibra:** La resistencia de la fibra es una medida del grado de resistencia que tiene una fibra de lana contra la ruptura tras la aplicación de fuerza incremental (Reis, 1992; Thompson y Hynd, 2009), midiéndose objetivamente como la fuerza máxima necesaria para romper una mecha. La resistencia de la fibra es ampliamente reconocida como la segunda después del diámetro de fibra, en cuanto a las características de la lana que influyen en la calidad y el precio de la misma especialmente en lanas finas (Pfeiffer y Lupton, 2001; Brown et al., 2002; Friend y Robards, 2005; Botha y Hunter, 2010). Se expresa en relación con una medida de densidad lineal de fibras, espesor de sección transversal o área, que se ha estandarizado en un gramo de lana limpia y seca por metro de longitud de fibra (Reis, 1992; Adams et al., 2000). El valor de resistencia permite una estimación precisa del rendimiento de la lana durante el procesamiento, especialmente en las primeras etapas de procesamiento (Angel et al., 1990), donde el cardado y el peinado son las fases más severas (Edriss et al., 2007; Cottle, 2010).
- **Color:** La lana lavada, en general, es blanca, aunque puede variar hasta tonos crema y amarillo según sus distintas clases y tipos (Barriola, 1966). Lanas con coloraciones que se apartan del blanco presentarán dificultades sobre todo con la tinción con colores pastel. Puede evaluarse visualmente en una escala (1 a 5) (AWI, 2024) o medirse objetivamente utilizando un colorímetro triestímulos (Wood, 2009). Este equipo brinda información del grado de amarillamiento (Y-Z) y del brillo o luminosidad (Y). El valor Y-Z puede presentar valores desde -2 (muy blanco) hasta 12 (amarillo intenso) o más. Lanas blancas son aquellas con valores de grado de amarillamiento menores a 0,0 unidades de Y-Z (Wood, 2003).

3. HIPÓTESIS

La esquila preparto de madres de la raza Merino Australiano induce un aumento de la concentración de hormonas tiroideas lo que afecta la población de folículos de la piel del feto, y, por tanto, incide sobre la producción y calidad de la lana de la futura progenie. Esta respuesta es diferente según el momento de la gestación en que se realice la esquila.

4. OBJETIVOS

4.1. Objetivo general

Aportar nuevos conocimientos de los efectos de la esquila preparto de ovejas Merino sobre las características foliculares y del vellón de su progenie, así como de los mecanismos que los regulan.

4.2. Objetivos específicos

- Estudiar el efecto de la esquila preparto temprana y de la esquila preparto tardía de las madres sobre la población folicular de la piel de los corderos.
- Estudiar el efecto de la esquila preparto temprana y de la esquila preparto tardía sobre la producción y calidad de lana de la progenie.
- Estimar la asociación entre las concentraciones de Hormonas Tiroideas en sangre materna y los parámetros foliculares determinados (densidad folicular y relación S/P), así como con la producción y calidad de lana de la progenie.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1. Animales utilizados y diseño experimental

El trabajo se realizó en el Campo Experimental Nº 1 de la Facultad de Veterinaria, Udelar (Migues, Canelones, 34.35 S, 55.60 W) durante un período de 2 años. Los procedimientos experimentales realizados contaron con el aval de la Comisión de ética en el uso de animales (CEUA – FVET 1170111900-000847-20).

En el mes de febrero se seleccionaron 230 ovejas multíparas de la raza Merino Australiano, reproductivamente aptas e identificadas individualmente con caravanas numeradas, formándose un grupo homogéneo en cuanto a peso vivo (PV, promedio 44,6± 3,16 kg) y condición corporal (CC, promedio 3,3 ± 0,21 en la escala de 0-5; Russel et al., 1969). El servicio de inseminación artificial se realizó en forma diferencial, la mitad de los animales se inseminaron desde el 8 al 13 de marzo y la otra mitad del 8 al 13 de abril. La inseminación artificial se realizó por vía cervical, con semen fresco proveniente de dos carneros de la misma raza, previa sincronización de las hembras con dos dosis de un análogo sintético de prostaglandina separadas 7 días (160 µg/dosis Delprostenate, Glandinex®, Universal Lab, Montevideo, Uruguay). Se detectaron los celos dos veces al día, mediante el uso de carneros vasectomizados, con marcadores de pintura en el pecho. Se realizó una evaluación reproductiva de los carneros en el mes de febrero y una valoración seminal 45 días antes de su utilización. A los 45 días de realizada cada inseminación, se efectuó una ecografía transabdominal para detección de preñez (vacía, cordero único o mellizos). Se seleccionaron de esta forma 120 ovejas de preñez única (bloqueadas por peso vivo y edad), las que fueron manejadas de la misma forma hasta el momento de la parición. Las ovejas se asignaron aleatoriamente a 4 grupos de 30 animales cada uno, de acuerdo con si fueron inseminadas de forma temprana, en marzo (**iTe**) o de forma tardía, en abril (**iTa**) y si fueron esquiladas (**EP**) o no (**SE**):

1. Esquila preparto gestación tardía, formado por ovejas inseminadas en el mes de abril las cuales fueron esquiladas de forma temprana, entre los días 85-90 de gestación (EPiTa).
2. Esquila preparto gestación temprana, formado por ovejas inseminadas en el mes de marzo las cuales fueron esquiladas de forma tardía, entre los días 115-120 de gestación (EPiTe).
3. Sin esquila gestación tardía, formado por ovejas inseminadas en el mes de abril que no se esquilaron preparto (SEiTa).
4. Sin esquila gestación temprana, formado por ovejas inseminadas en el mes de marzo que no se esquilaron preparto (SEiTe).

Se realizó la esquila Tally-hi a los grupos EPiTa y EPiTe de forma simultánea el 20 de julio, utilizando un peine alto para dejar un remanente de 1cm de lana (Figura 7). De esta forma ambos grupos llegaron a la esquila en diferentes etapas gestacionales. Las ovejas de los grupos control se esquilaron posparto en el mes de octubre.

Figura 7. Esquila preparto Tally-hi de los animales en el Campo Experimental de Migues.

5.1.1. Alimentación

Se utilizó un sistema de pastoreo continuo sobre pasturas naturales principalmente compuestas por *Cynodon dactylon* durante todo el ensayo. Con el objetivo de mantener cubiertos los requerimientos según PV de los animales (NRC, 2007) se evaluó la disponibilidad de forraje en el potrero mediante el método de doble muestreo en el mes de mayo (Coates y Penning, 2000; Haydock y Shaw, 1975). Las muestras representativas de la pastura fueron enviadas al laboratorio Colaveco (Colonia, Uruguay) para su análisis. Las ovejas permanecieron en un potrero de 52 has subdividido en 2 parcelas similares en área y topografía, una para cada grupo de edad gestacional. Cada parcela contaba con bebederos, garantizando el acceso al agua a voluntad. Durante los últimos 20 días de gestación de cada grupo, se realizó una suplementación con ración balanceada para ovinos en mantenimiento a razón de 300 gr/animal/día (Raval®, Remiplat, Montevideo, Uruguay) (Cuadro II).

Cuadro II. Composición de pastura y ración.

	Proteína cruda (%)	EM (Mcal/kg MS)
Pastura	6,78	2,03
Ración	15	2.85

Una semana antes de la fecha estimada de parto, las ovejas se alojaron en un potrero de parición de 38 has, el cual se encontraba subdividido en 2 parcelas iguales. Éste se mantuvo libre de ovinos los 90 días previos al parto, disponiendo así de buena oferta de pasturas. Ambas parcelas contaron con una barrera de protección para el viento realizada de nylon de silo.

5.1.2. Parición y manejo de corderos

La parición se extendió entre el 18 y 30 de agosto y del 20 de setiembre al 1 de octubre, según los lotes de inseminación temprana y tardía respectivamente. Durante este periodo, se realizó la supervisión de los partos con recorridas periódicas dos veces al día, y se asistió el parto en caso necesario. Se registró la identificación de la madre y se pesaron e identificaron los corderos nacidos mediante caravanas numeradas a las 12-24 horas posparto. La señalada de los corderos se efectuó en dos grupos después de 20 días de nacidos. Los corderos se mantuvieron con sus madres hasta el 15 de diciembre, momento en que se realizó el destete y fueron trasladados a un potrero que se mantuvo libre de ovinos los 45 días previos. A partir del destete los corderos fueron manejados en forma conjunta hasta el mes de octubre del año siguiente, momento en que se realizó la esquila del primer vellón.

5.1.3. Sanidad de majada de cría y progenie

En cuanto a la sanidad de los animales, se realizó un monitoreo sistemático de la carga parasitaria por análisis coprológicos mensuales, lo que permitió efectuar dosificaciones tácticas, además de las estratégicas de la majada. Adicionalmente, se realizó baño podal y vacunaciones según calendario anual de la majada contra enfermedades clostridiales. Se monitoreo el PV y CC de las ovejas en momentos puntuales (ecografía, esquila, preparto, señalada y destete).

5.2. Mediciones en los animales

5.2.1. Ovejas

5.2.1.1. Muestreo de sangre

Para la determinación hormonal, se seleccionaron 20 animales al azar dentro de cada grupo experimental (EPiTa n=20; EPiTe n=20; SEiTa n=10 y SEiTe n=10). A cada animal se le extrajo una muestra de sangre mediante punción de vena yugular, utilizando jeringas de 10 ml y agujas 18G, repitiendo las mismas ovejas en todos los muestreos. Las extracciones se realizaron acorde al diagrama de la Figura 8. Durante la esquila, si bien se esquilaron los grupos EPiTa y EPiTe, los grupos SEiTa y SEiTe fueron sometidos al mismo esquema de manejo de encierre y sujeción.

Figura 8. Diagrama de muestreo de sangre en ovejas en torno a la esquila.

5.2.1.2. **Determinación de hormonas tiroideas**

Las muestras de sangre fueron centrifugadas a 1500 rpm por 15 minutos y el suero obtenido fue almacenado en tubos Eppendorf a -20 °C hasta realizarse la determinación de T3 y T4 libres en el Laboratorio de Endocrinología y Metabolismo Animal (LEMA) de la Facultad de Veterinaria. Para esto se utilizó un kit comercial de radioinmunoensayo en fase sólida (T3-RIA-CT; DiaSourse, Bélgica). La sensibilidad analítica del ensayo fue de 0,163 nmol/L. Los coeficientes de variación intra-ensayo fueron del 13,1% y el 8,3% para los controles de baja y alta concentración, respectivamente. Los coeficientes de variación inter-ensayo fueron del 14,2% y el 12,5% para los controles de baja y alta concentración, respectivamente.

5.2.2. En la progenie

5.2.2.1. **Extracción y procesamiento de biopsias de piel**

Quince días previo a la esquila del primer vellón, se obtuvo una muestra de piel de la zona media de costilla del lado derecho de los corderos hijos de las ovejas a las que se les extrajo muestras de sangre el año anterior. Para ello, se esquiló un parche de lana de 10x10 cm, se desinfectó la zona utilizando un iodóforo (solución de yodopovidona al 1% en iodo activo, Droguería Paysandú, Uruguay) y posteriormente se realizó una anestesia local en la zona de forma subcutánea, con 2 cm de Lidocaína 2% (Lidocaína R 2%, Ripoll, Uruguay) con el patrón de “L invertida” (Figura 9). Al cabo de 5 minutos, se tomó la muestra de piel utilizando un punch de biopsia desechable de 0,8 cm de diámetro. La muestra fue colocada en un frasco con formol al 10%, el cual fue identificado con el número del animal correspondiente. En el Laboratorio de Patología de la Facultad de Veterinaria, las muestras de piel fueron colocadas en parafina y cortadas en secciones de 5 µ de grosor en forma transversa al plano del folículo, se fijaron los cortes histológicos y posteriormente se procedió a su tinción con Hematoxilina y Eosina (Ryder y Stephenson, 1968). Aquellas secciones de piel realizadas a nivel de la glándula sebácea que contienen los folículos primarios y secundarios fueron examinadas utilizando un microscopio Olympus Serie BX 41, de la Facultad de Veterinaria – Udelar. Las imágenes se seleccionaron mediante la utilización de un escáner para láminas histológicas (Motic EasyScan One), con su visualización a partir de un Visor ¨DSAssistant¨ y un software de Escaneo ¨EasyScanner”, donde se contabilizaron manualmente. Todas las láminas presentaron una cuadrícula de 200 µm con un aumento de 5x. Se contabilizaron 19 x 8 cuadrículas (152 cuadrículas en total correspondiendo a una superficie de 6,08 mm^2 y luego se corrigió el valor a 1 mm^2). Se realizaron los conteos de folículos primarios y secundarios, determinándose la densidad folicular y la relación S/P (Secundario/Primario).

Figura 9. Extracción y procesamiento de biopsias de piel. Esquila del área de biopsia, extracción de muestra de piel con punch de 8 mm descartable, colocación de la muestra en cassette, selección de láminas histológicas.

5.2.2.2. **Determinaciones subjetivas en el vellón**

Los vellones de todos los borregos se evaluaron de forma subjetiva (utilizando el “Visual Sheep Scores”, desarrollado por la Australian Wool Innovation Ltd.; AWI, 2024), en setiembre, un mes antes de la esquila, calificando los siguientes parámetros (Figura 10):

a) *Color de la lana (CO)*: se evaluó abriendo el vellón en tres sitios- lado de la paleta, zona media de costilla y cuarto; asignándole una puntuación dentro de un score de 1 a 5, siendo 1 color blanco y brillante y 5 color amarillo. Se registró el puntaje más alto de las 3 zonas evaluadas.

b) *Fleece rot (FR)*: se evaluó en tres zonas del vellón a lo largo del lomo; asignándole un score 1 cuando no había presencia de bandas de color ni costras y un score 5 cuando presentaba una banda o bandas de "costra" de más de 5 milímetros de ancho, con o sin color amarillo, marrón o verdoso.

c) *Carácter (CA):* se evaluó en tres zonas del vellón- lado de la paleta, zona media de costilla y cuarto; asignándole un puntaje dentro de un score de 1 a 5, 1 cuando el rizo era bien definido a lo largo de toda la mecha de lana, 5 cuando no tenía definición de rizo. El puntaje registrado fue el más alto de las 3 zonas evaluadas.

d) *Penetración de tierra o punta (PT):* se realizó en tres zonas del vellón a lo largo de la línea dorsal del lomo. Se utilizó también un score de 1 a 5, 1 cuando la mecha no tenía penetración de tierra con solamente la punta de la lana afectada por la misma (<5% de la mecha), 5 cuando la penetración de tierra se disponía en casi todo el largo de la mecha (80 a 100% de la mecha).

e) *Grosor (GR):* describe el grosor de la mecha y se evaluó en tres sitios- lado de la paleta, zona media de costilla y cuarto, registrándose el puntaje más alto obtenido. Se aplicó un score de 1 a 5, 1 cuando el grosor de la mecha era menor de 5 mm, 5 cuando el grosor de esta era de 30 a 50 mm.

f) *Toque (TO):* se evaluó la suavidad de la lana a la palpación en tres zonas del vellón (paleta, costilla y cuarto). Se aplicó un score de 1 a 5, siendo 1 cuando la lana era muy suave al tacto, y 5 cuando era muy áspera. El puntaje registrado fue el más alto de las tres zonas evaluadas (Crook et al., 1994).

g) *Entrecruzamiento (EC):* mide el grado de asociación entre las mechas en la muestra en relación con el nivel de fibras cruzadas entre ellas. Se aplicó un score de 1 a 5, donde en 1 se ven algunas fibras cruzadas con las mechas muy separadas entre sí y 5 donde no se pueden diferenciar las mechas. Se registró el puntaje más alto de las tres zonas evaluadas (Crook et al., 1994).

Figura 10. Evaluación visual de los vellones utilizando la escala de 1 a 5 de Visual Sheep Scores (AWI, 2024).

5.2.2.3. **Determinaciones objetivas en el vellón**

En el momento de la esquila del primer vellón se registró el Peso de Vellón Sucio (PVS) de todos los animales y se extrajo una muestra de lana de zona de costilla de aproximadamente 200 gr para la determinación objetiva de características de la lana (Figura 11). Estas muestras fueron identificadas con el número de caravana del animal y posteriormente, en el Laboratorio de Lanas de la Unidad Académica de

Ovinos, Lanas y Caprinos, se realizaron las siguientes mediciones objetivas de la lana:

a. *Rendimiento al lavado y Peso de Vellón Limpio (PVL)*: de cada muestra de lana sucia extraída de zona media de costilla, se pesaron 100 gr y se introdujeron en una bolsa de malla identificada. Posteriormente, se realizó el lavado de las muestras en un tren de lavado de 4 piletas, con agua caliente y un detergente no iónico diluido al 25% en las tres primeras piletas. Luego, las muestras fueron centrifugadas para eliminar el exceso de agua y el secado posterior se realizó en una estufa de aire forzado a una temperatura de 105ºC durante 3 horas. A continuación, las muestras se acondicionaron durante 12 horas a una temperatura de 20ºC ± 2 y 65% ± 3 de humedad. Al cabo de ese período fueron pesadas (peso acondicionado), se corrigió por humedad y se realizó el cálculo del PVL (PVL= PVS*rendimiento al lavado/100) (IWTO 33, 2010).

b. *Largo de mecha:* Se medió con regla el promedio del largo de 5 mechas tomadas al azar, la medida se expresó en cm (IWTO 30, 2010).

c. *Resistencia de mecha:* se determinó en 5 mechas de lana sucia con el equipo Staple Breaker. Se expresó en Newtons/ktex (IWTO 30, 2010).

En el Laboratorio de Lanas del Secretariado Uruguayo de la lana, se realizaron las siguientes mediciones objetivas:

a. *Diámetro promedio (DM) y variabilidad utilizando el equipo Sirolan Laserscan*: se extrajo una submuestra de aproximadamente 10 gr de lana de la muestra extraída de zona de costilla, la cual fue lavada y secada de acuerdo a la norma. Las muestras así preparadas fueron enviadas al Laboratorio para su medición. Se determinó DM, coeficiente de variación del diámetro (CVD) y porcentaje de fibras mayores a 30µm (F30) (IWTO 12, 2010).

b. *Color de la lana limpia:* el color se determinó utilizando el equipo HunterLab Miniscan XE para lana. Se extrajo una submuestra de aproximadamente 10 gr de lana de la muestra extraída de zona de costilla, la cual fue lavada y secada a una temperatura de 60°C. Las muestras así preparadas fueron enviadas al Laboratorio para su medición. Se determinó grado de amarillamiento (Y-Z) y brillo o luminosidad (Y) con el equipo colorímetro.

Figura 11. Galpón de esquila, balanza para pesar vellón y extracción de muestra de lana (Figura izquierda). Laboratorio de Lanas de la UA Ovinos, Lanas y Caprinos (Foto derecha).

5.3. Registros meteorológicos y determinación del Índice de Enfriamiento o Chill Index

Durante el período de gestación se registraron diariamente los siguientes parámetros: temperatura promedio (ºC), precipitación acumulada (mm), velocidad y dirección del viento (km/h). Para este fin se utilizó una estación meteorológica Vantage Vue (Davis Instrument) localizada en el predio del campo experimental N°1. Con estos datos se calculó y registró en forma diaria el índice de enfriamiento o Chill Index (CI) (Chill Index; Nixon-Smith, 1972). Este índice se calcula en base a la siguiente ecuación:

$$CI = (11,7 + 3,1 \times W0,5) \times (40 - Ta) + 481 + R$$

Donde **CI** indica la pérdida potencial de calor (KJ/m²/h), **W** es la velocidad del viento promedio diaria (m/s, a 2 metros por encima del nivel del suelo), **Ta** se refiere a la temperatura media diaria en º C, y **R** se calcula como R: 418 × (1-e-0,04x) siendo x = total diario de precipitación (mm) (Cuadro III). En nuestro caso los valores se situaron en el rango de riesgo medio.

Cuadro III. Datos promedio de viento, temperatura media y chill index para los días en torno a la esquila.

	Viento (m/s)	Temperatura media (°C)	Chill Index (KJ/m²/h)
Pre-esquila	5,8	7,7	1098,9
Esquila	3,2	4,9	1086,3
+1hs	1,6	5,6	1018,4
+4hs	6,4	11,9	1030,2
+6hs	4,0	16,5	902,3
+12hs	3,8	13,6	951,0
+18hs	4,0	15,7	915,4
+24hs	6,7	14,8	978,1
+30hs	9,7	15,1	1012,9
+36hs	4,8	9,0	1054,9
+42hs	2,1	7,4	1010,3
+48hs	5,9	11,8	1022,7
+54hs	2,4	17,2	856,8
+60hs	1,9	12,6	917,6
+66hs	1,9	13,0	911,8
+72hs	5,6	15,3	951,2

5.4. Análisis estadístico

La distribución de normalidad de los datos se confirmó mediante la prueba de Shapiro-Wilk. Todos los datos se analizaron con modelos mixtos (Proc Mixed; SAS OnDemand for Academics), incluyendo para las variables con una sola medición, los efectos principales del tratamiento esquila (EP o SE) y el momento de inseminación (iTe o iTa) y la interacción entre estos. Para el caso de las variables con más de una medición, aparte de los efectos mencionados, se incluyó el efecto del tiempo como medida repetida y las interacciones dobles y triples como efectos principales. Cuando se recogió más de un dato antes de la esquila, se calculó un valor medio y se utilizó como valor antes de la esquila (pre-E) para el análisis estadístico. En los datos de T3 y T4, los valores pre-E se incluyeron como covariables para determinar la capacidad de las ovejas para responder a la esquila a pesar de su estado inicial. Se incluyó la estructura de covarianza autorregresiva para ajustar los datos de acuerdo con la separación entre medidas y las comparaciones poshoc se realizaron con la función pdiff de SAS. Los datos se presentan como media de mínimos cuadrados ± error estándar de la media (EEM), Las diferencias se consideraron significativas cuando $P \leq 0,05$ y como tendencias cuando $0,05 < P \leq 0,1$.

6. RESULTADOS

6.1. Hormonas

6.1.1. Concentración de triyodotironina (T3)

La concentración de T3 fue mayor en las ovejas esquiladas que en las ovejas sin esquilar (1,19 nmol/l ± 0,02 vs 1,10 nmol/l ± 0,02; P=0,0065) y fue también mayor en las ovejas del grupo **iTa** que en las **iTe** (1,18 nmol/l ± 0,02 vs 1,10 nmol/l ± 0,02; P=0,0103). Los niveles de T3, también variaron con el tiempo en que se tomó la muestra (P<0,0001), observándose una interacción significativa entre la esquila y el tiempo de extracción de la muestra de sangre (P=0,0092) (Cuadro IV). A las 4 horas posteriores a la esquila, se observó una disminución en la concentración de T3 (P<0,0001), la cual comienza a revertirse a las 24 horas. Las ovejas con esquila presentaron mayor concentración de T3 a las 24 horas (1,23 nmol/l ± 0,04 vs 1,03 nmol/l ± 0,05; P=0,0042) y a las 72 horas (1,24 nmol/l ± 0,04 vs 1,02 nmol/l ± 0,05; P=0,0015) al compararlas con las ovejas sin esquilar (Figura 12). No se constataron otras interacciones.

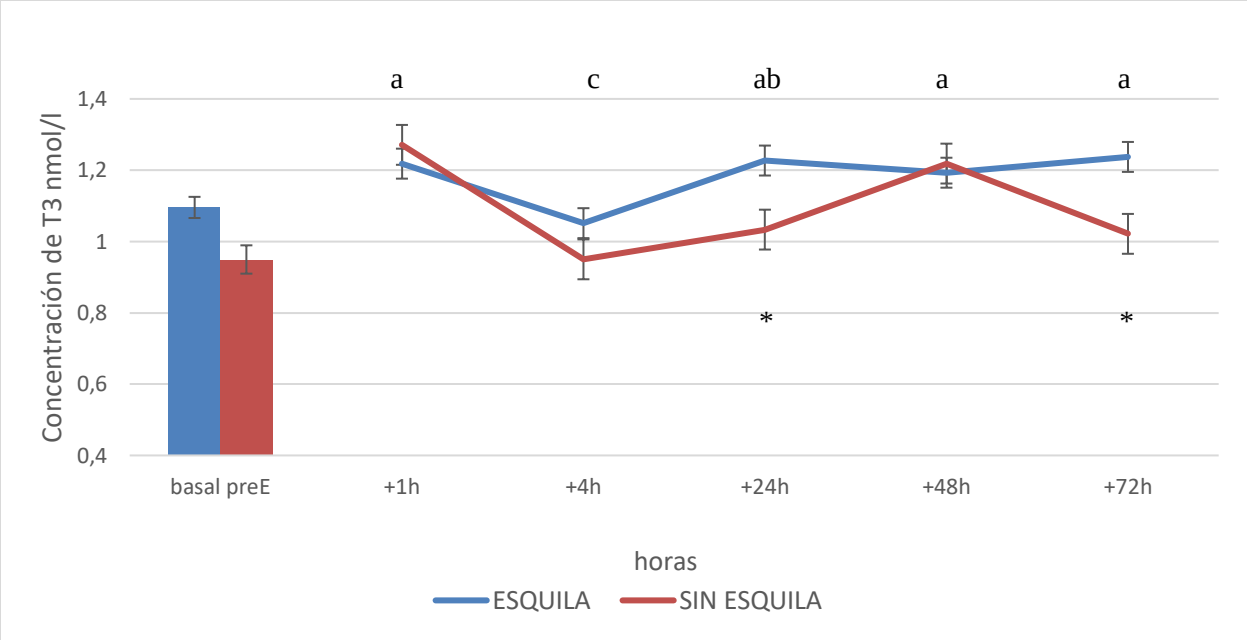
6.1.2. Concentración de tiroxina (T4)

La concentración de T4 fue mayor en el grupo de ovejas esquiladas (95,56 nmol/l ± 1,56 vs 80,88 nmol/l ± 2,14; P<0,0001) y también fue mayor en las ovejas del grupo **iTa** frente a las **iTe** (91,00 nmol/l ± 1,90 vs 85,44 nmol/l ± 1,81; P=0,0355). La concentración de T4 varió, además, con el tiempo en que se tomaron las muestras (P=0,013) (Figura 13). No se constataron interacciones entre los efectos (Cuadro IV).

Cuadro IV. Medias de mínimos cuadrados ± EEM y P valor de los principales efectos de los factores incluidos en el modelo (esquila o sin esquila, etapa de la gestación y las interacciones dobles o triples).

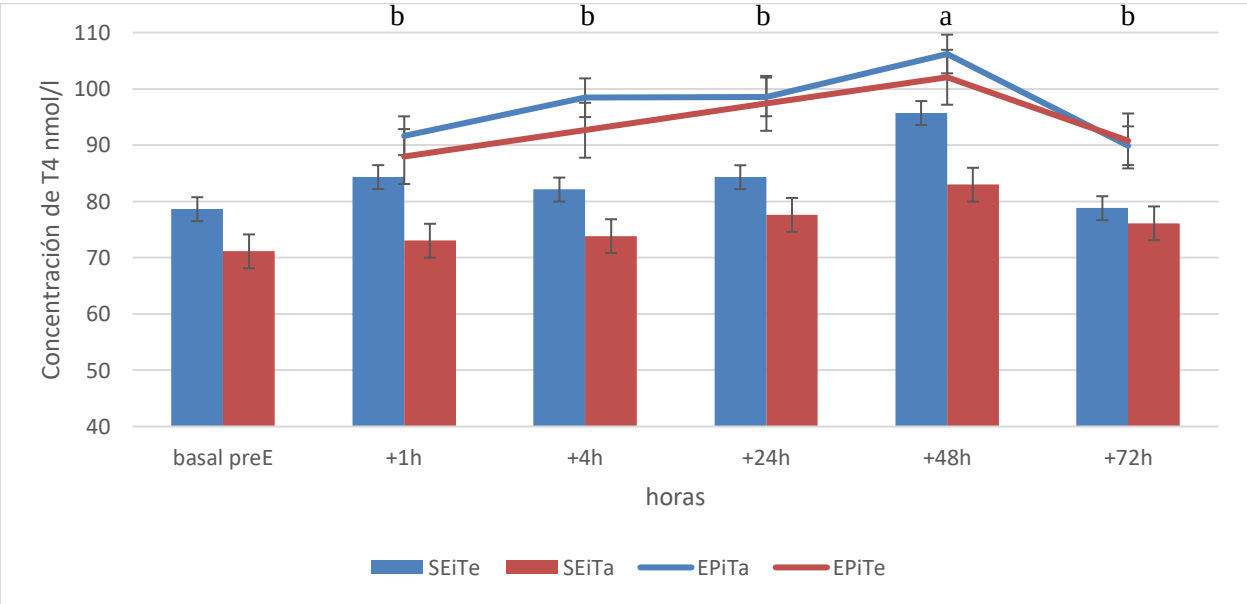
	Tratamiento				P valor						
	EP	**SE**	**iTa**	**iTe**	EP	EG	ti	E*EG	E*ti	EG*ti	E*EG*ti
T3 (nmol/l)	1,19 ± 0,02	1,10± 0,02	1,18± 0,02	1,10± 0,02	0,0065	0,0103	<,0001	0,1873	0,0092	0,7200	0,9248
T4 (nmol/l)	95,56± 1,56	80,88± 2,14	91,00± 1,9	85,44± 1,81	<,0001	0,0355	0,013	0,2905	0,9292	0,8907	0,9955

*EP= esquila preparto, SE= sin esquila preparto, iTa= grupo de ovejas inseminadas en abril, con edad gestacional al momento de la esquila de 87 días promedio, iTe= grupo de ovejas inseminadas en marzo, con edad gestacional al momento de la esquila de 117 días promedio, EG= edad gestacional al momento de la esquila, ti= tiempo de muestreo pos-esquila, E*EG= interacción esquila con edad gestacional, E*ti= interacción esquila con tiempo de muestreo pos-esquila, EG*ti= interacción edad gestacional con tiempo de muestreo pos-esquila y E*EG*ti= interacción entre esquila, edad gestacional y tiempo de muestreo pos-esquila.*



Las barras indican los valores basales de T3 previos a la esquila. Letras diferentes indican diferencias entre los tiempos (P<0,0001); asteriscos (*) muestra diferencias entre grupos esquilados y no esquilados en un mismo momento de muestreo (P=0,0042; ** P=0,0015).*

Figura 12. Interacción esquila con tiempo sobre la concentración de triyodotironina (T3).



Las barras indican valores de T4 para las ovejas sin esquilar, curvas indican valores de T4 para ovejas esquiladas. Letras diferentes indican diferencias entre los tiempos (P=0,013).

Figura 13. Efecto de la esquila, edad gestacional y tiempo sobre la concentración de Tiroxina (T4).

6.2. Peso de los corderos

El Cuadro V muestra los resultados obtenidos de peso al nacimiento de los corderos y los principales factores que afectan estas variables según los efectos estudiados. Las ovejas con esquila preparto tendieron (P=0,0707) a parir corderos mas pesados que aquellas sin esquila (5,15 kg ± 0,16 vs 4,92 kg ± 0,17). Además, se observó un efecto significativo de la edad gestacional sobre el peso al nacimiento, donde los corderos nacidos de las ovejas del grupo **iTa** tuvieron mayor peso al nacimiento que los nacidos del grupo **iTe** (5,21 kg ± 0,17 vs 4,86 kg ± 0,16; P=0,0070). Sin embargo, la interacción de la esquila con la edad gestacional no tuvo efecto significativo.

Cuadro V. Medias de mínimos cuadrados ± EEM de peso al nacimiento de los corderos y P valor de los principales efectos de los factores incluidos en el modelo (esquilado o no esquilado, etapa de la gestación y la doble interacción).

	Tratamiento				P valor		
	EP	SE	iTa	iTe	E	EG	E*EG
PN	5,15 ± 0,16	4,92 ± 0,17	5,21 ± 0,17	4,86 ± 0,16	0,0707	0,0070	0,9862

*PN= peso de nacimiento, EP= grupo de madres con esquila preparto, SE= grupo de madres sin esquila preparto, iTa= grupo de ovejas inseminadas en abril, iTe= grupo de ovejas inseminadas en marzo, E=esquila, EG= edad gestacional, E*EG= interacción esquila con edad gestacional.*

6.3. Biopsias de piel

6.3.1. Conteo folicular

No se observó un efecto de la esquila preparto, ni de la interacción esquila*edad gestacional sobre la poblacion folicular de los corderos. Sin embargo, la edad gestacional considerandose aisladamente, afectó este parámetro. Los corderos hijos de ovejas del grupo **iTa** tuvieron mayor cantidad de foliculos primarios (34,10 ± 3,96 vs 29,05 ± 3,81; P=0,0049) y secundarios (825,52 ± 69,11 vs 711,85 ± 65,32; P=0,0029) que los hijos de las ovejas del grupo **iTe**. Las densidades foliculares, tanto de los folículos primarios y secundarios, así como la densidad total, también fue mayor en la progenie de las ovejas del grupo **iTa** (Cuadro VI). Sin embargo, estas diferencias no se vieron reflejadas en la relación S/P, donde no se obtuvieron diferencias significativas entre grupos (Cuadro VI).

Cuadro VI. Parámetros foliculares: Medias de mínimos cuadrados ± EEM y P valor de los principales efectos de los factores incluidos en el modelo (esquilado o no esquilado, etapa de la gestación y la doble interacción).

	Tratamiento				P valor		
	EP	SE	iTa	iTe	E	EG	E*EG
FP	31,84 ± 3,79	31,31 ± 3,99	34,10 ± 3,96	29,05 ± 3,81	0,7541	0,0049	0,1591
FS	750,14 ± 64,60	787,24 ± 69,48	825,52 ± 69,11	711,85 ± 65,32	0,2960	0,0029	0,0700
S/P	24,21 ± 1,08	25,53 ± 1,52	24,50 ± 1,49	25,23 ± 1,15	0,3723	0,6270	0,8138
DP	5,24 ± 0,62	5,15 ± 0,66	5,61 ± 0,65	4,78 ± 0,63	0,7564	0,0049	0,1537
DS	123,38 ± 10,63	129,47 ± 11,43	135,77 ± 11,37	117,09 ± 10,75	0,2969	0,0030	0,0706
DF	128,62 ± 11,21	134,63 ± 12,01	141,39 ± 11,95	121,87 ± 11,33	0,3120	0,0023	0,0645

*FP= foliculos primarios, FS= foliculos secundarios, S/P= relacion S/P, DP= densidad foliculos primarios, DS= densidad foliculos secundarios, DF= densidad folicular, EP= grupo de madres con esquila preparto, SE= grupo de madres sin esquila preparto, iTa= grupo de madres inseminadas en abril, iTe= grupo de madres inseminadas en marzo, EG= edad gestacional al momento de la esquila, E*EG= interacción esquila con edad gestacional.*

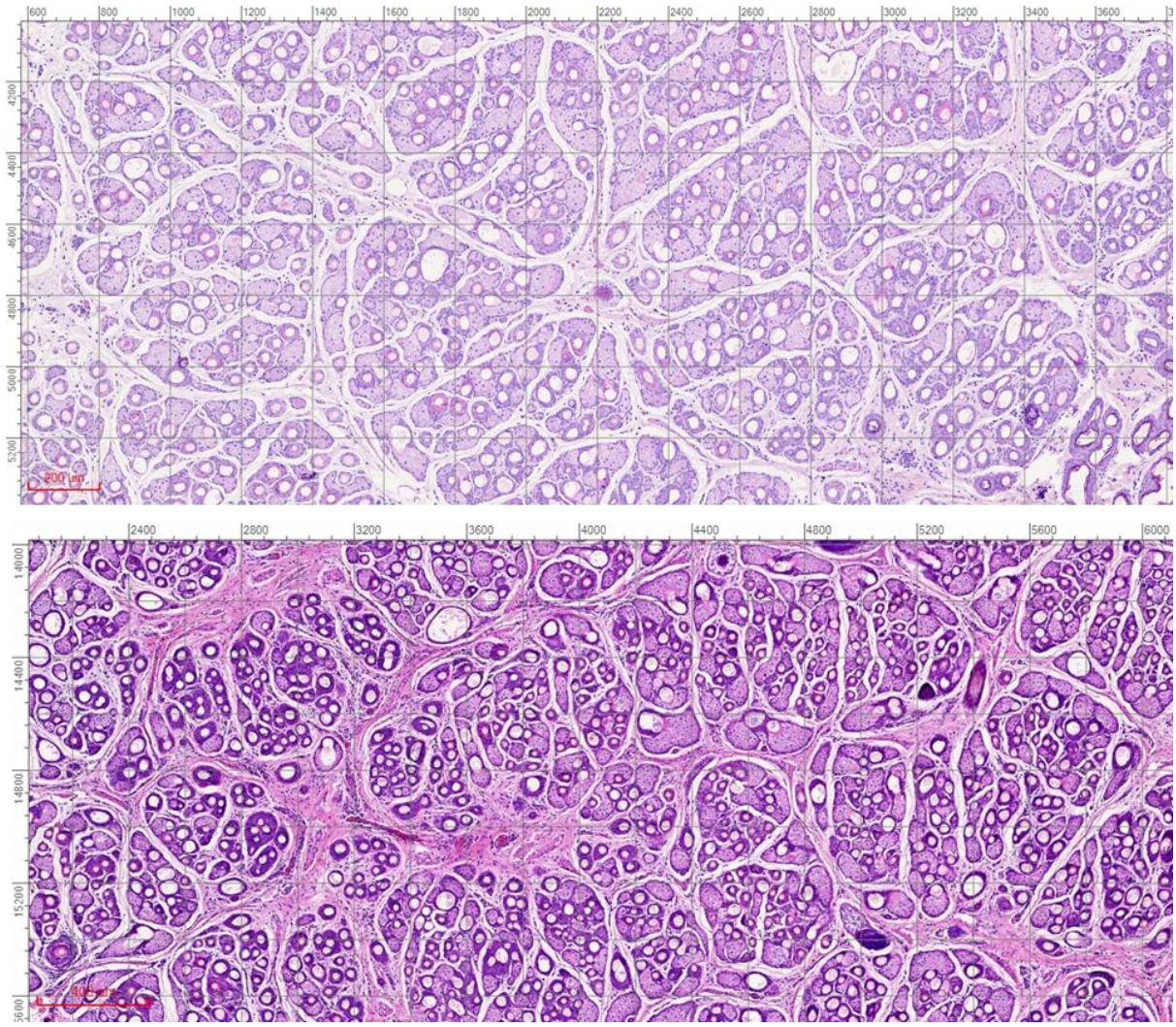


Figura 14. Corte histológico de piel: donde se pueden ver las triadas de foliculos primarios y los grupos foliculares de secundarios asociados.

6.4. Mediciones en lana

6.4.1. Características visuales del vellón

Ninguna de las variables subjetivas del vellón se vieron afectadas por la esquila, el momento de gestación ni la interacción entre ambas. El color, fleece rot, carácter, el toque y el grosor en los cuatro grupos de corderos presentaron valores promedio menores a 2, lo que indica una lana de color blanco y brillante, sin presencia de fleece rot, con rizos muy bien definidos a lo largo de la mecha, muy suaves. Además, las mechas en los cuatro grupos experimentales presentaron, bajo grado de entrecruzamiento de fibras y una penetración de tierra que estuvo entre el 6 y 20% de la longitud de esta (Cuadro VII).

Cuadro VII. Características visuales del vellón: Medias de mínimos cuadrados ± EEM y P valor de los principales efectos de los factores incluidos en el modelo (esquilado o no esquilado, etapa de la gestación y la doble interacción).

	Tratamiento				P valor		
	EP	SE	iTa	iTe	E	EG	E*EG
CA	1,46 ± 0,06	1,30 ± 0,08	1,35 ± 0,08	1,41 ± 0,06	0,1048	0,5897	0,8412
CO	1,19 ± 0,05	1,06 ± 0,06	1,15 ± 0,06	1,10 ± 0,05	0,0808	0,4760	0,4192
GR	1,48 ± 0,10	1,48 ± 0,11	1,42 ± 0,11	1,53 ± 0,10	0,9822	0,2730	0,2853
FR	1,32 ± 0,12	1,44 ± 0,13	1,45 ± 0,13	1,31 ± 0,12	0,4042	0,3396	0,8532
TO	1,32 ± 0,12	1,43 ± 0,13	1,33 ± 0,13	1,42 ± 0,12	0,2619	0,4020	0,6972
EC	1,83 ± 0,24	1,84 ± 0,25	1,84 ± 0,25	1,82 ± 0,24	0,9565	0,8969	0,7730
PT	2,08 ± 0,11	2,10 ± 0,12	2,14 ± 0,12	2,03 ± 0,11	0,8102	0,1484	0,6458

*CA= carácter, CO= color, GR= grosor, FR= fleece rot, TO= toque, EC= entrecruzamiento, PT= punta, EP= grupo de madres con esquila preparto, SE= grupo de madres sin esquila preparto, iTa= grupo de madres inseminadas en abril, iTe= grupo de madres inseminadas en marzo, EG= edad gestacional al momento de la esquila, E*EG= interacción esquila con edad gestacional.*

6.4.2. Características de la lana medidas en forma objetiva

Se observó un efecto de la edad gestacional sobre algunas de las características del vellón. Los hijos de las ovejas del grupo **iTa** presentaron menor peso de vellón sucio (2,32 kg ± 0,24 vs 2,69 kg ± 0,24; P<,0001) y un menor peso de vellón limpio (1,82 kg ± 0,18 vs 2,13 kg ± 0,18; P<,0001) que los corderos de las ovejas del grupo **iTe**. Además se observó un efecto significativo sobre el diametro de fibra y F30, donde la progenie de las ovejas **iTa** tuvieron menor diametro y menor F30 (15,62 µ ± 0,15 vs 16,43 µ ± 0,12; P<,0001 y 0,25% ± 0,05 vs 0,39% ± 0,04; P=0,0143, respectivamente) que aquellos hijos de las ovejas **iTe**. El brillo de la lana (Y) también se vio afectado por la edad gestacional, donde los corderos hijos de las ovejas **iTe** tuvieron un vellón más brillante que la progenie de las ovejas **iTa** (70,37 ± 0,35 vs 69,99 ± 0,36; P=0,0075). Se observó, además, una tendencia en el largo de mecha (P=0,092) según la edad gestacional, donde los corderos de las ovejas del grupo **iTe** presentaron mayor largo de mecha (7,93 ± 0,50) que aquellos hijos de ovejas del grupo **iTa** (7,66 ± 0,51). Ninguna de las otras características evaluadas se vio afectada por los efectos esquila, edad gestacional o la interacción entre ambas (Cuadro VIII).

Cuadro VIII. Características de la lana medidas en forma objetiva: Medias de mínimos cuadrados ± EEM y P valor de los principales efectos de los factores incluidos en el modelo (esquilado o no esquilado, etapa de la gestación y la doble interacción).

	Tratamiento				P valor		
	EP	SE	iTa	iTe	E	EG	E*EG
LM (cm)	7,68 ± 0,50	7,91 ± 0,51	7,66 ± 0,51	7,93 ± 0,50	0,1384	0,0920	0,1958
PVS (kg)	2,46 ± 0,24	2,56 ± 0,24	2,32 ± 0,24	2,69 ± 0,24	0,1839	<,0001	0,1499
RND (%)	79,45 ± 0,44	79,12 ± 0,53	79,04 ± 0,52	79,53 ± 0,44	0,6036	0,4456	0,6191
PVL (kg)	1,94 ± 0,18	2,01 ± 0,18	1,82 ± 0,18	2,13 ± 0,18	0,2130	<,0001	0,2601
DM (µ)	16,09 ± 0,12	15,96 ± 0,15	15,62 ± 0,15	16,43 ± 0,12	0,4846	<,0001	0,6170
CVD (%)	18,17 ± 0,46	18,48 ± 0,52	18,20 ± 0,52	18,46 ± 0,46	0,5464	0,6178	0,8169
F30 (%)	0,34 ± 0,04	0,29 ± 0,05	0,25 ± 0,05	0,39 ± 0,04	0,3043	0,0143	0,6184
Y	70,10 ± 0,35	70,25 ± 0,36	69,99 ± 0,36	70,37 ± 0,35	0,2838	0,0075	0,9516
Y-Z	-0,93 ± 0,33	-1,02 ± 0,33	-0,90 ± 0,33	-1,04 ± 0,33	0,4386	0,2295	0,2241
RM	50,25 ± 1,40	51,81 ± 1,80	49,60 ± 1,78	52,46 ± 1,42	0,4711	0,1867	0,6690

*LM= largo de mecha, PVS= peso vellon sucio, RND= rendimiento, PVL= peso vellon limpio, DM= diametro, CVD= coeficiente de variacion del diametro, F30= porcentaje de fibras mayores a 30 micras, Y= brillo, Y-Z= grado de amarillamiento, RM= resistencia de mecha, EP= grupo de madres con esquila preparto, SE= grupo de madres sin esquila preparto, iTa= grupo de madres inseminadas en abril, iTe= grupo de madres inseminadas en marzo, EG= edad gestacional al momento de la esquila, E*EG= interacción esquila con edad gestacional.*

7. DISCUSIÓN

7.1. Efecto de la esquila preparto y la edad gestacional sobre el comportamiento de las hormonas tiroideas maternas

La primera parte del presente estudio fue diseñada para observar el efecto del estrés térmico por frío generado por la esquila preparto en dos momentos específicos de la gestación, sobre las concentraciones de hormonas tiroideas maternas. La originalidad del diseño radica en que ambos grupos experimentales fueron sometidos al procedimiento de esquila en el mismo momento, lo cual permitió estandarizar el desafío ambiental, asegurando que las diferencias observadas pudieran atribuirse principalmente al estadio gestacional y no a variaciones en las condiciones externas. Esta característica metodológica representa una fortaleza del presente ensayo, ya que, hasta el momento, no se han encontrado estudios previos que hayan abordado este tema utilizando un diseño experimental de características similares.

Si el incremento en las hormonas tiroideas, inducido por la esquila preparto, constituyera el mecanismo responsable de modificaciones en la población folicular y en las características de la lana de los corderos, cabría esperar en este estudio un aumento en la densidad de folículos secundarios en la descendencia de ovejas esquiladas. Esta modificación folicular podría estar asociada con una reducción en el diámetro de la fibra, así como con posibles cambios en otras características del vellón. Los resultados obtenidos respaldan la primera parte de la hipótesis, al evidenciar que la esquila preparto provocó un incremento significativo en las concentraciones séricas de T3 y T4 en comparación con las ovejas no esquiladas. Estos resultados coinciden con lo reportado por diversos autores, quienes han planteado que las hormonas tiroideas desempeñan un papel fundamental en la adaptación de los mamíferos al estrés térmico, particularmente al inducido por el frío (Sasaki y Weekes, 1984; Hocquette et al., 1992). En este contexto, la esquila preparto representa un factor estresante relevante, tal como fue descrito por Morris et al. (2000), lo que explicaría el aumento observado en las hormonas tiroideas. Asimismo, las concentraciones séricas de T3 y T4 se vieron influenciadas significativamente por el momento de muestreo posterior a la esquila, evidenciando una dinámica temporal en la respuesta endocrina al estímulo térmico. En el caso de la T3, se observaron niveles más elevados en las ovejas esquiladas a las 24 y 72 horas pos-esquila, lo cual sugiere una respuesta fisiológica sostenida al cambio en las condiciones térmicas. Sin embargo, estos resultados difieren parcialmente de los obtenidos por Drews y Slebodzinski (1985), quienes, trabajando con un protocolo de muestreo similar, registran un pico máximo de T3 a las 4 horas pos-esquila, seguido de una disminución a las 24 horas, aunque los niveles se mantuvieron por encima de los valores basales. En contraste, los resultados obtenidos para la T4 muestran una mayor concordancia con lo reportado en la literatura. Tanto en el presente estudio como en el de Drews y

Slebodzinski (1985), se evidencia un incremento progresivo en las concentraciones de T4, alcanzando un valor máximo luego de las 24 horas; específicamente en el caso del presente ensayo, a las 48 horas pos-esquila. Complementariamente, otros estudios como los de Morris et al. (2000) y Sherlock et al. (2003) informan picos hormonales entre los 11 y 14 días posteriores a la esquila. Sin embargo, dado que sus primeras determinaciones las realizaron a los 10 días, no puede descartarse la ocurrencia de un aumento previo no registrado, lo que refuerza la necesidad de un monitoreo más continuo en las primeras horas y días tras la esquila. Un factor relevante en la interpretación de estas diferencias temporales es la temperatura ambiente durante el momento de la esquila y el periodo de muestreo. En el presente estudio, las condiciones térmicas oscilaron entre 7°C y 19,6°C durante las primeras 72 horas pos-esquila, lo cual representa un rango más amplio y cálido en comparación con las condiciones controladas del estudio de Drews y Slebodzinski (1985), que se desarrolló a una temperatura promedio de 8,5°C. Esta diferencia ambiental podría explicar, al menos en parte, las discrepancias observadas en los valores de T3, ya que la actividad del eje tiroideo es altamente sensible a las variaciones térmicas. No obstante, a pesar de estas diferencias, las concentraciones absolutas de T3 y T4 fueron comparables entre ambos estudios, lo que sugiere que, si bien la temperatura ambiental modula la dinámica temporal de la respuesta hormonal, la magnitud de dicha respuesta tiende a mantenerse relativamente constante bajo condiciones de esquila.

Adicionalmente, se observó que los niveles de T3 y T4 variaron en función de la edad gestacional, siendo más elevados en las ovejas inseminadas de forma tardía. Esta observación es consistente con las variaciones fisiológicas propias del estado gestacional. Yildiz et al. (2005) y Novoselec et al. (2009) informan que la concentración plasmática de T4 alcanza sus niveles máximos durante las etapas iniciales de la preñez, disminuyendo progresivamente hacia el final de la gestación y durante el posparto. Este patrón se explica por el rol que cumplen las hormonas tiroideas en el desarrollo fetal temprano. En las primeras etapas de gestación, las hormonas tiroideas maternas atraviesan la placenta y constituyen la única fuente de estas hormonas para el feto en desarrollo. A medida que progresa la gestación y se completa la maduración de la glándula tiroides fetal, esta comienza a requerir yodo de la circulación materna, compitiendo con la tiroides de la madre por este ion esencial (Obregón et al., 2007; Forhead y Fowden, 2014; Visser, 2016). Este mecanismo fisiológico sería el responsable de la disminución progresiva de las hormonas tiroideas maternas conforme avanza la gestación (Colodel et al., 2010).

7.2. Efecto de la esquila preparto sobre el peso de los corderos, el conteo folicular y características del vellón

En el presente ensayo, la esquila preparto no tuvo un efecto estadísticamente significativo sobre el peso al nacer de los corderos. No obstante, se observó una tendencia hacia un mayor peso en los corderos nacidos de madres esquiladas (5,15 kg ± 0,16) en comparación con aquellos nacidos de ovejas no esquiladas (4,92 kg ± 0,17). Si bien los reportes en la bibliografía son diversos, los presentes resultados coinciden con los reportados por Banchero et al. (2010) y van Reenen et al. (2010), quienes tampoco encuentran un efecto claro de la esquila preparto sobre este parámetro. Sin embargo, otros estudios han documentado un incremento en el peso al nacer de los corderos como consecuencia de la esquila de las ovejas, tanto cuando esta se realiza en etapas tempranas (Jopson et al., 2002; Kenyon et al., 2002a; Revell et al., 2002; Montossi et al., 2005; Corner et al., 2006; De Barbieri et al., 2018) como en fases más avanzadas de la gestación (Cal Pereyra et al., 2011; Rosales Nieto et al., 2019). Por otro lado, algunos trabajos reportan efectos significativos únicamente en partos múltiples (Revell et al., 2000; López-Mazz et al., 2018). Una posible explicación para la ausencia de un efecto significativo de la esquila sobre el peso al nacer podría estar relacionada con el buen estado nutricional de las ovejas durante la gestación. Kenyon et al. (2002a; 2002b) sugieren que existen dos condiciones que afectan la capacidad de las ovejas de responder a la esquila preparto. En primer lugar, la oveja debe tener el potencial de responder, es decir, estar “destinada” a parir corderos de bajo peso y, en segundo lugar, debe tener los medios para responder, es decir, un nivel adecuado de reservas maternas y/o una correcta nutrición que permita que los nutrientes adicionales se dirijan al crecimiento fetal. En este estudio, todas las madres mantuvieron una adecuada condición corporal, lo que probablemente favoreció un desarrollo fetal óptimo independientemente del tratamiento, y redujo así la posibilidad de detectar diferencias atribuibles exclusivamente a la esquila, lo que se evidencia en los buenos pesos al nacer de los corderos de todos los grupos experimentales.

La evidencia de ensayos previos ha sugerido que la esquila preparto, especialmente cuando se realiza en etapas tempranas de la gestación, puede modificar la población folicular de la progenie (Revell et al., 2002; Sherlock et al., 2002; van Reenen et al., 2010). Sin embargo, en el presente estudio, la esquila preparto no tuvo efecto sobre la cantidad de folículos primarios ni secundarios, la relación S/P, ni sobre las densidades foliculares. Estos resultados coinciden con los reportados por Kenyon et al. (2005; 2006), quienes tampoco observan efectos significativos de la esquila sobre los conteos foliculares. Kenyon et al. (2004b) demuestran que aumentos en las hormonas tiroideas maternas pueden afectar la población folicular de la descendencia. Por lo tanto, considerando que la esquila puede elevar las concentraciones de T3 y T4, era razonable esperar una modificación en la cantidad de folículos en los corderos. No obstante, en el

estudio de Kenyon et al. (2004b), el aumento en hormonas tiroideas se logró mediante una inducción artificial de hipertiroidismo durante 10 días. En nuestro caso, si bien se observó un incremento en los niveles de T4 en las ovejas esquiladas, este no habría sido de suficiente magnitud como para inducir cambios en la progenie.

Es importante considerar el momento de iniciación folicular durante la gestación, los folículos primarios se inician alrededor del día 40 y los secundarios hacia el día 90, estando todos los folículos primarios produciendo fibra para el día 111 (Hocking-Edwards et al., 1996). Hocking-Edwards et al. (1996) identificaron el período entre 90 y 125 días de gestación como el periodo crítico de desarrollo de los diferentes tipos de folículos en Merino. Si bien en el grupo **EPiTe** se registró un aumento marcado en T4, este ocurrió al final de este período crítico, lo que podría explicar la ausencia de efecto.

Otro aspecto relevante es la raza de las ovejas utilizadas. Excepto van Reenen et al. (2010), que trabajaron con ovejas de la raza Merino, el resto de los estudios utilizaron Romney y sus cruzas. Dado que esta última presenta una menor densidad folicular, podría ser más sensible a evidenciar cambios. Por lo tanto, las inconsistencias e incluso contradicciones entre estudios podrían atribuirse tanto a diferencias raciales como a las condiciones experimentales particulares en que se desarrollaron los ensayos. En este contexto, y reforzando la interpretación de nuestros resultados, se observó que ni la esquila preparto ni el aumento en las concentraciones de hormonas tiroideas maternas tuvieron efecto sobre las poblaciones de folículos de lana en los corderos, en comparación con los nacidos de ovejas no esquiladas. En concordancia con lo reportado por Kenyon et al. (2005), los hallazgos del presente estudio sugieren que las elevaciones de T3 y T4 inducidas por la esquila no sería el único mecanismo responsable de las diferencias en la población folicular observadas en algunos trabajos previos en corderos nacidos de ovejas esquiladas durante la gestación.

Dada la ausencia de cambios en la población folicular inducidos por la esquila preparto, era esperable que no se observaran modificaciones en las características del vellón de la progenie, como se evidenció en este estudio. Sin embargo, los resultados reportados en la literatura respecto a este aspecto han sido contradictorios. Por ejemplo, van Reenen et al. (2010) observan una disminución en la densidad folicular, pero no detectan efectos sobre las características del vellón. En contraste, Sherlock et al. (2002) reportan una disminución en la densidad de folículos secundarios, lo que se asocia con un aumento en el diámetro de la fibra y un vellón levemente más blanco. Asimismo, Kenyon et al. (2006), a pesar de no encontrar diferencias en las poblaciones foliculares, observan un vellón más blanco en la progenie de ovejas sometidas a esquila preparto tardía, con valores Y-Z de 0,46.

7.3. Efecto de la edad gestacional sobre el peso de los corderos, el conteo folicular y características del vellón

Se obtuvo un efecto significativo de la edad gestacional sobre el peso al nacer de los corderos, de forma que las ovejas inseminadas de forma tardía (**iTa**) tuvieron corderos más pesados al nacer que las ovejas inseminadas de forma temprana (**iTe**), independientemente de si fueron esquiladas o no (5,21 kg ± 0,17 vs 4,86 kg ± 0,16; P=0,007). Ambos grupos transitaron distintas etapas de la gestación bajo las mismas condiciones ambientales y de manejo, lo que permite interpretar que las diferencias en peso al nacer pueden deberse a cuándo, dentro del desarrollo fetal, ocurrieron ciertos estímulos ambientales. En este caso es difícil comparar con la literatura, debido a que no hay modelos que se asemejen al del presente ensayo. Asimismo, los corderos hijos de las ovejas del grupo **iTa**, presentaron a los 12 meses, mayor densidad de folículos primarios y secundarios. Este resultado sugiere que estos fetos coincidieron con la ventana crítica de formación de folículos (días 90–125; Hocking-Edwards et al., 1994; Hocking-Edwards et al., 1996), durante la cual el entorno uterino (posiblemente influenciado por factores fisiológicos maternos asociados a la diferencia en el momento de la inseminación) actuó como un estímulo para la proliferación de tejidos dérmicos (Lemley et al., 2020). En contraste, los fetos más avanzados (**iTe**) ya habrían pasado por esa fase, mostrando menor respuesta. Este hallazgo es consistente con el concepto de "programación fetal", en el cual el entorno uterino durante períodos críticos del desarrollo puede inducir cambios duraderos en el crecimiento y la fisiología del feto (Godfrey y Barker, 2000). El momento del estímulo ambiental durante la gestación es fundamental, ya que la sensibilidad del desarrollo de la unidad fetoplacentaria cambia desde el inicio hasta el final de la preñez (Lemley et al., 2020).

El menor diámetro de fibra observado en la progenie de las ovejas del grupo **iTa**, podría estar relacionado a la mayor densidad folicular encontrada, lo que podría sugerir un mecanismo de competencia entre folículos vecinos durante el desarrollo de las fibras (Fraser y Short, 1952; Bawden et al., 2010). Estos autores demuestran que existe una correlación negativa entre el diámetro de fibra y el número y proximidad de folículos adyacentes, lo que indica que una mayor densidad folicular limitaría el crecimiento individual de cada fibra por competencia por recursos (como nutrientes) y espacio. Al ser el diámetro de fibra un componente del peso de vellón limpio era de esperar también una disminución de este (Schlink, 2013).

8. CONCLUSIONES

- La esquila preparto provocó un aumento en las concentraciones de hormonas tiroideas maternas, evidenciando una respuesta fisiológica al estrés térmico por frío.
- El aumento en hormonas tiroideas como respuesta a la esquila, no generó modificaciones en la población folicular ni en las características del vellón de la progenie.
- Se evidenció un efecto de programación fetal inducido por estímulos asociados a la edad gestacional que provocó cambios en las características foliculares y del vellón.

Es necesario profundizar en el conocimiento de los estímulos y mecanismos que desencadenan estos cambios para comprender su impacto en la producción de lana fina.

9. BIBLIOGRAFÍA

1. Abella, I. & Preve, F. (2008). ¿Qué tan blanca es la lana uruguaya? Lana noticias, 149 32-35

2. Adams, N.R., Liu, S.M., Briegel, J.R. & Greeff, J.C. (2000). Protein metabolism in skin and muscle of sheep selected for or against staple strength. Aust. J. Agric. Res., 51 541-546

3. Afolayan, R.A., Fogarty, N.M., Ingham, V.M., Gilmour, A.R., Gaunt, G.M., Cummins, L.J. & Pollard, T. (2007). Genetic evaluation of crossbred lamb production. 3. Growth and carcass performance of second-cross lambs. Aust. J. Agric. Res., 58 4575-5466

4. Akasha, M.A., Anderson, R.R., Ellersieck, M. & Nixon, D.A. (1987). Concentration of thyroid hormones and prolactin in dairy cattle serum and milk at three stages of lactation. J. Dairy Sci., 70 271-276

5. Ames, D. & Insley, L. (1975). Wind-chill effect for cattle and sheep. J. Anim. Sci., 40 161-165

6. Andrews, R.N., Beattie, A.E., Dodds, K.G., Wuliji, T. & Montgomery, G.W. (1998). Wool follicle traits of ½ Merino, ½ Romney F and backcross ¾ Merino ¼ Romney gene mapping flocks. Proc. N.Z. Soc. Anim. Prod., 58 262-265

7. Angel, C., Beare, S. & Zwart, A.C. (1990). Product characteristics and arbitrage in the Australian and New Zealand wool markets. Aust. J. Agric. Econ., 34 67-79

8. AWI (2024). Visual sheep scores. Sydney, Australia: AWI Ltd & MLA Ltd. Disponible en: https://www.wool.com/globalassets/wool/sheep/welfare/breech-flystrike/breeding-for-breech-strike-resistance/visual-scores-producer-version-4-2024.pdf Revisado 28-8-24

9. Aylan-Parker, J. & McGregor, B.A. (2002). Optimising sampling techniques and estimating sampling variance of fleece quality attributes in alpacas. Small Rumin. Res., 44 53-64

10. Azzarini, M. (1983). El efecto de la esquila en la producción ovina. Ovinos y Lanas Boletín Técnico, 7 41-53

11. Azzarini, M. & Ponzoni, R. (1971). Aspectos modernos de la producción ovina: primera contribución. Montevideo, UY: EEMAC, 197 p. (Colección Ciencias, 6).

12. Banchero, G. & Quintans, G. (2005). Alternativas nutricionales y de manejo para aumentar la señalada de la majada en sistemas ganaderos extensivos: Supervivencia de corderos al parto y durante su primera semana de vida. Jornada anual de producción animal: resultados experimentales. INIA Treinta y Tres. Serie Actividades de difusión, 429 (2) 34-40

13. Banchero, 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. Anim. Prod. Sci., 50 309-314

14. Banchero, G., Quintans, G., Lindsay, D. & Milton, J. (2009). A pre-partum lift in ewe nutrition from a high-energy lick or maize or by grazing Lotus uliginosus pasture, increases colostrum production and lamb survival. Animal, 3 (8) 11831188

15. Banchero, G., Montossi, F., De Barbieri, I., Quintans, G. (2007a). Esquila preparto: Algunos mecanismos implicados que podrían explicar la mayor supervivencia de corderos nacidos de ovejas esquiladas durante la gestación. XXXV Jornadas Uruguayas de Buiatría, Paysandú, Uruguay, 199-206

16. Banchero, G., Quintans, G., Vazquez, A., Gigena, F., La Manna, A., Lindsay, D. & Milton, J. (2007b). Effect of supplementation of ewes with barley or maize during the last week of pregnancy on colostrum production. Animal, 1 625-630 doi.org/10.1017/S1751731107691885

17. Banchero G, Montossi F, De Barbieri I, Quintans G. (2007c). Esquila preparto: una tecnología para mejorar la supervivencia de los corderos. Revista INIA N°12 ISSN-1510-9011 (Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria)

18. Baqui, M., Botero, D., Gereben, B., Curcio, C., Harney, J.W., Salvatore, D., Sorimachi, K., Larsen, P.R. & Bianco, A.C. (2003). Human type 3 iodothyronine selenodeiodinase is located in the plasma membrane and undergoes rapid internalization to endosomes. J. Biol. Chem, 278 (2) 1206-1211 doi.org/10.1074/jbc.M210266200

19. Barcellos, J.O.J., Zago, D., Fagundes, H.X., Pereira, G.R., Sartori, E.D. (2024). Foetal programming in sheep: Reproductive and productive implications. Anim. Reprod. Sci., 265 107494 doi.org/10.1016/j.anireprosci.2024.107494

20. Barker, D.J.P. & Clark, P.M. (1997). Fetal undernutrition and disease in later life. Rev. Reprod., 2 105-112

21. Barriola, J.P. (1966). La lana. Comisión Honoraria de Mejoramiento de la Producción Ovina. Ministerio de Ganadería y Agricultura. 33p

22. Bartalena, L. (1990). Recent achievements in studies on thyroid hormone-binding proteins. Endoc. Rev., 11 (1) 47-64

23. Bass, J. (1989). Effect of litter size, dietary protein content, ewe genotype and season on milk production and associated endocrine and blood metabolite status of ewes. Anim. Breed. Abstr., 58 275

24. Bassett, J.H.D., Harvey, C.B. & Williams, G.R. (2003). Mechanisms of thyroid hormone receptor-specific nuclear and extra nuclear actions. Mol Cell Endocrinol, 213 1–11.

25. Bawden, C. S., Kleemann, D. O., McLaughlan, C. J., Nattrass, G. S. & Dunn, S. M. (2010). Mechanistic aspects of fetal development relating to postnatal fibre production and follicle development in ruminants. Managing the prenatal environment to enhance livestock productivity, 121-159 doi.org/10.1007/978-90-481-3135-8_5

26. Baxter, B.P. & Cottle, D.J. (1998). The use of mid-side fleece fibre diameter distribution measurements in sheep selection. Wool Technology Sheep Breed, 46 154-171

27. Baxter, B.P. & Cottle, D.J. (1997). Fibre diameter distribution characteristics of mid-side (fleece) samples and their use in sheep breeding. International Wool Organization Technical Committee Meeting, Boston, USA, pp. 1-8.

28. Behrendt, R., van Burgel, A.J., Baily, A., Barber, P., Curnow, M., Gordon, D.J., Hocking Edwards, J.E., Oldham, C.M. & Thompson, A.N. (2011). On farm paddock scale comparisons across southern Australia confirm that increasing the nutrition of Merino ewes improves their production and the lifetime performance of their progeny. Anim. Prod. Sci., 51 805-812

29. Behrendt, R., Barber, P., Oldham, C.M., Hocking Edwards, J.E., Hatcher, S. & Thompson, A. (2006). Lifetime wool: comparisons on commercial farms show the benefit of good nutrition in pregnancy on production and lamb performance of Merino ewes. Australian Society of Animal Production 26th Biennial Conference. Short Communication number 70

30. Bekeová, E., Elecko, J., Krajnicáková, M., Hendrichovský, V. & Maracek, I. (1991). Dynamics of changes in the serum levels of cholesterol, thyroid and ovarian hormones in the postpartum period in ewes. Vet. Med., 36 (11) 673-684

31. Bell, A.W., McBride, B.W., Slepetis, R., Early, R.J. & Currie, W.B. (1989). Chronic heat stress and prenatal development in sheep. l. Conceptus growth and maternal plasma hormones and metabolites. J. Anim. Sci., 67 3289-3299

32. Bianco, A.C. & Kim, B.W. (2006). Deiodinases: implications of the local control of thyroid hormone action. J. Clin. Invest., 116 (10) 2571–2579 doi.org/10.1172/JCI29812

33. Bianco, A.C., Salvatore, D., Gereben, B., Berry, M.J. & Larsen, P.R. (2002). Biochemistry, cellular and molecular biology, and physiological roles of the iodothyronine selenodeiodinases. Endoc. Rev., 23 (1) 38-89

34. Bielli, A., Katz, H., Pedrana, G., Gastel, M.T., Moraña, A., Castrillejo, A., Lundeheim, N., Forsberg, M., Rodriguez-Martinez, H. (2001). Nutritional management during fetal and postnatal life, and the influence on testicular stereology and Sertoli cell numbers in Corriedale ram lambs. Small Rumin. Res., 40 63-71 doi.org/10.1016/S0921-4488(00)00213-3

35. Billoni, N., Buan, B., Gautier, B., Gaillard, O., Mahé, Y.F. & Bernard, B.A. (2000). Thyroid hormone receptor β1 is expressed in the human hair follicle. Br. J. Dermatol., 142 645–652

36. Blair, H.T., Jenkinson, C.M.C., Peterson, S.W., Kenyon, P.R., van der Linden, D.S., Davenport, L.C., Mackenzie, D.D.S., Morris, S.T. & Firth, E.C. (2010). Dam and granddam feeding during pregnancy in sheep affects milk supply in offspring and reproductive performance in grand-offspring. J. Anim. Sci., 88 (E. Suppl.), E40–E50

37. Blaxter, K. (1967). The Energy Metabolism of Ruminants. Hutchinson, London. pp. 110-112.

38. Botha, A.F. & Hunter, L. (2010). The measurement of wool fibre properties and their effect on worsted processing performance and product quality. Part 1: The objective measurement of wool fibre properties. Textile Progress, 42 (4) 227-339

39. Brown, D.J., Crook, B.J. & Purvis, I.W. (2002). Differences in fibre diameter profile characteristics in wool staples from Merino sheep and their relationship with staple strength between years, environments, and bloodlines. Aust. J. Agric. Res., 53 481-491

40. Cadaret, C.N., Posont, R.J., Swanson, R.M., Beard, J.K., Gibbs, R.L., Barnes, T.L., Marks-Nelson, E.S., Petersen, J.L. & Yates, D.T. (2022). Intermittent maternofetal oxygenation during late gestation improved birthweight, neonatal growth, body symmetry, and muscle metabolism in intrauterine growth-restricted lambs. J. Anim. Sci., 100 (1) skab358 doi.org/10.1093/jas/skab358

41. Cal Pereyra, L., Benech, A., Da Silva, S., Martin, 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. Arch. Med. Vet., 43 (3) 277-285

42. Cam, M.A. & Kuran, M. (2004). Shearing pregnant ewes to improve lamb birth weight increases milk yield of ewes and lamb weaning weight. Asian-Australas J. Anim. Sci., 17 1669-1673. doi.org/10.5713/ajas.2004.1669

43. 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. Anim. Prod. Sci., 51 (10) 939-951

44. Cantou, I., Cal-Pereyra, L., Abreu-Palermo, C., Scaglione, F., Rodríguez, P., González-Montaña, J.R., Neimaur, K. (2024). Effects of prepartum shearing on metabolic and placental parameters of ewes: Impact on productive parameters of their lambs. Livest. Sci., 284 105489 doi.org//10.1016/j.livsci.2024.105489

45. Capurro, V. & Cardozo, N. (2010). Perfiles hormonales y metabólicos en ovejas merino preñadas con y sin esquila preparto. Tesis Facultad de Agronomía, Universidad de la República. pp 98

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

47. Carr-Hill, R., Campbell, D.M., Hall, M.H. & Meredith, A. (1987). Is birth weight determined genetically? Br. Med. J. (Clin. Res. Ed.), 295 687-689 doi.org/10.1136/bmj.295.6600.687

48. Carter, H.B. (1955). The hair follicle group in sheep. Anim. Breed. Abstr., 23 (2) 101-116

49. Carter, H.B. (1943). Studies in the biology of the skin and fleece of sheep. 1. The development and general histology of the follicle group in the skin of the Merino. Council for Scientific and Industrial Research Australian Bulletin No. 164

50. Carter, H.B. (1939). Fleece density and the histology of the Merino skin. Aust. Vet. J., 15 210-213

51. Carter, H.B. & Clarke, W.H. (1957). Hair follicle group and skin follicle population of Australian Merino Sheep. Aust. J. Res., 8 (1) 91-108

52. Carter, H.B. & Hardy, M.H. (1947). Studies in the biology of the skin and fleece of sheep. IV. The hair follicle group and its topographical variations in the skin of the Merino foetus. Bulletin of the Council for Scientific and Industrial Research Australia, 215 1-41

53. Cartwright, G.A. & Thwaites, C.J. (1976a). Foetal stunting in sheep. II. The effects of high ambient temperature during gestation on wool follicle development in the foetal lamb. J. Agric. Sci., Cambridge, 86 581-585

54. Cartwright, G.A. & Thwaites, C.J. (1976b). Foetal stunting in sheep. I. The influence of maternal nutrition and high ambient temperature on the growth and proportions of Merino foetuses. J. Agric. Sci., Cambridge, 86 573-580

55. Carver, T.D. & Hay Jr., W.W. (1995). Uteroplacental carbon substrate metabolism and O_2 consumption after long-term hypoglycemia in pregnant sheep. Am. J. Physiol., 269 299-308

56. Casellas, J. & Caja, G. (2014). Fetal programming by co-twin rivalry in sheep 1. J. Anim. Sci., 92 (1) 64-71

57. Chopra, I.J., Sack, J. & Fisher, D.A. (1975). 3,3´,5´-Triiodothyronine (Reverse T3) and 3,3,5´-Triiodothyronine (T3) in fetal and adult sheep: studies on metabolic clearance rates, production rates, serum binding, and thyroidal content relative o thyroxine. Endocrinol., 97 1080-1088

58. Clarke, L., Heasman, L., Juniper, D.T. & Symonds, M.E. (1998). Maternal nutrition in early-mid gestation and placental size in sheep. Br. J. Nutr., 79 359-364

59. Clarke, L., Bryant, M.J., Lomax, M.A. & Symonds, M.E. (1997). Maternal manipulation of brown adipose tissue and liver development in the ovine fetus during late gestation. Br. J. Nutr., 77 871-883

60. Coates, D. B. & Penning, P. D. (2000). Measuring animal performance. in: t'Mannetje, L. and Jones, R. M. (ed.) Field and Laboratory Methods for Grassland and Animal Production Research CABI International, Wallingford, Oxon (CABI). pp. 353-402

61. Colodel, M.M., Martins, E., Martins, V.M.V. & Marques Júnior, A.P. (2010). Serum concentration of thyroid hormones in crioula lanada serrana ewes in gestation and lactation. Arch. Zootec., 59 (228) 509-517

62. Contempré, B., Jauniaux, E., Calvo, R., Jurkovic, D., Campbell, S. & Morreale de Escobar, G. (1993). Detection of thyroid hormones in human embryonic cavities during the first trimester of pregnancy. J. Clin. Endocrinol. Metab., 17 1719–1722

63. Contreras, P.A., Matamoros, R., Monroy, R., Kruze, J., Leyan, V., Andaur, M., Böhmwald, H. & Wittwer, F. (2002). Effect of a selenium deficient diet on blood values of T3 and T4 in cows. Comp. Clin. Path., 11 65-70

64. Corbett, J.L. (2001). Variation in wool growth with physiological state. Univ. New England Publishing Unit, Armidale. 79-98.

65. Corner, R., 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. Livest. Sci., 102 121-129 doi.org/10.1016/j.livprodsci.2005.12.001

66. Costa, R.G., Jacinto, M.A.C., Camacho, M.E., Medeiros, A.N., Oliveira, R.J.F., Rey, S. (2006). Aspectos estructurales de la piel ovina y su resistencia. Pequeños Rumiantes, 7(2) 24-29

67. Cottle, D.J. (2010). Wool preparation and metabolism. In: Cottle, D.J. (Editor), International Sheep and Wool Handbook. Nottingham University Press, Nottingham, 581-618

68. Cottle, D.J. (1991). Australian Sheep and Wool Handbook. Inkata Press, Melbourne, Australia

69. Crook, B., Piper, L. & Mayo, O. (1994). Phenotypic associations between fibre diameter variability and greasy wool staple characteristics within Peppin Merino stud flocks. Wool Technology and Sheep Breeding, 42 304-318

70. Cunningham, J. G. (2003). Fisiología Veterinaria. 3ª ed. Elsevier Saunders

71. 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. N.Z. J. Agric. Res., 39 53-62

72. Dahlen, C.R., Amat, S., Caton, J.S., Crouse, M.S., Diniz, W.J.D.S. & Reynolds, L.P. (2023). Paternal effects on fetal programming. Anim. Rep., 20 e20230076 doi.org/10.1590/1984-3143-AR2023-0076

73. 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. N.Z. J. Agric. Res., 61 (1) 57-66. doi.org/10.1080/00288233.2017.1388825

74. De Barbieri, I., Montossi, F., Dighiero, A., Nolla, M., Luzardo, S., Martínez, H., Zamit, W., Levratto, J. & Frugoni, J. (2005). Largo de gestación de ovejas Corriedale: Efecto de la esquila preparto temprana. Seminario de Actualización Técnica Reproducción Ovina - Tacuarembó. Recientes avances realizados por el INIA. Actividades de Difusión, 401 115-122

75. de Jesus, L.A., Carvalho, S.D., Ribeiro, M.O., Schneider, M., Kim, S.W., Harney, J.W., Larsen, P.R. & Bianco, A.C. (2001). The type 2 iodothyronine deiodinase is essential for adaptive thermogenesis in brown adipose tissue. J. Clin. Invest., 108 (9) 1379-1385 doi.org/10.1172/JCI200113803

76. De Gea, S.G. (2007). El ganado lanar en la argentina. Producción ovina de lana. (en línea). Rio Cuarto, Sitio Argentino de Producción Animal. Disponible en http://www.produccion-animal.com.ar/produccion_ovina/produccion_ovina.htm Consultado sep. 2009.

77. Deligeorgis, S.G., Chadio, S. & Menegatos, J. (1996). Pituitary responsiveness to GnRH in lambs undernourished during fetal life. Anim. Reprod. Sci., 43 113-121 doi.org/10.1016/0378-4320(96)01471-6

78. Dellman, HD. (1998). Text book of Veterinary Histology. 5th Edn, (Lea and Febiger), Philadelphia, USA. pp: 285-295.

79. Dick, J. & Sumner, R. (1997). Seasonal changes in fibre and follicle characteristics related to wool bulk in Perendale ewes. Proc. N.Z. Soc. Anim. Prod., 57 61-64

80. Dickson, W.M. (1993). Endocrine glands. In: Duke's physiology of domestic animals, 11th edition (ed. MJ Swenson and WO Reece), Comstock Publishers Association, Ithaca and London, pp. 629–664.

81. DICOSE-SNIG. (2024). Datos actualizados de la declaración jurada de existencias DICOSE-SNIG 2024. Catálogo de Datos Abiertos del Gobierno de Uruguay. https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/datos-y-estadisticas/datos/datos-actualizados-basados-declaracion-jurada-existencias-dicose-snig-0 consultado abril-2025

82. Donald, G.E., Langlands, J.P., Bowles, J.E. & Smith, A.J. (1994). Subclinical selenium insufficiency. 5. Selenium status and the growth and wool production of sheep supplemented with thyroid hormones. Aust. J. Exp. Agric., 34 13–18

83. Doubek, J., Šlosárková, S., Fleischer, P., Malá, G. & Skřivanek, M. (2003). Metabolic and hormonal profiles of potentiated cold stress in lambs during early postnatal period. Czech J. Anim. Sci., 48 (10) 403-411

84. Doyle, E.K., Preston, J.W., McGregor, B.A. & Hynd, P.I. (2021). The science behind the wool industry. The importance and value of wool production from sheep. Anim. Front., 11 (2) 15-23 doi.org/10.1093/af/vfab005

85. Drews, R. & Slebodzinski, A.B. (1985). Serum principal iodothyronines and the influence of cold exposure associated with shearing in the sheep. J. Therm. Biol., 10 (3) 125-129

86. Du, M., Wang, B., Fu, X., Yang, Q. & Zhu, M.J. (2015). Programación fetal en la producción de carne. Ciencia de la carne, 109 40-47

87. Dussault, J.H., Hobel, C.J., DiStefano III, J.J., Erenberg, A., Fisher, D.A. (1972). Triiodothyronine turnover in maternal and fetal sheep. Endoc., 90 1301-1308

88. Dussault, J.H., Hobel, C.J. & Fisher, D.A. (1971). Maternal and fetal thyroxine secretion during pregnancy in the sheep. Endoc., 88 47-51

89. 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. Appl. Anim. Behav. Sci., 92 235-260 doi.org/10.1016/j.applanim.2005.05.010

90. Dwyer, C.M. & Morgan, C.A. (2006). Maintenance of body temperature in the neonatal lamb: Effects of breed, birth weight, and litter size. J. Anim. Sci., 84 1093-1101

91. Edwards, A.K., McKnight, S.M., Askelson, K., McKnight, J.R., Dunlap, K.A. & Satterfield, M.C. (2020). Adaptive responses to maternal nutrient restriction alter placental transport in ewes. Placenta, 96 1–9 doi.org/10.1016/j.placenta.2020.05.002

92. Ekpe, E.D. & Christopherson, R.J. (2000). Metabolic and endocrine responses to cold and feed restriction in ruminants. Can. J. Anim. Sci., 80 87-95

93. Edriss, M.A., Dashab, G., Ghareh Aghaji, A.A., Nilforoosha, M.A. & Movassagh, H. (2007). A study of some physical attributes of Naeini sheep wool for textile industry. Pak. J. Biol. Sci., 10 415-420

94. Elolimy, A., Vailati-Riboni, M., Liang, Y. & Loor, J.J. (2019). Cellular mechanisms and epigenetic changes: role of nutrition in livestock. Vet. Clin. North Am. Food Anim. Pract., 35 (2) 249-263

95. Elvira, M.G. (2009). El ovino: la fabrica biológica de lana. Sitio Argentino de Producción Animal. Recuperado de https://www.produccionanimal.com.ar/produccion_ovina/produccion_ovina_lana/12-ovino.pdf Consultado abril-2024

96. Everitt, G.C. (1967). Residual effects of pre-natal nutrition on the post-natal performance of Merino sheep. Proc. N.Z. Soc. Anim. Prod., 27 52-68

97. Ferguson, K.A., Wallace, A.L. & Lindner, C. (1965). Hormonal regulation of wool growth. In: A. G. Lyne and B. F. Short (ed.) Biology of the Skin and Hair Growth. Angus and Robertson, Sydney, Australia, pp 655–665.

98. Ferguson, K.A., Schinckel, P.G., Carter, H.B. & Clarke, W.H. (1956). The influence of the thyroid on wool follicle development in the lamb. Aust. J. Biol. Sci., 9 575–585

99. Fernández-Abella, D., Correa, P., Surraco, L. & Vergnes, P. (1991). Evaluación de dos épocas de encarnerada en raza Ideal sobre pasturas naturales de Basalto. Universidad de la República, Regional Norte (Salto). Boletín Técnico de Ciencias Biológicas, 1 (1) 15-30

100. Ferreira, G., Quintans, G., Brito, G., Baldi, F., Banchero, G. & Piaggio, L. (2014). N8-Peso al nacimiento, destete y a la faena en la progenie de ovejas restringidas nutricionalmente desde día 45 al 115 de gestación, V congreso de la asociación uruguaya de producción animal. Montevideo, Uruguay, 2p. Disponible en: http://www.ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/4517/1/Ferreira-Gustavo-AUPA

101. Fisher, D.A., Chopra, I.J. & Dussault, J.H. (1972). Extrathyroidal conversion of thyroxine to triiodothyronine in sheep. Endoc., 91 1141-1144

102. Ford, S. P. (2000). Cotyledonary placenta. Encyclopedia of Reproduction. E. Knobil and J. D. Neill, ed. Academic Press, San Diego, CA. pp730–738

103. Forhead, A.J., Curtis, K., Kaptein, E., Visser, T.J. & Fowden, A.L. (2006). Developmental control of iodothyronine deiodinases by cortisol in the ovine fetus and placenta near term. Endoc., 147 (12) 5988-5994 doi.org/10.1210/en.2006-0712

104. Forhead, A.J. & Fowden, A.L. (2014). Thyroid hormones in fetal growth and prepartum maturation. J. Endoc., 221 (3) 87-103. doi.org/10.1530/JOE-14-0025

105. Fozi, M.A., Van der Werf, J.H.J. & Swan, A.A. (2007). Inclusion of skin follicle traits in selection indices in breeding programs improves genetic gain in Autralian fine-wool Merinos. Aust. J. Agric. Res., 58 921-927 doi.org/10.1071/AR06347

106. Fraser, A.S. (1954). Development of the skin follicle population in Merino sheep. Aust. J. Agric. Res., 5 737-744

107. Fraser, A. S. & Short, B. F. (1952). Competition between skin follicles in sheep. Aust. J. Agric. Res., 3 (4) 445-452

108. Friend, M.A. & Robards, G.E. (2005). Fibre diameter and staple strength of sheep selected for divergent clean fleece weight when subjected to an increase in intake or an increase in intake and diet change. Aust. J. Agric. Res., 56 195-201

109. Galton, V.A. (2005). The roles of the iodothyronine deiodinases in mammalian development. Thyroid 15 (8) 823-834

110. García Pintos, R. & Garrido, D.F. (1987). Efecto de la esquila preparto sobre la producción de majadas de cría. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. pp. 11-48

111. García Sacristán, A., Castejón Montijano, F., De La Cruz Palomino, L.F., González Gallego, J., Murillo López De Silanes, M.D., Salido Riz, G. (1995). Fisiología veterinaria. Madrid, EDIGRAFOS. 1073 p.

112. Gillespie, J.R. & Flanders, F.B. (2010). Modern livestock and poultry production, 8th Edition, Delmar Cengage Learning, Clifton Park, NY.

113. Gluckman, P.D. & Hanson, M.A. (2006). Mismatch: Why Our World No Longer Fits Our Bodies. Oxford University Press, Oxford, UK. Greenwood, P.L.; Bell, A.W. (2019). Developmental Programming and Growth of Livestock Tissues for Meat Production. Vet. Clin. North Am. Food Anim. Pract., 35 (2) 303-319

114. Gluckman, P.D. & Hanson, M.A. (2004). Developmental origins of disease paradigm: a mechanistic and evolutionary perspective. Pediat. Res., 56 311-317

115. Gluckman, P.D., Breier, B.H., Oliver, M., Harding, J. & Bassett, N. (1990). Fetal growth in late gestation – a constrained pattern of growth. Acta Paediatr. Scand. Suppl., 367 105-110 doi.org/10.1111/j.1651-2227.1990.tb11644.x

116. Godfrey, K.M. & Barker, D.J.P. (2000). Fetal nutrition and adult disease. Am. J. Clin. Nutr, 71(suppl) 1344–1352

117. González, R., Barrera, E. & Iwan, L.G. (1988). Efecto de la esquila preparto sobre la cantidad y calidad de la lana de ovejas Merino Australiano en la Patagonia. Revista Argentina de Producción Animal, 8 (2) 137-141

118. Greco, D. & Stabenfeldt, G.H. (1997). Endocrine glands and their function. In: Cunningham JG (ed). Textbook of Veterinary Physiology, 2nd Ed. WB Saunders Company, Philadelphia, pp 385–417.

119. Greeff, J.C. (2006). Coefficient of variation of wool fibre diameter in Merino breeding programs. Farmnote. Western Australian Department of Agriculture, Perth, pp. 1-4.

120. Greenwood, P.L. & Bell, A.W. (2003a). Prenatal nutritional influences on growth and development of ruminants. RAAN-A, 14 57-73

121. Greenwood, P.L. & Bell, A.W. (2003b). Consequences of intra-uterine growth retardation for postnatal growth, metabolism and pathophysiology. Reprod. Suppl., 61 195-206

122. Greenwood, P.L. & Thompson, A.N. (2007). Consequences of maternal nutrition during pregnancy and of foetal growth for productivity of sheep. RAAN-A, 16 185-196

123. Greenwood, P.L., Thompson, A.N. & Ford, S.P. (2010). Postnatal consequences on the maternal environment and growth during prenatal life for productivity of ruminants. In: Greenwood, P.L., Bell, A.W., Vercoe, P.E., Viljoen, G.J. (Eds.), Managing the Prenatal Environment to Enhance Livestock Productivity. Springer, Dordrecht, Heidelberg, London, pp. 3–36.

124. Griffin, J.E. & Ojeda, S.R. (1992). Textbook of Endocrine Physiology. 2nd ed. pp 61-74. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom

125. Guilherme, A., Virbasius, J.V., Puri, V. & Czech, M.P. (2008). Adipocyte dysfunctions linking obesity to insulin resistance and type 2 diabetes. Nat. Rev. Mol. Cell Biol., 9 367-377 doi.org/10.1038/nrm2391

126. Hales, C.N. & Barker, D.J.P. (2001). The thrifty phenotype hypothesis. Br. Med. Bull., 60 (1) 5-20 doi.org/10.1093/bmb/60.1.5

127. Hardy, M.H. & Lyne, A.G. (1956). The pre-natal development of wool follicles in merino sheep. Aust. J. Biol. Sci., 9 423–443.

128. Hargreaves, A. & Hutson, G. (1990). Changes in heart rate, plasma cortisol and haematocrit of sheep during a shearing procedure. Appl. Anim. Behav. Sci., 26 (1) 91-101

129. Hart, D. S. (1957). Stimulation of wool growth by thyroxine implantation. N.Z. J. Sci. Tecnol., 38 871-880

130. Hausman, G.J. (1992). The influence of thyroxine on the differentiation of adipose tissue and skin during fetal development. Pediatr. Res. 32 (2) 204- 211

131. Hawker, H. & Littlejohn, R. (1989). Relationships between staple strength and other wool characteristics of Romney ewes. N.Z. J. Agric. Res., 32 (2) 305-310

132. Haydock, K. & Shaw, N.H. (1975). The comparative yield method for estimating dry matter yield of pasture. Aust. J. Exp. Agric. Anim. Husb., 15 663-670

133. Hedge, G., Colby, H. & Goodman, R. (1987). Clinical Endocrine Physiology. A Saunders Monograph in Physiology. W. B. Saunders Company, Philadelphia, pp. 34-40.

134. Hefnawy, A., Helal, M.A.Y., Sabek, A. & Shousha, S. (2018). Clinical, behavioral and biochemical alterations due to shearing stress in Ossimi sheep. J. Vet. Med. Sci., 80 (8) 1281-1286 doi.org/10.1292/jvms.18-0150

135. Helman, M. (1965). Ovinotecnia. Buenos Aires, Ateneo. 805 p.

136. Henderson, A.E. (1968). Growing better wool. A.H. & A.W. Reed, Wellington, Auckland, Sydney, 108pp

137. Hernandez, A., Martinez, M.E., Fiering, S., Galton, V.A. & St Germain, D. (2006). Type 3 deiodinase is critical for the maturation and function of the thyroid axis. J. Clin. Invest., 116 (2) 476-484

138. Hocking-Edwards, J.E. (1999). Reduction in wool follicles prior to birth in Merino sheep. Reprod. Fertil. Dev., 11 229-234 doi.org/10.1071/RD99049

139. Hocking-Edwards, J.E., Birtles, M.J., Harris, P.M., Parry, A.L., Paterson, E., Wickham, G.A. & McCutcheon, S.N. (1996). Pre- and post-natal wool follicle development and density in sheep of five genotypes. J. Agric. Sci. Camb., 126 363-370

140. Hocking-Edwards, J.E., Birtles, M.J., Harris, P.M., Parry, A.L., Paterson, E., Wickham, G.A. & McCutcheon, S.N. (1994). Prenatal wool follicle development in Romney, Merino and Merino-Romney cross sheep. Proc. N.Z. Soc. Anim. Prod., 54 131-134

141. Hocquette, J.F., Vermorel, M., Bouix, J., Anglaret, Y., Donnat, J.P., Leoty, C., Meyer, M. & Souchet, R. (1992). Effects of cold, wind and rain on energy-expenditure and thermoregulation of ewes from 7 genetic types. Genet. Sel. Evol., 24 147-169

142. Hoffman, M.C., Mazzoni, S.E., Wagner, B.D., Laudenslager, M.L. & Ross, R.G. (2016). Measures of maternal stress and mood in relation to preterm birth. OB/GYN, 127 (3) 545-552

143. Holland, P.W., Hulsman Hanna, L.L., Vonnahme, K.A., Reynolds, L.P., Taylor, J.B. & Riley, D.G. (2018). 2 Genetic Parameters for Lamb Mortality Associated with Pneumonia., J. Anim. Sci., Volume 96, Issue suppl_1, March 2018, Page 1

144. Holman, B.W.B. & Malau-Aduli, A.E.O. (2012). A review of sheep wool quality traits. Annu. Res. Rev. Biol., 2 (1) 1-14

145. Holst, P.J., Killeen, I.D. & Cullis, B.R. (1986). Nutrición de la oveja preñada y su efecto sobre la duración de la gestación, el peso al nacer del cordero y la supervivencia del cordero. Revista Australiana de Investigación Agrícola, 37 (6) 647-655

146. Hopkins, P.S. & Thorburn, G.D. (1972). The effects of foetal thyroidectomy on the development of the ovine foetus. J. Endocrinol., 54 55-66.

147. Hopkins, P.S. & Thorburn, G.D. (1971). Placental permeability to maternal thyroxine in the sheep. J. Endocrinol., 4 (9) 549-550

148. Husain, M.H., Morris, S.T., McCutcheon, S.N., Parker, W.J. (1997). Pasture management to minimize the detrimental effects of pre lamb shearing. N.Z. J. Agric. Res., 40 489-496

149. Hutchinson, G. & Mellor, D.J. (1983). Effects of maternal nutrition on the initiation of secondary wool follicles in foetal sheep. J. Comp. Pathol., 93 (4) 577-583

150. Hyatt, M.A., Budge, H. & Symonds, M.E. (2008). Early developmental influences on hepatic organogenesis. Organogenesis, 4 (3) 170-175

151. Hynd, P.I. (1994). Follicular determinants of the length and diameter of wool fibres. II. Comparison of sheep differing in thyroid hormone status. Aust. J. Agric. Res., 45 1149–1157

152. Hynd, P.I., Ponzoni, R.W., Grimson, R., Jaensch, K.S., Smith, D. & Kenyon, R. (1996). Wool follicle and skin characters – Their potential to improve wool production and quality in Merino sheep. Wool Technology and Sheep Breeding, 44 (3) 167-177

153. Hyttel, P., Sinowatz, F. & Vejlsted, M. (2012). Embriología veterinaria. Elsevier Brasil. 472p

154. Ibeagha-Awemu, E.M. & Khatib, H. (2023). Epigenetics of livestock health, production, and breeding. In Handbook of Epigenetics. Academic Press, pp. 569–610 doi.org/10.1016/B978-0-323-91909-8.00041-4

155. ICAR (2024). Section 22 - Guidelines for wool recording in sheep. https://www.icar.org/Guidelines/23-Wool-Sheep-Recording.pdf

156. Ingvorsen, C., Brix, S., Ozanne, S.E. & Hellgren, L.I. (2015). The effect of maternal inflammation on foetal programming of metabolic disease. Acta Physiol., 214 440-449 doi.org/10.1111/apha.12533

157. Ithurralde, J., Pérez-Clariget, R., Corrales, F., Fila, D., López-Pérez, Á., de Jesús Marichal, M. & Bielli, A. (2019). Sex-dependent effects of maternal undernutrition on growth performance, carcass characteristics and meat quality of lambs. Livest. Sci., 221 105-114

158. IWTO-12 (2010). Measurement of the Mean and Distribution of Fibre Diameter Using the Sirolan-Laserscan Fibre Diameter Analyser. Red Book, International Wool Textile Organization. CD-ROM.

159. IWTO-30 (2010). Determination of Staple Length and Staple Strength. International Wool Textile Organization. CD-ROM.

160. IWTO-33 (2010). Method of the determination of oven-dry mass and calculated invoice mass of scoured or carbonized wool. International Wool Textile Organization. CD-ROM.

161. Jacobs, R., Falconer, J., Robinson, J.S. & Webster, M.E.D. (1986). Effect of hypoxia on the initiation of secondary wool follicles in the fetus. Aust. J. Biol. Sci., 39 79-84

162. Jenkinson, C. M. C. (2003). The pattern and regulation of mammary gland development during fetal life in sheep: a thesis presented in partial fulfilment of the requirements for the degree of Doctor of Philosophy in Animal Science at Massey University, Palmerston North, New Zealand (Doctoral dissertation, Massey University).

163. Jones, W.R. (1969). In vitro transformation of fetal lymphocytes. Am. J. Obstet. Gynecol., 104 586-592 doi.org/10.1016/S0002-9378(16)34251-X

164. Jones, A.K., Hoffman, M.L., Pillai, S.M., McFadden, K.K., Govoni, K.E., Zinn, S.A. & Reed, S.A. (2018). Gestational restricted- and over-feeding promote maternal and offspring inflammatory responses that are distinct and dependent on diet in sheep. Biol. Reprod., 98 184-196 doi.org/10.1093/biolre/iox174

165. Jones, C., Menezes, F. & Vella, F. (2004). Auction price anomalies: Evidence from wool auctions in Australia. Econom. Rec., 80 (250) 271-288

166. Jopson, N.B., Oavis, GH., Farquhar, P.A. & Bain, W.E. (2002). Effects of mid-pregnancy nutrition and shearing on ewe body reserves and foetal growth. Proc. N.Z. Soc. Anim. Prod., 62 49-52

167. Kaneko, J.J., Harvey, J.W. & Bruss, M.L. (1997). Thyroid Function. In: Clinical Biochemistry of Domestic Animals. Ed. J. J. Kaneko, J.W. Harvey, M.L Bruss. (eds.). 5th ed. Academic Press, San Diego, London, Boston, New York, Sydney, Tokio, pp. 571-588.

168. Kazmi, A. (2014). Wool Follicular Characteristics of Corriedale and Bakarwal Sheep in Relation to Yield and Quality. MVSc Thesis submitted to Sher-e-Kashmir University of Agricultural Sciences and Technology of Kashmir.

169. Kazmi, A., Wani, S.A., Sofi, A.H., Mir, M.S., Khan, H.M., Muzaffar, Z., Khan, A.A. & Ahmad, B. (2018). Effect of sex and body region on the follicular profile of Corriedale Sheep. Indian J. Vet. Anim. Sci. Res., 47 (2) 1275-1282

170. Keady, T.W.J. & Hanrahan, J.P. (2009). Effects of shearing at housing, grass silage feed value and extended grazing herbage allowance on ewe and subsequent lamb performance. Animal, 3 (1) 143-151

171. Kelly, R.W., Greeff, J.C. & Macleod, I. (2006). Lifetime changes in wool production of Merino sheep following differential feeding in fetal and early life. Aust. J. Agric. Res., 57 (8) 867-876

172. Kelly, R.W., Macleod, I., Hynd, P.I. & Greef, J. (1996). Nutrition during fetal life alters annual wool production and quality in young Merino sheep. Aust. J. Exp. Agric., 36 259-267

173. Kennedy, P.M., Young, B.A. & Christopherson, R.J. (1977). Studies on the relationship between thyroid function, cold acclimation and retention time of digesta in sheep. J. Anim. Sci., 45 (5) 1084-1090

174. Kenyon, P.R. (2002). The effect of mid-pregnancy shearing on lamb birthweight and survival to weaning. PhD. Thesis. Massey University, Palmerston North, New Zealand. pp183

175. Kenyon, P.R. & Blair, H.T. (2014). Foetal programming in sheep – effects on production. Small Rumin. Res., 118 (1-3) 16-30 doi.org/10.1016/j. smallrumres.2013.12.021

176. Kenyon, P. & Webby, R. (2007). Pastures and supplements in sheep production systems. In: Pasture and supplements for grazing animals. Occasional Publication No. 14. New Zealand Society of Animal Production, Rattray PV, Brookes IM, Nicol AM. Eds. Hamilton, New Zealand, 255-273

177. Kenyon, P. R., Morris, S. T., Burnham, D. L., & West, DM (2008). Effect of nutrition during pregnancy on hogget pregnancy outcome and birthweight and liveweight of lambs. N.Z. J. Agric. Res., 51 (2) 77-83

178. Kenyon, P.R., Sherlock, R.G., Morris, S.T. & Morel, P.C.H. (2006). The effect of mid- and late-pregnancy shearing of hoggets on lamb birthweight, weaning weight, survival rate, and wool follicle and fibre characteristics. Aust. J. Agric. Res., 57 877-882 doi.org/10.1071/AR05336

179. Kenyon, P.R., Sherlock, R.G., Parkinson, T.J. & Morris, S.T. (2005). The effect of maternal shearing and thyroid hormone treatments in mid pregnancy on the birth weight, follicle, and wool characteristics of lambs. N.Z. J. Agric. Res., 48 (3) 293-300 doi.org/10.1080/00288233.2005.9513659

180. Kenyon, P.R., Morel, P.C.H. & Morris, S.T. (2004a). Effect of liveweight and condition score of ewes at mating, and shearing mid-pregnancy, on birthweights and growth rates of twin lambs to weaning. N.Z. Vet. J., 52 145-149 doi.org/10.1080/00480169.2004.36419

181. Kenyon, P.R., Sherlock, R.G. & Morris, S.T. (2004b) Are elevated maternal thyroid hormone concentrations after mid pregnancy shearing responsible for changes in lamb fleece characteristics? Proc. N.Z. Soc. Anim. Prod., 64 272-276

182. 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. N.Z. Vet. J., 51 200-207

183. Kenyon, P.R., Morris, S.T. & McCutcheon, S.N. (2002a). Does an increase in lamb birthweight through mid-pregnancy shearing necessarily mean an increase in lamb survival rates to weaning? Proc. N.Z. Soc. Anim. Prod., 62 53-56

184. Kenyon, P.R., Morris, S.T., Revell, D.K. & McCutcheon, S.N. (2002b). Maternal constraint and the birthweight response to mid-pregnancy shearing. Aust. J. Agric. Res., 53 511-517 doi.org/10.1071/AR01130

185. Kenyon, P.R., Morris, S.T., Revell, D.K. & McCutcheon, S.N. (2002c). Nutrition during mid- to late-pregnancy does not affect the birthweight response to mid-pregnancy shearing. Aust. J. Agric. Res., 53 13-20 doi.org/10.1071/AR01001

186. Khan, M.J., Abbas, A., Ayaz, M., Naeem, M., Akhter, M.S. & Soomro, M.H. (2012). Factors affecting wool quality and quantity in sheep. Afr. J. Biotecnol., 11 (73) 13761-13766 doi.org/10.5897/AJBX11.064

187. Khanal, P. & Nielsen, M.O. (2017). Impacts of prenatal nutrition on animal production and performance: A focus on growth and metabolic and endocrine function in sheep. J. Anim. Sci. and Biotechnol., 8 (1) 1-14

188. Klein, A.H., Oddie, T.H. & Fisher, D.A. (1978). Effect of parturition on serum iodothyronine concentrations in fetal sheep. Endocrinol., 103 (4) 1453-1457

189. Knight, C. H. & Sorensen, A. (2001). Windows in early mammary development: critical or not? Reproduction Cambridge, 122 (3) 337-345

190. Kotani, M., Onaya, T. & Yamada, T. (1973). Acute increase of thyroid hormone secretion in response to cold and its inhibition by drugs which act on the autonomic or central nervous system. Endocrinol., 92 288-294

191. Kotsampasi, B., Chadio, S., Papadomichelakis, G., Deligeorgis, S., Kalogiannis, D., Menegatos, I. & Zervas, G. (2009). Effects of maternal undernutrition on the hypothalamic–pituitary–gonadal axis function in female sheep offspring. Reprod. Domest. Anim., 44 677-684 doi.org/10.1111/j.1439-0531.2007.01046.x

192. Labban, F.M. (1957). The effects of L-thyroxine on sheep and wool production. J. Agric. Sci., 49 26-32

193. Lee, G.J., Thornberry, K.J. & Williams, A.J. (2001). The use of thyroxine to reduce average fibre diameter in fleece wool when feed intake is increased. Aust. J. Exp. Agric., 41 611-617 doi.org/10.1071/EA00146

194. Lemley, C.O., Bowers, K.J., Yankey, K.C., Tu, M.L., Hart, C.G., Steadman, C.S., McCarty, C.J. & Owen, M.P.T. (2020). Investigating ovine placentome blood perfusion using power flow Doppler ultrasonography. Small Rumin. Res., 184 106051 doi.org/10.1016/j.smallrumres.2020.106051

195. Lewer, R.P., Woolaston, R.R. & Howe, R.R. (1992). Studies on Western Australian Merino sheep. I. Stud, strain and environmental effects on hogget performance. Aust. J. Agric. Res., 43 1381-1397 doi.org/10.1071/AR9921381

196. Li, Y., Donnelly, C.G. & Rivera, R.M. (2019). Overgrowth syndrome. Vet. Clin. North Am. Food Anim. Pract. , 35 (2) 265–276 doi.org/10.1016/j.cvfa.2019.02.007

197. Lincoln, G.A., Klandorf, H. & Anderson, N. (1980). Photoperiodic controlof thyroid function and wool and horn growth in rams and the effect of cranial sympathectomy. Endocrinol., 107 (5) 1543-1548

198. López-Mazz, C., Baldi, F., Quintans, G. & Banchero, G. (2018). Shearing ewes in the first third of gestation improves offspring performance. Anim. Prod. Sci., 58 1908-1914 doi.org/10.1071/AN16461

199. Loureiro, M.F.P., Pain, S.J., Kenyon, P.R., Peterson, S.W. & Blair, H.T. (2012). Single female offspring born to primiparous ewe-lambs are lighter than those born to adult multiparous ewes but their reproduction and milk production are unaffected. Anim. Prod. Sci., 52 (6–7) 552-556

200. MacFarlane, W. (1968). Adaptation of ruminants to tropics and deserts. In: Adaptation of domestic animals (Ed. E.S.E. Hafez; Lea & Febinger, Philadelphia). pp.164- 182

201. Maddocks, I.G. & Jackson, N. (1988). Structural Studies of Sheep, Cattle and Goat Skin. CSIRO Division of Animal Production, Blacktown. 76 pp.

202. Magolski, J.D., Luther, J.S., Neville, T.L., Redmer, D.A., Reynolds, L.P., Caton, J.S. & Vonnahme, K.A. (2011). Maternal nutrition during pregnancy influences offspring wool production and wool follicle development. J. Anim. Sci., 89 3819-3823 doi.org/10.2527/jas.2010-3687

203. Marston, H.R. (1948). Nutritional factors involved in wool production by merino sheep I. The influence of fodder intake on the rate of wool growth. Aust. J. Biol. Sci., 1 (3) 362-375

204. Matamoros, R., Contreras, P., Wittwer, F., Mayorga, M.I. (2003). Hipotiroidismo en rumiantes. Arch. Med. Vet., 35 (1) 1-11 doi.org/10.4067/s0301-732x2003000100001

205. Maund, B.A. (1980). Shearing ewes at housing. Anim. Prod., 30 481

206. Maurenbrecher, S. & Barrell, G.K. (2003). Suppression of thyroid gland function and its effects on the breeding season of Coopworth ewes. N.Z. J. Agric. Res., 46 (1) 1-7 doi.org/10.1080/00288233.2003.9513522

207. McCrabb, G.J., Egan, A.R. & Hosking, B.J. (1992). Maternal undernutrition during mid-pregnancy in sheep: variable effects on placental growth. J. Agric. Sci., 118 127-132 doi.org/10.1017/S002185960006809X

208. McDonald, L. (1991)**.** Reproducción y Endocrinología Veterinaria. 4º edición. Interamericana/McGraw-Hill, México

209. McDowall, M.L., Edwards, N.M. & Hynd, P.I. (2011). The effects of short-term manipulation of thyroid hormone status coinciding with primary wool follicle development on fleece characteristics in Merino sheep. Animal, 5 (9) 1406–1413

210. Meakin, A.S., Darby, J.R., Holman, S.L., Wiese, M.D. & Morrison, J.L. (2022). Maternal-placental-fetal drug metabolism is altered by late gestation undernutrition in the pregnant ewe. Life Science, 298 120521 doi.org/10.1016/j.lfs.2022.120521

211. Mendoza Amaral, A.V. (1968). Curso básico teórico práctico de lanares y lanas que se dicta en la Comisión Honoraria de la Producción Ovina. Montevideo, Ministerio de Ganadería y Agricultura. Serie Técnica 33, 144 p

212. Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca. MGAP-DIEA (2024). Anuario estadístico agropecuario 2024. https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/diea/anuario2024 Consultado abril-2025

213. Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca. MGAP-OPYPA. (2024). Anuario OPYPA 2024. Oficina de Programación y Política Agropecuaria. https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/anuario-opypa-2024 Consultado abril-2025

214. Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca. MGAP-OPYPA. (2016). Anuario OPYPA 2016. Oficina de Programación y Política Agropecuaria. https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/comunicacion/publicaciones/anuario-opypa-2016 Consultado abril-2025

215. Montossi, F. (2013). “Innovación e invernada de precisión para el Uruguay”. Invernada de precisión: pasturas, calidad de carne, genética, gestión empresarial e impacto ambiental (GIPROCAR II). Serie Técnica 211. INIA. Tacuarembó, Uruguay, 1-6.

216. Montossi, F., De Barbieri, I., Ciappesoni, G., De Mattos, D., Mederos, A., Luzardo, S., Soares De Lima, J., De Los Campos, G., Nolla, M., San Julián, R., Grattarola, M., Pérez Jones, J., Donagaray, F. & Fros, A. (2007). Los productos logrados en los primeros 8 años (1998 - 2006) de existencia del Proyecto Merino Fino del Uruguay: Una visión con perspectiva histórica. Montossi y De Barbieri (Eds.). En: Productos obtenidos en el Proyecto Merino Fino 1998 - 2006. Tacuarembó, Uruguay. INIA. Boletín de Divulgación N° 90, 17-36

217. Montossi, F., de Barbieri, I., Digiero, A., Martínez, H., Nolla, M., Luzardo, S., Mederos, A., San Julián, R., Zamit, W., Levratto, J., Frugoni, J., Lima, G. & Costales, J. (2005). La esquila preparto temprana: Una nueva opción para la mejora reproductiva ovina. Seminario de Reproducción Ovina, INIA Treinta y Tres-Tacuarembó, Uruguay. Actividad de Difusión, 401 85–103

218. Montossi, F., San Julián, R., de Mattos, D., Berretta, E. J., Ríos, M., Zamit, W. & Levratto, J. (1998). Alimentación y manejo de la oveja de cría durante el último tercio de gestación en la región de Basalto. Seminario de Actualización en Tecnologías para Basalto. INIA Tacuarembó. Serie Técnica, 102 195-208

219. Moore, G.P., Jackson, N., Isaacs, K. & Brown, G. (1998). Pattern and morphogenesis in skin. J. Theor. Biol., 191 87-94

220. Moore, K.L., Persaud, T.V.N. & Torchia, M.G. (2016). Embriología Clínica. Ed. Elsevier España. 10ma edición. 536pp

221. Morales, C. & Rodríguez, N. (2005). Hormonas tiroideas en la reproducción y en la producción láctea del ganado lechero: revisión de literatura. Rev. Colomb. Cienc. Pecu., 18 (2) 136-148

222. Morris, S.T., McCutcheon, S.N. & Revell, D.K. (2000). Birth weight responses to shearing ewes in early to mid-gestation. Anim. Sci., 70 363-369

223. Morris, S.T., Kenyon, P.R., Burnham, D.L. & McCutcheon, S.N. (1999). The influence of pre-lamb shearing on lamb birthweight and survival. Proceed. N.Z. Grass. Assoc., 61 95-98

224. Morris, S.T. & McCutcheon, S.N. (1997). Selective enhancement of growth in twin foetuses by shearing ewes in early gestation. Anim. Sci., 65 105-110

225. Mortimer, S.I., Atkins, K.D., Semple, S.J., Fogarty, N.M. (2010). Predicted responses in Merino sheep from selection combining visually assessed and measured traits. Anim. Prod. Sci., 50, 976-982.

226. Mount, L. & Brown, D. (1983). Wind chill in sheep: its estimation from meteorological records. Agric. Meteorol., 29 259-268

227. Mueller, J.P., Elvira, M.G. & Sacchero, D.M. (2013). Animal fibers in Argentina: production and research. (Ed.), D. Allain, En *64th EAAP Annual meeting, Session 43, Symposium on South American Camelids and 2nd European meeting on Fiber Animals* (pp 1-28), Nantes. Recuperado de https://docs.eaap.org/2013/S43_12.pdf

228. Neimaur, K., Sienra, I., Kremer, R. (2009). Effect of season and staple length on wool colour in a Corriedale flock. IJSWS, 57 (1) 113-123

229. Nicholls, T.J., Follett, B.K., Goldsmith, A.R. & Pearson, H. (1988). Possible homologies between photorefractoriness in sheep and birds: the effect of thyroidectomy on the length of the ewe´s breeding season. Reprod. Nutr. Dev., 28 (2B) 375-385

230. Nixon-Smith, W. (1972). The forecasting of chill risk rating for newborn lambs and off-shears sheep by use of a cooling factor derived from synoptic data. Working Paper 150. Bureau of Meteorology, Canberra.

231. Novoselec, J., Antunović, Z., Šperanda, M., Steiner, Z. & Šperanda, T. (2009). Changes of thyroid hormones concentration in blood of sheep depending on age and reproductive status. Italian J. Anim. Sci., 8 (sup3) 208-210 doi.org/10.4081/ijas.2009.s3.208

232. NRC. (2007). National Research Council Nutrient requirement of small ruminants sheep, goats, cervids and new world camelids. Anim. Nutr. Series. 362p.

233. Obregón, M.J., Calvo, R.M., Escobar del Rey, F.E. & Morreale de Escobar, G. (2007). Ontogenesis of thyroid function and interactions with maternal function. In Thyroid gland development and function, Eds G Van Vliet & M Polak. Endocrine Development. Basal, Switzerland: Karger. 10 86-98 doi.org/10.1159/000106821

234. Ocak, S., Ogun, S. & Onder, H. (2013). Relationship between placental traits and maternal intrinsic factors in sheep. Anim. Reprod. Sci., 139 (1-4) 31-37 doi.org/10.1016/j.anireprosci.2013.03.008

235. Oficialdegui, R. (1992). Factores que afectan el consumo y la eficiencia de los ovinos. Seminario sobre Mejoramiento Genético en Lanares 2. Cardellino R. y Azzarini M. (eds). Secretariado Uruguayo de la Lana (SUL). Montevideo, Uruguay. pp167-183

236. Oldham, C.M., Thompson, A.N., Ferguson, M.B., Gordon, D.J., Kearney, G.A. & Paganoni, B.L. (2011). The birth weight and survival of Merino lambs can be predicted from the profile of live weight change of their mothers in pregnancy. Anim. Prod. Sci., 51 776-783

237. Panciera, D. L. (1998). Canine hypothyroidism. In: Manual of Small Animal Endocrinology. A. G. Torrance and C.T. Mooney (eds.). 2nd ed. pp. 103-113. British Small Animal Veterinary Association, United Kingdom.

238. Pascual-Leone, A.M. (2000). Interacción entre hormonas tiroideas y factores de crecimiento IGFs[1]. Anales de la Real Academia de Farmacia, 66 (3) 1-18

239. Paten, A.M., Kenyon, P.R., Lopez-Villalobos, N., Peterson, S.W., Jenkinson, C.M.C., Pain, S.J. & Blair, H.T. (2013). Maternal nutrition during early and mid-to-late pregnancy: comparative effects on milk production of twin-born ewe progeny during their first lactation. J. Anim. Sci., 91 676-684

240. Pedrana, G., Viotti, H., Lombide, P., Cavestany, D., Martin, G.B., Vickers, M.H. & Sloboda, D.M. (2020). Maternal undernutrition during pregnancy and lactation affects testicular morphology, the stages of spermatogenic cycle, and the testicular IGF-I system in adult offspring. Journal of Developmental Origins of Health and Disease doi.org/10.1017/S2040174420000306

241. Pehlivan, E., Kaliber, M., Konca, Y. & Dellal, G. (2020). Effect of shearing on some physiological and hormonal parameters in Akkaraman sheep. Asian-Australas J. Anim. Sci., 33 848-855 doi.org/10.5713/ajas.19.0400

242. Pérez Álvarez, E., Methol, R. & Coronel, F. (1992). Apuntes de lanares y lanas; la lana. 3ª reimp. Montevideo, Multigraf. 53 p.

243. Pfeiffer, F.A. & Lupton, C.J. (2001). Comparison of three measuring techniques for staple length and strength in U.S. wools. Sheep Goat Res. J., 17 20-24

244. Pierzchala, K., Bobek, S., Niezgada, J. & Ewy, Z. (1983). The effect of shearing on the concentration of cortisol and thyroid hormones in the blood plasma of sheep. Zbl. Vet. Med. A, 30 749-759

245. Pigurina, G. (1991). Suplementación dentro de una estrategia de manejo en áreas de ganadería extensiva. En: Pasturas y producción Animal en Áreas de Ganadería Extensiva. Serie Técnica INIA 13: 195-200.

246. Pillai, S.M., Jones, A.K., Hoffman, M.L., McFadden, K.K., Reed, S.A., Zinn, S.A. & Govoni, K. E. (2017). Fetal and organ development at gestational days 45, 90, 135 and at birth of lambs exposed to under-or over-nutrition during gestation. Translational Animal Science, 1 (1) 16-25

247. Piosik, P.A., van Groenigen, M., van Doorn, J., Baas, F., de Vijlder, J.J.M. (1997). Effects of maternal thyroid status on thyroid hormones and growth in congenitally hypothyroid goat fetuses during the second half of gestation. Endocrinol., 138 (1) 5–11 doi.org/10.1210/endo.138.1.4843

248. Pisón, P. (2012). Uso de bloques para la suplementación en el preparto. Lananoticias, SUL, 161 14-16

249. Poppi, D.P. & McLennan, S.R. (2010). Nutritional research to meet future challenges. Anim. Prod. Sci., 50 329-338 doi.org/10.1071/AN09230

250. Puchala, R., Prieto, I., Banskalieva, V., Goetsch, A.L., Lachica, M. & Sahlu, T. (2001). Effects of bovine somatotropin and thyroid hormone status on hormone levels, body weight gain, and mohair fiber growth of Angora goats. J. Anim. Sci., 79 2913–2919

251. Quigley, S.P., Kleemann, D.O., Kakar, M.A., Owens, J.A., Nattrass, G.S., Maddocks, S. & Walker, S.K. (2005). Myogenesis in sheep is altered by maternal feed intake during the peri-conception period. Anim. Reprod. Sci., 87 241-251 doi.org/10.1016/j.anireprosci.2004.11.005

252. Quintans, G., Clariget, J., López-Mass, C., Piaggio, L. & Banchero, 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

253. Rae, M.T., Rhind, S.M., Kyle, C.E., Miller, D.W. & Brooks, A.N. (2002). Maternal undernutrition alters triiodothyronine concentrations and pituitary response to GnRH in fetal sheep. J. Endocrinol., 173 449-455 doi.org/10.1677/joe.0.1730449

254. Rae, M. T., Palassio, S., Kyle, C.E., Brooks, A.N., Lea, R.G., Miller, D.W. & Rhind, S.M. (2001). Effect of maternal undernutrition during pregnancy on early ovarian development and subsequent follicular development in sheep fetuses. Reprod., 122 915-922

255. Raja, J.S., Hoffman, M.L., Govoni, K.E., Zinn, S.A. & Reed, S.A. (2016). Restricted maternal nutrition alters myogenic regulatory factor expression in satellite cells of ovine offspring. Anim., 10 (7) 1200-1203

256. Reis, P. (1992). Variations in the strength of wool fibres - A review. Aust. J. Agric. Res., 43 1337-1351

257. 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. Aust. J. Agric. Res., 53 697-705 doi.org/10.1071/AR01140

258. 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. Domest. Anim. Endocrinol., 18 409-422

259. Reynolds, L.P., Dahlen, C.R., Ward, A.K., Crouse, M.S., Borowicz, P.P., Davila-Ruiz, B.J., Kanjanaruch, C., Bochantin, K.A., McLean, K.J., McCarthy, K.L., Menezes, A. C.B., Diniz, W.J.S., Cushman, R.A. & Caton, J.S. (2023). Role of the placenta in developmental programming: observations from models using large animals. Anim. Reprod. Sci., 257 107322 doi.org/10.1016/j.anireprosci.2023.107322

260. Reynolds, L.P., Borowicz, P.P., Caton, J.S., Crouse, M.S., Dahlen, C.R. & Ward, A.K. (2019). Developmental programming of fetal growth and development. Vet. Clin. North Am. Food Anim. Pract., 35 (2) 229–247 doi.org/10.1016/j.cvfa.2019.02.006

261. Reynolds, L.P., Borowicz, P.P., Caton, J.S., Vonnahme, K.A., Luther, J.S., Buchanan, D.S., Hafez, S.A., Grazul-Bilska, A.T. & Redmer, D.A. (2010). Uteroplacental vascular development and placental function: an update. Int. J. Dev. Biol., 54 355-365 doi.org/10.1387/ijdb.082799lr

262. Rhind, S.M. (2004). Effects of maternal nutrition on fetal and neonatal reproductive development and function. Anim. Reprod. Sci., 82-83 169-181 doi.org/10.1016/j.anireprosci.2004.04.003

263. Riani, A. (2023). Situación y perspectivas de la cadena ovina. Anuario de OPYPA 2023, MGAP. Recuperado de: chrome-extension://efaidnbmnnnibpcajpcglclefindmkaj/https://descargas.mgap.gub.uy/OPYPA/Anuarios/Anuarioopypa2023/CP/3/CP3web/CP3Cadenaovinasituacion.pdf Consultado abril-2025

264. Rijnberk, A. (1996). Clinical Endocrinology of Dogs and Cats. Kluwer Academic Publishers, pp. 35–48

265. Robinson, J.J. (1977). The influence of maternal nutrition on ovine foetal growth. Proc. Nutr. Soc., 36 9-16 doi.org/10.1079/PNS19770003

266. Robinson, J.J., Sinclair, K.D. & McEvoy, T.G. (1999). Nutritional effect on fetal growth. Anim. Sci., 68 (2) 315-331 doi.org/10.1017/S1357729800050323

267. Rocanova, M. (2022). El rubro ovino en el Uruguay: Tradición, innovación y oportunidades. Revista SUL 1 (190) 23-27 https://www.sul.org.uy/descargas/lib/Sostenibilidad_Cadena_ovina_y_ODS_Abril_2022.pdf Consultado abril-2025

268. Rogers, G.E. & Schlink, A.C. (2010). Wool growth and production. In: Cottle, D.J. (Editor), International Sheep and Wool Handbook. Nottingham University Press, Nottingham, pp373-394

269. Rosales Nieto, C.A., Mantey, A., Makela, B., Byrem, T., Ehrhardt, R. & Veiga-Lopez, A. (2019). Shearing during late pregnancy increases size at birth but does not alter placental endocrine responses in sheep. Animal, 14 (4) 799-806 doi.org/10.1017/S1751731119002696

270. Rowe, J.B. (2010). The Australian sheep industry – undergoing transformation. Anim. Prod. Sci., 50 991-997

271. Rudas, P., Rónai, Z. & Bartha, T. (2005). Thyroid hormone metabolism in the brain of domestic animals. Dom. Anim. Endocrinol., 29 (1) 88-96.

272. Russel, A.J.F., Doney, J.M. & Gunn, R.G. (1969). Subjective assessment of body fat in live sheep. J. Agric. Sci., 72 451-454 doi.org/10.1017/ S0021859600024874

273. Ryder, M. L. & Stephenson, S.K. (1968). Wool growth. London, Academic Press. 805 p.

274. Safari, E., Fogarty, N.M., Gilmour, A.R., Atkins, K.D., Mortimer, S.I., Swan, A.A., Brien, F.D., Greeff, J.C. & van der Werf, J.H.J. (2007). Across population genetic parameters for wool, growth, and reproduction traits in Australian Merino sheep. 1. Data structure and non-genetic effects. Aust. J. Agric. Res., 58 169-175 doi.org/10.1071/AR06161

275. Sanjurjo, P. (2005). Correlaciones fenotípicas entre la población folicular pilosa y características de calidad de la lana de borregos y borregas de 3 cabañas del Proyecto Merino Fino. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Universidad de la República. Facultad de Agronomía. 173 p.

276. Sampaio, R.A.G., Riet-Correa, F., Barbosa, F.M.S., de Gois, D.D., Costa Lima, R., da Silva, I.G., da Silva, V.M., Melo Oliveira, A., Vilar Dantas Simões, S. & Barbosa Lucena R. (2021). Diffuse alopecia and thyroid atrophy in sheep. Animals, 11 3530-3538 doi.org/10.3390/ani11123530

277. Saravia, C. & Cruz, G. (2003). Influencia del ambiente atmosférico en la adaptación y producción animal. Nota Técnica N° 50. Facultad de Agronomía, Uruguay. Disponible en: http://dedicaciontotal.udelar.edu.uy/adjuntos/produccion/662_academicas__academicaarchivo.pdf. Consultado abril-2025

278. Sarkies, P. (2019). Molecular mechanisms of epigenetic inheritance: possible evolutionary implications. Semin. Cell Dev. Biol., 97 106-115 doi.org/10.1016/j. semcdb.2019.06.005

279. Sartori, E.D., Ribas Pereira, G. & Jardim Barcellos, J.O. (2022). Fetal programming in sheep: Effects on pre- and postnatal organs and glands development in lambs. Res. Vet. Sci., 151 100-109

280. Sartori, E.D., Sessim, A.G., Brutti, D.D., Lopes, J.F., McManus, C.M. & Barcellos, J.O.J. (2020). Fetal programming in sheep: effects on pre- and postnatal development in lambs. J. Anim. Sci., 98 (9) 294 doi.org/10.1093/jas/skaa294

281. Sasaki, Y. & Weekes, T.E.C. (1984). Metabolic responses to cold. En: Milligan LP, Grovum WL, Dobson A. Control of digestion and metabolism in ruminants. Reston, Reston Publishing Co, pp. 326-343

282. Scaglione-Sanson, F., Neimaur-Fernández, K., Cantou-Mayol, I., Abreu-Palermo, C., Rodríguez-Gamarra, P., González-Montaña, J., & Cal-Pereyra, L. (2024). The effect of pre-partum shearing of Corriedale ewes on placental and lamb development and neonatal behaviour. N.Z. Vet. J., 73 (1) 20-28 doi.org/10.1080/00480169.2024.2405021

283. Schermer, S.J., Bird, J.A., Lomax, M.A., Shepherd, D.A.L. & Symonds, M.E. (1996). Effect of fetal thyroidectomy on brown adipose tissue and thermoregulation in newborn lambs. Reprod. Fertil. Dev., 8 995-1002

284. Schinckel, P.G. (1955a). The post-natal development of the skin follicle population in a strain of Merino sheep. Aust. J. Agric. Res., 6 68-76

285. Schinckel, P. G. (1955b). The relationship of skin follicle development to growth rate in sheep. Aust. J. Agric. Res., 6 308-323

286. Schinckel, P.G. (1953). Follicle development in the Australian Merino. Nature, 171 310-311

287. Schinckel, P. & Short, B. (1961). The influence of nutritional level during pre-natal and early post-natal life on adult fleece and body characteristics. Aust. J. Agric. Res., 12 176-202

288. Schlink, T. (2013). Lecture 2: Fleece Weight and its Component Traits and Fibre Diameter. Recuperado de: //efaidnbmnnnibpcajpcglclefindmkaj/https://www.woolwise.com/wp-content/uploads/2017/07/WOOL-412-512-12-T-02.pdf Consultado abril- 2025

289. Secretariado Uruguayo de la Lana - SUL. (2025). Revista Secretariado Uruguayo de la Lana. Abril 2025, N° 199 ISBN:0255-5530

290. Secretariado Uruguayo de la Lana – SUL. (2024). Boletín de exportaciones, Enero-Diciembre/2024. https://www.sul.org.uy/descargas/be/Boletin_de_exportaciones_-_Enero_Diciembre_2024.pdf Consultado abril- 2025

291. Secretariado Uruguayo de la Lana - 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 Consultado abril- 2025

292. Şen, U., Önder, H., Şirin, E., Özyürek, S., Piwczynski, D., Kolenda, M., & Ocak Yetişgin, S. (2021). Placental characteristics classification of various native turkish sheep breeds. Animals, 11 (4) 930 doi.org/10.3390/ani11040930

293. Şen, U. & Önder, H. (2016). Poor placental traits reduce kid birth weight in young Saanen dams at the first parity. Turk. J. Vet. Anim. Sci., 40 (5) 554-561 doi.org/10.3906/vet-1601-63

294. Şen, U., Sirin, E. & Kuran, M. (2013). The effect of maternal nutritional status during mid-gestation on placental characteristics in ewes. Anim. Reprod. Sci., 137 31-36 doi.org/10.1016/j.anireprosci.2012.11.014

295. Sharma, R.K., Blair, H.T., Jenkinson, C.M., Kenyon, P.R., Cockrem, J.F. & Parkinson, T.J. (2012). Uterine environment as a regulator of birth weight and body dimensions of newborn lambs. J. Anim. Sci., 90 1338-1348

296. Sharma, R.K., Jenkinson, C.M.C., Blair, H.T., Kenyon, P.R. & Parkinson, T.J. (2009). Maternal environment as a regulator of birth weight and body dimensions of newborn lambs. Proc. N.Z. Soc. Anim. Prod., 69 10-14

297. Sherlock, R.G.; Kenyon, P.R.; Morris, S.T. (2005). The effect of sward height during pregnancy on the woolfollicle and fibre characteristics oftwinand triplet-born lambs. Proc. N.Z. Soc. Anim. Prod., 65 168-172

298. Sherlock, R.G., Kenyon, P.R., Morris, S.T. & Parkinson, T.J. (2003). Metabolic changes in ewes shorn during mid-pregnancy. Proc. N.Z. Soc. Anim. Prod., 63 144-148

299. Sherlock, R.G., Kenyon, P.R. & Morris, S.T. (2002). Does mid-pregnancy shearing affect lamb fleece characteristics? Proc. N.Z. Soc. Anim. Prod., 62 57-60

300. Short, B.F. (1955a). Development of the secondary follicle population in sheep. Aust. J. Agric. Res., 6 62-67

301. Short, B.F. (1955b). Developmental modification of fleece structure by adverse maternal nutrition. Aust. J. Agric. Res., 6 863-872

302. Silanikove, N. (2000). Effects of heat stress on the welfare of extensively managed domestic ruminants. Livest. Prod. Sci., 67 1-18

303. Silva, E. (1984). Tiroides. En: Endocrinología y metabolismo. C. Pumarino (ed.). 2ª ed. pp. 22-30. Editorial A. Bello, Santiago, Chile.

304. Smeaton, D.C., Webby, R.W., Tarbotton, I.S. & Clayton, J.B. (2000). The effects of shearing Finnish Landrace x Romney ewes in mid-pregnancy on lamb survival, birthweights and other weights. Proc. N.Z. Soc. Anim. Prod., 45 58-60

305. Smith, B.T. & Sabry, K. (1983). Glucocorticoid-thyroid synergism in lung maturation: a mechanism involving epithelial–mesenchymal interaction. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A., 80 1951-1954

306. Sousa, M.A.P.D., Esteves, S.N., Daher, L.C.C., Gallo, S.B., Pereira, V.S.D.A., Fonseca, J.F.D., Silva, A.G.M.E., Brandão, F.Z., Oliveira, M.E.F., Barreto, A.D.N., Vergani, C.B. & Garcia, A.R. (2023). Overnutrition of ewe in late gestation and the impact on placental efficiency and lamb's performance. Animals, 13 103 doi.org/10.3390/ani13010103.

307. Souza, M.I.L., Bicudo, S.D., Uribe-Velásquez, L.F. & Ramos, A.A. (2002). Circadian and circannual rhythms of T3 and T4 secretions in Polwarth–Ideal rams. Small Rumin. Res., 46 (1) 1-5

308. Sphor, L., Banchero, 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 Rumin. Res., 99 44-47 doi.org/10.1016/j.smallrumres.2011.03.007

309. Starling, J.M.C., da Silva, R.G., Negrão, J.A., Maia, A.S.C. & Bueno, A.R. (2005). Seasonal variation of thyroid hormones and cortisol of sheep in tropical environment. Rev. Bras. Zoot., 34 (6) 2064-2073

310. Steinhauser, C.B., Askelson, K., Hobbs, K.C., Bazer, F.W. & Satterfield, M.C. (2021). Maternal nutrient restriction alters thyroid hormone dynamics in placentae of sheep having small for gestational age fetuses. Dom. Anim. Endocrinol., 77 106632 doi.org/10.1016/j.domaniend.2021.106632

311. Stott, A.W. & Slee, J. (1985). The effect of environmental temperature during pregnancy on thermoregulation in the newborn lamb. Anim. Prod., 41 341-347 doi.org/10.1017/S0003356100036394

312. Sumner, R.M.W., Clarke, J.N., Pearson, A.J. & Speedy, P.M. (1994). Repeatability of seasonal wool growth in Merino sheep. Proc. N.Z. Soc. Anim. Prod., 54 163-165

313. Symonds, M.E. (1995). Pregnancy, parturition and neonatal development: interactions between nutrition and thyroid hormones. Proc. Nutr. Soc., 54 329-343

314. Symonds, M.E. & Lomax, M.A. (1992). Maternal and environmental influences on thermoregulation in the neonate. Proc. Nutr. Soc., 51 165-172 doi.org/10.1079/PNS19920026

315. Symonds, M., Bird, J., Clarke, L., Gate, J. & Lomax, M. (1995). Nutrition, temperature and homeostasis during perinatal development. Exp. Physiol., 80 907-940 doi.org/10.1113/expphysiol.1995.sp003905

316. Symonds, M.E., Bryant, M.J., Clarke, L., Darby, C.J. & Lomax, M.A. (1992). Effect of maternal cold exposure on brown adipose tissue and thermogenesis in the neonatal lamb. J. Physiol., 455 487-502

317. Symonds, M.E., Bryant, M.J. & Lomax, M.A. (1989). Lipid metabolism in shorn and unshorn pregnant sheep. Br. J. Nutr., 62 35-49

318. Symonds, M.E., Bryant, M.J. & Lomax, M.A. (1986). The effect of shearing on the energy metabolism of the pregnant ewe. Br. J. Nutr., 56 635-643

319. Szabo, M. & Frohman, L.A. (1977). Suppression of cold stimulated thyrotropin secretion by antiserum to thyrotropin releasing hormone. Endocrinol., 101 1023-1033

320. Taylor, P.N., Razvi, S. Pearce, S.H. & Dayan, C.M. (2013). A review of the clinical consequences of variation in thyroid function within the reference range. J. Clin. Endocrinol. Metab., 98 3562–3571 doi.org/10.1210/jc.2013-1315

321. Thompson, A.N., Ferguson, M.B., Gordon, D.J., Kearney, G.A., Oldham C.M. & Paganoni B.L. (2011). Improving the nutrition of Merino ewes during pregnancy increases the fleece weight and reduces the fibre diameter of their progeny´s wool during their lifetime and these effects can be predicted from the ewe´s liveweight profile. Anim. Prod. Sci., 51 794-804

322. Thompson, A.N. & Hynd, P.I. (2009). Stress-strain properties of individual Merino wool fibres are minor contributors to variations in staple strength induced by genetic selection and nutritional manipulation. Anim. Prod. Sci., 49 668-674.

323. Thompson, G.E., Bassett, M.J., Samson, D.E. & Slee, J. (1982). The effects of cold exposure of pregnant sheep on foetal plasma nutrients, hormones and birth weight. Br. J. Nutr., 48 59-64

324. Thornberry, K. & Atkins, K. (1984). Variation in non-wool components of the greasy fleece over the body of Merino sheep. Aust. J. Exp. Agric., 24 62-76

325. Todini, L. (2007). Thyroid hormones in small ruminants: effects of endogenous, environmental and nutritional factors. Animal, 1 (7) 997-1008 doi.org/10.1017/S1751731107000262

326. Todini, L., Malfatti, A., Valbonesi, A., Trabalza-Marinucci, M. & Debenedetti, A. (2007). Plasma total T3 and T4 concentrations in goats at different physiological stages, as affected by the energy intake. Small Rumin. Res., 68 285-290

327. Todini, L., Lucaroni, A., Malfatti, A., Debenedetti, A. & Costarelli, S. (1992). Male–female differences in the annual profiles of the thyroid hormones blood level by the goat. A.S.I.S.V., 46 169-173

328. Toschi, P., Capra, E., Anzalone, D.A., Lazzari, B., Turri, F., Pizzi, F., Scapolo, P.A., Stella, A., Williams, J.L., Marsan, P.A. & Loi, P. (2020). Maternal peri-conceptional undernourishment perturbs offspring sperm methylome. Reprod., 159 513-523 doi.org/10.1530/REP-19-0549

329. Trujillo, F., Pérez, L. & Bertón, G. (2024). Esquila Preparto de ovejas Merino Australiano: Efectos sobre el color de la lana y otras características del vellón. Tesis de grado. Faculta de Veterinaria, Universidad de la República, Uruguay.

330. Tsibulnikov, S., Maslov, L., Voronkov, N. & Oeltgen, P. (2020) Thyroid hormones and the mechanisms of adaptation to cold. Hormones, 19 329-339 doi.org/10.1007/s42000-020-00200-2

331. Utiger, R.D. (1995). The thyroid: physiology, thyrotoxicosis, hypothyroidism, and the painful thyroid. En: Endocrinology and metabolism, 3rd edition (ed. P Felig, JD Baxter and LA Frohman), McGraw-Hill Inc., New York, pp 435-519.

332. Vaag, A.A.; Grunnet, L.G.; Arora, G.P.; Brøns, C. (2012). The thrifty phenotype hypothesis revisited. Diabetologia. Aug, 55 (8) 2085-2088

333. Valera, M., Arrebola, F., Juárez, M. & Molina, A. (2009). Genetic improvement of wool production in Spanish Merino sheep: genetic parameters and simulation of selection strategies. Anim. Prod. Sci., 49 43-47

334. Valtorta, S., Hahn, L. & Johnson, H.D. (1982). Effect of high ambient temperatura (35 degrees), and feed intake on plasma T4 levels in sheep. Proc. Soc. Exp. Biol. Med., 169 260-265

335. van der Linden, D.S., Sciascia, Q., Sales, F. & McCoard, S.A. (2013). Placental nutrient transport is affected by pregnancy rank in sheep. J. Anim. Sci., 91 644-653 doi.org/10.2527/jas.2012-5629

336. van der Linden, D.S., Kenyon, P.R., Blair, H.T., Lopez-Villalobos, N., Jenkinson, C.M.C., Peterson, S.W. &Mackenzie, D.D.S. (2009). Effects of ewe size and nutrition on fetal mammary gland development and lactational performance of offspring at their first lactation. J. Anim. Sci., 87 3944-3954 doi.org/10.2527/jas.2009-2125

337. van der Linden, D.S., Kenyon, P.R., Jenkinson, C.M.C., Peterson, S.W., LopezVillalobos, N. & Blair, H.T. (2007). The effects of size and nutrition during pregnancy on the growth an onset of puberty in female progeny. Proc. N.Z. Soc. Anim. Prod., 67 126-129

338. van Reenen, E.H., Kenyon, P.R., Sherlock, R.G., Hickson, R.E. & Morris, S.T. (2010). Shearing Merino ewes at different stages of pregnancy: effects on fleece characteristics of progeny. Anim. Prod. Sci., 50 603-607 doi.org/10.1071/AN09175

339. Vanjonack, W.J. & Johnson, H.D. (1975). Effects of moderate heat and milk yield on plasma thyroxine in cattle. J. Dairy Sci., 58 507-511

340. Vautier, A.N. & Cadaret, C.N. (2022). Long-term consequences of adaptive fetal programming in ruminant livestock. Front. Anim. Sci., 3 778440 doi.org/ 10.3389/fanim.2022.778440

341. Villar, D., Nicol, F., Arthur, J.R., Dicks, P., Cannavan, A., Kennedy, D.G. & Rhind, S.M. (2000). Type II and type III monodeiodinase activities in the skin of untreated and propylthiouracil-treated cashmere goats. Res. Vet. Sci., 68 119-123 doi.org/10.1053/rvsc.1999.0344

342. Villar, D., Rhind, S.M., Dicks, P., McMillen, S.R., Nicol, F. & Arthur, J.R. (1998). Effect of propylthiouracil-induced hypothyroidism on thyroid hormone profiles and tissue deiodinase activity in cashmere goats. Small Rumin. Res., 29 317-324

343. Visser, T.J. (2016). Thyroid hormone transport across the placenta. Annales d´Endocrinol., http://dx.doi.org/10.1016/j.ando.2016.07.006

344. Vonnahme, K.A., Zhu, M.J., Borowicz, P.P., Geary, T.W., Hess, B.W., Reynolds, L.P., Caton, J.S., Means, W.J. & Ford, S.P. (2007). Effect of early gestational undernutrition on angiogenic factor expression and vascularity in the bovine placentome. J. Anim. Sci., 85 2464-2472 doi.org/10.2527/jas.2006-805

345. Waites, G.M.H. & Voglmayr, J.K. (1962). Apocrine Sweat Glands of the Scrotum of the Ram. Nature, 196 (4858) 965–967 https://doi.org/10.1038/196965a0

346. Wallace, J.M., Bourke, D.A., Da Silva, P. & Aitken, R.P. (2003). Influence of progesterone supplementation during the first third of pregnancy on fetal and placental growth in overnourished adolescent ewes. Reprod., 126 481-487 doi.org/10.1530/rep.0.1260481

347. Wallace, J.M., Bourke, D.A., Aitken, R.P., Leitch, N. & Hay Jr., W.W. (2002). Blood flows and nutrient uptakes in growth-restricted pregnancies induced by overnourishing adolescent sheep. Am. J. Physiol.-Reg. Integr. Comp. Physiol., 282 1027-1036 doi.org/10.1152/ajpregu.00465.2001

348. Wallace, J.M., Bourke, D.A., Aitken, R.P., Palmer, R.M., Da Silva, P. & Cruickshank, M.A. (2000). Relationship between nutritionally – mediated placental growth restriction and fetal growth, body composition and endocrine status during late gestation in adolescent sheep. Placenta, 21 100-108 doi.org/10.1053/plac.1999.0440

349. Warn, L.K., Geenty, K.B. & McEachern, S. (2006). Wool meets meat: Tools for a modern sheep enterprise. En: Cronjé, P., Maxwell, D.K. (Eds.), Australian Sheep Industry Cooperative Research Centre Conference, Orange, Australia, pp. 60-69

350. Webster, J.R., Moenter, S.M., Woodfill, C.J.I. & Karsh, F.J. (1991). Role of the thyroid gland in seasonal reproduction. II. Thyroxine allows a season-specific – suppression of gonadotropin secretion in sheep. Endocrinol., 129 176-183

351. Westra, R. & Christopherson, R. (1976). Effects of cold on digestibility, retention time of digesta, reticulum motility and thyroid hormones in sheep. Canadian J. Anim. Sci., 56 699-708

352. Widdowson, E.M. & McCance, R.A. (1975). A review: new thought on growth. Pediatr. Res., 9 154-156 doi.org/10.1203/00006450-197503000-00010

353. Whittow, G. (1971). Ungulates. In: Comparative Physiology of Thermoregulation 2: 191- 200 (G.C. Whittow, Ed.). New York: Academic Press.

354. Wodzicka-Tomaszewska, M. (1963). Bioassay of oestrogen and recurring oestrus in ovariectomized ewes. Nature, 20 198 299-301 doi.org/10.1038/198299b0

355. Wood, E.J. (2010). Wool processing. In: Cottle, D.J. (Editor). International Sheep and Wool Handbook. Nottingham University Press, Nottingham, 619-646

356. Wood, E. (2009). Wool Colour Measurement, in Wool Biology and Metrology. https://www.woolwise.com/wp-content/uploads/2017/07/Wool-472-572-08-T-11.pdf Consultado abril-2025

357. Wood, E. (2003). Textile properties of wool and other fibres. Wool Technology and Sheep Breeding, 51 (3) 272-290

358. Wu, G., Bazer, F.W., Wallace, J.M. & Spencer, T.E. (2006a). Board-invited review: Intrauterine growth retardation: Implications for the animal sciences. J. Anim. Sci., 84 2316-2337 doi.org/10.2527/jas.2006-156

359. Wu, S.Y., Polk, D.H., Huang, H.S., Green, W.L., Thai, B. & Fisher, D.A. (2006b). Fetal-to-maternal transfer of thyroid hormone metabolites in late gestation in sheep. Pediatr. Res., 59 (1) 102–106

360. Yapi, C.V., Boylan, W.J. & Robinson, R.A. (1992). Effect of genetic and environmental factors on lamb mortality. Wld. Rev. Anim. Prod., 27 35-41

361. Yildiz, A., Balikci, E. & Gurdogan, F. (2005). Changes in some serum hormonal profiles during pregnancy in single- and twin-foetus-bearing Akkaraman sheep. Med. Wet., 61 1138- 1141

362. Yen, P.M. (2001). Physiological and molecular basis of thyroid hormone action. Physiol. Rev., 81 1097-1142

363. Zana, F., Garcia Pintos, F., Cancela, G. (1988). Efecto de la esquila preparto sobre la producción de majadas de cría en la región de cristalino. Tesis de grado, Facultad de Agronomía, UdelaR.

364. Zhu, M.J., Ford, S.P., Means, W.J., Hess, B.W., Nathanielsz, P.W. & Du, M. (2006). Maternal nutrient restriction affects properties of skeletal muscle in offspring. J. Physiol., 575 (1) 241-250 doi.org/10.1113/jphysiol.2006.112110