

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE AGRONOMÍA**

**EFFECTO DE LA NUTRICIÓN MATERNA DURANTE LA GESTACIÓN
SOBRE LA CALIDAD DE LA CARNE Y LA EXPRESIÓN GÉNICA
MUSCULAR EN CORDEROS**

por

Ana Cecilia VIDAL CARDOZO

**Trabajo final de grado
presentado como uno de los
requisitos para obtener el
título de Ingeniero Agrónomo**

MONTEVIDEO

URUGUAY

2026

Este Trabajo Final de Grado se distribuye bajo licencia

“Creative Commons **Reconocimiento – No Comercial – Sin Obra Derivada**”.



PÁGINA DE APROBACIÓN

Trabajo final de grado aprobado por:

Director/a:

Dr. Javier Ithurralde

Co-Director/a:

Ing. Agr. (Dra.) Ana Laura Astessiano

Tribunal:

Dr. Javier Ithurralde

Ing. Agr. (Dra.) Ana Ines Trujillo

Lic. Biol. (Dra.) María. Alejandra Terevinto

Fecha:

25 de junio de 2026

Estudiante:

Ana Cecilia Vidal Cardozo

AGRADECIMIENTOS

Quisiera, en primer lugar, agradecer a nuestro Señor Jesucristo, quien me abrió las puertas para poder venir a Montevideo a estudiar.

Agradecer también a mi madre amada, que confió en mí desde el primer día. Hoy no está físicamente presente, pero, donde quiera que esté, sé que está orgullosa de mí y de mis logros.

Agradecer a mi papá y a mis hermanos y hermanas. A mi papá, por haber trabajado tanto por mí y por mis hermanos. A mis hermanos Miguel, Gabriel y Yamandú, y a mis hermanas Camila, Amelia y Karina, por haberme ayudado a seguir adelante y por haber confiado siempre en mí. Sin el apoyo incondicional de mi familia no hubiese sido posible transitar este camino lejos de casa.

Agradecer también a mi amigo y compañero de ruta, Christopher, mi amado, a quien Dios puso en mi camino para darme una mano cuando necesité levantarme y para brindarme siempre una palabra de aliento.

A mi suegra Zulma que es como mi segunda madre.

A mis amigas y amigos, que siempre están presentes y que se alegran sinceramente.

También quisiera agradecer a mis tutores, Javier Ithurralde y Ana Astessiano, por su amabilidad, dedicación y acompañamiento durante la realización de este trabajo final de grado.

Quisiera agradecer además al Hogar Universitario de Tacuarembó, que me permitió residir allí durante los primeros años de la carrera. Asimismo, agradecer al Fondo de Solidaridad y, principalmente, al Bienestar Universitario, que “me quebró el gajo” cuando más lo necesitaba.

Finalmente, no quería dejar de agradecer a la Universidad de la República y a mi querida FAGRO, que me permitieron formarme y realizar la carrera de agronomía que tanto amo.

“Mira que te mando que te esfuerces y seas valiente; no temas ni desmayes, porque Jehová tu Dios estará contigo en dondequiera que vayas.” JOSUE 1:9

TABLA DE CONTENIDO

PÁGINA DE APROBACIÓN.....	3
AGRADECIMIENTOS	4
LISTA DE TABLAS Y FIGURAS	7
RESUMEN.....	8
ABSTRACT	9
1 INTRODUCCIÓN	10
2 REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA	11
2.1 CARACTERÍSTICAS DE LA PRODUCCIÓN OVINA EN URUGUAY	11
2.2 DESARROLLO y DIFERENCIACIÓN PRENATAL DE LAS FIBRAS MUSCULARES.....	12
2.3 CARACTERÍSTICAS ESTRUCTURALES Y FUNCIONALES DE LOS MÚSCULOS EVALUADOS	15
2.4 IMPORTANCIA DE LA TIPIFICACION FIBRILAR SOBRE LAS VARIABLES DE CALIDAD	16
2.4.1 Tipificación fibrilar: Efectos sobre el color.....	16
2.4.2 Tipificación fibrilar: Efectos sobre la cinética <i>postmortem</i> del pH muscular.....	17
2.4.3 Tipificación fibrilar: Efectos sobre la capacidad de retención de agua.....	19
2.4.4 Tipificación fibrilar: Efectos sobre la terneza.....	20
2.5 IMPORTANCIA DE LA TIPIFICACION FIBRILAR SOBRE EL CRECIMIENTO	22
2.6 DESARROLLO Y CRECIMIENTO POSNATAL DE LAS FIBRAS MUSCULARES: EL ROL DE LAS CÉLULAS SATÉLITE	23
2.7 PROGRAMACION FETAL: INFLUENCIA DE LA NUTRICION MATERNA DURANTE LA GESTACION EN EL DESARROLLO Y EL DESEMPEÑO PRODUCTIVO DE LA PROGENIE	27
2.7.1 Programación Fetal por nutrición: efectos sobre el desarrollo muscular y la calidad de la carne.....	28
3 HIPÓTESIS	32
4 OBJETIVOS	33
4.1 Objetivos específicos.....	33
5 MATERIALES Y MÉTODOS	34
5.1 Ubicación espacio-temporal del experimento.....	34
5.2 Animales, tratamientos y diseño experimental	34
5.3 Procedimiento de faena y muestreo muscular.....	36
5.4 Determinación de los niveles de expresión génica.....	36

5.5	Determinación de los parámetros de calidad de carne	37
5.6	Análisis estadístico.....	37
6	RESULTADOS.....	38
6.1	Expresión génica muscular	38
6.1.1	<i>Longissimus lumborum</i>	38
6.1.2	<i>Gluteobiceps</i>	38
6.1.3	<i>Supraspinatus</i>	39
6.2	Parámetros de calidad de carne.....	40
6.2.1	<i>Longissimus lumborum</i>	40
6.2.2	<i>Gluteobiceps</i>	40
6.2.3	<i>Supraspinatus</i>	41
7	DISCUSIÓN	43
8	CONCLUSIONES	49
9	REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	50

LISTA DE TABLAS Y FIGURAS

Tabla 1	Peso y expresión génica del músculo <i>Longissimus Lumborum</i> en corderos SUP y CON	38
Tabla 2	Peso y expresión génica del músculo <i>Gluteobiceps</i> en corderos de los grupos SUP y CON	39
Tabla 3	Peso y expresión génica del músculo <i>Supraspinatus</i> en corderos de los grupos SUP y CON	39
Tabla 4	Calidad de la carne en corderos SUP y CON en el músculo <i>Longissimus Lumborum</i> .	40
Tabla 5	Calidad de la carne en corderos SUP y CON en el músculo <i>Gluteobiceps</i>	41
Tabla 6	Calidad de la carne en corderos SUP y CON en el músculo <i>Supraspinatus</i>	42
Figura 1	Actividad de las célula satélite durante el desarrollo	26
Figura 2	Ovejas del tratamiento SUP en corrales individuales durante la suplementación	35

RESUMEN

La producción ovina en Uruguay se desarrolla principalmente en sistemas extensivos sobre campo natural, donde la disponibilidad y calidad del forraje presentan variaciones estacionales. Esta situación adquiere especial relevancia durante la gestación, ya que las restricciones nutricionales pueden afectar el desarrollo fetal e inducir procesos de programación fetal con efectos persistentes sobre el desempeño productivo de la progenie. Dado que la miogénesis ocurre en etapas tempranas de la gestación, la suplementación estratégica durante períodos críticos podría constituir una herramienta para mejorar la eficiencia productiva y la calidad de la carne ovina. El objetivo del presente trabajo fue evaluar el efecto de la suplementación proteica administrada entre los días 55 y 80 de gestación sobre la expresión de genes asociados al desarrollo muscular (*MyHC-I*, *IGF1* y *PAX7*) y atributos de calidad de carne en la progenie, considerando además el efecto del sexo y su interacción con el tratamiento. El estudio se realizó en la Estación Experimental Bernardo Rosengurt (Facultad de Agronomía, Universidad de la República) durante el invierno–primavera de 2023. Se trabajó con 37 ovejas Corriedale múltiparas con gestación simple y sus respectivos corderos, distribuidos en dos tratamientos: suplementación proteica (SUP) y control (CON). Las ovejas pastorearon campo natural y recibieron (SUP) o no (CON) suplementación diaria individual con harina de soja (1 % del peso corporal) entre los días 55 y 80 de gestación. Los corderos fueron criados hasta la faena a los 90 días de edad. Se obtuvieron muestras de los músculos *Longissimus lumborum* (LL), *Gluteobiceps* (GB) y *Supraspinatus* (SS) para análisis de expresión génica mediante RT-qPCR y determinaciones de calidad de carne. El análisis estadístico se realizó mediante modelos mixtos considerando los efectos de tratamiento, sexo e interacción. La suplementación proteica materna afectó la expresión de genes vinculados al desarrollo muscular en LL y GB, sin efectos en SS. El tratamiento SUP redujo la expresión de *MyHC-I* ($p = 0,01$), *PAX7* ($p = 0,01$) e *IGF1* ($p = 0,03$) en GB, y tendió a reducir la expresión de *MyHC-I* ($p = 0,07$) y *PAX7* ($p = 0,09$) en LL. Además, en LL la expresión de *MyHC-I* tendió a estar influenciada por la interacción tratamiento \times sexo ($p = 0,08$), observándose una reducción únicamente en los machos SUP ($p = 0,07$). En LL se observó una tendencia a un menor pH a las 24 h *postmortem* en el grupo SUP. En GB se detectaron efectos del tratamiento sobre variables de color, con interacciones tratamiento \times sexo en a*, b* y C*, y una tendencia a mayores pérdidas por cocción en el grupo SUP. En SS, la suplementación incrementó la luminosidad (L*) y tendió a interactuar con el sexo para la fuerza de corte. En conjunto, los resultados indican que la suplementación proteica durante la gestación puede modular la expresión génica muscular y afectar atributos de calidad de carne de forma dependiente del músculo y del sexo de la progenie, evidenciando el potencial de la nutrición materna para influir sobre la programación del músculo esquelético en sistemas ovinos pastoriles.

Palabras clave: miogénesis, ovinos, programación fetal, calidad de la carne

ABSTRACT

Sheep production in Uruguay is primarily carried out in extensive systems on native pastures, where forage availability and quality vary seasonally. This situation is particularly relevant during gestation, as nutritional restrictions can affect fetal development and induce fetal programming processes with persistent effects on the offspring's productive performance. Since myogenesis occurs in the early stages of gestation, focused supplementation during critical periods could improve productive efficiency and lamb meat quality. The aim of this study was to evaluate the effect of protein supplementation between days 55 and 80 of gestation on the expression of genes associated with muscle development (*MyHC-I*, *IGF1*, and *PAX7*) and meat quality in the offspring, also considering the effect of sex and its interaction with the treatment. The study was conducted at Estación Experimental Bernardo Rosengurt (FAGRO, UdelaR) during winter-spring 2023. Thirty-seven multiparous Corriedale ewes with singleton pregnancies and their respective lambs were used, distributed into two treatment groups: protein supplementation (SUP) and control (CON). Ewes grazed on native pasture and received (SUP) or no (CON) daily individual supplementation with soybean meal (1% of body weight) between days 55 and 80 of gestation. Lambs were raised until slaughter at 90 days of age. Samples were obtained from the *Longissimus lumborum* (LL), *Gluteobiceps* (GB), and *Supraspinatus* (SS) muscles for gene expression analysis using RT-qPCR and meat quality determinations. Statistical analysis was performed using mixed models considering the effects of treatment, sex, and their interaction. Maternal protein supplementation affected the expression of genes linked to muscle development in LL and GB, with no effect in the SS. The SUP treatment reduced the expression of *MyHC-I* ($p = 0.01$), *PAX7* ($p = 0.01$), and *IGF1* ($p = 0.03$) in GB, and tended to reduce the expression of *MyHC-I* ($p = 0.07$) and *PAX7* ($p = 0.09$) in LL. Furthermore, in LL, *MyHC-I* expression tended to be influenced by the treatment \times sex interaction ($p = 0.08$), with a reduction observed only in SUP males ($p = 0.07$). In LL, a trend toward lower pH at 24 h *postmortem* was observed in the SUP group. In GB, treatment effects were detected for color traits, with treatment \times sex interactions in a*, b*, and C*, and a trend toward greater cooking losses in the SUP group. In SS, supplementation increased meat lightness (L*) and tended to interact with sex for shear force. Overall, the results indicate that protein supplementation during gestation can modulate muscle gene expression and affect meat quality in a muscle- and sex-dependent manner in the offspring, thus demonstrating the potential of maternal nutrition to influence skeletal muscle programming in pasture-based sheep systems.

Keywords: myogenesis, sheep, fetal programming, meat quality

1 INTRODUCCIÓN

La producción ovina constituye una actividad relevante dentro de los sistemas pastoriles extensivos del Uruguay, debido a su aporte a la economía nacional mediante la exportación de lana y carne de calidad. No obstante, esta producción se desarrolla sobre suelos de baja productividad y con marcada variabilidad estacional en la disponibilidad y calidad del forraje. Esta limitante adquiere especial importancia durante la gestación ovina, ya que el calendario reproductivo utilizado en el país determina que gran parte de los últimos dos tercios de la preñez coincidan con períodos de menor oferta y calidad de las pasturas, lo que puede comprometer el estado nutricional materno y, en consecuencia, el adecuado desarrollo fetal.

El desarrollo muscular fetal constituye un proceso determinante para el futuro productivo de los animales destinados a la producción de carne. La formación y diferenciación de las fibras musculares, conocida como miogénesis, ocurre principalmente durante etapas tempranas de la gestación. En ovinos, la miogénesis secundaria hiperplásica ocurre aproximadamente entre los días 40 y 80 de gestación y puede verse afectada por el ambiente nutricional materno. En este sentido, alteraciones en la disponibilidad de nutrientes durante períodos críticos del desarrollo fetal pueden inducir efectos permanentes sobre la estructura y funcionalidad del tejido muscular, fenómeno conocido como programación fetal, repercutiendo posteriormente sobre el crecimiento, la composición muscular y la calidad de carne de la progenie.

En este contexto, la alimentación focalizada surge como una estrategia productiva que utiliza períodos cortos y específicos de suplementación nutricional para influir positivamente en el rendimiento animal. Diversos estudios en rumiantes (Carvalho et al., 2022; Costa et al., 2021; Márquez et al., 2017), han demostrado que la suplementación proteica estratégica durante la gestación puede contribuir a mitigar las deficiencias nutricionales propias de los sistemas pastoriles, favoreciendo el estado nutricional materno y repercutiendo positivamente en el desarrollo y el desempeño productivo de la progenie. Sin embargo, en la literatura revisada no se encontraron trabajos que evaluaran el efecto de la suplementación proteica ofrecida a ovejas gestantes pastoreando *ad libitum* sobre campo natural durante el segundo tercio de la gestación sobre el desarrollo muscular y la calidad de carne de la progenie.

Por lo tanto, el objetivo del presente trabajo fue evaluar el efecto de una suplementación proteica estratégica ofrecida durante la ventana miogénica hiperplásica a ovejas gestantes en pastoreo sobre campo natural a una oferta no restrictiva sobre la expresión de genes vinculados al desarrollo muscular y sobre distintos atributos de calidad de carne de sus corderos.

2 REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1 CARACTERÍSTICAS DE LA PRODUCCIÓN OVINA EN URUGUAY

Desde la introducción del ganado vacuno y ovino por los españoles, Uruguay se ha caracterizado por la producción de carne y lana de calidad a cielo abierto sobre praderas naturales. La producción de carne vacuna, ovina, lana y cueros representó el 26,5% de las exportaciones agrícolas totales en 2023 (Oficina de Estadísticas Agropecuarias [DIEA], 2024). El sector ovino se ha basado durante décadas en la producción de lana intermedia y fina; razas mejoradas como la raza Merino se introdujeron desde España a fines del siglo XVIII, y poco después se comenzó a exportar lana sucia a otros países (Barrios Pintos, 2011). Posteriormente, los cambios en la industria textil internacional, con la creciente competencia de las fibras sintéticas, obligaron a Uruguay a cambiar su forma de producir, pasando de lanas sucias a chips de lanas peinadas con mayor grado de industrialización (Secretariado Uruguayo de la lana [SUL], s.f.).

Con respecto a la producción de carne ovina, para el siglo XIX no tenía relevancia como producto de comercialización, ya que se utilizaba principalmente como consumo interno. A comienzos del siglo XX se reportan las primeras exportaciones de carne de corderos (Barrios Pintos, 2011). Sin embargo, no fue sino hasta finales de dicho siglo que esta actividad adquirió un papel significativo dentro del sector productivo, lo cual motivó a una reestructuración orientada a la especialización cárnica (SUL, s.f.). Esta reestructuración tuvo como origen, además, la crisis lanera de la década del 90, que implicó un declive radical en los precios de las lanas que se comercializaban desde el Uruguay (SUL, s.f.). En este proceso, se introdujeron razas con aptitud carnicera como Texel y Suffolk, entre otras, que se incorporaron a los sistemas tradicionales donde predominaba la raza Corriedale de doble propósito (SUL, 2022). Este cambio en el sector se fue acentuando en el tiempo, aunque acompañado de una importante reducción de stock, pasando de más de 25 millones de cabezas de lanares en 1990 a menos de 6 millones de cabezas en el 2024 (DIEA, 2024).

Actualmente la ganadería ovina se desarrolla sobre 11 millones de has, concentrándose principalmente en los departamentos al norte del Rio Negro (DIEA, 2024). En el Norte del país predomina los sistemas extensivos orientados a la producción de carne y lana (Bell, 2024), generalmente integrados con la producción vacuna, dado que solo el 9% de los establecimientos se dedican exclusivamente a la ovinocultura. En menor medida el rubro ovino se despliega en el Sur, en donde los sistemas ganaderos son familiares de pequeña escala enfocados principalmente en la producción de carne de forma más intensiva (Bell et al., 2023).

En ambas zonas la producción ovina se asocia principalmente a sistemas de pastoreo sobre campo natural, asociados a suelos con limitaciones productivas. Este recurso forrajero se caracteriza por una composición florística heterogénea que,

combinada con la variabilidad de los suelos, la topografía y las condiciones climáticas tanto intra como interanuales, originan fluctuaciones significativas en la cantidad y en la calidad de las pasturas (Berretta, 2000). La producción de pasto se ve fuertemente condicionada por una marcada estacionalidad productiva, con una mayor disponibilidad de forraje durante la primavera y verano (Berretta, 2000), particularmente en las regiones de Basalto en el norte (Berretta, 2005) y el Cristalino de la zona sur (Formoso, 2005), y una importante reducción durante el invierno. Esta variabilidad en la oferta de forraje, sumada a las deficiencias nutricionales inherentes al campo natural, condiciona el funcionamiento de los sistemas ganaderos extensivos en Uruguay.

Particularmente durante el invierno cuando la calidad y la disponibilidad de las pasturas disminuyen, se generan restricciones nutricionales que coinciden con etapas claves del ciclo reproductivo: el último tercio de la gestación en las vacas y el tercio medio en ovejas (Quintans, 2019). Esta limitación en el suministro de nutrientes compromete el estado corporal de las hembras gestantes y puede afectar de forma significativa el desarrollo fetal, así como el desempeño productivo posterior de la progenie (Montossi et al., 1996). Los ovinos son una especie poliéstrica estacional de día corto, lo que implica que su actividad cíclica-reproductiva óptima se alcanza entre finales de verano y otoño (Ungerfeld, 2020). Esto determina que el calendario reproductivo generalmente recomendado para las ovejas de cría en nuestro país se caracterice por encarneras de fines de verano-principios de otoño, posibilitando explotar al máximo la fertilidad de la especie y a la vez aprovechando la primavera para potenciar la producción de leche materna y el crecimiento de los corderos (SUL, 2018). No obstante, si consideramos la duración de la gestación ovina de aproximadamente 148 días, se genera la situación de que las ovejas de cría casi que inevitablemente estarán atravesando los dos últimos tercios de su gestación durante un período del año en el que la disponibilidad y calidad de pasturas se reducen significativamente (finales del otoño-inicio del invierno).

En este contexto, las restricciones nutricionales que enfrentan las ovejas gestantes en sistemas pastoriles extensivos no solo afectan el desempeño reproductivo inmediato, sino que también pueden inducir respuestas adaptativas a nivel fetal. La evidencia acumulada en rumiantes sugiere que variaciones en la disponibilidad de nutrientes durante etapas críticas de la gestación (particularmente durante el período de miogénesis secundaria y diferenciación de fibras musculares), pueden generar modificaciones permanentes en la estructura y funcionalidad del tejido muscular de la descendencia.

2.2 DESARROLLO y DIFERENCIACIÓN PRENATAL DE LAS FIBRAS MUSCULARES

El proceso mediante el cual se originan las células musculares se denomina miogénesis, y cualquier factor que afecte su adecuado desarrollo incidirá en la formación de las fibras musculares y, consecuentemente, en la formación del tejido muscular. Picard et al. (2002) describen a la miogénesis como un proceso que comienza a partir de células

precursoras embrionarias denominadas mioblastos. Estas células proliferan y, posteriormente, se fusionan para dar origen a los miotubos, los cuales se diferencian en fibras musculares de forma irreversible (Knudsen & Horwitz, 1977).

Los miotubos se desarrollan en dos fases temporales distintas: en la primera etapa, se produce la fusión de una oleada prematura de mioblastos embrionarios que darán origen a las fibras o miotubos primarios (Picard et al., 2002). En la segunda fase, las fibras fetales se forman a partir de una nueva generación de mioblastos, generando fibras fetales secundarias (Picard et al., 2002). Wilson et al. (1992) establecen que, para la oveja, a los 32 días de vida fetal ya se da la aparición de fibras o miotubos primarios, proceso que se extiende por tan solo unos pocos días hasta el día 38 aproximadamente. A partir de ese momento surgen las fibras fetales secundarias alcanzando su máximo entre los días 62 y 76 de gestación (Wilson et al., 1992). Si bien la cronología exacta varía entre especies, en la mayoría de los animales productivos de interés —ovinos, bovinos y suinos— la fase hiperplásica de la miogénesis (caracterizada por el aumento en el número de fibras musculares) finaliza tempranamente durante el desarrollo intrauterino (Picard et al., 2002). Por lo tanto, el número total de fibras musculares queda determinado antes del nacimiento, y el crecimiento posnatal del músculo ocurre fundamentalmente por hipertrofia de las fibras ya formadas.

Dentro del conjunto de fibras que conforman el tejido muscular existen diferencias en sus propiedades estructurales, fisiológicas, metabólicas y contráctiles, siendo estas dos últimas las formas más comunes de clasificación de las fibras musculares (Lefaucheur, 2010). La clasificación según la actividad contráctil está determinada, en gran medida, por la expresión de las isoformas de la cadena pesada de miosina (MyHC), y es considerada la propiedad fisiológica de mayor relevancia en las células musculares (Ithurrealde, 2015). Además, constituyen el mejor marcador molecular para su tipificación (Schiaffino & Reggiani, 2011), y refleja la adaptación del músculo a diferentes demandas funcionales (Pette & Staron, 2000). La diversidad en las isoformas de MyHC se relaciona a sus actividades específicas de ATPasa, que residen en la cabeza de la cadena pesada de miosina. Esta proteína constituye aproximadamente un tercio del total de las proteínas presentes en el músculo esquelético y representa el componente principal del sistema responsable de la contracción de las fibras musculares. La miosina está conformada por cuatro cadenas ligeras (MyLC) y dos cadenas pesadas (MyHC), las cuales pueden coexistir diferentes isoformas dentro de una misma fibra muscular, e incluso dentro de un solo filamento de miosina (Picard et al., 2002).

Hasta el momento se han identificado once isoformas distintas de la cadena pesada de miosina en fibras musculares adultas. Algunas de estas isoformas se expresan de manera específica en ciertos músculos, mientras que otras se encuentran presentes en diversos músculos esqueléticos. Asimismo, la expresión de ciertas isoformas varía entre diferentes especies (Pette & Staron, 2000). En base a pruebas histoquímicas, las fibras musculares se clasifican en tipo I y tipo II. Las fibras de tipo I, o de contracción lenta, están fisiológicamente asociadas a funciones de mantenimiento de la postura que

requieren contracciones lentas y prolongadas. En cambio, las fibras de tipo II, de contracción rápida, se especializan en producir movimientos más breves e intensos (Lefaucheur & Gerrard, 2000). Para realizar el proceso de contracción las células musculares consumen gran cantidad de energía, lo que hace indispensable que el organismo disponga de diferentes mecanismos que les permitan a las células regenerar la energía consumida. Lefaucheur (2010) establece que existen dos vías metabólicas principales para cubrir estas demandas energéticas. La primera es una vía con alto requerimiento de oxígeno, que utiliza glucógeno, glucosa, aminoácidos, cuerpos cetónicos y lípidos, los cuales se oxidan en las mitocondrias. Este metabolismo aeróbico es suficiente para cubrir la demanda energética cuando el oxígeno es adecuado y el músculo trabaja a baja intensidad. No obstante, cuando la contracción muscular se produce de forma rápida y sostenida, el oxígeno se convierte en un factor limitante, por lo cual el músculo debe recurrir a otra vía alternativa rápida para obtener energía: la vía anaeróbica o glucolítica, a través de la cual las reservas de glucógeno se convierten rápidamente en lactato sin requerimiento de oxígeno. Este mecanismo proporciona energía de forma acelerada, permitiendo mantener la contracción muscular durante esfuerzos intensos y de corta duración (Lefaucheur, 2010). Picard et al. (2002) establecen que, en términos generales, las fibras primarias maduran hasta convertirse en su mayoría en fibras de contracción lenta y metabolismo oxidativo mientras que las fibras fetales secundarias mayormente madurarían a fibras de contracción rápida y metabolismo glucolítico. En especies como ovinos y vacunos, estos procesos de diferenciación contráctil y metabólica ocurren durante el último tercio de la gestación y se completan poco antes del nacimiento (Picard et al., 2002).

Además de las diferencias metabólicas y contráctiles, las fibras musculares presentan importantes variaciones fisiológicas y morfológicas relevantes. Algunas de estas diferencias se relacionan con la forma y tamaño de los organelos celulares, así como la función de los mismos. A modo de ejemplo, Picard et al. (2012) señalan que la densidad mitocondrial es uno de los rasgos más distintivos entre fibras oxidativas y glucolítica, siendo las oxidativas las que presentan hasta tres veces más volumen mitocondrial, lo que refleja su orientación hacia un metabolismo predominantemente aeróbico. También se observan variaciones en el nivel de vascularización, en el diámetro y tamaño fibrilar (Picard et al., 2002), en el contenido de lípidos, glucógeno y mioglobina; así como en su resistencia a la fatiga y a su capacidad amortiguadora (Lefaucheur, 2010). La diferenciación prenatal de las fibras musculares y la expresión de isoformas específicas como MyHC-I determinan no solo las propiedades morfológicas, contráctiles y metabólicas del músculo al nacimiento, sino también su potencial de crecimiento y la calidad de la carne en las especies productivas.

En síntesis, podemos afirmar que en los ovinos la miogénesis prenatal hiperplásica se desarrolla hasta aproximadamente el día 80 de gestación con la formación de dos grandes generaciones de precursores fibrilares: miotubos primarios y fibras fetales secundarias, los cuales a su vez guardan relación con la maduración a diferentes tipos

contráctiles y metabólicos fibrilares maduros. En ese sentido, la expresión de las isoformas de la cadena pesada de miosina permite conocer el perfil contráctil fibrilar.

2.3 CARACTERÍSTICAS ESTRUCTURALES Y FUNCIONALES DE LOS MÚSCULOS EVALUADOS

El músculo *Longissimus Lumborum* es un músculo localizado a ambos lados de la región lumbar de la columna vertebral, cuya función principal es contribuir a la extensión y estabilización del tronco durante la locomoción y el mantenimiento de la postura. Desde el punto de vista estructural, presenta una composición heterogénea de fibras musculares, con predominio de fibras rápidas y una menor proporción de fibras lentas oxidativas (tipo I), lo que le confiere un perfil rápido y glicolítico (Ithurralde et al., 2015). Desde el punto de vista de la ciencia de la carne el *Longissimus lumborum* representa un músculo de gran relevancia al ser considerado un músculo de referencia para muchas evaluaciones tanto de calidad como de rendimiento carnicero (Gajaweera et al., 2020); forma parte del bife angosto, uno de los cortes cárnicos de mayor valor comercial (Ithurralde, 2015).

El *Gluteobiceps* es un músculo del miembro posterior ubicado sobre la cara lateral del muslo, cuya principal función es la extensión de las articulaciones de la cadera, rodilla y tarso, aunque también participa en la flexión de la rodilla. Anatómicamente, presenta dos porciones claramente diferenciadas: su porción craneal y su porción caudal. La porción craneal es la más importante en términos de masa y presenta características contráctiles y metabólicas intermedias (Ithurralde et al., 2015); forma parte de la nalga de afuera, carnaza cuadrada y tapa del cuadril, todos cortes de relativo alto valor comercial ubicados en el cuarto trasero (Ithurralde, 2015).

Finalmente, el *Supraspinatus* es un músculo del miembro anterior cuya principal función consiste en extender y estabilizar la articulación del hombro, contribuyendo además al soporte del peso corporal durante la locomoción. Desde el punto de vista estructural, presenta una mayor proporción de fibras de metabolismo oxidativo en comparación con el *Longissimus lumborum* y el *Gluteobiceps*, lo que le confiere un perfil metabólico predominantemente oxidativo y una mayor resistencia a la fatiga (Briand et al., 1981; Ithurralde, 2015). Desde el punto de vista de la ciencia de la carne es un músculo que posee un valor comercial más reducido, correspondiéndose con el corte chingolo ubicado en la región de la paleta (Ithurralde, 2015).

En conjunto, estos tres músculos representan modelos con diferencias anatómicas, funcionales y metabólicas, lo que permite evaluar los efectos de la programación fetal sobre órganos con distintas características biológicas. Mientras que el *Longissimus lumborum* presenta un perfil con fibras rápidas y metabolismo glucolítico, el *Gluteobiceps* se caracteriza por un predominio de fibras intermedias, y el *Supraspinatus* por una mayor proporción de fibras lentas y un metabolismo predominantemente oxidativo. Estas diferencias justifican su utilización como modelos para analizar si la

nutrición materna durante períodos críticos de la gestación induce respuestas diferenciales en el desarrollo muscular de la progenie.

2.4 IMPORTANCIA DE LA TIPIFICACION FIBRILAR SOBRE LAS VARIABLES DE CALIDAD

Como se mencionó anteriormente, los tipos de fibras musculares influyen en múltiples características del tejido muscular y, por ende, en la calidad de la carne que se produce. Los atributos sensoriales, como la apariencia, la ternura, el color y sabor, así como también otras características físicoquímicas y/u organolépticas como el pH, la capacidad de retención de agua, las pérdidas por cocción y la fuerza de corte, están determinados directamente por la composición de las fibras musculares, sus proporciones y características morfológicas (Fu et al., 2025; Ithurralde et al., 2018; Wang et al., 2024). Sin embargo, la relación entre la tipificación fibrilar y la calidad de la carne no es universal y puede variar según factores como especie, raza, genotipo, edad, sexo, nutrición, ubicación del músculo, y condiciones ambientales pre y *postmortem* (Lefaucheur, 2010). Por esta razón, resulta fundamental estudiar cómo la proporción y el tipo de fibras musculares afectan los distintos atributos de la carne, lo que permite anticipar su comportamiento durante los procesos tecnológicos y su aceptación por el consumidor.

2.4.1 Tipificación fibrilar: Efectos sobre el color

A la hora de preferir una pieza de carne, el color es el atributo que más influye en la elección por parte de los consumidores, debido a que, la coloración se utiliza como indicador de la frescura y buen estado del producto (Mancini & Hunt, 2005). La proteína responsable del color de la carne es la mioglobina, encargada de almacenar y transportar oxígeno. La cantidad y el estado químico de esta proteína determinan el tono rojo que presenta la carne (Suman & Joseph, 2013).

La composición fibrilar muscular posee una fuerte influencia sobre el color de la carne y en términos generales la mayoría de dicha influencia se explica por la presencia de cantidades variables de mioglobina, lo cual se relaciona directamente con la función muscular. Los distintos músculos a lo largo del desarrollo del animal se van adaptando a diversas funciones, lo que conlleva a una especialización en su composición fibrilar. La heterogeneidad en la proporción de fibras musculares explica, en gran medida, las diferencias en color observadas. En este sentido, los músculos en donde predominan las fibras glucolíticas y de contracción rápida (Tipo II), como aquellos músculos que se utilizan para responder con movimientos breves e intensos, poseen menor contenido de mioglobina y menor capacidad oxidativa, exhibiendo un color en general más pálido (Ithurralde, 2015).

El color rojo intenso de la carne, característico de ciertos músculos, como aquellos encargados del mantenimiento de la postura, está asociado a una mayor proporción de fibras musculares oxidativas y de contracción lenta (Tipo I), las cuales se caracterizan por un elevado contenido de mioglobina (Wang et al., 2024). Cabe destacar que la composición fibrilar del músculo condiciona no solo el contenido de mioglobina, sino también las condiciones metabólicas y el ambiente muscular *postmortem*, lo que repercute en la expresión final del color de la carne.

Kauffman y Marsh (1987) indican que la tasa de descenso del pH, el pH final alcanzado, y la temperatura de enfriamiento muscular desempeñan un papel clave sobre la definición y la estabilidad del color de la carne. La interacción entre pH bajo y elevada temperatura provoca una desnaturalización parcial de muchas de las proteínas sarcoplásmicas y miofibrilares, incluyendo la mioglobina, que puede verse desnaturalizada o adsorbida a otras proteínas alteradas. Esta reducción en la expresión de la mioglobina, asociada a una exudación inducida, incrementa la reflexión de la luz en la superficie de la carne, resultando en tonalidades más claras (Neethling et al., 2017). Por el contrario, carnes con un pH final elevado superior a 6 presentan una coloración más oscura, debido a una mayor capacidad de retención de agua (las moléculas se hallan fuertemente unidas), que genera una estructura muscular más compacta y una menor reflectancia de la luz incidente (Mancini & Hunt, 2005).

En la actualidad existen numerosas opciones para determinar de forma instrumental el color de una pieza de carne. La metodología más aplicada y difundida para evaluar la calidad y el color general, es la desarrollada por la Commission Internationale de l'Eclairage (CIE) en 1976 denominado espacio de color CIE $L^*a^*b^*$ (Mancini & Hunt, 2005). En este sistema cada parámetro describe algún factor. El valor L^* determina la claridad o luminosidad de la muestra y sus valores abarcan desde el 0 (negro) hasta el 100 (blanco). Además, este parámetro se relaciona con el estado físico de la carne, la estructura de las fibras musculares y la cantidad de luz que reflejan (Polifroni, 2008, como se cita en Bergos & Rivero, 2017).

El parámetro a^* del espacio CIE $L^*a^*b^*$ es el principal descriptor instrumental de la rojeza en carne, debido a que expresa la posición del color entre rojo y verde, siendo los valores positivos asociados al rojo y los negativos al verde. Este valor está fuertemente relacionado con la cantidad y el estado químico de la mioglobina (Mancini & Hunt, 2005). Finalmente, el parámetro b^* se desarrolla entre valores positivos representando al amarillo y valores negativos que se asocian con el azul, determinando el nivel de amarillamiento o pardeamiento de los cortes (Hunt & King, 2012).

2.4.2 Tipificación fibrilar: Efectos sobre la cinética *postmortem* del pH muscular

De manera similar a lo que ocurre con el color, la cinética de descenso del pH muscular *postmortem* está influenciada tanto por factores intrínsecos de animal, como por las condiciones tecnológicas que tienen lugar durante la transformación del músculo en carne. Algunos de los factores que influyen de forma determinante sobre las

características del metabolismo muscular *postmortem* están asociados a la tasa de consumo de ATP, el contenido de carbohidratos, la disponibilidad de oxígeno, y la temperatura muscular (Pösö & Puolanne, 2005).

Tras el sacrificio del animal, el aporte de oxígeno al músculo cesa, por lo que la producción de ATP se produce principalmente a través de la vía glucolítica anaeróbica, utilizando como sustrato la glucosa almacenada en forma de glucógeno muscular. En este proceso se genera lactato como producto final, el cual se acumula en el músculo debido a la detención de la circulación sanguínea ocasionando un descenso progresivo del pH muscular (Pösö & Puolanne, 2005). Cuando en el músculo predomina una mayor proporción de fibras glucolíticas, la tasa de glucólisis y la consiguiente acumulación de lactato se produce más rápidamente. Por ende, los diferentes patrones de cambios *postmortem* que ocurren durante la conversión de músculo a carne están estrechamente relacionados con las diferencias en la composición de tipos fibrilares (Ithurralde et al., 2018; Ozawa et al., 2000, como se cita en Lee et al., 2010).

Si bien las diferentes capacidades de los distintos tipos fibrilares para acumular glucógeno son determinantes en el grado de descenso del pH muscular *postmortem*, existe otro mecanismo de obtención de energía en forma de ATP que también influyen en la cinética *postmortem* del pH. En este sentido, la re-fosforilación de la creatina fosfato a ATP constituye una vía energética relevante en las etapas iniciales posteriores al sacrificio (Ithurralde, 2015). Este proceso precede a la glucólisis anaeróbica y, además, consume un ion hidrógeno, contribuyendo a un aumento inicial del pH muscular. El contenido de creatina fosfato no solo participa en la dinámica del pH muscular, sino que también retrasa el inicio de la glucólisis anaeróbica, por lo que, la cantidad de esta molécula presente en el tejido muscular tras el sacrificio condiciona la velocidad y el patrón de descenso del pH *postmortem* (Ferguson & Gerrard, 2014). Por lo descrito anteriormente, la creatina fosfato ejerce un efecto modulador sobre la cinética de descenso del pH muscular *postmortem*, asociado fundamentalmente a su capacidad de retardar el inicio de la resíntesis de ATP por vía glucolítica anaeróbica. De este modo, se atenúa la caída temprana del pH cuando la temperatura muscular aún es elevada, mitigando las consecuencias tecnológicamente desfavorables de dicha condición.

El efecto amortiguador sobre la dinámica del pH *postmortem* depende del tipo de músculo y, por ende, de la composición fibrilar de los mismos. En este sentido, los músculos con predominio de fibras rápidas glucolíticas, presentan una mayor aptitud para mantener el suministro de ATP anaeróbicamente y, por ende, una mayor capacidad buffer, lo que modula la velocidad de descenso del pH muscular *postmortem* (Pösö & Puolanne, 2005). Las diferencias en la composición fibrilar de los músculos no solo determinan su capacidad glucolítica, sino también su contenido de creatina fosfato y su capacidad de amortiguar los cambios de pH, lo que explica en gran medida las variaciones intermusculares observadas tanto en el pH final como en la velocidad de descenso del pH muscular *postmortem* (Ithurralde, 2015).

2.4.3 Tipificación fibrilar: Efectos sobre la capacidad de retención de agua

La capacidad de retención de agua constituye un atributo de suma relevancia, ya que define en parte la aceptabilidad visual de la carne al momento de la elección por parte del consumidor, e influye fuertemente sobre la calidad nutricional y tecnológica del producto (Huff-Lonergan & Lonergan, 2005). Según Hamm (1986, como se cita en Warner, 2017), la capacidad de retención de agua se define como la capacidad de la carne para retener su agua inherente durante la aplicación de fuerza, el transporte, el almacenamiento, el procesamiento y la cocción. Además de las pérdidas económicas que se pueden producir, la liberación de agua *postmortem* implica una reducción del valor nutricional de la carne, dado que el exudado contiene proteínas sarcoplásmicas, péptidos y aminoácidos libres.

El músculo magro contiene aproximadamente un 75 % de agua, la cual está ubicada en distintos compartimentos de la estructura muscular (Van Laack & Solomon, 1994). Específicamente, dentro de la célula muscular, el agua se encuentra en las miofibrillas, entre las propias miofibrillas y entre estas y la membrana celular (sarcolema). Parte del agua muscular también se encuentra distribuida entre las fibras musculares y entre los haces musculares (grupos de fibras musculares). A su vez, el agua muscular se clasifica en agua libre, agua unida a proteínas y agua inmovilizada o retenida de acuerdo con su localización y grado de interacción con los componentes estructurales del tejido (Huff-Lonergan & Lonergan, 2005). El agua inmovilizada es la de mayor relevancia, debido a que representa una fracción mayor y es la más afectada por el proceso de *rigor mortis* y la conversión de músculo a carne. Tras este proceso, el agua retenida puede, eventualmente, perderse como agua de purga debido a la alteración de la estructura celular y la disminución del pH muscular *postmortem* (Offer & Knight, 1988 como se cita en López, 2020).

Durante la transformación del músculo a carne, la disminución del pH muscular *postmortem* y cómo se comporta la curva de descenso de este parámetro en relación a la disminución de la temperatura corporal luego del sacrificio, es el proceso de mayor relevancia tecnológica. Esto se debe a que influye directamente sobre diversas características de la calidad de la carne, entre ellas la capacidad de retención de agua (Thomsen & Zeuthen, 1988).

Existe una pérdida progresiva de agua por goteo, exudado o purga durante la acidificación *postmortem*, cuando el pH desciende de 7,0 (pH de un animal vivo) a 5,5 como consecuencia de la acumulación de ácido láctico. Esta pérdida se relaciona con cambios en la estructura de las proteínas como resultado de las modificaciones en el estado de ionización de las mismas. A medida que el pH del músculo se acerca al punto isoelectrico de la miosina (5,4) o menos, la carga neta de estas proteínas disminuye, reduciéndose las repulsiones entre los filamentos miofibrilares, lo que permite que esas estructuras se aproximen generando una contracción transversal (Warner, 2017), lo que resulta en una reducción de la cantidad de agua que puede ser atraída y retenida por las proteínas (Huff-Lonergan & Lonergan, 2005).

Sobre el pH final alcanzado, Warner (2017) detalla que cuando la carne alcanza un valor alto de este parámetro, el corte se vuelve firme, seco y oscuro ya que no experimenta contracción en las miofibrillas ni en las células musculares *postmortem*, por lo cual el agua queda más retenida. Lo contrario sucede cuando la carne alcanza un pH final excesivamente bajo, en donde las miofibrillas y las células musculares presentan una contracción excesiva. En esta situación se da la menor capacidad de retención de agua.

Como se desarrolló anteriormente en este capítulo, variables de calidad de carne como la capacidad de retención de agua están estrechamente vinculadas a la dinámica del descenso del pH muscular *postmortem*. Esta cinética de acidificación se encuentra influenciada por la composición fibrilar del músculo. En este sentido, generalmente se acepta que las fibras tipo II cuyo metabolismo es predominantemente glucolítico, se asocian con una mayor tasa de producción de lactato *postmortem*, debido a su elevada reserva de glucógeno y alta actividad de enzimas glucolíticas (Pösö & Puolanne, 2005). Esto ocasiona que el pH descienda más rápidamente a valores bajos, especialmente cuando coincide con temperaturas musculares aún elevadas, favoreciendo la desnaturalización proteica y una consecuente disminución de la capacidad de retención de agua (Matarneh et al., 2017). Sin embargo, Lefaucheur (2010) señala que, además de la composición del tipo de fibra, la capacidad de amortiguación de los músculos también influye en la tasa de disminución del pH, lo cual como se comentó antes, también está relacionado a la composición fibrilar.

2.4.4 Tipificación fibrilar: Efectos sobre la terneza

La calidad de la carne es definida mediante un conjunto de atributos físicos, químicos y sensoriales, entre los cuales el color, la capacidad de retención de agua y la terneza desempeñan un papel determinante debido a su influencia directa sobre la aceptabilidad y el valor comercial de una pieza de carne. De hecho, los consumidores han expresado que están dispuestos a pagar más por una pieza de carne de mayor terneza (Boleman et al., 1997; Maltin et al., 2003).

La terneza hace referencia a la facilidad o dificultad de corte durante la masticación, estando directamente ligada a la resistencia mecánica del producto consumido. Es un atributo definido por la combinación de factores propios del animal, factores asociados a procesos tecnológicos pre y post faena, así como la forma de preparación del producto (Depetris & Santini, 2006). Además, la terneza está determinada por tres grandes factores: la dureza de fondo, la fase de endurecimiento, y la fase de maduración (Koohmaraie & Geesink, 2006). La dureza de fondo está influenciada por el componente no miofibrilar, como la morfología, composición y cantidad del tejido conjuntivo intramuscular, especialmente la organización del perimisio (Koohmaraie & Geesink, 2006). Sobre este aspecto, Light et al. (1985) reportan que la variación en el espesor del perimisio está asociada negativamente con diferencias en la terneza de la carne. Esta capa de tejido conectivo está formada principalmente por fibras gruesas de

colágeno onduladas, que se disponen en dos orientaciones con respecto al eje de la fibra muscular (Purslow, 2018). La cantidad y la naturaleza del colágeno presente en el perimio varía entre los diferentes músculos, entre los mismos músculos e incluso entre razas (Light et al., 1985; Purslow, 2018), contribuyendo a diferencias en la textura y terneza de la carne.

Durante la instalación del *rigor mortis* se produce una disminución en la longitud de los sarcómeros, provocando la fase de endurecimiento (Koohmaraie et al., 1996). El *rigor mortis* corresponde a un estado de contracción irreversible que se establece tras el agotamiento de las fuentes de re-síntesis de ATP *postmortem*. La velocidad de instalación de esta fase depende de la disponibilidad energética del músculo para sostener la relajación, principalmente del contenido de glucógeno, así como de factores ambientales como la temperatura y el pH (Huff-Lonergan et al., 2010).

La temperatura del músculo durante la fase de instalación del rigor tiene un efecto sobre el grado y la tasa de acortamiento de los sarcómeros y, por ende, en la dureza de la carne debido a que la misma es proporcional al nivel de acortamiento que presenten sus sarcómeros (Marsh & Carse, 1974). En este sentido, se ha reportado que el acortamiento que ocurre en el rango de 0–10 °C puede dar lugar a sarcómeros con hasta un 50 % de su longitud normal, incrementando la dureza de la carne (Huff-Lonergan et al., 2010). Otro factor *postmortem* que influye durante el desarrollo del *rigor mortis* es la cinética de descenso y el nivel de acidez final, ya que un descenso demasiado abrupto, así como un escaso nivel de pH último, favorecen la rápida instalación del *rigor mortis* (Kim et al., 2014).

La composición del tipo de fibras musculares constituye un factor determinante en la fase de endurecimiento y en la susceptibilidad al acortamiento por frío. Los músculos con predominio de fibras oxidativas lentas (Tipo I) presentan mayor sensibilidad al enfriamiento temprano, ya que la disminución de la temperatura compromete la capacidad del retículo sarcoplásmico para el secuestro de calcio favoreciendo la contracción excesiva de los sarcómeros y reduciendo la terneza (Huff-Lonergan et al., 2010). En contraste, los músculos con mayor proporción de fibras glucolíticas rápidas (Tipo II) muestran una mayor actividad glucolítica *postmortem*, lo que acelera la caída del pH y la instauración del *rigor mortis* (Sazili et al., 2005).

Por otra parte, durante la fase de maduración o fase de tiernización, se produce un ablandamiento progresivo de la carne debido a la acción enzimática de peptidasas sobre las proteínas estructurales miofibrilares, generando condiciones de aceptabilidad sensorial de las carnes (Ouali & Talmant, 1990). En esta fase participan un conjunto de reacciones enzimáticas, aunque, en general se acepta que el sistema proteolítico de calpaínas y la variación en el nivel y la actividad de la calpastatina, que participa como inhibidor endógeno del sistema, tiene un papel relevante en la determinación del grado de terneza de la carne (Koohmaraie & Geesink, 2006; Sazili et al., 2005).

El contenido y actividad del sistema calpaína–calpastatina varían entre músculos, en parte debido a su composición fibrilar predominante. En este sentido, Ouali y Talmant (1990) han demostrado en la especie ovina mayor contenido de calpastatina asociado positivamente una elevada proporción de fibras tipo I. Estos resultados sugieren que los músculos con predominio de fibras oxidativas, podrían presentar menor tasa de tiernización durante las etapas *postmortem*, debido a una mayor inhibición de la actividad proteolítica (Ithurralde, 2015).

Por otra parte, la textura de la carne y por ende su terneza, también se vinculan a las propiedades morfológicas de los tipos fibrilares. En este sentido se ha demostrado que, gran parte de las diferencias intermusculares en la textura de la carne proveniente de distintos músculos ovinos pueden explicarse por diferencias en los tamaños (diámetros y áreas) de los diferentes tipos fibrilares (Ithurralde et al., 2018). La terneza puede determinarse tanto mediante evaluación sensorial, a través de paneles entrenados, como mediante métodos instrumentales, entre los cuales se destaca la medición de la fuerza de corte utilizando la cizalla Warner–Bratzler. Este procedimiento constituye el método instrumental más ampliamente empleado para evaluar la terneza de la carne desde la década de 1930 y cuantifica la fuerza máxima requerida (expresada en Newton o kilogramos) para cizallar una muestra de carne, registrando la resistencia mecánica que ofrece el tejido durante el desplazamiento de la cuchilla y la compresión necesaria para producir el corte (Novaković & Tomašević, 2017).

2.5 IMPORTANCIA DE LA TIPIFICACION FIBRILAR SOBRE EL CRECIMIENTO

Como fue mencionado en el apartado anterior, los diferentes tipos de fibras musculares determinan en gran medida las características finales de una pieza de carne, ya que influyen directamente en diversos atributos de calidad, tales como el color, la capacidad de retención de agua y otras propiedades físicas y sensoriales. Asimismo, la composición fibrilar del músculo constituye un factor relevante en la determinación del potencial de crecimiento de los animales, influyendo en su desempeño productivo dentro de los distintos sistemas de producción.

En este sentido, se ha establecido que, debido a sus características morfológicas y metabólicas, las fibras rápidas y glucolíticas pueden favorecer un mayor desarrollo de la masa muscular. Estas fibras suelen presentar mayores diámetros promedio en comparación con las fibras de contracción lenta, lo que implica una mayor contribución individual al volumen total del músculo y, en consecuencia, un mayor crecimiento corporal y productivo (Lefaucheur & Gerrard, 2000). Asimismo, se ha determinado que las fibras rápidas glucolíticas poseen una mayor capacidad hipertrófica durante el crecimiento posnatal en comparación con las fibras lentas, lo cual se atribuye principalmente a diferencias en su actividad metabólica, en la tasa de síntesis proteica y en su respuesta a señales anabólicas que regulan el crecimiento muscular (Lefaucheur,

2010). En ovinos, se ha reportado que razas o biotipos más seleccionados por su potencial carnicero poseen músculos con mayores proporciones de fibras glucolíticas (Bünger et al., 2009). Asimismo, Ithurralde et al. (2019, 2021) reportaron que corderos pesados con mayores potenciales de crecimiento durante el engorde y carcasas de mayor calidad a la faena poseían músculos con mayores proporciones de fibras glucolíticas y de mayor diámetro.

En síntesis, la diversidad fibrilar presente en los distintos músculos constituye un factor de gran relevancia a considerar en los sistemas de producción animal. La proporción y características de los diferentes tipos de fibras musculares pueden influir significativamente tanto en el potencial de crecimiento y en el desarrollo de la masa muscular como en diversos atributos de la calidad final de la carne. En consecuencia, la composición fibrilar del músculo no solo condiciona el rendimiento productivo de los animales, sino también características del producto final que inciden directamente en la aceptabilidad de la carne por parte del consumidor.

2.6 DESARROLLO Y CRECIMIENTO POSNATAL DE LAS FIBRAS MUSCULARES: EL ROL DE LAS CÉLULAS SATÉLITE

Una vez determinado el número total de fibras musculares durante la fase prenatal, estas empiezan a crecer en tamaño tanto radial como longitudinalmente durante el resto del desarrollo fetal y principalmente en la etapa posnatal, mediante el proceso denominado hipertrofia celular (Swatland, 1984). Este crecimiento depende de la interacción coordinada de múltiples mecanismos celulares y moleculares, entre los cuales resulta central el balance entre la síntesis y la degradación de las proteínas musculares.

Entre los reguladores hormonales más relevantes para el desarrollo muscular hipertrófico posnatal se encuentra el factor de crecimiento similar a la insulina tipo 1 (IGF-1). Yoshida y Delafontaine (2020) han reportado que IGF-1 es relevante para el crecimiento y mantenimiento del músculo ya que modula su tamaño y juega un papel crítico en la regulación de la función muscular. Entre las funciones destacables del IGF-1 se reconoce su capacidad para activar al complejo mTORC1. Este complejo (mammalian Target of Rapamycin Complex 1) actúa como sensor metabólico y regulador clave del crecimiento celular, integrando señales nutricionales, energéticas y hormonales para modular los procesos de anabolismo y catabolismo proteico (Bodine, 2022), y a nivel muscular el mismo se activa para promover la traducción de proteínas contráctiles (como actina y miosina) y el crecimiento de las fibras. Además, el IGF-1 no solo estimula la síntesis, sino que también puede inhibir vías de degradación proteicas, como por ejemplo la autofagia, generando un balance proteico positivo, requisito necesario para lograr el aumento de tamaño de las fibras musculares (Braun & Gautel, 2011).

Si bien históricamente se consideró que el IGF-1 circulante, producido principalmente por el hígado en respuesta a la hormona de crecimiento (GH), era el

principal mediador de los efectos anabólicos sistémicos, actualmente se reconoce que el IGF-1 también se sintetiza localmente en tejidos extrahepáticos, incluido el músculo esquelético, donde ejerce acciones autocrinas y paracrinas. Esta producción local resulta especialmente relevante para la regeneración muscular (Adams, 2002) y para la regulación de la proliferación y diferenciación de las células satélite (Ahmad et al., 2020).

Las células satélite fueron descritas por primera vez el 1961 por A. Mauro quien observó mediante microscopía electrónica un grupo de células mononucleadas en la periferia de las miofibras del músculo esquelético (Mauro 1961, como se cita en Swatland, 1984). Posteriormente se demostró en ratas, que estas células presentan actividad mitótica durante el crecimiento y que podrían servir como una fuente de mionúcleos para el crecimiento de la fibra muscular, explicando la regeneración del músculo (Shafiq et al., 1968).

El origen de las células satélite aún no está claro. Sin embargo, se acepta que forman parte del linaje celular miogénico del mesodermo somítico, una capa de tejido embrionario que da origen a la mayor parte del tejido muscular (Buckingham, 2007). Durante el desarrollo embrionario una de las regiones, el dermomiótomo, origina los precursores miogénicos que darán lugar tanto a las fibras musculares primarias como a las células satélite en el músculo adulto (Gros et al., 2005). Posteriormente durante el desarrollo, no todas las células miogénicas se fusionan, sino que, algunas se posicionan estratégicamente entre la membrana basal y el sarcolema de fibras ya formadas. Esta ubicación permite que las células satélite detecten señales provenientes tanto del interior de la fibra muscular como del entorno extracelular (Yin et al., 2013).

Las células satélite suministran inicialmente los mioblastos necesarios para el crecimiento del músculo durante las primeras etapas del desarrollo muscular posnatal, luego entran en un estado de reposo mitótico a medida que el tejido muscular madura (Relaix & Zammit, 2012), y se pueden activar para autorenovarse, proliferar, o diferenciarse para favorecer la reparación o el crecimiento. Estas funciones están reguladas por el entorno local, el cual es una fuente de factores de crecimiento y macronutrientes que contribuyen a las actividades metabólicas y mitóticas (González et al., 2020).

Por lo visto anteriormente, se asocia a las células satélite con dos funciones principales: la restauración y reparación del tejido muscular durante la edad adulta, y su activa participación en la hipertrofia celular en la etapa posnatal. Con respecto a la primera, Yin et al. (2013), plantean que el músculo esquelético está expuesto a lesiones leves provocadas por el desgaste diario y/o lesiones musculares graves debidas a traumatismos o defectos genéticos que son acompañados de necrosis de miofibras. Para estas situaciones las células satélite captan las señales del entorno y comienzan a proliferar generando nuevos mionúcleos que se fusionan a la célula originalmente lesionada para reparar la lesión a través de una mayor síntesis proteica.

Por otra parte, en roedores en la etapa posnatal temprana, las células satélite pueden representar entre el 30% y el 35% de los núcleos sublaminares, proporción que disminuye progresivamente hasta menos del 5% en la adultez (Allbrook et al., 1971). Esta reducción refleja la fusión de dichas células a las fibras en crecimiento. La incorporación de nuevos mionúcleos permite mantener el denominado dominio nuclear, asegurando que cada núcleo pueda regular eficientemente la síntesis proteica en un volumen citoplasmático determinado (Blaauw & Reggiani, 2014). A su vez, al aportar nuevos mionúcleos a las fibras ya formadas, las células satélite permiten reducir el dominio nuclear lo cual se traduce en un aumento en la capacidad de síntesis proteica miofibrilar y, por ende, un aumento en el potencial hipertrofico celular.

La regulación molecular funcional de las células satélite depende en gran medida de factores de transcripción de la familia PAX. En etapas tempranas del desarrollo, PAX3 dirige a las células del dermomiótomo hacia el linaje miogénico, mientras que PAX7 resulta esencial para la formación y mantenimiento de los progenitores miogénicos y de las células satélite (Relaix et al., 2005). En el músculo adulto, PAX7 se expresa en células satélite quiescentes y constituye un marcador ampliamente utilizado para su identificación (Seale et al., 2000).

En el músculo maduro normal, PAX7 desempeña un rol relevante al activar la transcripción en células satélite quiescentes y en aquellas que adoptan un fenotipo de autorenovación (Zammit et al., 2006), modulando así el destino celular mediante el control de la expresión de factores reguladores miogénicos. Cuando se necesita la regeneración del músculo, tras una lesión, por ejemplo, se produce la activación de las células satélite y, pocas horas después, prácticamente todas coexpresan PAX7 y factores reguladores miogénicos específicos, como MyoD. Posteriormente, la predominancia de MyoD induce la diferenciación de estas células, permitiendo la reposición de mionúcleos perdidos y contribuyendo a la restauración de las fibras musculares (Zammit et al., 2004).

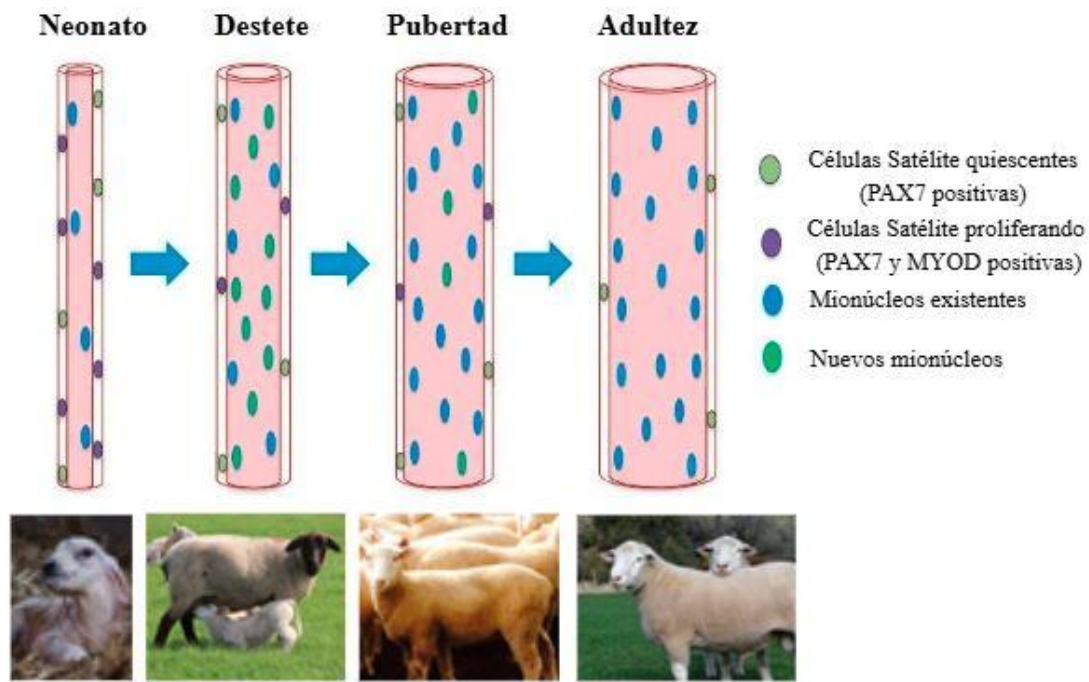
Por ende, durante la vida posnatal las células satélite pueden encontrarse en diversos estadios, los cuales pueden a su vez ser identificados mediante la expresión de distintas proteínas o factores reguladores miogénicos. En primera instancia, en su estadio quiescente (células no proliferativas a la espera de un estímulo para iniciar su aporte miogénico a la reparación o al crecimiento muscular) las células satélite se reconocen por su expresión del factor PAX7. Luego, una vez activadas, cuando se encuentran en proceso de proliferación para sumar nuevos mionúcleos a una fibra en crecimiento o en reparación, se las reconoce por la coexpresión de PAX7 y MyoD. Posteriormente, tras finalizar sus ciclos de división, algunas células satélite retornarán a su estado quiescente y seguirán expresando PAX7 o bien se diferenciarán de forma definitiva expresando el factor miogénico miogenina y dejando de expresar el factor PAX7 (Cornelison & Wold, 1997; Kuang et al., 2007; Zammit et al., 2004).

De acuerdo con lo revisado por Bachman y Chakkalakal (2022) las células satélite aportan al desarrollo muscular posnatal de forma muy importante, sobre todo con un período de máxima incorporación de nuevos mionúcleos que se da entre el nacimiento y

lo que sería el momento del destete, aunque con una actividad residual aun importante de nueva incorporación de núcleos desde células satélite que se extendería hasta el momento de la pubertad (Figura 1).

Figura 1

Actividad de las célula satélite durante el desarrollo



Nota. Representación esquemática del crecimiento muscular con foco en la actividad y aporte de las células satélite durante las etapas posnatales en ovinos. La mayor parte de la acumulación de mionúcleos ocurre antes del destete. La figura muestra de forma esquemática como la cantidad de células satélite proliferativas se reduce fuertemente entre el nacimiento y el destete, aumentando consecuentemente la cantidad de nuevos mionúcleos. Este proceso de aporte de nuevos mionúcleos continúa, aunque de manera menos acentuada, hasta la pubertad. Durante la pre-pubertad se produce una adición residual de mionúcleos para sustentar el crecimiento muscular. A medida que avanza el desarrollo, el número de células satélite se reduce hasta que se establece el tamaño del reservorio quiescente adulto aproximadamente en el momento de la pubertad. Modificado de Bachman y Chakkalakal (2022).

Por otra parte, como se comentó antes, el IGF-1 es un factor endócrino, parácrino y autócrino clave para el desarrollo hipertrófico muscular y gran parte de su influencia la ejerce precisamente sobre la actividad de las células satélite (Blaauw & Reggiani, 2014). De acuerdo con Barton-Davis et al. (1999) el IGF-1 posee un doble efecto sobre el crecimiento hipertrófico muscular posnatal que implica, por un lado, estimular la actividad de las células satélite para su proliferación y aporte de nuevos mionúcleos, y por otro, promover la nueva síntesis de proteínas miofibrilares en miocitos maduros.

En síntesis, la hipertrofia del músculo esquelético posnatal depende de la interacción coordinada entre tres procesos fundamentales: la activación y dinámica de las

células satélite, la regulación transcripcional de genes miogénicos y la traducción de proteínas estructurales (Machida & Booth, 2004). En este entramado regulatorio, IGF-1 y PAX7 ocupan posiciones centrales: el primero promoviendo un entorno anabólico que activa mTORC1 y favorece la síntesis proteica, y a la vez estimula la activación y proliferación de las células satélite, y el segundo, asegurando la proliferación y autorenovación de las células satélite. La integración de estas vías determina el potencial de crecimiento hipertrófico y la capacidad de mantenimiento del tejido muscular a lo largo de la vida.

En este marco conceptual, la disponibilidad de nutrientes durante la gestación adquiere una relevancia central, ya que puede modular de manera temprana las vías que regulan la miogénesis y la determinación del pool de células satélite. Evidencias en ruminantes indican que alteraciones en el aporte energético y proteico materno durante ventanas críticas del desarrollo fetal pueden modificar la expresión de IGF-1 y de factores reguladores miogénicos, afectando tanto la proliferación de mioblastos como el establecimiento y mantenimiento de las células satélite. Dado que estas células constituyen la principal reserva de progenitores miogénicos responsables de la hipertrofia posnatal, una reducción en su número o en su capacidad proliferativa podría limitar el potencial de incorporación de mionúcleos y, en consecuencia, el crecimiento muscular posterior. Así, la nutrición materna no solo condiciona el desarrollo intrauterino inmediato, sino que puede ejercer efectos persistentes sobre la capacidad hipertrófica del músculo esquelético de la descendencia, configurando un claro ejemplo de programación fetal con implicancias directas sobre la eficiencia productiva y la calidad de la carne en sistemas ovinos pastoriles.

2.7 PROGRAMACION FETAL: INFLUENCIA DE LA NUTRICION MATERNA DURANTE LA GESTACION EN EL DESARROLLO Y EL DESEMPEÑO PRODUCTIVO DE LA PROGENIE

El concepto de programación fetal fue introducido en la década de 1980 por David Barker para describir la asociación entre la nutrición materna durante la gestación y la aparición de enfermedades en la vida adulta (Faa et al., 2024). Esta hipótesis se formula basada en los primeros estudios sobre este fenómeno en humanos a mediados de la década de 1940, en donde se produjo una importante hambruna en los Países Bajos. Los estudios de Barker señalan que la nutrición prenatal deficiente resultaría en un factor de riesgo para la aparición de múltiples eventos patológicos a largo plazo en la vida adulta, como diabetes, obesidad y cardiopatías (Barker, 1997). Adicionalmente, Stein et al. (1975 como se cita en McCarty y Long, 2019), observaron que la desnutrición en la gestación temprana de las mujeres sometidas a una restricción alimenticia severa ocasiona un mayor número de muertes fetales, una mayor mortandad posnatal y bajo peso al nacimiento.

El concepto de programación fetal es también aplicado a la producción animal particularmente en los vacunos y ovinos, debido a que se desarrollan fundamentalmente

en sistemas de producción extensivos sujetos a variaciones estacionales en la oferta forrajera. Dichos sistemas están bajo las oscilaciones en la disponibilidad de forraje propias de campo natural, sumadas a las variaciones del clima y a la mayor frecuencia de ocurrencia de eventos climáticos adversos como sequías. Esta variación en la oferta de alimento genera periodos de subnutrición ya que, como se mencionó anteriormente, la época de mayor requerimiento de nutrientes y energía coincide con la menor producción de pasto del campo natural.

Diversos trabajos han demostrado los efectos negativos de una restricción alimenticia durante la gestación en la performance productiva de la progenie. Dichos efectos tendrán diferentes consecuencias según el grado de severidad y el momento de la restricción, así como la condición corporal de la madre y su capacidad para amortiguar los efectos sobre el aporte de nutrientes al feto (Robinson et al., 2013). En este sentido, Osgerby et al. (2002) señalan que una desnutrición materna temprana en la gestación afecta el crecimiento de órganos vitales como el corazón, el páncreas y el timo, así como también el desarrollo óseo y muscular. Durante las etapas avanzadas de la gestación en ovejas una restricción alimenticia repercute tanto en el peso al nacer como la tasa de crecimiento posterior (Blair et al., 2011 como se cita en Quintans et al., 2018). Otros investigadores han reportado efectos de la subnutrición también en ovejas sobre el desarrollo del aparato reproductor de sus crías machos (Bielli & Pérez-Clariget, 2019).

En síntesis, la hipótesis de la programación fetal que fuera originalmente desarrollada para explicar el origen de diversas enfermedades crónicas en humanos ha sido ampliamente extrapolada a la producción animal y la misma continúa siendo explorada en diferentes contextos y especies productivas.

2.7.1 Programación Fetal por nutrición: efectos sobre el desarrollo muscular y la calidad de la carne

En los animales de producción de carne, la programación fetal adquiere un rol particularmente importante, ya que determina el potencial productivo al influir directamente en el desarrollo de los tejidos muscular y adiposo. El músculo estriado esquelético, el cual es el insumo para la producción de carne, se desarrolla y fija algunas de sus características principales en etapas muy tempranas de la vida prenatal y es especialmente susceptible al déficit nutricional durante su formación (Ithurrealde, 2022).

El proceso de formación de las fibras musculares requiere una elevada disponibilidad de nutrientes, haciéndolo vulnerable a situaciones de restricción nutricional. A esto se le suma que, durante la partición de nutrientes, el tejido muscular presenta una menor prioridad en comparación con el cerebro y el corazón en respuesta a los desafíos a los que se enfrenta el feto durante el desarrollo (Zhu et al., 2006). En este sentido, una reducción en la formación de fibras musculares como consecuencia de una restricción nutricional no solo disminuye el número total de fibras, sino que repercute

directamente sobre la masa muscular, afectando negativamente la productividad de la descendencia (Du et al., 2015).

Sumado al hecho de que la fase hiperplásica miogénica ocurre tempranamente durante la vida prenatal y que, una vez finalizada esta etapa, no existe la posibilidad de incrementar el número total de fibras musculares (Picard et al., 2002), se le agrega el carácter bifásico de la miogénesis, y el hecho de que la fase hiperplásica e hipertrófica se desarrollan en diferentes momentos. Esta dinámica determina que las consecuencias de una restricción nutricional varíen también en función del momento en que esta ocurra durante la gestación.

Diversos estudios han evaluado el efecto de la restricción nutricional materna durante diferentes momentos de la gestación sobre el desarrollo muscular de la prole. En este sentido, Ithurralde et al. (2020), trabajando con ovejas sometidas a diferentes niveles de oferta de campo natural (alta y baja), demostraron que una restricción alimenticia durante la gestación redujo la proporción de fibras secundarias en la mayoría de los músculos estudiados sobre fetos de 70 días de edad. Estos resultados confirman que la miogénesis secundaria está regulada principalmente por factores ambientales, particularmente la nutrición materna durante etapas críticas del desarrollo fetal.

Asimismo, también se ha demostrado que alteraciones nutricionales durante el período prenatal son capaces no solo de reducir la cantidad de células musculares formadas sino también de afectar su proceso de diferenciación y condicionar su potencial hipertrófico posnatal. En ovinos, una restricción nutricional gestacional inducida a través de una menor oferta de forraje de campo natural aumentó la expresión de MyHC I en músculos de neonatos (Ithurralde et al., 2023) e incrementó la capacidad oxidativa fibrilar en músculos de corderos pesados (Ithurralde et al., 2021), lo que confirma que existen efectos de programación fetal por nutrición sobre los perfiles contráctiles y metabólicos fibrilares.

A su vez, también se ha demostrado que la nutrición prenatal es capaz de incidir en la actividad y funcionalidad de las células satélite. En ratones, Woo et al. (2011) demostraron que la subnutrición prenatal es capaz de reducir la cantidad de células satélite en músculos de animales de seis semanas de vida. Además, en un trabajo mucho más reciente, se demostró que la nutrición prenatal también es capaz de modificar la capacidad funcional y de respuesta de las células satélite durante la vida posnatal (Mikovic et al., 2020). Según estos autores, las células satélite de animales que padecieron sobrenutrición intrauterina mostraron una respuesta más retardada en su capacidad para activarse ante una lesión muscular con una reducción en la expresión de MyoD y miogenina lo que sugiere que estas células satélite estarían respondiendo de forma más lenta a los estímulos que las activan (Mikovic et al., 2020).

En la misma línea, se ha evidenciado que los efectos de la programación fetal no solo se manifiestan a nivel del desarrollo muscular, sino que también pueden repercutir sobre el desempeño productivo y la calidad de la carne de la descendencia, presentando

además variaciones de forma dependiente del sexo (Ithurralde et al., 2019). En este sentido, estudios en ovinos sometidos a diferentes niveles de oferta de campo natural (alta y baja), desde etapas tempranas de la gestación (30 días) han demostrado que la restricción nutricional materna afecta el crecimiento posnatal, las características de la canal y la calidad de la carne de los corderos de manera dependiente del sexo (Ithurralde et al., 2019). Los corderos machos provenientes de ovejas sometidas a restricción nutricional presentaron menores pesos musculares y canales de inferior calidad en comparación con aquellos provenientes de ovejas que no sufrieron limitantes en el consumo durante la gestación (Ithurralde et al., 2019). Asimismo, la subnutrición materna inducida por el pastoreo de menores ofertas de forraje de campo natural afectó la calidad de la carne con diferencias en variables como el pH, el color, la capacidad de retención de agua y la terneza instrumental (Ithurralde et al., 2019, 2021).

Por otra parte, algunos trabajos han explorado como las restricciones focalizadas en algunos nutrientes particulares pueden tener efectos diferenciales de programación fetal. Sobre todo, varios trabajos en bovinos se han concentrado en la exploración de efectos específicos de programación provocados por diferencias en los niveles proteicos de las dietas. Esto justificado sobre la susceptibilidad que existe en rumiantes en pastoreo a padecer restricciones específicamente proteicas (Abud et al., 2020; Norman, 1963; Wu et al., 2006). Costa et al. (2021) han demostrado que la restricción proteica materna durante la gestación media perjudica la formación de fibras musculares en el músculo esquelético de la descendencia, al reducir el número total de fibras musculares, efecto que puede persistir hasta etapas avanzadas del desarrollo.

Por su parte, Márquez et al. (2017) reportaron que, si bien la suplementación altamente proteica durante la mitad de la gestación aumenta el número de células musculares, esto no tiene impacto en el desempeño productivo posnatal de los animales. Por el contrario, Carvalho et al. (2022) informaron recientemente que la suplementación proteica a vacas gestantes durante la mitad de la gestación afecta la expresión génica relacionada con el desarrollo muscular e influye en el desempeño de la descendencia, que ganó más peso entre el nacimiento y el destete. Por otro lado, en ovinos, la mayoría de los estudios se han centrado en evaluar los efectos de la suplementación proteica durante la última etapa de la gestación (Amanlou et al., 2011; Ocak et al., 2005; Van Emon et al., 2014, 2017). Asimismo, la evidencia disponible presenta una elevada variabilidad en cuanto a los niveles de suplementación, los períodos de aplicación y los resultados obtenidos, lo que dificulta la interpretación de sus efectos. En bovinos, Maresca et al. (2019) informaron que un mayor aporte proteico durante el último tercio de la gestación no modificó el crecimiento posnatal de los terneros, pero sí generó mejoras en la composición de la canal y en la calidad de la carne, evidenciadas a través de incrementos en el área de ojo de bife y en la terneza del músculo *Longissimus*. Estos resultados reflejan cómo la respuesta a la suplementación materna puede depender tanto del momento de aplicación como de las variables evaluadas, y ponen de manifiesto la complejidad de los procesos de programación fetal.

En síntesis, con los antecedentes revisados podemos concluir que la nutrición materna durante períodos críticos de la gestación puede determinar no solo el potencial de crecimiento, mediante la formación y posterior desarrollo de las fibras musculares, sino también condicionar los atributos de calidad del producto final. Por lo tanto, la suplementación proteica estratégica focalizada durante el periodo crítico de la gestación para el desarrollo hiperplásico muscular, surge como una posible herramienta valiosa para potenciar el desempeño de animales carniceros en sistemas pastoriles, particularmente en condiciones extensivas donde la alimentación se basa en el pastoreo de campo natural y la disponibilidad de nutrientes puede resultar variable y limitada. Sin embargo, son aún escasos los estudios que evalúan los efectos de la suplementación proteica materna en estas condiciones, especialmente en relación con el potencial cárnico de la descendencia.

3 **HIPÓTESIS**

La suplementación proteica estratégica administrada a ovejas entre los días 55 y 80 de gestación (ventana crítica de la miogénesis fetal), en condiciones de pastoreo de campo natural, modula la expresión de genes musculares asociados a la estructura y funcionalidad del tejido muscular en la progenie, lo que se traduce en modificaciones en parámetros de calidad de carne. Asimismo, los efectos de la suplementación proteica focalizada durante la gestación sobre la miogénesis y el desempeño de la progenie varían dependiendo del sexo del individuo.

4 OBJETIVOS

4.1 Objetivos específicos

- Evaluar el efecto de la suplementación proteica estratégica durante la ventana crítica de la miogénesis fetal y del sexo de la cría, sobre la expresión de genes asociados al crecimiento (*IGFI*), al perfil contráctil fibrilar (*MyHC-I*) y a la actividad de las células satélite (*PAX7*) en los músculos esqueléticos *Longissimus Lumborum*, *Gluteobiceps* y *Supraspinatus* de corderos neonatos.

- Evaluar el efecto de la suplementación proteica estratégica durante la ventana crítica de la miogénesis fetal y del sexo de la cría, sobre la calidad instrumental de la carne (color, pérdidas por cocción, pH y fuerza de corte Warner-Bratzler), en los músculos *Longissimus Lumborum*, *Gluteobiceps* y *Supraspinatus* de corderos al destete.

5 MATERIALES Y MÉTODOS

5.1 Ubicación espacio-temporal del experimento

El experimento se llevó a cabo en la Estación Experimental Bernardo Rosengurtt (Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Uruguay, 32° S, 54° O), durante el invierno y la primavera de 2023.

El presente trabajo final de grado se enmarca en dicho experimento y trabaja con muestras de músculos recolectadas previamente para evaluar la calidad de carne y la expresión génica muscular. A continuación, se describen las características del trabajo experimental y se presentan algunos resultados seleccionados correspondientes a variables de respuesta que no forman parte de esta tesis, pero que contribuyen a la interpretación biológica de los resultados (Ithurralde et al., 2025).

5.2 Animales, tratamientos y diseño experimental

Se utilizaron 42 ovejas Corriedale múltiparas con gestación simple que pastorearon campo natural, con un peso corporal (PC) inicial promedio de $52,02 \pm 1,13$ kg y una condición corporal (CC) de $3,53 \pm 0,01$. (escala de 1 a 5, donde 1 = extremadamente delgada y 5 = obesa; Russel et al., 1969). Las ovejas fueron inseminadas dentro de un intervalo de tres días y el diagnóstico de gestación se realizó 40 días después de la inseminación artificial mediante ecografía transrectal (Aloka ProSound 2, Aloka Co. Ltd; Tokio, Japón, sonda de 7,5 MHz) para confirmar gestación simple.

Todos los animales pastaron en el mismo potrero de campo natural desde la concepción (día 0) hasta el inicio del tratamiento experimental (día 55). En ese momento fueron agrupadas por PC y CC y asignadas aleatoriamente a dos tratamientos experimentales: ovejas suplementadas (SUP; n=22) y ovejas control (CON; n=20) desde el día 55 hasta el día 80 de gestación. Durante ese periodo, las ovejas se mantuvieron en el mismo potrero (9,23 ha) de campo natural con acceso libre al agua, pero dividido en dos subpotreros contiguos considerando la topografía, el suelo y la vegetación (SUP y CON), en ambos tratamientos los animales pastorearon durante todo el día.

Desde el día 45 a las ovejas del tratamiento SUP se les ofrecieron cantidades crecientes de concentrado hasta alcanzar en el día 55 el 1% del peso corporal (en base a MS) de harina de soja como concentrado proteico (480 g/kg MS de proteína bruta, PB) en corrales individuales a las 15:00 horas (Figura 2). El consumo individual de materia seca se determinó como la diferencia entre lo ofrecido y lo rechazado. Luego del día 80 de gestación todas las ovejas fueron manejadas como un único lote, pastoreando campo natural hasta el momento de la esquila (100 días). Posteriormente, pastorearon una pastura sembrada y perenne compuesta por *Cichorium intybus* y *Trifolium repens* hasta el parto.

Luego del parto, todas las ovejas y sus corderos continuaron siendo manejados como un único lote, pastando en una pastura anual sembrada de raigrás y avena invernal (*Lolium multiflorum* y *Avena sativa*) hasta la faena de los corderos (a los 90 días de edad). Las ovejas no fueron suplementadas durante el período de lactancia y los corderos no recibieron alimentación en *creep feeding* (alimentación suplementaria exclusiva para corderos). La caracterización de los tratamientos nutricionales de las ovejas gestantes se realizó a través de los balances proteicos y energéticos, la evolución de peso y CC y la determinación de metabolitos en sangre (Ithurralde et al., 2025).

Cinco animales del grupo CON fueron excluidos del experimento debido a problemas sanitarios que afectaron a los corderos durante la etapa postnatal temprana. En consecuencia, el número final de animales incluidos en el estudio fue de 37 ovejas y sus respectivos corderos: 22 del grupo SUP (12 con fetos hembra y 10 con fetos macho) y 15 del grupo CON (nueve con fetos hembra y seis con fetos macho).

Figura 2

Ovejas del tratamiento SUP en corrales individuales durante la suplementación



Nota. Tomado de Ithurralde et al. (2025).

5.3 Procedimiento de faena y muestreo muscular

A momento del destete, los corderos fueron faenados siguiendo procedimientos estándar de la estación experimental (aturdimiento mecánico con pistola de perno cautivo, desangrado, evisceración y desollado) (Ithurralde et al., 2025). Inmediatamente después de la faena se tomaron muestras superficiales de la porción media del vientre de los músculos: *Supraspinatus*, *Longissimus lumborum*, y *Gluteobiceps* craneal del lado izquierdo de la canal, las cuales se congelaron en Nitrógeno líquido y se almacenaron a -80°C para análisis moleculares.

5.4 Determinación de los niveles de expresión génica

El ARN total de las muestras de músculo de corderos neonatos se aisló utilizando TRIzol® (Invitrogen, Life Technologies Carlsbad, CA, EE. UU.), seguida de precipitación con cloruro de litio y tratamiento con DNAsa (kit DNA-Free Kit, Applied Biosystems/Ambion, Austin, TX, EEUU). La concentración de ARN se determinó mediante la absorbancia a 260nm (NanoDrop ND-1000 Spectrophotometer; Nanodrop Technologies Inc., Wilmington, DE, EEUU), mientras que la pureza e integridad del RNA se verificó mediante las relaciones de absorbancias 260/280 y 260/230.

La retrotranscripción se realizó utilizando el kit SuperScript®III Transcriptasa (Invitrogen) utilizando hexámeros específicos y 1 µg de ARN total como molde, el ADNc se almacenó a 20°C. Se utilizaron cebadores específicamente diseñados para amplificar el ADNc de los genes diana de interés (*IGF1*, *PAX7*, *MyHCI*) y dos genes de control endógenos (βactina; *ACTB* e hipoxantina fosforribosiltransferasa; *HPRT*) para la RT-PCR en tiempo real. El uso de *HPRT* y *ACTB* se han reportado previamente como controles endógenos en los tejidos de rumiantes (Astessiano et al., 2012; Carriquiry et al., 2009) y sus expresiones fueron estables entre los tratamientos en el presente trabajo.

La abundancia de ARNm se midió por RT-PCR en tiempo real en un volumen total de 15 µl utilizando Máxima SYBR Green/ROX qPCR Master Mix 2X (ThermoFisher Scientific), utilizando condiciones de amplificación estándar en un sistema de PCR en tiempo real StepOne™ de 48 pocillos (Applied Biosystems™ de ThermoFischer Scientific). La expresión génica se expresó por cuantificación relativa (Pfaffl, 2001), para el control exógeno y se normalizó para la expresión de la media geométrica de los genes endógenos. La eficiencia de amplificación de los genes de interés y de control endógeno se estimaron por regresión lineal de una curva de dilución de ADNc (n = 5 diluciones, 100 a 6,25 ng/tubo).

5.5 Determinación de los parámetros de calidad de carne

La evaluación de los parámetros de calidad de la carne se llevó a cabo utilizando técnicas instrumentales específicas para cada variable estudiada. Los mismos músculos muestreados para expresión génica fueron disecados tras 24 horas de maduración en las carcasas en cámara frigorífica a 4°C, eliminando la grasa visible y el tejido conjuntivo, y se les determinó el peso usando una balanza de precisión. El pH de la carne se midió utilizando un pHímetro con sonda de penetración para carne (LT Lutron pH-201) a las 24 h *postmortem*. El color se determinó en muestras con 24 horas de maduración tras 1 h de exposición al oxígeno utilizando un colorímetro (Minolta Lab CR-10) a través de las variables del sistema CIELAB L*, a* y b*. Se calculó a su vez las variables de color chroma ($C^* = \sqrt{a^{*2} + b^{*2}}$) y hue ($H^\circ = \arctan b^*/a^*$) (Vergara et al., 1999). La terneza instrumental de la carne (textura) se estudió a través de la fuerza de corte con la cizalla Warner-Bratzler adaptada a un texturómetro Instron® (Ithurralde et al., 2018). Los músculos se colocaron en bolsas de plástico y se cocinaron en un baño termostatzado a 75 °C hasta que la temperatura interna alcanzó los 71 °C. Tras la cocción, las muestras se secaron con papel absorbente y se volvieron a pesar para determinar las pérdidas por cocción. Se extrajeron núcleos cilíndricos de carne de 1,27 cm de sección transversal, con las fibras musculares paralelas al eje longitudinal de la muestra, y se analizaron con un dispositivo de corte Warner-Bratzler montado en un texturómetro Instron serie 3342.

5.6 Análisis estadístico

Todos los datos fueron analizados mediante modelos mixtos considerando un diseño completamente aleatorizado utilizando el software SAS (SAS Systems, versión 9.0; SAS Institute, Cary, NC, EE.UU.). Los modelos incluyeron como efectos fijos el tratamiento (SUP vs. CON), el sexo de la cría y sus interacciones, y como efecto aleatorio el carnero (padre). Las comparaciones post hoc se realizaron con la prueba de Tukey-Kramer.

Las diferencias estadísticas se consideraron significativas cuando $P \leq 0,05$, y como tendencias cuando $0,05 < P \leq 0,10$. Los datos se expresan como medias ajustadas \pm error estándar de la media (EEM.).

6 RESULTADOS

6.1 Expresión génica muscular

A continuación, se presentan los valores medios \pm EEM de la expresión del ARNm de *MyHC-I*, *PAX7* y *IGF1*, en corderos del grupo control (CON) y suplementados (SUP), considerando machos y hembras en los diferentes músculos estudiados.

6.1.1 *Longissimus lumborum*

La suplementación materna no afectó el peso del músculo de los corderos. Asimismo, no se observaron efectos del sexo de la progenie ni de la interacción entre sexo y tratamiento sobre esta variable. Con respecto a la expresión génica, no se observaron efectos significativos de la suplementación materna, del sexo de los corderos, ni de su interacción en los genes evaluados. Sin embargo, se observaron tendencias asociadas al tratamiento materno en la expresión del ARNm de *MyHC-I* ($p = 0,07$) y *PAX7* ($p = 0,09$). En ambos casos, los corderos provenientes de ovejas del tratamiento CON mostraron mayores niveles de expresión génica en comparación con los corderos del grupo SUP. La expresión relativa de ARNm de *MyHC-I* tendió a estar influenciada por la interacción entre el tratamiento materno y el sexo de la progenie ($p = 0,08$). Particularmente, la suplementación tendió a reducir la expresión del ARNm de *MyHC-I* en los corderos machos ($p = 0,07$), mientras que en las hembras no se observaron diferencias entre los tratamientos (Tabla 1).

Tabla 1

Peso y expresión génica del músculo Longissimus Lumborum en corderos SUP y CON

	CON		SUP		p-valor		
	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Tratamiento	Sexo	Sexo * Tratamiento
Peso Músculo (g)	181,4 \pm 8,9	168,8 \pm 8,3	186,7 \pm 7,4	183 \pm 6,9	0,17	0,29	0,54
mARN muscular							
<i>MyHC-I</i>	2,3 \pm 0,6	1,6 \pm 0,6	1,3 \pm 0,4	1,6 \pm 0,4	0,07	0,79	0,08
<i>PAX7</i>	1,7 \pm 0,8	2,2 \pm 0,9	0,9 \pm 0,6	1,9 \pm 0,6	0,09	0,32	0,79
<i>IGF1</i>	3,8 \pm 1,3	3,8 \pm 1,4	2,9 \pm 1,0	4,4 \pm 0,9	0,31	0,28	0,87

Nota. Las diferencias estadísticas se consideraron significativas cuando $p \leq 0,05$ y las tendencias cuando $0,05 < p \leq 0,10$. Los datos se expresan como media de mínimos cuadrados \pm EEM. La cantidad de ARNm se expresa en relación con la media de expresión de los genes endógenos de referencia (*HPRT* y *ACTB*).

6.1.2 *Gluteobiceps*

La suplementación materna no afectó el peso del músculo de los corderos. En relación con la expresión génica, se observó un efecto significativo del tratamiento materno sobre *MyHC-I* ($p = 0,01$), *PAX7* ($p = 0,01$) e *IGF1* ($p = 0,03$), sin efectos del sexo ni de la interacción tratamiento \times sexo. En todos los casos, los corderos provenientes

del grupo CON presentaron mayores niveles de expresión génica en comparación con el grupo SUP. No se detectaron efectos significativos del sexo de la progenie ni interacciones entre tratamiento y sexo para ninguno de los genes evaluados ($p > 0,05$) (Tabla 2).

Tabla 2

Peso y expresión génica del músculo Gluteobiceps en corderos de los grupos SUP y CON

	CON		SUP		p-valor		
	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Tratamiento	Sexo	Sexo * Tratamiento
Peso Músculo (g)	161,8 ± 7,8	161,2 ± 6,2	175,1 ± 5,6	155,3 ± 5,1	0,68	0,23	0,27
mARN muscular							
<i>MyHC-I</i>	6,2 ± 1,1	5,7 ± 1,2	2,4 ± 0,3	2,2 ± 0,3	0,01	0,78	0,89
<i>PAX7</i>	3,8 ± 0,9	4,3 ± 0,9	1,8 ± 0,6	1,4 ± 0,6	0,01	0,87	0,49
<i>IGF1</i>	5,1 ± 1,2	6,2 ± 0,7	2,3 ± 0,4	2,3 ± 0,4	0,03	0,60	0,52

Nota. Las diferencias estadísticas se consideraron significativas cuando $p \leq 0,05$ y las tendencias cuando $0,05 < p \leq 0,10$. Los datos se expresan como media de mínimos cuadrados ± EEM. La cantidad de ARNm se expresa en relación con la media de expresión de los genes endógenos de referencia (*HPRT* y *ACTB*).

6.1.3 *Supraspinatus*

La suplementación materna no afectó el peso del músculo de los corderos. Sin embargo, se observó un efecto del sexo de la progenie sobre esta variable ($p = 0,05$), presentando los machos mayores pesos musculares que las hembras. No se observaron efectos significativos de la suplementación materna sobre la expresión génica de ARNm de *MyHC-I*, *PAX7* ni *IGF1* ($p > 0,05$). Asimismo, no se observaron efectos del sexo de la progenie ni interacciones entre tratamiento y sexo para ninguno de los genes analizados ($p > 0,05$) (Tabla 3).

Tabla 3

Peso y expresión génica del músculo Supraspinatus en corderos de los grupos SUP y CON

	CON		SUP		p-valor		
	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Tratamiento	Sexo	Sexo * Tratamiento
Peso Músculo (g)	75,7 ± 7,8	73,2 ± 6,2	80,7 ± 5,6	69,9 ± 5,1	0,85	0,05	0,26
mARN muscular							
<i>MyHC-I</i>	2,0 ± 0,3	1,6 ± 0,1	1,9 ± 0,3	1,8 ± 0,3	0,40	0,38	0,69
<i>PAX7</i>	0,9 ± 0,1	1,8 ± 0,1	0,8 ± 0,1	0,7 ± 0,1	0,35	0,68	0,93
<i>IGF1</i>	2,1 ± 0,4	1,5 ± 0,4	1,9 ± 0,4	2,1 ± 0,4	0,45	0,27	0,26

Nota. Las diferencias estadísticas se consideraron significativas cuando $p \leq 0,05$ y las tendencias cuando $0,05 < p \leq 0,10$. Los datos se expresan como media de mínimos cuadrados ± EEM. La cantidad de ARNm se expresa en relación con la media de expresión de los genes endógenos de referencia (*HPRT* y *ACTB*).

6.2 Parámetros de calidad de carne

A continuación, se presentan los valores medios \pm EEM de las variables de calidad de carne en corderos del grupo control (CON) y suplementados (SUP), considerando machos y hembras en los diferentes músculos estudiados. Las variables evaluadas incluyeron el pH a las 24 horas *postmortem* (pH24), la luminosidad (L*), el enrojecimiento (a*), la amarillez (b*), el tono (H*), el croma (C*), la fuerza de corte Warner–Bratzler (WB) y las pérdidas por cocción (PPC).

6.2.1 *Longissimus lumborum*

La suplementación materna no afectó los parámetros de calidad de la carne, incluyendo la luminosidad (L*), el índice de rojo (a*), el índice de amarillo (b*), el tono (H*), el croma (C*), la terneza de la carne evaluada mediante la fuerza de corte Warner–Bratzler (WB), ni las pérdidas por cocción (PPC) ($p > 0,05$). Sin embargo, se observó una tendencia del tratamiento a afectar el pH a las 24 h *postmortem* (pH24) ($p = 0,052$), registrándose valores ligeramente menores en los corderos provenientes del grupo SUP en comparación con el grupo CON (Tabla 4).

Tabla 4

Calidad de la carne en corderos SUP y CON en el músculo Longissimus Lumborum

	CON		SUP		p-valor		
	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Tratamiento	Sexo	Sexo * Tratamiento
pH24	5,70 \pm 0,04	5,71 \pm 0,04	5,65 \pm 0,03	5,62 \pm 0,03	0,05	0,72	0,61
L*	41,4 \pm 1,08	40,4 \pm 0,98	42,2 \pm 0,96	41,1 \pm 0,85	0,39	0,23	0,96
a*	17,7 \pm 0,50	18,4 \pm 0,41	17,4 \pm 0,39	17,4 \pm 0,35	0,15	0,41	0,37
b*	6,4 \pm 0,44	6,4 \pm 0,36	6,3 \pm 0,34	6,7 \pm 0,31	0,76	0,62	0,63
H*	19,8 \pm 0,96	19,0 \pm 0,78	19,8 \pm 0,74	20,9 \pm 0,68	0,25	0,84	0,27
C*	18,8 \pm 0,58	19,5 \pm 0,48	18,6 \pm 0,45	18,7 \pm 0,41	0,27	0,42	0,55
WB (kg)	2,7 \pm 0,51	2,8 \pm 0,46	3,1 \pm 0,45	3,5 \pm 0,40	0,22	0,57	0,70
PPC (%)	17,7 \pm 1,39	17,6 \pm 1,19	16,6 \pm 1,14	18,8 \pm 1,06	0,98	0,32	0,30

Nota. Las diferencias estadísticas se consideraron significativas cuando $p \leq 0,05$ y las tendencias cuando $0,05 < p \leq 0,10$. Los datos se expresan como media de mínimos cuadrados \pm EEM.

6.2.2 *Gluteobiceps*

La suplementación materna no afectó el pH a las 24 h *postmortem* (pH24) ni los parámetros de color de la carne, incluyendo luminosidad (L*), índice de rojo (a*), índice de amarillo (b*), tono (H*) y croma (C*), la terneza de la carne evaluada mediante fuerza de corte Warner–Bratzler (WB) ($p > 0,05$), aunque se observó una tendencia del tratamiento a afectar las PPC ($p = 0,080$). El sexo de los corderos afectó significativamente la luminosidad (L*) ($p < 0,01$), observándose valores mayores en los machos en comparación con las hembras. Por otra parte, se detectaron interacciones

significativas entre tratamiento y sexo para el índice de rojo (a^*) ($p < 0,01$), el índice de amarillo (b^*) ($p < 0,01$) y el croma (C^*) ($p \leq 0,01$). Al analizar los efectos del tratamiento dentro de cada sexo, se observó que la suplementación materna aumentó el índice de rojo (a^*) en las hembras ($p = 0,03$), mientras que lo disminuyó en los machos ($p = 0,02$). Para el índice de amarillo (b^*), el tratamiento no afectó a las hembras, pero redujo significativamente los valores en los machos ($p = 0,0098$). De manera similar, el croma (C^*) aumentó en las hembras ($p = 0,03$), mientras que disminuyó en los machos ($p = 0,01$) (Tabla 5).

Tabla 5

Calidad de la carne en corderos SUP y CON en el músculo Gluteobiceps

	CON		SUP		p-valor		
	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Tratamiento	Sexo	Sexo * Tratamiento
pH24	5,75 ± 0,06	5,76 ± 0,05	5,73 ± 0,05	5,73 ± 0,04	0,58	0,92	0,76
L*	43,0 ± 1,14	39,2 ± 0,93	42,4 ± 0,89	40,7 ± 0,81	0,66	0,01	0,29
a*	19,4 ± 0,54	18,1 ± 0,44	17,8 ± 0,42	19,4 ± 0,38	0,72	0,70	0,01
b*	7,8 ± 0,39	6,8 ± 0,32	6,5 ± 0,31	7,2 ± 0,28	0,17	0,61	0,01
H*	21,9 ± 1,02	20,4 ± 0,89	20,2 ± 0,87	20,5 ± 0,82	0,28	0,41	0,26
C*	21,0 ± 0,58	19,3 ± 0,47	18,9 ± 0,45	20,8 ± 0,41	0,53	0,83	0,01
WB (kg)	3,1 ± 0,48	3,7 ± 0,46	3,7 ± 0,45	3,6 ± 0,39	0,52	0,47	0,33
PPC (%)	18,8 ± 2,26	20,6 ± 2,05	23,8 ± 2,00	21,9 ± 1,77	0,08	1,00	0,30

Nota. Las diferencias estadísticas se consideraron significativas cuando $p \leq 0,05$ y las tendencias cuando $0,05 < p \leq 0,10$. Los datos se expresan como media de mínimos cuadrados ± EEM.

6.2.3 *Supraspinatus*

La suplementación materna no afectó el pH a las 24 h *postmortem* (pH24), ni los parámetros de color de la carne, incluyendo el índice de rojo (a^*), el índice de amarillo (b^*), el tono (H^*) y el croma (C^*) ($p > 0,05$). De igual manera, el tratamiento no afectó la terneza de la carne, evaluada mediante la fuerza de corte Warner–Bratzler (WB), ni las pérdidas por cocción (PPC). Sin embargo, el tratamiento SUP afectó la luminosidad (L^*) de la carne ($p = 0,05$), observándose valores mayores en los corderos provenientes del grupo SUP en comparación con el grupo CON. No se detectaron efectos significativos del sexo ni interacciones entre tratamiento y sexo para la mayoría de las variables evaluadas. No obstante, se observó una tendencia a la interacción entre tratamiento y sexo para la fuerza de corte ($p = 0,091$). En este sentido, el tratamiento tendió a aumentar la fuerza de corte en la carne de los machos ($p = 0,09$), mientras que no se observaron diferencias entre tratamientos en la carne de las hembras (Tabla 6).

Tabla 6*Calidad de la carne en corderos SUP y CON en el músculo Supraspinatus*

	CON		SUP		p-valor		
	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Tratamiento	Sexo	Sexo * Tratamiento
pH24	5,98 ± 0,05	5,99 ± 0,04	6,02 ± 0,04	5,97 ± 0,04	0,99	0,71	0,43
L*	44,6 ± 1,08	44,1 ± 0,98	46,1 ± 1,22	46,2 ± 1,0	0,05	0,81	0,77
a*	20,1 ± 0,64	19,6 ± 0,53	20,0 ± 0,51	19,1 ± 0,47	0,47	0,19	0,68
b*	7,5 ± 0,54	7,5 ± 0,44	7,7 ± 0,42	7,4 ± 0,39	0,93	0,71	0,73
H*	20,6 ± 1,02	21,2 ± 0,92	21,3 ± 0,90	21,4 ± 0,79	0,55	0,70	0,79
C*	21,5 ± 0,76	21,0 ± 0,64	21,4 ± 0,61	20,4 ± 0,56	0,60	0,24	0,67
WB (kg)	2,0 ± 0,18	2,2 ± 0,15	2,4 ± 0,14	2,0 ± 0,13	0,57	0,65	0,09
PPC (%)	19,9 ± 2,91	14,0 ± 2,37	18,0 ± 2,25	19,6 ± 2,06	0,45	0,38	0,13

Nota. Las diferencias estadísticas se consideraron significativas cuando $p \leq 0,05$ y las tendencias cuando $0,05 < p \leq 0,10$. Los datos se expresan como media de mínimos cuadrados \pm EEM.

7 DISCUSIÓN

El presente estudio demuestra que la suplementación con alto contenido proteico, ofrecida a ovejas gestantes en pastoreo sobre campo natural durante el segundo tercio de la gestación, modificó la expresión de genes asociados al crecimiento y desarrollo muscular fetal. Asimismo, estas modificaciones se vieron acompañadas por cambios en atributos de calidad de carne en la progenie, sugiriendo que la nutrición materna durante períodos críticos del desarrollo fetal puede ejercer efectos programadores sobre características musculares y productivas posnatales, los cuales se discuten a continuación.

En el músculo *Longissimus lumborum* se observó una tendencia hacia una menor expresión de ARNm de *MyHC-1* en los corderos provenientes de ovejas suplementadas, mientras que en el músculo *Gluteobiceps* dicha expresión fue significativamente menor, sugiriendo que la suplementación materna podría haber modificado la composición y/o el perfil contráctil de las fibras musculares de la progenie. Estos resultados concuerdan con los hallazgos reportados por Ithurralde et al. (2023) los cuales demostraron que los corderos nacidos de ovejas que sufrieron una restricción alimenticia durante la gestación presentaron mayores niveles de ARNm de *MyHC-1* al nacimiento. Asimismo, varios trabajos previos conducidos en diferentes especies coinciden en que mejoras en los niveles nutricionales durante el desarrollo muscular prenatal se asocian con un aumento en la proporción de fibras musculares de contracción rápida y metabolismo glicolítico (Bauer et al., 2006; Fahey et al., 2005; Ithurralde et al., 2021; Piaggio et al., 2018; Tygesen et al., 2007). De forma consistente, Ithurralde et al. (2019) demostraron que aquellos animales nacidos de madres mejor nutridas durante la gestación crecieron más rápido y presentaron músculos más pesados, caracterizados por mayores proporciones de fibras glucolíticas y de mayor diámetro.

En términos generales, la principal explicación para estos efectos se basa en que la subnutrición durante el período crítico hiperplásico (miogénesis secundaria) reduce principalmente la cantidad de fibras fetales secundarias formadas, y dado que la mayoría de estas fibras tienden a diferenciarse a fibras de contracción rápida y metabolismo glicolítico (Picard et al., 2002), es esperable que aquellos animales que padecieron subnutrición prenatal presenten luego músculos con menos fibras rápidas y glucolíticas. Por ende, en el presente estudio podemos hipotetizar con que la suplementación altamente proteica durante el período de máxima formación de fibras fetales secundarias habría permitido un aumento en la cantidad de estos precursores fibrilares fetales que luego se habría traducido en un aumento en la cantidad de fibras de contracción rápida maduras. No obstante, es importante resaltar que, a diferencia de lo que se ha reportado en trabajos en los que se comparan tratamientos de subnutrición gestacional con niveles no restrictivos, en el presente estudio los cambios fibrilares inducidos por la suplementación proteica no habrían sido capaces de manifestarse en diferencias en el crecimiento ni en la masa muscular de la progenie al destete.

En el músculo *Longissimus Lumborum* se observó una tendencia hacia una menor expresión de *PAX7* en los corderos provenientes de ovejas suplementadas, mientras que en el músculo *Gluteobiceps* dicha expresión fue significativamente menor. Estos resultados sugieren que el ambiente nutricional materno durante la gestación podría haber modulado procesos asociados a la proliferación y mantenimiento de células satélite en la progenie. Considerando que *PAX7* es un marcador clave de estas células miogénicas, una mayor expresión en corderos del grupo CON podría reflejar una respuesta adaptativa orientada a preservar el potencial miogénico frente a condiciones intrauterinas menos favorables.

Estos resultados coinciden con lo reportado por Costa et al. (2021) quienes también reportaron una mayor expresión de este factor de transcripción en la descendencia de vacas sometidas a una restricción nutricional durante la gestación. De forma similar, Ithurralde et al. (2020) reportaron que los músculos de fetos ovinos que habían padecido subnutrición intrauterina presentaban una tendencia a una mayor expresión de *PAX7*. Más aún, los músculos de corderos neonatos que padecieron subnutrición intrauterina también presentaron mayores niveles de expresión de *PAX7* (Ithurralde et al., 2023).

Estos hallazgos, que a priori pueden parecer contradictorios han sido en general explicados como efectos del ambiente prenatal sobre la velocidad de desarrollo y la diferenciación de las células miogénicas. Básicamente, diversos autores proponen que el estatus nutricional impacta en la dinámica temporal miogénica regulando el tiempo durante el cual un mioblasto o una célula satélite permanece en mitosis o definitivamente se diferencia (Kalbe et al., 2013; Zou et al., 2016, 2017). Ello implicaría que, ante situaciones ambientales desfavorables, las células satélite podrían mantenerse más tiempo activas, retrasando de algún modo su diferenciación definitiva, en un intento por compensar los efectos negativos generados por el ambiente.

Por otra parte, el *IGF-1* producido localmente en el músculo cumple un rol central en la regulación de la proliferación y diferenciación de las células satélite, promoviendo además procesos de activación miogénica e hipertrofia muscular (Ahmad et al., 2020). Por ende, su mayor nivel de expresión en el *Gluteobiceps* de los corderos CON podría estar relacionada con la mayor expresión de *PAX7* observada en este mismo músculo de los corderos del grupo control. Trabajando con roedores de laboratorio, Bayol et al. (2004) demostraron que una subnutrición del 50% del consumo total de alimento durante la gestación produjo un aumento en los niveles de expresión de *IGF-1* y tendió a aumentar la actividad de células satélite en el músculo *Semitendinosus* a los 21 días de vida de la progenie. De hecho, en un trabajo bastante anterior Beermann (1983) demostró que la cantidad de células satélite por fibra y el porcentaje de células satélite respecto al total de núcleos son mayores en los músculos de ratas de 21 días de edad con restricción alimentaria intrauterina. En efecto, los autores explicaron estos hallazgos como un intento de compensar los efectos negativos inducidos por la desnutrición materna, indicando que el número de células satélite podría haberse mantenido elevado en un intento de alcanzar

el complemento completo de núcleos acumulados en los músculos de animales sin restricción alimentaria (Beermann, 1983).

En conjunto, estos antecedentes sugieren que el menor nivel nutricional de los corderos provenientes del grupo control podría haber inducido una mayor actividad de las células satélite a los tres meses de edad, como respuesta compensatoria frente a un desarrollo muscular relativamente más inmaduro o retrasado. Este patrón podría tener implicancias funcionales sobre la capacidad de crecimiento y remodelación del tejido muscular durante el período posnatal.

Resulta relevante destacar que, de acuerdo con Ithurralde et al. (2025), durante el período experimental no se detectaron diferencias en el balance de energía metabolizable entre tratamientos, mientras que las ovejas suplementadas presentaron un mayor balance de proteína metabolizable y mayores concentraciones de glucosa plasmática. A su vez, los balances energéticos y proteicos indicaron que las ovejas del grupo control nunca estuvieron sometidas a situaciones restrictivas (Ithurralde et al., 2025) por lo cual el tratamiento SUP puede asumirse como una sobre nutrición focalizada durante un período crítico para el desarrollo muscular. En conjunto, estos antecedentes sugieren que las modificaciones observadas en la expresión génica muscular de la progenie podrían estar asociadas principalmente a una mayor disponibilidad de nutrientes durante el período crítico del desarrollo fetal, más que a deficiencias en el aporte energético o proteico materno. A su vez, es importante considerar que el período de aplicación de los tratamientos también coincide con la etapa crítica del desarrollo placentario ovino (Gardner et al., 2007; Stegeman, 1974), y de hecho, en este mismo experimento se demostró que la suplementación proteica entre los días 55 y 80 mejoró los parámetros hemodinámicos feto-placentarios medidos a los 123 días de gestación (Ithurralde et al., 2025). Por ende, los efectos observados también podrían estar relacionados a cambios placentarios en la capacidad para el transporte de nutrientes hacia el feto en desarrollo. En efecto, se ha propuesto que uno de los principales mecanismos de programación fetal está basado en la capacidad placentaria de regular o modificar su capacidad de transporte de nutrientes en función de un mecanismo que depende de señales metabólicas y endócrinas censadas durante el período de desarrollo placentario (Jansson & Powell, 2007).

Con respecto a los atributos de calidad de carne evaluados, nuestros resultados sugieren que la suplementación materna focalizada sería capaz de inducir ciertos cambios en la calidad de la carne, los cuales podrían estar relacionados con los cambios en los perfiles contráctiles y metabólicos fibrilares. En este sentido, la menor expresión de *MyHC-I* observada en los músculos *Gluteobiceps* y *Longissimus Lumborum* de los corderos nacidos de madres suplementadas sugiere un mayor predominio relativo de fibras de contracción rápida y metabolismo glucolítico. Dado que este tipo de fibras presentan una mayor dependencia del metabolismo anaerobio y una mayor utilización de glucógeno muscular *postmortem*, este cambio podría estar asociado a una mayor producción de lactato y, en consecuencia, a una disminución más pronunciada del pH

muscular durante la conversión del músculo en carne (Pösö & Puolanne, 2005). En concordancia, estas modificaciones en el perfil metabólico muscular podrían contribuir a explicar el menor pH a las 24 horas *postmortem* registrado en los corderos del grupo SUP en comparación con el grupo CON, coincidiendo con lo reportado por Ithurralde et al. (2018).

A su vez, una mayor actividad glucolítica *postmortem* y la consecuente disminución del pH muscular podrían haber afectado negativamente la capacidad de retención de agua de la carne debido a procesos de desnaturalización de proteínas musculares, incrementando así las pérdidas por cocción observadas en el presente estudio. En concordancia, Huff-Lonergan y Lonergan (2005) reportaron que una mayor actividad glucolítica *postmortem* se asocia con una menor capacidad de retención de agua en carne de cerdo fresca, favoreciendo mayores pérdidas de agua durante la cocción. De forma similar, Ithurralde et al. (2021) observaron en carne ovina que las pérdidas por cocción se correlacionan negativamente con el tamaño de las fibras oxidativas, lo que resulta consistente con los hallazgos obtenidos en el presente trabajo.

Otras de las variables de calidad para las cuales se detectó efectos del tratamiento fueron las de color instrumental, aunque en este caso los efectos observados resultaron dependientes del sexo de la progenie. De forma similar a como ocurrió con el pH a las 24 horas *postmortem* y las pérdidas por cocción, algunos de los cambios observados en el color podrían también relacionarse a las diferencias en los perfiles contráctiles y metabólicos fibrilares. Por ejemplo, el hecho de que la carne de los machos del grupo SUP se presentara como menos roja y con menor chroma es consistente con el hallazgo de menores expresiones del *MyHC-1* en sus músculos. Como se comentó antes, en general, mayores niveles *MyHC-1* se asocian con músculos más lentos y oxidativos que presentan mayores contenidos de mioglobina, el pigmento responsable de la coloración roja intensa de la carne (Aalhus et al., 2009; Klont et al., 1998; Lefaucheur, 2006;). De hecho, en carne de corderos pesados Ithurralde et al. (2018) reportaron correlaciones fuertemente negativas entre mayores proporciones y diámetros de fibras rápidas y glucolíticas y el nivel de rojo de la carne.

Por otra parte, en el presente estudio se detectó una tendencia a que la carne del músculo *Supraspinatus* de los machos SUP presentara mayor fuerza de corte que la de los machos CON, lo cual también podría ser explicado por las diferencias en los tipos de fibras musculares. La terneza de la carne se ha relacionado negativamente con mayores cantidades de fibras rápidas-glucolíticas en ovinos (Ithurralde et al., 2018; Solomon & Lynch, 1988) y bovinos (Maltin et al., 1998). Además, según Maltin et al. (2003), las fibras rápidas-glucolíticas de mayor tamaño se correlacionan con una menor terneza debido a una mayor acumulación de lactato. De hecho, en carne de corderos pesados, Ithurralde et al. (2021) demostraron correlaciones negativas entre la fuerza de corte Warner-Bratzler, el diámetro de fibras glucolíticas y el contenido de lactato muscular.

Asimismo, algunos trabajos previos realizados en ovinos y bovinos han reportado que una mejora en el nivel nutricional materno podría repercutir en un aumento en la

dureza de la carne de la progenie. Por ejemplo, en bovinos Mohrhauser et al. (2015) reportaron que un balance energético negativo durante la mitad de la gestación puede estar asociado con una mayor terneza de la carne de la progenie. A su vez, en un trabajo más reciente, Gardner et al. (2021) reportaron que una restricción nutricional durante la mitad de la gestación capaz de inducir la pérdida de un punto de condición corporal a vacas repercutiría en carne sensorialmente más tierna en la progenie. De forma también consistente con nuestros hallazgos, en ovinos, se demostró que una restricción diseñada para perder 25-35 % de peso corporal durante los primeros 70 días de gestación produce carne más tierna en el músculo *Semimembranosus* de corderos de 35 kg (Krausgrill et al., 1999). De forma similar, Ithurralde et al. (2021) demostraron que la subnutrición materna tendió a reducir la fuerza de corte Warner-Bratzler de la carne del músculo *Gluteobiceps* a la vez que la redujo significativamente en la carne del músculo *Semitendinosus* de corderas hembras. En síntesis, los resultados de la presente tesis indican que una suplementación proteica focalizada durante la fase de miogénesis hiperplásica secundaria puede repercutir en distintos atributos de calidad de carne de la progenie los cuales podrían estar relacionados a cambios en los perfiles contráctiles y/o metabólicos fibrilares.

Finalmente, los resultados obtenidos en el presente trabajo también refuerzan la idea de que la suplementación estratégica durante la gestación influye de manera diferencial según el músculo en el que se evalúen los efectos. En este sentido, nuestros resultados en general sugieren que el músculo *Supraspinatus* resultó menos afectado en las diferentes variables evaluadas en comparación con el músculo *Gluteobiceps* y el *Longissimus Lumborum*. Estas diferencias en la respuesta de los distintos músculos a los efectos de programación fetal han sido comunicadas previamente y se las ha vinculado tanto con diferencias en la dinámica temporal de desarrollo como con diferencias en las características fibrilares y funcionales musculares.

Ithurralde et al. (2020) demostraron que existen diferencias temporales en el desarrollo hiperplásico prenatal entre distintos músculos ovinos y que ello se puede relacionar con efectos diferenciales de programación por subnutrición sobre la cantidad de fibras fetales secundarias formadas y la actividad mitótica mioblástica en fetos de 70 días. A su vez, se ha descrito que los músculos con perfil más oxidativo tienden a presentar una menor respuesta a factores externos ambientales en comparación con músculos de carácter más glucolítico (Pette & Staron, 2000). El músculo *Supraspinatus*, debido a su función como estabilizador de la articulación del hombro, presenta una mayor proporción de fibras oxidativas en comparación con *Longissimus Lumborum* y *Gluteobiceps* (Ithurralde, 2015), lo que se asocia con un metabolismo más estable y una menor capacidad de adaptación frente a estímulos ambientales (Lefaucheur, 2010; Picard et al., 2002). Por ende, estas diferencias intrínsecas musculares podrían contribuir a explicar la ausencia de cambios en la expresión de *MyHC-I*, *PAX7* e *IGF-1* observada en este músculo en comparación con los otros estudiados.

En conjunto, los resultados evidencian que la suplementación proteica materna durante un período crítico de la gestación para el desarrollo muscular induce modificaciones en la programación del desarrollo muscular fetal, reflejadas en cambios en la expresión de genes miogénicos y en algunos atributos de calidad de carne de la progenie. En ausencia de efectos sobre el crecimiento global, estos hallazgos sugieren una reprogramación principalmente cualitativa del tejido muscular, con respuestas diferenciales entre músculos.

8 CONCLUSIONES

En conjunto, los resultados obtenidos respaldan la hipótesis planteada, indicando que la suplementación proteica estratégica administrada a ovejas entre los días 55 y 80 de gestación, correspondiente a la ventana crítica de la miogénesis fetal, en condiciones de pastoreo de campo natural, modula la expresión de genes musculares asociados a la estructura y funcionalidad del tejido muscular en la progenie, ocasionando variaciones en los atributos de calidad de carne.

Además, los efectos observados en el presente estudio podrían sugerir que la suplementación proteica podría haber influido de forma dependiente tanto del tipo de músculo evaluado como del sexo de la progenie. En este sentido, los resultados aportan evidencia sobre el rol de la nutrición materna en la modulación del desarrollo muscular fetal y su potencial impacto sobre características vinculadas a la calidad de carne en sistemas ovinos pastoriles.

9 REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Aalhus, J. L., Robertson, W. M., & Ye, J. (2009). Muscle fiber characteristics and their relation to meat quality. En M. Du & R. J. McCormick (Eds.), *Applied muscle biology and meat science* (pp. 97-114). CRC Press.
- Abud, M. J., Bielli, A., Ithurralde, J., Freitas-de-Melo, A., Álvarez-Oxiley, A., López-Pérez, A., Ungerfeld, R., & Pérez-Clariget, R. (2020). Forage allowances offered to pregnant ewes until middle and late gestation: Organ priorities on foetus development. *South African Journal of Animal Science*, 50(3), 471-480. <https://doi.org/10.4314/sajas.v50i3.14>
- Adams, G. (2002). Exercise effects on muscle insulin signaling and action invited review: Autocrine/paracrine IGF-I and skeletal muscle adaptation. *Journal of Applied Physiology*, 93(3), 1159-1167. <https://doi.org/10.1152/jappphysiol.01264.2001>
- Ahmad, S., Ahmad, K., Lee, E., Lee, Y., & Choi, I. (2020). Implications of insulin-like growth Factor-1 in skeletal muscle and various diseases. *Cells*, 9(8), Artículo e1773. <https://doi.org/10.3390/cells9081773>
- Allbrook, D. B., Han, M. F., & Hellmuth, A. E. (1971). Population of muscle satellite cells in relation to age and mitotic activity. *Pathology*, 3(3), 233-245. <https://doi.org/10.1080/00313027109073739>
- Amanlou, H., Karimi, A., Mahjoubi, E., & Milis, C. (2011). Effects of supplementation with digestible undegradable protein in late pregnancy on ewe colostrums production and lamb output to weaning. *Journal of animal physiology and animal nutrition*, 95(5), 616-622. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0396.2010.01092.x>
- Astessiano, A. L., Pérez-Clariget, R., Quintans, G., Soca, P., & Carriquiry, M. (2012). Effects of a short-term increase in the nutritional plane before the mating period on metabolic and endocrine parameters, hepatic gene expression and reproduction in primiparous beef cows on grazing conditions. *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition*, 96(3), 535-544. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0396.2011.01178.x>
- Bachman, J. F., & Chakkalakal, J. V. (2022). Insights into muscle stem cell dynamics during postnatal development. *The FEBS journal*, 289(10), 2710-2722. <https://doi.org/10.1111/febs.15856>
- Barker, D. J. P. (1997). The fetal origins of coronary heart disease. *European Heart Journal*, 18(6), 883-884. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.eurheartj.a015368>

- Barrios Pintos, A. (2011). *400 años de historia de la ganadería en Uruguay* (2ª ed., corr., aum. e il.). Cruz del Sur.
- Barton-Davis, E. R., Shoturma, D. I., & Sweeney, H. L. (1999). Contribution of satellite cells to IGF-I induced hypertrophy of skeletal muscle. *Acta Physiologica Scandinavica*, 167(4), 301-305. <https://doi.org/10.1046/j.1365-201x.1999.00618.x>
- Bauer, R., Gedrange, T., Bauer, K., & Walter, B. (2006). Intrauterine growth restriction induces increased capillary density and accelerated type I fiber maturation in newborn pig skeletal muscles. *Journal of Perinatal Medicine*, 34(3), 235-242. <https://doi.org/10.1515/JPM.2006.042>
- Bayol, S., Jones, D., Goldspink, G., & Stickland, N. C. (2004). The influence of undernutrition during gestation on skeletal muscle cellularity and on the expression of genes that control muscle growth. *The British journal of nutrition*, 91(3), 331-339. <https://doi.org/10.1079/BJN20031070>
- Beermann, D. H. (1983). Effects of maternal dietary restriction during gestation and lactation, muscle, sex and age on various indices of skeletal muscle growth in the rat. *Journal of Animal Science*, 57(2), 328-337. <https://doi.org/10.2527/jas1983.572328x>
- Bell, W. (2024). *Evaluación y uso de razas ovinas recientemente introducidas al Uruguay* [Disertación doctoral]. Universidad de la República.
- Bell, W., Sánchez, A., & Ponzoni, R. (2023). Production and economic evaluation of the Corriedale, Highlander and Milchschaaf sheep breeds in Southern Uruguay. *Ciência Rural*, 53(10), Artículo e20220497. <https://doi.org/10.1590/0103-8478cr20220497>
- Bergos, M., & Rivero, A. (2017). *Efecto de la sub-nutrición proteica durante la gestación de ovejas sobre el comportamiento y características de la carcasa de la progenie* [Trabajo final de grado]. Universidad de la República.
- Berretta, E. J. (2000). Manejo del campo natural. *El País Agropecuario*, 5(60), 25-28. <https://ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/10414/1/60.pdf>
- Berretta, E. J. (2005). Producción y manejo de la defoliación en campos naturales de basalto. En R. Gómez Miller & M. M. Albicette (Eds.), *Seminario de actualización técnica en mejoramiento de campo natural* (pp. 61-73). INIA.
- Bielli, A., & Pérez-Clariget, R. (2019). Efectos de la subnutrición durante la gestación sobre el desarrollo del aparato reproductor del cordero. En G. Quintans & M. Iewdiukow (Eds.), *Primer Seminario Técnico de Programación Fetal* (pp. 111-124). INIA.

- Blaauw, B., & Reggiani, C. (2014). The role of satellite cells in muscle hypertrophy. *Journal of Muscle Research and Cell Motility*, 35(1), 3-10. <https://doi.org/10.1007/s10974-014-9376-y>
- Bodine, S. (2022). The role of mTORC1 in the regulation of skeletal muscle mass. *Faculty Reviews*, 11(32). <https://doi.org/10.12703/r/11-32>
- Boleman, S. J., Boleman, S. L., Miller, R. K., Taylor, J. F., Cross, H. R., Wheeler, T. L., Koochmarai, M., Shackelford, S. D., Miller, M. F., West, R. L., Johnson, D. D., & Savell, J. W. (1997). Consumer evaluation of beef of known categories of tenderness. *Journal of Animal Science*, 75(6), 1521-1524.
- Braun, T., & Gautel, M. (2011). Transcriptional mechanisms regulating skeletal muscle differentiation, growth and homeostasis. *Nature Reviews. Molecular Cell Biology*, 12(6), 349-361. <https://doi.org/10.1038/nrm3118>
- Briand, M., Talmant, A., Briand, Y., Monin, G., & Durand, R. (1981). Metabolic types of muscle in the sheep: Myosin ATPase, glycolytic, and mitochondrial enzyme activities. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, 46(4), 347-358. <https://doi.org/10.1007/BF00422122>
- Buckingham, M. (2007). Skeletal muscle progenitor cells and the role of Pax genes. *Comptes Rendus Biologies*, 330(6-7), 530-533. <https://doi.org/10.1016/J.CRVI.2007.03.015>
- Bünger, L., Navajas, E. A., Stevenson, L., Lambe, N. R., Maltin, C. A., Simm, G., Fisher, A. V., & Chang, K. C. (2009). Muscle fibre characteristics of two contrasting sheep breeds: Scottish Blackface and Texel. *Meat Science*, 81(2), 372-381. <https://doi.org/10.1016/J.MEATSCI.2008.08.017>
- Carriquiry, M., Weber, W. J., Fahrenkrug, S. C., & Crooker, B. A. (2009). Hepatic gene expression in multiparous Holstein cows treated with bovine somatotropin and fed n-3 fatty acids in early lactation. *Journal of Dairy Science*, 92(10), 4889-4900. <https://doi.org/10.3168/jds.2008-1676>
- Carvalho, E. B., Costa, T. C., Sanglard, L. P., Nascimento, K. B., Meneses, J. A. M., Galvão, M. C., Serão, N. V. L., Duarte, M. S., & Gionbelli, M. P. (2022). Transcriptome profile in the skeletal muscle of cattle progeny as a function of maternal protein supplementation during mid-gestation. *Livestock Science*, 263, Artículo e104995. <https://doi.org/10.1016/J.LIVSCI.2022.104995>
- Cornelison, D. D., & Wold, B. J. (1997). Single-cell analysis of regulatory gene expression in quiescent and activated mouse skeletal muscle satellite cells. *Developmental Biology*, 191(2), 270-283. <https://doi.org/10.1006/dbio.1997.8721>

- Costa, T. C., Du, M., Nascimento, K. B., Galvão, M. C., Meneses, J. A. M., Schultz, E. B., Gionbelli, M. P., & Duarte, M. de S. (2021). Skeletal muscle development in postnatal beef cattle resulting from maternal protein restriction during mid-gestation. *Animals*, *11*(3), Artículo e860. <https://doi.org/10.3390/ani11030860>
- Depetris, G., & Santini, F. (2006). *Calidad de carne asociada al sistema de producción*. Sitio Argentino de Producción animal. https://www.produccion-animal.com.ar/informacion_tecnica/carne_y_subproductos/63-calidad_carne.pdf
- Du, M., Wang, B., Fu, X., Yang, Q., & Zhu, M. J. (2015). Fetal programming in meat production. *Meat Science*, *109*, 40-47. <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2015.04.010>
- Faa, G., Fanos, V., Manchia, M., Van Eyken, P., Suri, J., & Saba, L. (2024). The fascinating theory of fetal programming of adult diseases: A review of the fundamentals of the Barker hypothesis. *Journal of Public Health Research*, *13*(1), 1-10. <https://doi.org/10.1177/22799036241226817>
- Fahey, A. J., Brameld, J. M., Parr, T., & Buttery, P. J. (2005). The effect of maternal undernutrition before muscle differentiation on the muscle fiber development of the newborn lamb. *Journal of Animal Science*, *83*(11), 2564-2571. <https://doi.org/10.2527/2005.83112564x>
- Ferguson, D., & Gerrard, D. (2014). Regulation of post-mortem glycolysis in ruminant muscle. *Animal Production Science*, *54*(4), 464-481. <https://doi.org/10.1071/AN13088>
- Formoso, D. (2005). La investigación en utilización de pasturas naturales sobre cristalino desarrollada por el secretariado uruguayo de la lana. En R. Gómez Miller & M. M. Albicette (Eds.), *Seminario de Actualización Técnica en Mejoramiento de Campo Natural* (pp. 51-59). INIA.
- Fu, Y., Chen, Y., Han, X., Tan, D., Chen, J., Lai, C., Yang, X., Shan, X., Silva, L. H. P., & Jiang, H. (2025). Effects of muscle fiber composition on meat quality, flavor characteristics, and nutritional traits in lamb. *Foods*, *14*(13), Artículo e2309. <https://doi.org/10.3390/foods14132309>
- Gajaweera, C., Chung, K. Y., Lee, S. H., Wijayananda, H. I., Kwon, E. G., Kim, H. J., Cho, S. H., & Lee, S. H. (2020). Assessment of carcass and meat quality of longissimus thoracis and semimembranosus muscles of Hanwoo with Korean beef grading standards. *Meat Science*, *160*, Artículo 107944. <https://doi.org/10.1016/J.MEATSCI.2019.107944>
- Gardner, D. S., Bell, R. C., & Symonds, M. E. (2007). Fetal mechanisms that lead to later hypertension. *Current Drug Targets*, *8*(8), 894-905. <https://doi.org/10.2174/138945007781386901>

- Gardner, J. M., Ineck, N. E., Quarnberg, S. M., Legako, J. F., Carpenter, C. E., Rood, K. A., & Thornton, K. J. (2021). The influence of maternal dietary intake during mid-gestation on growth, feedlot performance, miRNA and mRNA expression, and carcass and meat quality of resultant offspring. *Meat and Muscle Biology*, 5(1), 1-18. <https://doi.org/10.22175/mmb.11538>
- González, M., Busse, N., Waits, C., & Johnson, S. (2020). Satellite cells and their regulation in livestock. *Journal of Animal Science*, 98(5), Artículo skaa081. <https://doi.org/10.1093/jas/skaa081>
- Gros, J., Manceau, M., Thomé, V., & Marcelle, C. (2005). A common somitic origin for embryonic muscle progenitors and satellite cells. *Nature*, 435, 954-958. <https://doi.org/10.1038/nature03572>
- Huff-Lonergan, E., & Lonergan, S. M. (2005). Mechanisms of water-holding capacity of meat: The role of postmortem biochemical and structural changes. *Meat Science*, 71(1), 194-204. <https://doi.org/10.1016/J.MEATSCI.2005.04.022>
- Huff-Lonergan, E., Zhang, W., & Lonergan, S. M. (2010). Biochemistry of postmortem muscle: Lessons on mechanisms of meat tenderization. *Meat Science*, 86(1), 184-195. <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2010.05.004>
- Hunt, M. C., & King, A. D. (Eds.). (2012). *Meat color measurement guidelines*. AMSA. https://meatscience.org/docs/default-source/publications-resources/hot-topics/2012_12_meat_clr_guide.pdf
- Ithurrealde, J. (2015). *Tipos fibrilares y calidad instrumental de la carne en los principales músculos de la canal de corderos pesados* [Tesis de maestría]. Universidad de la República.
- Ithurrealde, J. (2022). *Efecto de la oferta de forraje de campo natural gestacional sobre el desarrollo muscular de corderos* [Disertación doctoral]. Universidad de la República.
- Ithurrealde, J., Bianchi, G., Feed, O., Nan, F., Ballesteros, F., Garibotto, G., & Bielli, A. (2018). Variation in instrumental meat quality among 15 muscles from 14-month-old sheep and its relationship with fibre typing. *Animal Production Science*, 58(7), 1358-1365. <https://doi.org/10.1071/AN16013>
- Ithurrealde, J., Bianchi, G., Feed, O., Nan, F., Garibotto, G., & Bielli, A. (2015). Histochemical fiber types in 16 heavy-lamb skeletal muscles. *Small Ruminant Research*, 125, 88-92. <https://doi.org/10.1016/J.SMALLRUMRES.2015.02.006>
- Ithurrealde, J., Genovese, P., Abud, M. J., López-Pérez, Á., Pérez-Clariget, R., & Bielli, A. (2020). Maternal undernutrition affects secondary myogenesis in a muscle-dependent way across the major muscles of 70-day old ovine fetuses. *Small Ruminant Research*, 191, Artículo e106174. <https://doi.org/10.1016/j.smallrumres.2020.106174>

- Ithurrealde, J., Pérez-Clariget, R., Abud, M. J., Álvarez-Oxiley, A., Casal, A., Astessiano, A. L., & Bielli, A. (2023). Maternal undernutrition induced by a lower natural pasture allowance affects muscle characteristics in newborn lambs. *Small Ruminant Research*, 229, Artículo e107124. <https://doi.org/10.1016/J.SMALLRUMRES.2023.107124>
- Ithurrealde, J., Pérez-Clariget, R., Corrales, F., Fila, D., López-Pérez, Á., Marichal, M. de J., Saadoun, A., & Bielli, A. (2019). Sex-dependent effects of maternal undernutrition on growth performance, carcass characteristics and meat quality of lambs. *Livestock Science*, 221, 105-114. <https://doi.org/10.1016/J.LIVSCI.2019.01.024>
- Ithurrealde, J., Pérez-Clariget, R., Saadoun, A., Genovese, P., Cabrera, C., López, Y., Feed, O., & Bielli, A. (2021). Gestational nutrient restriction under extensive grazing conditions: Effects on muscle characteristics and meat quality in heavy lambs. *Meat Science*, 179, Artículo e108532. <https://doi.org/10.1016/J.MEATSCI.2021.108532>
- Ithurrealde, J., Trujillo, A. I., Astessiano, A. L., Rodriguez, M. G. K., Jorge-Smeding, E., Fila, D., Batista, C., Bielli, A., & Pérez-Clariget, R. (2025). Focused high-protein supplementation to ewes grazing Campos grassland during mid gestation improves maternal-fetal blood flow and skeletal muscle mass of the progeny. *Livestock Science*, 297, Artículo e105718. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2025.105718>
- Jansson, T., & Powell, T. L. (2007). Role of the placenta in fetal programming: Underlying mechanisms and potential interventional approaches. *Clinical Science*, 113(1), 1-13. <https://doi.org/10.1042/CS20060339>
- Kalbe, C., Bérard, J., Porm, M., Rehfeldt, C., & Bee, G. (2013). Maternal L-arginine supplementation during early gestation affects foetal skeletal myogenesis in pigs. *Livestock Science*, 157(1), 322-329.
- Kauffman, R., & Marsh, B. (1987). Características del músculo como alimento. En J. Price (Ed.), *Ciencia de la carne y de los productos cárnicos* (2ª ed., pp. 317-336). Acribia.
- Kim, Y. B., Warner, R., & Rosenvold, K. (2014). Influence of high pre-rigor temperature and fast pH fall on muscle proteins and meat quality: A review. *Animal Production Science*, 54(4), 375-395. <https://doi.org/10.1071/AN13329>
- Klont, R. E., Brocks, L., & Eikelenboom, G. (1998). Muscle fibre type and meat quality. *Meat Science*, 49(1), S219-S229. [https://doi.org/10.1016/S0309-1740\(98\)90050-X](https://doi.org/10.1016/S0309-1740(98)90050-X)

- Knudsen, K. A., & Horwitz, A. F. (1977). Tandem events in myoblast fusion. *Developmental Biology*, 58(2), 328-338. [https://doi.org/10.1016/0012-1606\(77\)90095-1](https://doi.org/10.1016/0012-1606(77)90095-1)
- Koohmaraie, M., Doumit, M. E., & Wheeler, T. L. (1996). Meat toughening does not occur when rigor shortening is prevented. *Journal of animal science*, 74(12), 2935-2942. <https://doi.org/10.2527/1996.74122935x>
- Koohmaraie, M., & Geesink, G. H. (2006). Contribution of postmortem muscle biochemistry to the delivery of consistent meat quality with particular focus on the calpain system. *Meat Science*, 74(1), 34-43. <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2006.04.025>
- Krausgrill, D. I., Tulloh, N. M., Shorthose, W. R., & Sharpe, K. (1999). Effects of weight loss in ewes in early pregnancy on muscles and meat quality of lambs. *The Journal of Agricultural Science*, 132(1), 103-116. <http://doi.org/10.1017/S0021859698006133>
- Kuang, S., Kuroda, K., Le Grand, F., & Rudnicki, M. A. (2007). Asymmetric self-renewal and commitment of satellite stem cells in muscle. *Cell*, 129(5), 999-1010. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2007.03.044>
- Lee, S., Joo, S., & Ryu, Y. (2010). Skeletal muscle fiber type and myofibrillar proteins in relation to meat quality. *Meat Science*, 86 (1), 166-170.
- Lefaucheur, L. (2006). Myofibre typing and its relationships to growth performance and meat quality. *Archives of Animal Breeding*, 49(Special Issue), 4-17.
- Lefaucheur, L. (2010). A second look into fibre typing: Relation to meat quality. *Meat Science*, 84(2), 257-270. <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2009.05.004>
- Lefaucheur, L., & Gerrard, D. (2000). Muscle fiber plasticity in farm mammals. *Journal of Animal Science*, 77(suppl_E), 1-19. <https://doi.org/10.2527/jas2000.77E-Suppl1b>
- Light, N., Champion, A. E., Voyle, C., & Bailey, A. J. (1985). The rôle of epimysial, perimysial and endomysial collagen in determining texture in six bovine muscles. *Meat Science*, 13(3), 137-149. [https://doi.org/10.1016/0309-1740\(85\)90054-3](https://doi.org/10.1016/0309-1740(85)90054-3)
- López, Y. (2020). *Efectos de la oferta de forraje de campo natural durante la gestación sobre la terneza instrumental, la longitud de los sarcómeros y las pérdidas por cocción en los principales músculos de corderos machos y hembras* [Trabajo final de grado]. Universidad de la República.

- Machida, S., & Booth, F. (2004). Insulin-like growth factor 1 and muscle growth: Implication for satellite cell proliferation. *The Proceedings of the Nutrition Society*, 63(2), 337-340. <https://doi.org/10.1079/PNS2004354>
- Maltin, C., Balcerzak, D., Tilley, R., & Delday, M. (2003). Determinants of meat quality: Tenderness. *Proceedings of the Nutrition Society*, 62(2), 337-347. <https://doi.org/10.1079/pns2003248>
- Maltin, C. A., Sinclair, K. D., Warriss, P. D., Grant, C. M., Porter, A. D., Delday, M. I., & Warkup, C. C. (1998). The effects of age at slaughter, genotype and finishing system on the biochemical properties, muscle fibre type characteristics and eating quality of bull beef from suckled calves. *Animal Science*, 66(2), 341-348. <http://doi.org/10.1017/S1357729800009462>
- Mancini, R., & Hunt, M. (2005). Current research in meat color. *Meat Science*, 71(1), 100-121. <https://doi.org/10.1016/J.MEATSCI.2005.03.003>
- Maresca, S., Lopez Valiente, S., Rodriguez, A., Testa, A., Long, N., Quintans, G., & Pavan, E. (2019). Influencia de la restricción proteica en el último tercio de gestación sobre el crecimiento, características de carcasa y calidad de carne de la descendencia. En G. Quintans & M. Iewdiukow (Eds.), *Primer Seminario Técnico de Programación Fetal* (pp. 65 - 75). INIA
- Márquez, D. C., Paulino, M. F., Rennó, L. N., Villadiego, F. C., Ortega, R. M., Moreno, D. S., Martins, L. S., de Almeida, D. M., Gionbelli, M. P., Manso, M. R., Melo, L. P., Moura, F. H., & Duarte, M. S. (2017). Supplementation of grazing beef cows during gestation as a strategy to improve skeletal muscle development of the offspring. *Animal*, 11(12), 2184-2192. <https://doi.org/10.1017/S1751731117000982>
- Marsh, B., & Carse, W. (1974). Meat tenderness and the sliding- filament hypothesis. *International Journal of Food Science & Technology*, 9(2), 129-139. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2621.1974.tb01756.x>
- Matarneh, S. K., England, E. M., Scheffler, T. L., & Gerrard, D. E. (2017). The Conversion of Muscle to Meat. En F. Toldrá (Ed.), *Lawrie's Meat Science* (8th ed., pp. 159-185). Woodhead Publishing.
- McCarty, K. J., & Long, N. M. (2019). Los orígenes de la programación o desarrollo fetal en ganado vacuno y algunas áreas de investigación a futuro. En G. Quintans & M. Iewdiukow (Eds.), *Primer Seminario Técnico de Programación Fetal* (pp. 9-19). INIA

- Mikovic, J., Brightwell, C., Lindsay, A., Wen, Y., Kowalski, G., Russell, A. P., Fry, C. S., & Lamon, S. (2020). An obesogenic maternal environment impairs mouse growth patterns, satellite cell activation, and markers of postnatal myogenesis. *American Journal of Physiology, Endocrinology and Metabolism*, 319(6), E1008-E1018. <https://doi.org/10.1152/ajpendo.00398.2020>
- Mohrhauser, D. A., Taylor, A. R., Gonda, M. G., Underwood, K. R., Pritchard, R. H., Wertz-Lutz, A. E., & Blair, A. D. (2015). The influence of maternal energy status during mid-gestation on beef offspring tenderness, muscle characteristics, and gene expression. *Meat Science*, 110, 201-211. <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2015.07.017>
- Montossi, F., San Julian, R., de Mattos, D., Berretta, E. J., Zamit, W., & Levratto, J. (1996). Alimentación de la oveja de cría en el último tercio de gestación sobre campo natural y mejoramiento extensivo. En Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (Ed.), *Tecnologías de producción ganadera para basalto* (pp. 20-26). <https://ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/9623/1/SAD145cap2p20-26.pdf>
- Neethling, N. E., Suman, S. P., Sigge, G. O., Hoffman, L. C., & Hunt, M. C. (2017). Exogenous and endogenous factors influencing color of fresh meat from ungulates. *Meat and Muscle Biology*, 1(1), 253- 275. <https://doi.org/10.22175/mmb2017.06.0032>
- Norman, M. J. T. (1963). The pattern of dry matter and nutrient content changes in native pastures at Katherine, N.T. *Australian Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry*, 3(9), 119-124. <https://doi.org/10.1071/EA9630119>
- Novaković, S., & Tomašević, I. (2017). A comparison between Warner-Bratzler shear force measurement and texture profile analysis of meat and meat products: A review. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 85(1), Artículo e012063. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/85/1/012063>
- Ocak, N., Cam, M. A., & Kuran, M. (2005). The effect of high dietary protein levels during late gestation on colostrum yield and lamb survival rate in singleton-bearing ewes. *Small Ruminant Research*, 56(1-3), 89-94. <https://doi.org/10.1016/J.SMALLRUMRES.2004.02.014>
- Oficina de Estadísticas Agropecuarias. (2024). *Anuario estadístico agropecuario 2024*. MGAP. <https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/diea/anuario2024>
- Osgerby, J., Wathes, D., Howard, D., & Gadd, T. (2002). The effect of maternal undernutrition on ovine fetal growth. *Journal of Endocrinology*, 173(1), 131-141. <https://doi.org/10.1677/joe.0.1730131>

- Ouali, A., & Talmant, A. (1990). Calpains and calpastatin distribution in bovine, porcine and ovine skeletal muscles. *Meat Science*, 28(4), 331-348. [https://doi.org/10.1016/0309-1740\(90\)90047-A](https://doi.org/10.1016/0309-1740(90)90047-A)
- Pette, D., & Staron, S. (2000). Myosin isoforms, muscle fiber types, and transitions. *Microscopy research and technique*, 50(6), 500-509. [https://doi.org/10.1002/1097-0029\(20000915\)50:6<500::AID-JEMT7>3.0.CO;2-7](https://doi.org/10.1002/1097-0029(20000915)50:6<500::AID-JEMT7>3.0.CO;2-7)
- Pfaffl, M. W. (2001). A new mathematical model for relative quantification in real-time RT-PCR. *Nucleic Acids Research*, 29(9), Artículo e45. <https://doi.org/10.1093/nar/29.9.e45>
- Piaggio, L., Quintans, G., San Julián, R., Ferreira, G., Ithurralde, J., Fierro, S., Pereira, A. S. C., Baldi, F., & Banchemo, G. E. (2018). Growth, meat and feed efficiency traits of lambs born to ewes submitted to energy restriction during mid-gestation. *Animal*, 12(2), 256-264. <https://doi.org/10.1017/S1751731117001550>
- Picard, B., Lefaucheur, L., Berri, C., & Duclos, M. J. (2002). Muscle fibre ontogenesis in farm animal species. *Reproduction, Nutrition, Development*, 42(5), 415-431. <https://doi.org/10.1051/rnd:2002035>
- Picard, M., Hepple, R. T., & Burelle, Y. (2012). Mitochondrial functional specialization in glycolytic and oxidative muscle fibers: Tailoring the organelle for optimal function. *American Journal of Physiology. Cell Physiology*, 302(4), C629-C641. <https://doi.org/10.1152/ajpcell.00368.2011>
- Pösö, A. R., & Puolanne, E. (2005). Carbohydrate metabolism in meat animals. *Meat Science*, 70(3), 423-434. <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2004.12.017>
- Purslow, P. P. (2018). Contribution of collagen and connective tissue to cooked meat toughness; some paradigms reviewed. *Meat Science*, 144, 127-134. <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2018.03.026>
- Quintans, G. (2019). Programación fetal: Una mirada más allá de lo evidente. En G. Quintans & M. Iewdiukow (Eds.), *Primer Seminario Técnico de Programación Fetal* (pp. 1-2). INIA.
- Quintans, G., Clariget, J., López Mazz, C., Piaggio, L., & Banchemo, G. (2018). Programación fetal: ¿La nutrición que reciben las vacas y ovejas durante su gestación afectan el desempeño de sus crías? En C. Matto & R. Delpiazzo (Eds.), *XLVI Jornadas Uruguayas de Buiatria* (pp. 79-83). CMVP. <https://buiatriapaysandu.uy/wp-content/uploads/2023/11/buiatria2018.pdf>
- Relaix, F., Rocancourt, D., Mansouri, A., & Buckingham, M. (2005). A Pax3/Pax7-dependent population of skeletal muscle progenitor cells. *Nature*, 435(7044), 948-953. <https://doi.org/doi:10.1038/nature03594>

- Relaix, F., & Zammit, P. (2012). Satellite cells are essential for skeletal muscle regeneration: The cell on the edge returns centre stage. *Development*, 139(16), 2845-2856. <https://doi.org/10.1242/dev.069088>
- Robinson, D. L., Cafe, L. M., & Greenwood, P. L. (2013). Meat Science and Muscle Biology Symposium: Developmental programming in cattle: Consequences for growth, efficiency, carcass, muscle, and beef quality characteristics. *Journal of animal science*, 91(3), 1428-1442. <https://doi.org/10.2527/jas.2012-5799>
- Russel, A. J. F., Doney, J. M., & Gunn, R. G. (1969). Subjective assessment of body fat in live sheep. *The Journal of Agricultural Science*, 72(3), 451-454. <http://doi.org/10.1017/S0021859600024874>
- Sazili, A. Q., Parr, T., Sensky, P. L., Jones, S. W., Bardsley, R. G., & Buttery, P. J. (2005). The relationship between slow and fast myosin heavy chain content, calpastatin and meat tenderness in different ovine skeletal muscles. *Meat Science*, 69(1), 17-25. <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2004.06.021>
- Schiaffino, S., & Reggiani, C. (2011). fiber types in mammalian skeletal muscles. *Physiological Reviews*, 91(49), 1447-1531. <https://doi.org/10.1152/physrev.00031.2010>
- Seale, P., Sabourin, L., Girgis, A., Mansouri, A., Gruss, P., & Rudnicki, M. (2000). Pax7 Is required for the specification of myogenic satellite cells. *Cell*, 102(6), 705-862.
- Secretariado Uruguayo de la lana. (s.f.). *Corderos y producción ovina en Uruguay*. <https://www.sul.org.uy/noticias/416>
- Secretariado Uruguayo de la Lana. (2018). *Manual práctico de producción ovina*. https://www.sul.org.uy/descargas/lib/Manual_Pr%C3%A1ctico_de_Producci%C3%B3n_Ovina-2018.pdf
- Secretariado Uruguayo de la Lana. (2022). *Razas ovinas en el Uruguay*. https://www.sul.org.uy/descargas/lib/Razas_ovinas_en_Uruguay_2022_.pdf
- Shafiq, S., Gorycki M., & Mauro, A. (1968). Mitosis during postnatal growth in skeletal and cardiac muscle of the rat. *Journal of Anatomy*, 103(1), 135-141.
- Solomon, M. B., & Lynch, G. P. (1988). Biochemical, histochemical and palatability characteristics of young ram lambs as affected by diet and electrical stimulation. *Journal of Animal Science*, 66(8), 1955-1962. <https://doi.org/10.2527/jas1988.6681955x>

- Stegeman, J. H. J. (1974). Placental development in the sheep and its relation to fetal development: A qualitative and quantitative anatomic and histologic study. *Bijdragen Tot De Dierkunde*, 44(1), 3-72.
- Suman, S. P., & Joseph, P. (2013). Myoglobin chemistry and meat color. *Annual Review of Food Science and Technology*, 4, 79-99. <https://doi.org/10.1146/annurev-food-030212-182623>
- Swatland, H. (1984). The cellular basis of postnatal. En H. J. Swatland (Ed.), *Structure and development of meat animals* (pp. 278-326). Prentice-Hall.
- Thomsen, H. H., & Zeuthen, P. (1988). The influence of mechanically deboned meat and pH on the water-holding capacity and texture of emulsion type meat products. *Meat Science*, 22(3), 189-201. [https://doi.org/10.1016/0309-1740\(88\)90046-0](https://doi.org/10.1016/0309-1740(88)90046-0)
- Tygesen, M. P., Harrison, A. P., & Therkildsen, M. (2007). The effect of maternal nutrient restriction during late gestation on muscle, bone and meat parameters in five month old lambs. *Livestock Science*, 110(3), 230-241. <https://doi.org/10.1016/J.LIVSCI.2006.11.003>
- Ungerfeld, R. (2020). *Reproducción de los animales domésticos*. EDRA.
- Van Emon, M. L., Schauer, C. S., Lekatz, L. A., Eckerman, S. R., Maddock-Carlin, K., & Vonnahme, K. A. (2014). Supplementing metabolizable protein to ewes during late gestation: I. Effects on ewe performance and offspring performance from birth to weaning. *Journal of Animal Science*, 92(1), 339-348. <https://doi.org/10.2527/jas.2013-6851>
- Van Emon, M. L., Vonnahme, K. A., Eckerman, S. R., Berg, P. T., Maddock-Carlin, K. R., & Schauer, C. S. (2017). Effects of metabolizable protein supplementation to ewes during late gestation on wether lamb feedlot performance, carcass characteristics, and nitrogen balance. *Small Ruminant Research*, 150, 118-125. <https://doi.org/10.1016/J.SMALLRUMRES.2017.03.014>
- Van Laack, R., & Solomon, M. (1994). Biochemistry of lean muscle tissue as related to water-holding capacity. *Reciprocal Meat Conference Proceedings*, 47, 91-97.
- Vergara, H., Molina, A., & Gallego, L. (1999). Influence of sex and slaughter weight on carcass and meat quality in light and medium weight lambs produced in intensive systems. *Meat Science*, 52(2), 221-226. [https://doi.org/10.1016/S0309-1740\(98\)00171-5](https://doi.org/10.1016/S0309-1740(98)00171-5)
- Wang, Y., Zhang, D., & Liu, Y. (2024). Research progress on the regulating factors of muscle fiber heterogeneity in livestock: A Review. *Animals*, 14(15), Artículo e2225. <https://doi-org/10.3390/ani14152225>

- Warner, R. D. (2017). The eating quality of meat: water-holding capacity and juiciness. En F. Toldrá (Ed.), *Lawrie's meat science* (8th ed., pp. 419-459). Woodhead Publishing.
- Wilson, S. J., McEwan, J. C., Sheard, P. W., & Harris, A. J. (1992). Early stages of myogenesis in a large mammal: formation of successive generations of myotubes in sheep tibialis cranialis muscle. *Journal of Muscle Research and Cell Motility*, 13(5), 534-550. <https://doi.org/10.1007/BF01737996>
- Woo, M., Isganaitis, E., Cerletti, M., Fitzpatrick, C., Wagers, A. J., Jimenez-Chillaron, J., & Patti, M. E. (2011). Early life nutrition modulates muscle stem cell number: Implications for muscle mass and repair. *Stem Cells and Development*, 20(10), 1763-1769. <https://doi.org/10.1089/scd.2010.0349>
- Wu, G., Bazer, F. W., Wallace, J. M., & Spencer, T. E. (2006). Board-invited review: Intrauterine growth retardation: Implications for the animal sciences. *Journal of Animal Science*, 84(9), 2316-2337. <https://doi.org/10.2527/jas.2006-156>
- Yin, H., Price, F., & Rudnicki, M. A. (2013). Satellite cells and the muscle stem cell niche. *Physiological Reviews*, 93(1), 23-67. <https://doi.org/10.1152/physrev.00043.2011>
- Yoshida, T., & Delafontaine, P. (2020). Mechanisms of IGF-1-Mediated Regulation of skeletal muscle hypertrophy and atrophy. *Cells*, 9(9), Artículo e1970. <https://doi.org/10.3390/cells9091970>
- Zammit, P., Golding, J., Nagata, Y., Hudon, V., Partridge, T., & Beauchamp, J. R. (2004). Muscle satellite cells adopt divergent fates: A mechanism for self-renewal? *The Journal of Cell Biology*, 166(3), 347-357. <https://doi.org/10.1083/jcb.200312007>
- Zammit, P., Partridge, T., & Yablonka-Reuveni, Z. (2006). The skeletal muscle satellite cell: The stem cell that came in from the cold. *Journal of Histochemistry and Cytochemistry*, 54(11), 1177-1191. <https://doi.org/10.1369/jhc.6R6995.2006>
- 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. *Journal of Physiology*, 575(1), 241-250. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.2006.112110>
- Zou, T., He, D., Yu, B., Yu, J., Mao, X., Zheng, P., He, J., Huang, Z., Shu, Y., Liu, Y., & Chen, D. (2016). Moderately increased maternal dietary energy intake delays foetal skeletal muscle differentiation and maturity in pigs. *European Journal of Nutrition*, 55(4), 1777-1787. <https://doi.org/10.1007/s00394-015-0996-9>

Zou, T. D., Yu, B., Yu, J., Mao, X. B., Zheng, P., He, J., Huang, Z. Q., He, D. T., & Chen, D. W. (2017). Mitochondrial biogenesis is decreased in skeletal muscle of pig fetuses exposed to maternal high-energy diets. *Animal*, *11*(1), 54-60.
<https://doi.org/10.1017/S1751731116001269>