



1/663

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
CUAUTITLAN



RESPUESTA REPRODUCTIVA DE VAQUILLAS HOLSTEIN A
UN REGIMEN DE ALIMENTACION ESCALONADA

T E S I S

PRESENTADA PARA OBTENER EL GRADO DE

MAESTRO EN CIENCIAS

(REPRODUCCION ANIMAL)

POR :

TOMAS ARTURO GONZALEZ OROZCO

Asesor: DR. MARCELINO MENENDEZ TREJO
Coasesor: DR. MOISES MONTAÑO BERMUDEZ

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Ajuchitlán, Qro.

1996

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Contenido

	Página
Indice de cuadros.....	iii
Indice de Gráficas.....	iv
Resumen	v
Introducción	1
Revisión de literatura	3
Efectos Generales de la Subalimentación.....	3
Fisiología del folículo.....	3
Pubertad.....	5
Ciclo estral.....	7
Comportamiento estral.....	9
Progesterona.....	10
Hormona luteinizante.....	11
Respuesta del hipotálamo a GnRH.....	12
Fertilidad.....	13
Tamaño ovárico.....	15
Factores que Afectan la Reproducción.....	16
Insulina.....	16
Hormona de crecimiento y el Factor de crecimiento tipo insulina I.....	17
Estacionalidad.....	20
Vitaminas.....	20
Minerales	22
Sobrealimentación.....	24
Hipótesis.....	29
Objetivos.....	29
Material y Métodos.....	31
Análisis Estadísticos	35
Resultados	37
Ganancia de peso.....	37
Concentración de progesterona.....	39
Concentración basal de LH.....	39
Liberación de LH después de la aplicación de GnRH.....	40
Duración e Intensidad estral.....	43
Duración del ciclo estral.....	43
Volumen ovárico.....	43

Indicadores reproductivos.....	44
Discusión.....	47
Conclusiones.....	59
Literatura Citada.....	61
Anexo I.....	77
Anexo II.....	79
Anexo III.....	81

TESIS

COMPLETA

Índice de cuadros

	Descripción	Página
CUADRO 1	Composición de la dieta durante el período I de vaquillas Holstein con alimentación continua y restricción	36
CUADRO 2	Composición de la dieta durante el período II de vaquillas Holstein con alimentación continua y con realimentación	36
CUADRO 3	Aumento de peso y ganancia diaria promedio ($x \pm ee$) de vaquillas Holstein sometidas a un esquema de alimentación escalonado o continuo	37
CUADRO 4	Concentración de progesterona (ng/ml, $x \pm ee$) en vaquillas Holstein de acuerdo a la fase del ciclo estral en respuesta a un sistema de alimentación escalonado o continuo	39
CUADRO 5	Secreción de LH después de la aplicación de GnRH de vaquillas Holstein en respuesta a un sistema de alimentación escalonado o continuo	40
CUADRO 6	Duración e intensidad del estro en vaquillas Holstein, durante alimentación escalonada o continua y duración del ciclo estral en ambos períodos de estudio	43
CUADRO 7	Volumen ovárico estimado de vaquillas Holstein (cm ³), en tres fases del ciclo estral, en respuesta a un sistema de alimentación escalonado o continuo	44
CUADRO 8	Edad y peso a la concepción e indicadores reproductivos de vaquillas Holstein, en respuesta a un sistema de alimentación escalonado o continuo	45

Índice de gráficas

	Descripción	Página
GRAFICA 1	Cambios de peso (medias \pm DE) de vaquillas Holstein bajo un esquema de alimentación escalonado o continuo.....	38
GRAFICA 2	Perfil de secreción de LH promedio por grupo, en vaquillas Holstein en respuesta a la aplicación de GnRH durante un esquema de alimentación escalonado o continuo.....	42
GRAFICA 3	Vaquillas Holstein sometidas a restricción alimenticia (día 148) y su respuesta a la aplicación de GnRH.....	81
GRAFICA 4	Vaquillas Holstein sometidas a alimentación continua (día 148) y su respuesta a la aplicación de GnRH.....	82
GRAFICA 5	Vaquillas Holstein sometidas a realimentación (día 218), y su respuesta a la aplicación de GnRH.....	83
GRAFICA 6	Vaquillas Holstein con alimentación continua (día 218) y su respuesta a la aplicación de GnRH.....	84

Resumen

Tomás Arturo González Orozco. Respuesta Reproductiva de Vaquillas Holstein a un Regimen de Alimentación Escalonada.
Asesores: Marcelino Menéndez Trejo
Moisés Montaña Bermúdez

Se evaluó un sistema de alimentación escalonado sobre el comportamiento reproductivo de vaquillas Holstein, de 14.3 meses de edad y 282 kg. Un Grupo con alimentación Escalonada ($n = 39$) recibió una dieta en forma restringida, con un 10% de PC y 2.04 de Mcal de $EM \cdot kg^{-1}$, (GDP = .24 kg) por cinco meses (d 1 a d 154), seguido de una dieta a libertad con 17% de PC y 3.27 Mcal de $EM \cdot kg^{-1}$ de MS (GDP = 1.6 kg) por 70 días (d 155 a d 224). El Grupo Testigo, ($n = 40$) fue alimentado con una dieta con 12% de PC y 2.33 de Mcal de $EM \cdot kg^{-1}$ de MS (GDP = .8 kg) del día 1 al 224. Cada 14 días, las vaquillas se pesaron, se tomaron muestras sanguíneas en 10 vaquillas por grupo, para determinar concentraciones de progesterona. Entre el día 7 y el día 12 del ciclo estral y en los días 148 y 218, se evaluó la respuesta de 3 vaquillas por grupo a 200 μg de GnRH. Se midió la duración e intensidad estral, en los días 133 al 144 y del día 198 al 213. No se encontraron diferencias entre grupos, en la concentración de progesterona en las diferentes fases del ciclo estral ($P > .05$). La respuesta a la aplicación de GnRH, evaluada como área bajo la curva fue similar en ambos grupos de vaquillas. La intensidad del estro, en el período I, fue mayor ($P < .03$) para el grupo que recibió alimentación Escalonada, con 31 montas/h contra 22 montas/h en el Testigo. La duración del estro en el Período I en promedio para ambos grupos fue de 13 h, y de 10.5 h en promedio en el Período II. La duración del ciclo estral en el Período I, en promedio para ambos grupos fue de 20.2 d y de 20.4 del Período II, sin ser diferentes en ambos Períodos ($P > .05$). No hubo diferencias en volumen ovárico, ($P > .05$) entre grupos en las fases del ciclo estral estudiadas y en ambos periodos de estudio. La edad, a la concepción, fue mayor en las vaquillas con alimentación Escalonada ($P < .0001$; de 626 ± 12.8 vs 556 ± 12.3 d). El peso a la concepción fue similar ($P > .05$) 363.0 ± 4.4 vs 364 ± 4.2 kg en las vaquillas con

alimentación Escalonada y Testigo, respectivamente. El porcentaje de concepción a primer servicio y el porcentaje total de gestación fueron similares entre grupos. Los resultados indican, que el sistema de alimentación Escalonado no afectó la respuesta hormonal del eje hipófisis-ovario ni el comportamiento estral de las vaquillas.

Introducción¹

En México, el altiplano es la principal área de producción de leche, así en 1993 contribuyó con el 75% (6570 millones de litros) de la producción nacional (INEGI, 1994). Los sistemas de producción en esta área dependen de un consumo alto de granos, que eleva el costo de producción de leche y de vaquillas de reemplazo. Las vaquillas, generalmente son alimentadas de acuerdo a la época del año y a la capacidad económica del productor, ocasionando que en forma voluntaria o accidental, las vaquillas en crecimiento, queden sometidas a una alimentación de mantenimiento seguida de otra de ganancia de peso o viceversa. El resultado que da el cambio de un plano de alimentación bajo, a un plano de alimentación alto es un crecimiento compensatorio. Las vaquillas sometidas a subalimentación presentan una disminución del gasto de energía para su mantenimiento; la sobrealimentación subsecuente, con el gasto de energía para mantenimiento reducido, deja más energía para crecimiento, con ganancias de peso más rápida con menos alimento consumido. (Turgeon et al., 1984, Wright y Russel, 1991), y sin afectar la edad a primer parto (Park et al., 1987).

Durante los periodos de subalimentación, las vaquillas experimentan cambios fisiológicos y metabólicos, que pueden afectar patrones de secreción de hormonas reproductivas. Vaquillas alimentadas con dietas con un contenido de energía bajo, presentan menor concentración plasmática de progesterona (Gombe y Hansel, 1973; Imakawa et al., 1983; Imakawa et al., 1986b; Knutson y Allrich., 1988; Villa-Godoy et al., 1990a), o no la modifican (Spitzer et al., 1978 y Harrison y Randel., 1986). Se ha estudiado la acción del GnRH sobre la capacidad de la hipófisis para secretar LH, en hembras subalimentadas con efectos variables. Así por ejemplo la respuesta de LH a GnRH no se alteró en ovejas (Rhind et al., 1991); aumentó en cerdas (Britt et al., 1988), y

¹Este manuscrito se apega al estilo del Journal of Animal Science.

en vacas y vaquillas se observó aumentos (Whisnant 1985; Killen et al., 1989, Rasby et al., 1991) o disminución (Lishman et al., 1979, Day et al., 1986). Por otro lado, en hembras púberes subalimentadas por periodos de hasta cinco meses, el comportamiento reproductivo que sigue a la realimentación, ha sido poco documentado.

Revisión de Literatura

La revisión cubre, la fisiología del eje hipotálamo-hipófisis-ovario en la pubertad y posparto, enfatizando en su caso, los efectos de la subalimentación y el efecto de la realimentación y crecimiento compensatorio.

Efectos generales de la subalimentación

Fisiología del Folículo. Los ovarios de los mamíferos tienen una población de folículos primordiales, consistiendo cada uno de ellos, en un ovocito que permanece en profase I de meiosis, rodeado de células planas de la granulosa. La foliculogénesis, según Spicer et al. (1986), es el mecanismo que transforma a los folículos primordiales a folículos de Graff (maduros o preovulatorios). En la hembra bovina, la población de folículos primordiales permanece estable, promedio 130,000 hasta cerca de los cuatro años de edad, pero disminuye aproximadamente a 3,000 entre los 15 y 20 años de edad (Erickson, 1966).

En becerras ocurre un aumento del peso ovárico en forma paralela al crecimiento de los folículos; éste es más rápido del nacimiento a los cuatro meses de edad, alcanzando una meseta entre los cinco y ocho meses de edad, con un crecimiento posterior al inicio de la pubertad. (Desjardins y Hafs, 1969). La naturaleza, de los mecanismos que inician el crecimiento folicular, y que asegura que los folículos dejen de ser folículos primordiales es desconocida.

Las hembras cíclicas, como la rata (Hiershfield y Midgley, 1978), la oveja (Dufour et al., 1971), la cerda (Clark et al., 1975), la vaca (Rajakoski, 1960) y la mujer (Block, 1951) presentan folículos en crecimiento con formación de antro, los cuales continúan creciendo para eventualmente ovular o bien dejan de crecer y comienzan a degenerar para volverse atrésicos, lo que ocurre justo antes del momento de que el folículo que ovulará inicie el crecimiento diferencial (Fortune, 1994).

La marcación de folículos con tinta, ha permitido conocer que en vaquillas el folículo más grande de cada ovario persiste del día 3 al día 8, y probablemente hasta el día 13 del ciclo estral (Matton et al., 1981). Un análisis de esteroides del fluido folicular en folículos que se encontraban entre el día 3 y 13 del ciclo estral, condujo a la conclusión de que existen dos ondas de desarrollo folicular en ese período en el bovino (Ireland y Roche., 1983). Del día 3 al 7, un folículo estrogenicamente activo anovulatorio se desarrolla, mientras otros folículos antrales pequeños no se desarrollan. Los mismos autores sugieren que entre el día 7 y 13 este folículo anovulatorio sufre atrésia y otro folículo anovulatorio se desarrolla. Estudios más recientes de ultrasonografía han mostrado que tanto en vaquillas como en vacas, el número de ondas de desarrollo folicular es generalmente de tres ondas por ciclo estral (Sirois y Fortune, 1988; Calderón, 1994).

Se han documentado efectos de la subalimentación sobre el desarrollo folicular. En ratones hembra, de entre 21 y 42 días de edad, la restricción del consumo de alimento al 50 % reduce la tasa de atrésia folicular, lo que resulta en un número mayor de ovocitos en la reserva de folículos primordiales (Lintern-Moore y Everitt, 1978). En otros estudios en ratones hembra, la alimentación y el ayuno en forma alterna de 3.5 a 10.5 meses de edad, retarda la edad relacionada con la pérdida potencial de la ciclicidad estral y la tasa de agotamiento folicular (Nelson et al., 1985). En vaquillas cíclicas alimentadas con dietas abajo de sus requerimientos, el diámetro máximo y la persistencia del folículo dominante disminuye (Murphy et al., 1991). La subalimentación de vacas un mes antes del parto a un 60% de sus necesidades energéticas, no afectó el tamaño del folículo más grande a los 30 días posparto (Lishman et al., 1979). La tasa de aparición de folículos puede ser afectada por el tipo de dieta; en vacas alimentadas al 70% de sus necesidades energéticas en el posparto, disminuyó la aparición de folículos entre 5 y mayores a 10 mm de diámetro (Perry et al., 1991). En vacas posparto la proporción de folículos grandes se incrementa al ocurrir un balance energético positivo (Lucy et., 1989).

La información consultada, muestra que la restricción alimenticia puede bloquear la ovogénesis, y en casos menos severos afectar el tamaño de los folículos reclutados.

Pubertad. Este término es utilizado en los mamíferos para referirse a un periodo de desarrollo sexual secundario el cual culmina con la fertilidad (Ramaley, 1979); En bovinos el momento en que la hembra presenta los primeros signos de estro (McDonald, 1981); o la edad en que ocurre el primer estro acompañado de una ovulación espontánea (Hafez, 1985). Se sugiere, que después de la primera ovulación la progesterona secretada por el cuerpo lúteo es necesaria para que el eje hipotálamo-hipófisis-ovario inicie en forma simultánea la ovogénesis y la esteroidogénesis, y posteriormente ocurra la ciclicidad estral normal, en respuesta a señales específicas de los componentes del eje. Otra definición de pubertad, puede ser el momento en que una vaquilla presenta el primer estro seguido de una fase lútea normal (Moran et al., 1989)

La pubertad en vaquillas se inicia con un incremento de la frecuencia de pulsos de LH 50 días previos a la pubertad (Day et al., 1987); durante ese lapso, hay una disminución de la amplitud de los pulsos y se cree que el incremento de la frecuencia de pulsos es un requisito para el inicio de la pubertad en vaquillas (Day et al., 1986) y ovejas (Foster y Kathleen, 1981).

En ratas, la teoría gonadostática propuesta por Ramírez y McCann (1963), sugirió que el incremento prepuberal en la secreción de LH, resulta de una disminución del efecto de retroalimentación negativa de estradiol sobre centros hipotalámicos que controlan la secreción de LH, y permite un aumento en la frecuencia de pulsos de LH. La retroalimentación negativa del estradiol sobre la secreción de LH declina conforme se acerca la pubertad en vaquillas (Schillo et al., 1982), ovejas (Foster y Kathleen, 1979) y otros mamíferos (Ramaley, 1979). Esta posición es apoyada por el hecho de que vaquillas prepúberes ovariectomizadas, muestran una elevación de LH basal y un aumento en el

número de picos de LH entre los 7 y 8 días posovariectomía (Kiser et al., 1981). Resultados similares han sido reportados por Dodson et al. (1989).

En vaquillas cerca de la pubertad, la sensibilidad de la pituitaria a GnRH se incrementa (Day et al., 1987). Se cree que este cambio, es un mecanismo importante en la regulación de la pubertad, porque reduce el número de sitios sobre los cuales el estradiol puede ejercer su efecto de retroalimentación negativa sobre la secreción de LH, permitiendo que esta hormona pueda ser secretada en forma pulsátil e incrementa la producción de estradiol por los folículos ováricos, y de esta forma se estimule la primera onda preovulatoria de LH, ocasionando la primera ovulación que ocurre en forma silenciosa y con la formación de un cuerpo lúteo de vida corta (Dodson et al., 1988; Moran et al., 1989; Calderón, 1994). Esta apreciación se evidencia por la elevación transitoria de progesterona días antes del primer estro observable en vaquillas peripuberales (González-Padilla, 1978; Rutter y Randel 1986; Calderón, 1994).

El nivel nutricional es el factor más importante que influye sobre la aparición de la pubertad de vaquillas, ya que al afectar el crecimiento, modifica el peso y la edad a la pubertad. Existe una relación inversa entre el contenido energético de la dieta y la aparición de la pubertad en vaquillas *Bos taurus* (Sorensen et al., 1959; Dufour, 1975; Grass et al., 1982; Day et al., 1986), *Bos indicus* (Oyedipe et al., 1982) y ovejas (Foster y Olster, 1985).

En ratas, con más contenido de grasa corporal, la pubertad se presenta a menor edad y peso, que en ratas con menor porcentaje de grasa corporal (Frisch et al., 1977). En mujeres, Frisch (1984) reporta que la pubertad se puede presentar cuando el contenido de grasa corporal fluctúa entre 26 y 28%. En becerras prepúberes, Yelich et al. (1991) encontraron que hembras que tuvieron una GDP de 1.4 kg, presentaron la pubertad a una edad y peso de 371 d y 352 kg, con un contenido de grasa de 29%, y que becerras que tuvieron una GDP de .2 kg, lo presentaron a una edad y peso de 405 d y 305 kg, con un contenido de grasa del 19%. En vacas posparto, el contenido de grasa se ha asociado con

cambios en la secreción pulsátil de LH y con el reinicio de la actividad reproductiva (Randel, 1990). Sin embargo, es poco probable que el contenido de grasa *per se*, sea el factor que induzca la secreción pulsátil de LH y la aparición de la pubertad; al respecto, los trabajos de Brooks et al. (1985) y Grass et al. (1982) no pudieron demostrar que las vaquillas alcanzan la pubertad a un nivel de grasa consistente. Por otro lado, Simpson et al. (1991) encontró que vaquillas prepubes con concentraciones reducidas de hormona de crecimiento, depositan más grasa y alcanzan la pubertad a una edad más avanzada que vaquillas con una concentración normal de hormona de crecimiento.

En los mamíferos, el funcionamiento del eje hipotálamo-hipófisis-ovario es el último componente del organismo animal en madurar (Ramaley, 1979). Las evidencias muestran que la subalimentación puede atrasar el crecimiento e impedir a las hembras alcanzar una composición corporal crítica, necesaria para que ocurra una posible señal metabólica que desencadene los cambios neuroendocrinos que dan inicio a la pubertad.

Ciclo Estral. Las hembras domésticas, una vez que alcanzan la pubertad, empiezan a presentar periodos de receptividad sexual en forma cíclica, fenómeno conocido como ciclo estral. En las especies como la cerda, la yegua, la oveja, la cabra y la vaca, la duración del ciclo estral fluctúa entre 16 y 24 días. En vaquillas Holstein, Sorensen et al. (1959) y Swanson et al. (1972), reportaron que la duración del ciclo estral es de 21 días. En el bovino, los patrones hormonales de progesterona sérica, así como el comportamiento al momento del estro, permiten diferenciar cuatro fases del ciclo estral, que son: metaestro, que comprende desde el fin del estro hasta que las concentraciones de progesterona sérica alcanzan 1 ng/ml; diestro, abarca los días en que la concentración de progesterona rebasa 1 ng/ml; proestro, empieza cuando la concentración de progesterona disminuye a menos de 1 ng/ml, y termina en el inicio del estro y la etapa de receptividad sexual de la hembra denominada estro (Helmer y Britt, 1985).

cambios en la secreción pulsátil de LH y con el reinicio de la actividad reproductiva (Randel, 1990). Sin embargo, es poco probable que el contenido de grasa *per se*, sea el factor que induzca la secreción pulsátil de LH y la aparición de la pubertad; al respecto, los trabajos de Brooks et al. (1985) y Grass et al. (1982) no pudieron demostrar que las vaquillas alcanzan la pubertad a un nivel de grasa consistente. Por otro lado, Simpson et al. (1991) encontró que vaquillas prepuberes con concentraciones reducidas de hormona de crecimiento, depositan más grasa y alcanzan la pubertad a una edad más avanzada que vaquillas con una concentración normal de hormona de crecimiento.

En los mamíferos, el funcionamiento del eje hipotálamo-hipófisis-ovario es el último componente del organismo animal en madurar (Ramaley, 1979). Las evidencias muestran que la subalimentación puede atrasar el crecimiento e impedir a las hembras alcanzar una composición corporal crítica, necesaria para que ocurra una posible señal metabólica que desencadene los cambios neuroendocrinos que dan inicio a la pubertad.

Ciclo Estral. Las hembras domésticas, una vez que alcanzan la pubertad, empiezan a presentar períodos de receptividad sexual en forma cíclica, fenómeno conocido como ciclo estral. En las especies como la cerda, la yegua, la oveja, la cabra y la vaca, la duración del ciclo estral fluctúa entre 16 y 24 días. En vaquillas Holstein, Sorensen et al. (1959) y Swanson et al. (1972), reportaron que la duración del ciclo estral es de 21 días. En el bovino, los patrones hormonales de progesterona sérica, así como el comportamiento al momento del estro, permiten diferenciar cuatro fases del ciclo estral, que son: metaestro, que comprende desde el fin del estro hasta que las concentraciones de progesterona sérica alcanzan 1 ng/ml; diestro, abarca los días en que la concentración de progesterona rebasa 1 ng/ml; proestro, empieza cuando la concentración de progesterona disminuye a menos de 1 ng/ml, y termina en el inicio del estro y la etapa de receptividad sexual de la hembra denominada estro (Helmer y Britt, 1985).

En el período preovulatorio, el estradiol aumenta su concentración sanguínea, y provoca un aumento en el número de receptores a GnRH en la hipófisis (Clarke et al., 1988), aumentando la frecuencia y disminuyendo la amplitud de los pulsos de LH. La pulsatilidad de la LH estimula la secreción máxima de estradiol por el folículo preovulatorio, situación que provoca la onda preovulatoria de LH y FSH (Spicer y Echterkamp, 1986).

Después de la onda preovulatoria, el estradiol plasmático disminuye notablemente, mientras el contenido de progesterona folicular aumenta, manteniéndose concentraciones basales de LH y FSH. En el metaestro, cuando la concentración de esteroides ováricos es aún baja, ocurre un aumento de la concentración de FSH, esto puede deberse al descenso de inhibina (Hansel y Convey, 1983). El incremento de la FSH, puede jugar un papel en el reclutamiento de folículos preantrales, ya que a los 3 o 4 días del metaestro, aparece en el ovario un folículo grande, los estrógenos producidos por este folículo, más la progesterona del cuerpo lúteo recién formado, ejercen retroalimentación negativa sobre la LH, durante la fase lútea del ciclo estral (Hinshelwood et al., 1986).

En bovinos, el cuerpo lúteo en formación adquiere su plena funcionalidad a los 7 días de la ovulación, con un aumento paulatino en la secreción de progesterona; alcanzando su pico aproximadamente entre los días 8-11 (Sprague et al., 1971). En este momento, los pulsos de LH son de baja frecuencia y alta amplitud (Price y Webb, 1988), mismo que sucede también en la fase lútea media de la mujer (Vermesh y Kletzky, 1987). Una vez que empieza la regresión del cuerpo lúteo, la secreción de LH es baja con un aumento en el número de receptores foliculares. Esto puede ser importante para la maduración folicular y la elevación de estradiol en el proestro del siguiente ciclo estral (Hansel y Convey, 1983).

En bovinos se ha investigado el efecto de la alimentación sobre la duración del ciclo estral; en este sentido, se observa, que mientras el grado de subalimentación no sea severo y las hembras continúen ciclando, el ciclo estral será de duración normal (Sorensen

et al., 1959; Imakawa et al., 1983; Helmer y Britt 1985; Schrick et al., 1990; Villa-Godoy et al, 1990b).

Comportamiento Estral. Durante el estro, la concentración de progesterona es basal y la de los estrógenos elevada. La unión de estrógenos y progesterona, a receptores en el núcleo ventromedial del hipotálamo permite a la rata presentar lordosis durante el estro (Pfaff y Schwartz-Giblin, 1988).

Se ha estudiado el efecto de concentraciones diferentes de 17β estradiol sobre la conducta estral. Coe y Allrich (1989) encontraron un pico de 17β estradiol mayor en vaquillas superovuladas, que en vaquillas no superovuladas. Asimismo, la duración del estro fue mayor en el grupo de vaquillas superovuladas, sin afectar la intensidad estral, siendo similar el número de montas dadas y recibidas por las vaquillas en ambos grupos. Por otra parte, Staigmiller et al. (1982) encontraron que el régimen alimentario no altera la secreción de 17β estradiol en el momento del estro en vaquillas. Finalmente el número de hembras en estro, en forma simultánea, aumenta el número de montas dadas y aceptadas por una hembra en estro. (De Silva et al., 1981; Helmer y Britt, 1985; Pennington et al., 1985).

Por otro lado se ha investigado el efecto del estrés sobre el comportamiento estral; animales sometidos a estrés liberan ACTH. Hein y Allrich (1992) reportaron que la aplicación de prostaglandina $F2\alpha$ y hormona adrenocorticotrópica a vaquillas Holstein durante el diestro causó un intervalo mayor a la aparición del estro, disminución de su duración y aumento en la concentración de progesterona. Durante el estrés, el cortisol es uno de los glucocorticoides secretados por las glándulas suprarrenales en respuesta a la ACTH, al respecto Cook et al. (1987) reportaron que el suministro de diferentes dosis de cortisol a vaquillas no alteró la duración e intensidad estral.

Se ha documentado, que otros factores ambientales como la estación del año y tipo de piso de los corrales, afectan la duración del estro. En la especie *Bos taurus*, Pennington

et al. (1985) estudiaron el efecto de la temperatura de la estación del año sobre la actividad estral, e informaron que en la estación fría, la duración del estro fue menor, pero de mayor intensidad que en la estación caliente. Pennington et al. (1985) y De Silva et al. (1985) encontraron una mayor actividad de monta en la estación fría del año que en la estación calurosa en vacas en estro. Aunque los estudios de Britt et al. (1986) señalan que la receptividad sexual de las vacas Holstein al parecer no está afectada por la estación del año. El tipo de piso en los corrales influye la actividad estral, las vacas mantenidas en piso de concreto, disminuyen la actividad de monta y el número de montas recibidas que vacas mantenidas en piso de tierra (Pennington et al., 1985 y Britt et al., 1986).

En vacas y vaquillas, la información muestra que si una hembra presenta estro, su duración e intensidad, no es afectada por el régimen alimenticio a que haya estado sometida, ni su condición física en ese momento. (Knutson y Allrich, 1988 y Villa-Godoy et al., 1990b); sino más bien por factores externos, que por alteración de patrones fisiológicos de secreción hormonal, que puede inducir la subalimentación.

Progesterona. La reducción, del contenido de nutrimentos en las dietas de vacas y vaquillas, se ha relacionado con cambios en el peso corporal, condición física y estado endocrinológico de los animales. En vaquillas ciclando y en vaquillas de primer parto lactando, la alimentación con dietas con un contenido variable de energía, resulta en concentraciones diferentes de progesterona sérica durante la fase lútea (Rone et al., 1982; Imakawa et al., 1983; Knutson y Allrich, 1988). Por el contrario, Spitzer et al. (1978) y Harrison y Randel (1986), no reportan diferencias en las concentraciones de progesterona en vaquillas ciclando alimentadas con un contenido variable de energía. En un estudio con vaquillas cíclicas, perdiendo peso durante 60 días y otras ganando peso durante el mismo período, se encontró una relación lineal positiva entre las concentraciones de progesterona y cambios de peso (Imakawa et al., 1986a).

En vaquillas y vacas cíclicas, que pierden peso hasta presentar anestro, el incremento de peso necesario para volver a ciclar es mayor que el peso registrado al momento de la detención de la actividad estral, lo cual implica que las vaquillas necesitan cierto grado de reservas corporales para presentar ciclicidad estral y presentan un modelo ideal para analizar cambios endocrinos que gobiernan este fenómeno. Villa-Godoy et al. (1990a) mostraron que las concentraciones séricas de progesterona, son menores en vaquillas bajo balance de energía negativo, caracterizado por pérdida de peso, que en vaquillas con balance energético positivo durante cuatro ciclos estrales.

No se han reportado efectos de raza sobre la producción de progesterona; Rhodes et al. (1982) no encontraron diferencia entre vaquillas Hereford x Holstein y Brahman, en producción de progesterona *in vivo* e *in vitro*. Resultados similares en vaquillas de razas Europeo vs Cebú han reportado Adeyemo (1987) y Fajersson et al. (1992). Las concentraciones de progesterona, tampoco varían con la estación del año. Adeyemo et al., (1980) encontraron concentraciones similares de progesterona en la estación lluviosa y seca de Nigeria en vaquillas *Bos taurus* y *Bos indicus*. En Texas, Rhodes et al. (1982) observaron concentraciones similares de progesterona en vaquillas Hereford x Holstein y Brahman en los solsticios de verano e invierno y en México de igual forma, la estación no afectó dicha hormona en vacas y vaquillas cebú (Villagómez, 1990).

Un análisis de la información muestra que la concentración de progesterona es afectada por la alimentación, aunque su secreción puede también depender del grado de reservas corporales de los animales cuando enfrentan estados de restricción nutricional. Al respecto, Schrick et al. (1990) postula que la pérdida de peso y condición física no afecta la concentración de progesterona si la ciclicidad estral es mantenida.

Hormona luteinizante. La subalimentación en ratas (Bronson, 1986) y ovejas (Thomas et al., 1990) disminuye la liberación pulsátil de LH. En vaquillas, la restricción alimenticia disminuye la concentración, frecuencia y amplitud de pulsos de LH, que en

vaquillas bien alimentadas (Day et al., 1986). Otros trabajos en vaquillas muestran que la subalimentación sólo disminuye la frecuencia de pulsos de LH (Kurz et al., 1990) o la concentración media de LH durante la gestación (Killen et al., 1989).

Otros autores no encontraron efecto de la subalimentación sobre la secreción de LH en vaquillas en estro y diestro (Spitzer et al., 1978; Harrison y Randel, 1986) ni en vaquillas durante el posparto (Rone et al., 1982), ni en vacas lactando (Schrick et al., 1990). Gombe y Hansel (1973) encontraron que la subalimentación de vaquillas durante el diestro aumenta la liberación de LH así como en vacas lactando post aplicación de GnRH (Rasby et al., 1991). En ovejas, la subalimentación suprime la liberación pulsátil de LH, al bloquear la liberación de GnRH, sin afectar la síntesis, o la capacidad de la hipófisis de secretar LH (Foster y Olster, 1985).

La información referida, muestra resultados inconsistentes del efecto de la subalimentación, sobre patrones de secreción de LH durante el ciclo estral y la gestación. Aunque tal vez el primer signo de una deficiencia nutricional, sea a nivel central ocasionando una disminución de la secreción pulsátil de GnRH por el hipotálamo.

Respuesta del hipotálamo a GnRH. La acción de los esteroides gonadales es en primera instancia sobre las neuronas hipotálamicas que contienen GnRH, y receptores a estradiol. Aunque la sensibilidad de las neuronas hipotálamicas a las gonadotropinas puede a la vez depender de la presencia de otros metabolitos específicos u hormonas metabólicas que reflejan el estado nutricional del animal, como puede ser el caso de la glucosa (Rutter y Manns, 1987).

El GnRH regula el número de sus propios receptores y la sensibilidad de sus células blanco, e induce en la hipófisis la liberación de LH. En la pituitaria, existen receptores a GnRH cambiantes durante el ciclo estral. El número de receptores a GnRH en la pituitaria es más alto en la fase periovulatoria en ratas (Conn et al., 1986). Mientras que en bovinos, el número de receptores a GnRH, es más alto durante la fase lútea tardía (Kawate et al.,

1991), con un aumento progresivo de receptores a GnRH a partir de los 15 días posparto (Nett et al., 1988).

Usando como modelo a la rata en anestro por subalimentación, Bronson (1986) indujo la ovulación con la aplicación pulsátil de GnRH. Otros estudios muestran que la aplicación de GnRH no altera la secreción de LH en ovejas (Rhind et al., 1991) y por el contrario la aumenta en cerdas (Britt et al., 1988) y vacas gestantes (Killen et al., 1989). La subalimentación no disminuye el contenido de LH en pituitaria, ni su secreción preovulatoria en ovejas (Haresign, 1981), ni el número de receptores a GnRH en vacas posparto (Moss et al., 1985).

La información muestra, que la subalimentación afecta mecanismos a nivel del sistema nervioso central que impiden la liberación de GnRH, e indirectamente la liberación de LH. Esta suposición es apoyada por Shitsukawa et al. (1990), al determinar que en ratas subalimentadas para inducirles el anestro, el contenido de LH en la pituitaria fue mayor que en ratas con alimentación normal. Parece que en estados de desnutrición, el contenido de LH de la hipófisis no es afectado, y su secreción depende de patrones de secreción de GnRH. Con los trabajos realizados por Skaggs et al. (1986) y Randel. (1990) se puede concluir que la subalimentación afecta la función reproductiva de las hembras al disminuir la liberación pulsátil de GnRH.

Fertilidad. Ratas prepúberes, mantenidas a un 45 % de su peso hasta los 50 días de edad y posteriormente alimentadas a libertad, ovularon entre los 2.5 a 3.5 d, con presentación de estro y preñez (Bronson, 1986).

Las vaquillas alimentadas con un tercio de la energía de sus requerimientos, no mostraron diferencia en el porcentaje de óvulos recuperados y fertilizados, al ser comparadas con vaquillas alimentadas de acuerdo a sus requerimientos (Spitzer et al., 1978). Los mismos autores hipotetizan que la disminución de la tasa de gestación

observada en otros estudios en vaquillas subalimentadas puede ser causada por otros factores después de que ocurrió la fertilización.

Harrison y Randel (1986) reportan que vaquillas subalimentadas tratadas con insulina y FSH aumentan su tasa de ovulación, lo cual muestra que la subalimentación probablemente puede promover una mayor afinidad entre las células de la granulosa de los folículos e insulina. Se sabe que la exposición de células a concentraciones bajas de insulina, aumenta la afinidad de receptores para insulina (Ganong, 1988). Luego, si la insulina permite la entrada de glucosa al interior de las células de la granulosa, y al ser éstas estimuladas por la FSH, pudieron disponer de un mayor aporte energético para la síntesis de esteroides. En este sentido se ha visto que en presencia de insulina aumenta *in vitro* la síntesis de progesterona en células de la granulosa de la rata y la cerda (Gore-Langton y Armstrong, 1988). Otra información muestra que en ovejas la subalimentación no afecta la concentración plasmática de FSH, no así en ovejas bien alimentadas (Xu et al., 1989). Esto hace suponer que en ovejas, durante la maduración folicular existen otros factores asociados con la subalimentación, más que el efecto de la FSH por sí sola, que intervienen en la maduración folicular, ya que aún, la adición de insulina a cultivos de ovocitos, no influyó su tasa de fertilización (Stubbings et al., 1990).

En vaquillas productoras de carne de primer parto, moduladas en su condición física con dietas subenergéticas, para lograr una condición física entre 6 y 7 (1= emaciación, 9= obesidad) tuvieron un porcentaje de gestación de 88% vs 68% de vaquillas con condición física entre 4 y 5 (DeRouen et al., 1994). Vacas próximas al parto, alimentadas con una dieta de mantenimiento, presentaron un porcentaje mayor de fertilidad a los 90 días posparto que vacas alimentadas para perder peso (Selk et al., 1988). Resultados similares se han encontrado en vacas que pierden menos del 10% de su peso vivo contra vacas que pierden más de este porcentaje (Heinonen et al., 1988).

En Nigeria Oyedipe et al. (1982) encontraron un efecto directo entre el contenido de proteína de la dieta y el porcentaje de preñez de vaquillas. En vacas posparto,

alimentadas desde los 10 hasta los 149 días posparto, con dietas con un contenido de 15 y 20% de proteína no se observó efecto sobre el comportamiento reproductivo, relacionado a días a la concepción, servicios por concepción y porcentaje de gestación (Howard et al., 1987). Sin embargo, Jordan et al. (1979) reportaron que un aumento en el contenido de proteína de la dieta más allá del 16%, aumenta el número de servicios por concepción en vacas, siendo más afectadas las vacas después de su cuarta lactancia, y que además acusen pérdida de peso (Kaim et al., 1983). En este sentido, una revisión realizada por Ferguson y Chalupa (1987) sobre el efecto del porcentaje de proteína de la dieta sobre la reproducción, identificaron al tipo de proteína, contenido energético de la ración y edad de los animales, como los principales factores que hacen variar los resultados. Así mismo señalaron que el exceso de proteína de la ración puede afectar la reproducción a través de los efectos del amonio y sus metabolitos sobre los gametos o estados embrionarios tempranos, lo que puede ocurrir al disminuir el pH uterino durante la fase lútea (Elrod y Butler, 1993).

De los trabajos consultados, se puede concluir que el efecto de la subalimentación energética y proteica sobre la fertilidad en vacas y vaquillas, depende de la condición física, duración de la subalimentación y contenido de nutrientes de la dieta a que estas son sometidas. Aunque se puede pensar, que si una hembra subalimentada presenta actividad estral, su función reproductiva al menos hasta la concepción no es afectada.

Tamaño ovárico. La subalimentación de ratas adultas disminuyó el peso del ovario en más de la mitad (Howland, 1972). En ratas prepúberes, la subalimentación además de ocasionar retraso de la pubertad, también limita el crecimiento ovárico (Latern-Moore y Everitt, 1978).

En becerras cerca del inicio de la pubertad, ocurre un crecimiento ovárico fisiológico, dado por un proceso activo de mitosis en células de la granulosa, que dan origen a la formación del primer folículo y formación del primer cuerpo lúteo. Mientras

que en vaquillas que ya han alcanzado la pubertad, el crecimiento de sus ovarios dependerá de la fase del ciclo estral. De esta forma, si la subalimentación afecta el tamaño del folículo o del cuerpo lúteo, el tamaño del ovario puede depender del estado nutricional de la hembra.

En becerras Holstein del nacimiento a la pubertad, la subalimentación ha mostrado disminuir el crecimiento ovárico (Sorensen et al., 1959). Periodos de restricción alimenticia por cinco meses en vaquillas Holstein no redujeron el tamaño del cuerpo lúteo (Imakawa et al., 1983). En vacas alimentadas con dietas bajas en energía antes del parto no se afectó el tamaño del folículo mayor ni la concentración de 17β estradiol en el primer mes del posparto (Lishman et al., 1979).

Como conclusión, se puede plantear que si la subalimentación impide la secreción de GnRH, el volumen ovárico depende indirectamente de la secreción de esta hormona, ya que la aplicación pulsátil de GnRH aumenta el volumen ovárico de vaquillas (Awotwi et al., 1984).

Factores que afectan la reproducción

Insulina. Esta hormona, regula la concentración de la glucosa sanguínea. Los receptores para insulina se encuentran en casi todas las células del cuerpo, su número se incrementa en estados de inanición (Ganong, 1988) y durante la preñez para favorecer la lipogénesis (Guesnet, et al., 1991). La unión de la insulina con su receptor a la vez aumenta el número de transportadores de glucosa en la membrana celular (García-Sainz, 1987).

En la última década, se ha estudiado el efecto de la insulina sobre la actividad reproductiva de las hembras, en cerdas la insulina exógena indujo un aumento en la concentración de LH, y la tasa de ovulación (Jones et al., 1983). En ovejas púberes, la aplicación de insulina desde el día 12 del ciclo hasta un día después del estro, no afectó el

patrón de LH, ni la tasa de ovulación (Beam y Holcombe, 1992). Se ha asociado una secreción baja de LH con una nutrición pobre, debido a concentraciones bajas de insulina a nivel central. En ovejas ovariectomizadas subalimentadas, la canulación cerebroventricular para aplicar insulina, no modificó la concentración media, la secreción pulsátil, y la amplitud de LH (Hileman et al., 1993). En bovinos, Harrison y Randel (1986) informaron que la vida media de la insulina en vaquillas perdiendo peso, aumenta a 12 h, comparado a vaquillas ganando peso. Esto se debe a alteraciones en el catabolismo de la insulina debido a la subalimentación. La aplicación de insulina no afectó el número de picos de LH, amplitud de los picos de LH y área bajo la curva de LH, así como la secreción media de progesterona durante el diestro. Posteriormente, Richards et al. (1989b) informaron que la pérdida de la condición física y peso de vacas no lactando, hasta inducir el anestro está asociado con una reducción en la concentración de glucosa e insulina y un aumento de ácidos grasos no esterificados. Además, la tasa de desaparición de glucosa fué más lenta en vacas subalimentadas. Por su parte, Schrick et al. (1990) observaron que vacas lactando perdiendo o ganando peso, no muestran diferencias en frecuencia y amplitud de pulsos de LH, a pesar de una disminución de insulina en la fase lútea tardía en las vacas perdiendo peso.

La información consultada indica que la subalimentación disminuye la concentración de insulina, y también puede modificar la secreción de gonadotropinas. Sin embargo la insulina por si sola, en estados de desnutrición, puede ser una posible señal positiva al sistema reproductivo.

Hormona de crecimiento y el factor de crecimiento tipo insulina I. La acción más conocida de la hormona de crecimiento (HC) en los mamíferos, es inducir el crecimiento de los huesos largos a través de la condrogénesis. La secreción de la HC, es más alta en novillos (Verde et al., 1987), y vaquillas en crecimiento (McShane et al., 1989) mientras la concentración plasmática de la HC disminuye con la edad de los animales. La

HC tiene también acciones metabólicas, como favorecer la salida de glucosa hepática y muscular, y aumentar la concentración de ácidos grasos circulantes, así como una acción galactopoyética (Peel et al., 1983). La acción de la HC es a través de cuando menos cinco clases de somatomedinas, que son factores de crecimiento secretados principalmente por el hígado y otros tejidos; los más estudiados son el factor de crecimiento tipo insulina I (FCTI-I), y el factor de crecimiento tipo insulina II (FCTI-II).

En ratas machos y hembras se ha probado que la HC, puede intervenir en el desarrollo gonadal, y la aplicación de anticuerpos contra la HC, a los 2 y 5 días de nacimiento provocó una disminución de peso testicular y ovárico en relación al peso corporal. (Gardner y Flint, 1990). En becerras en crecimiento, alimentadas con dietas bajas en energía, muestran una concentración aumentada de la HC, mayor liberación de la HC a la aplicación de arginina, y una concentración disminuida del FCTI-I (Houseknecht et al., 1988).

Por otro lado la Biotecnología ha permitido la producción de la somatotropina recombinante bovina (STrb), con una capacidad galactógena superior a la HC (Bauman et al., 1985). El uso de la STrb en ganado lechero ha obligado a estudiar sus efectos sobre la reproducción. La aplicación prolongada de la STrb en becerras prepúberes alimentadas con dietas diferentes en energía, no afecta la edad a la pubertad, ni la secreción de LH, estas variables sin embargo fueron afectadas por el tipo de alimentación (Hall et al., 1994). La STrb utilizada en vaquillas, incrementa la concentración del FCTI-I y de insulina, con un aumento en el reclutamiento de folículos pequeños menores a 5 mm (Gong et al., 1993). Por otro lado, se ha estudiado el efecto del factor liberador de la hormona de crecimiento (GRH), en el parto de vaquillas observándose en el posparto de las vaquillas una mayor liberación de la HC, más pérdida de peso, y un intervalo más amplio del parto a la actividad ovárica, así como una relación inversa en los primeros 30 d, posparto entre el FCTI-I y el número de días del parto al inicio de la actividad ovárica.

Se han hecho estudios de la relación del FCTI-I y la función reproductiva, después del hígado y el útero, el ovario es el principal sitio de producción del FCTI-I. En la rata durante el crecimiento folicular, la proliferación y diferenciación de células de la granulosa, aunque dependen de la acción de las gonadotropinas y esteroides gonadales, el destino del folículo en desarrollo, supone la existencia de mecanismos intraováricos reguladores. El FCTI-I podría tener un papel central del control autócrino intraovárico, y las células de la granulosa ser los sitios de producción, recepción y acción (Adashi et al., 1989). En este sentido, el FCTI-I puede promover el crecimiento y diferenciación de células de la granulosa, actuando como amplificador de la acción de las gonadotropinas y posiblemente como señal paracrina de las células de la teca durante la función folicular.

Por otro lado, el FCTI-I plasmático puede tener una acción directa sobre el ovario. Estudios *in vitro* con células de la granulosa de vaquillas muestran que el FCTI-I aumenta la producción de progesterona (Spicer et al., 1993); lo mismo se ha logrado *in vitro*, con células de la granulosa de cerdas (Veldhuis, 1989). En vaquillas Holstein dietadas por 24 a 48 h, se ha visto que el FCTI-I plasmático disminuye, sin que se afecte la concentración intraovárica del FCTI-I, aunque sí la concentración intrafolicular de estradiol, esto sugiere que el FCTI-I plasmático, puede tener un efecto sobre la función folicular (Spicer et al., 1992). También se ha probado que en vaquillas prepúberes (Simpson et al., 1991) y vaquillas ciclando (Armstrong et al., 1993), la inmunización contra el GRH mantuvo concentraciones séricas bajas del FCTI-I.

La investigación revisada da evidencias de que la HC puede alterar la fisiología reproductiva de la hembra subalimentada, tal vez no por una disminución en su concentración *per se*, que se ha detectado ser alta en estados de alimentación restringida, sino más bien por una disminución del FCTI-I plasmático, que media la acción de la HC. Ahora, aunque la concentración intraovárica del FCTI-I puede ser independiente del FCTI-I en plasma, se puede requerir una acción conjunta del FCTI-I a nivel ovárico y plasmático para permitir la actividad reproductiva de la hembra bovino.

Estacionalidad. El efecto del fotoperíodo sobre la actividad reproductiva de los rumiantes ha sido más documentada en ovejas; éstas generalmente presentan su época de apareamiento en los días cortos del año. Por el contrario otros animales como el hámster y la rata de agua, muestran su actividad reproductiva en los días largos del año. (Fink, 1988).

En bovinos, la actividad reproductiva es continua durante todo el año, aunque en la especie *Bos indicus*, la frecuencia de estros observados es menor durante el invierno que en las otras estaciones del año (Villagómez, 1990). Esto indica que la reducción de la duración del día, en la especie *Bos indicus* deprime la actividad estral, lo que hace suponer que la luz puede jugar un papel importante desde el punto de vista estacional. Al respecto se ha observado que en vaquillas Holstein bajo condiciones controladas de fotoperíodos de 16 h luz y 8 h oscuridad se estimula la ganancia de peso, el consumo de alimento, la conversión alimenticia y la aparición precoz de la pubertad (Petitclerc et al., 1983).

La temperatura es un factor que influye en la reproducción, esto se ha documentado por Cavestany et al. (1985), quienes citan que el incremento de la temperatura de Abril a Julio, estuvo asociado con una disminución en la tasa de concepción de 25% a 7% en vacas Holstein a primer servicio posparto. Resultados similares han sido observados en Israel por Kahnt (1991).

Se puede concluir que la función reproductiva de las hembras, es afectada por la estacionalidad, si consideramos que factores como alimentación, fotoperíodo, temperatura y humedad están supeditados a la época del año.

Vitaminas. La relación entre la función reproductiva y las vitaminas ha sido ampliamente reconocida. En el bovino, las vitaminas A, D y E, son proporcionadas por dietas con contenido de forraje verde y las vitaminas del complejo B y la vitamina K y C

son sintetizadas por el propio animal. Esta información permite suponer que bajo condiciones normales de alimentación, los rumiantes tienen acceso a todas las vitaminas.

Se ha estudiado el β -caroteno y sus efectos sobre la reproducción, el interés surgió a partir de la detección de concentraciones altas de β -caroteno en plasma, fluido folicular y cuerpo lúteo (Chew et al., 1984). Las células lúteas de bovino cultivadas con β -caroteno aumentan marcadamente la producción de progesterona y pueden mantener niveles altos de esteroidogénesis por al menos dos semanas (O' Shaughnessy y Wathes, 1988).

Por su parte, Graves-Hoagland et al. (1988) encontraron que en el invierno, en células lúteas *in vitro* de vacas no gestantes hay una relación positiva entre el β -caroteno y la producción de progesterona, que no se da en el verano. Asimismo, analizaron el efecto de las concentraciones plasmáticas de β -caroteno y vitamina A, sobre la producción *in vivo* de progesterona, en vacas lactantes durante el diestro. Los resultados muestran una relación positiva entre el β -caroteno y las concentraciones de progesterona, y una relación negativa de la vitamina A con la concentración de progesterona. Tekpetey et al. (1987) observaron que las concentraciones de β -caroteno y vitamina A, fueron mayores en las vacas que parieron entre el verano y el otoño, que en vacas que parieron entre el invierno y la primavera, con intervalos a la primera ovulación posparto y número de servicios por concepción similares. Por su parte Wang et al. (1989), al adicionar diferentes concentraciones de β -caroteno en la dieta de vaquillas, no observaron ningún efecto sobre la incidencia de estros, concentraciones de progesterona y LH, actividad estral y concepción a primer servicio de inseminación artificial. No obstante que las concentraciones séricas de β -caroteno fueron diferentes entre los grupos de vaquillas.

La información presentada, pudo haber sido influenciada por la fuente de forraje y calidad, edad de la planta al corte, tipo y características del ensilaje o henificado.

Falta investigar el papel enzimático del β -caroteno y vitamina A, dentro del folículo, así como sus funciones específicas en el metabolismo del ganado lechero.

Minerales. La activación de sistemas enzimáticos celulares, el mantenimiento del pH en los fluidos del cuerpo para las reacciones metabólicas y el balance osmótico entre las células y su medio, dependen ampliamente de los minerales presentes en el medio celular (Pike y Brown, 1975). Se acepta que fallas en la reproducción pueden ser signos de deficiencia de minerales antes que otros síntomas clínicos sean aparentes (Hurley y Doane, 1989).

El calcio y el fósforo han sido los minerales más estudiados. Miller (1981) los considera como minerales esenciales en el contenido de la dieta. Hurley y Doane (1989), observaron en vacas posparto, retardo en la involución uterina, aumento en la incidencia de retención placentaria y prolapsos uterinos, como efectos secundarios al síndrome de fiebre de leche.

El fósforo, como componente de fosfatos orgánicos, forma parte de la estructura de todas las células del cuerpo y del ATP, lo que lo hace esencial para la actividad celular. Es un elemento esencial en el mecanismo de acción de las hormonas proteicas, al formar parte del AMPc. Hurley y Doane (1989) señalaron que la infertilidad debida a deficiencia de fósforo, es generalmente manifiesta antes por la presencia de otros signos, el más común es el de pica o apetito depravado. En los últimos años, se ha estudiado el efecto del fósforo sobre el comportamiento estral en bovinos; en este sentido, Hurley et al. (1982) investigaron en vaquillas Holstein el efecto de tres niveles de fósforo en la dieta. Los resultados mostraron que no hubo efecto sobre la duración del estro, número de montas recibidas por hora, y concentraciones de progesterona y estradiol. Con estos resultados se puede especular que el organismo animal puede suplir carencias de fósforo de la dieta, haciendo uso de sus reservas, y que sólo puede haber síntomas de deficiencias cuando la carencia de fósforo es severa.

Otro mineral como el selenio, se ha verificado en mamíferos ser un componente de la enzima peroxidasa glutatiónica (GSH-Px), aunque se han descubierto varias proteínas

no hémicas que contienen selenio, sin que la función de estas últimas esté dilucidada (Mass, 1990). La GSH-Px cataliza las reacciones que ayudan a destruir el peróxido de hidrógeno y los hidroperóxidos de ácidos grasos evitando la degradación oxidativa de la célula. Reproductivamente el selenio es considerado como el oligoelemento más importante, su deficiencia en hembras puede causar retención placentaria (Julien et al., 1976a) y quistes ováricos (Harrison et al., 1984). En vacas superovuladas suplementadas con selenio, se han logrado porcentajes de fertilización de un 100 vs 41% de vacas no suplementadas (Segerson et al., 1977). En ovejas la carencia de selenio se traduce en pérdidas embrionarias entre los 20 y 30 días de la concepción (Schingoethe et al., 1988a).

La vitamina E, al igual que la GSH-Px, tiene propiedades antioxidantes, aunque cada una con funciones específicas. De tal forma que se han utilizado en forma combinada. Segerson et al. (1977) encontró que ovejas alimentadas con planos adecuados de nutrición con aplicación de selenio y vitamina E, presentaron un porcentaje mayor de ovocitos fertilizados recuperados que el grupo de ovejas sin selenio y vitamina E (100 vs 77%), colateralmente el grupo de ovejas al que se les suministró vitamina E y selenio presentó un número mayor de contracciones uterinas hacia el oviducto y un número mayor de espermatozoides alrededor de la zona pelúcida en los ovocitos fertilizados. En otros estudios en vacas no superovuladas no se ha podido mejorar la fertilización proporcionando dietas adicionadas de selenio y vitamina E (Segerson et al., 1982).

La suplementación con selenio o selenio y vitamina E reducen los casos de retención de placenta, en vacas que presentan una incidencia alta o bien donde el selenio o la vitamina E no se incluyó en las dietas (Julien et al., 1976a y Julien et al., 1976b).

El selenio se acumula preferentemente en el ovario, placentomas, pituitaria, y glándulas adrenales, lo que sugiere que pueda tener alguna función específica en estos tejidos (Harrison et al., 1984). A pesar de que se sabe de la importancia del selenio en la reproducción, la caracterización y función de ciertas selenoproteínas aun no ha sido posible.

La función del resto de los minerales traza sobre la reproducción en bovinos, esta menos documentada.

Sobrealimentación. Esta situación es poco frecuente que ocurra, aunque cuando la sobrealimentación se da en vaquillas productoras de leche, estas pueden verse afectadas en su capacidad lechera.

La alimentación de grupos de becerras Holstein, de 1 a 16 semanas de edad con 100 y 140% de TND, presentaron una proporción de tejido glandular en sus ubres de 63 y 9% respectivamente, siendo el resto de la ubre tejido graso (Sorensen et al., 1959). Los resultados son importantes, si consideramos que la producción de leche es una relación directa entre el número de células secretorias y la actividad sintética de leche por la ubre (Tucker, H.A. 1969 y Keys et al., 1989).

Se ha visto que la sobrealimentación de becerras durante la primera fase de crecimiento alométrico de la ubre (3 a 10 meses de edad) disminuye el desarrollo glandular y la producción de leche (Gardner et al., 1977; Sejrnsen et al., 1982). Mientras becerras de 6 meses de edad con una GDP de .625 durante 120 días y después sobrealimentadas por 60 días para obtener una GDP de 1.1 kg, tuvieron mayor producción de leche, que becerras sobrealimentadas en los primeros 120 días (Peri y Gertler 1993). Otro estudio muestra que la mamogénesis puede ser afectada por el peso, al observarse que vaquillas Holstein entre 6 y 16 meses y un peso cercano a los 200 kg no se vieron afectadas en su producción láctea cuando fueron alimentadas para obtener una GDP de .9 kg (Stelwagen y Grieve, 1992).

Por otro lado, los efectos de la sobrealimentación sobre la reproducción se han estudiado en becerras Holstein, con acceso a dietas con un contenido de TND del 140 y 100%. Las becerras tratadas presentaron un crecimiento más acelerado de sus ovarios y útero, con una edad a su primer estro observable de 8.4 vs 11.2 meses del grupo testigo alimentadas de acuerdo a sus requerimientos energéticos (Sorensen et al., 1959).

Asimismo la sobrealimentación de vaquillas Holstein durante la segunda fase alométrica de la ubre (3 meses de gestación al parto) aumentó el número de días a primer estro observable (Lacasse y Block, 1993). Vaquillas productoras de carne que durante su crecimiento fueron alimentadas a libertad, con dietas altas en energía tuvieron mayor incidencia de distocias que vaquillas alimentadas con un 66% de energía del grupo tratado (Bond y Wiltbank, 1970). Otro estudio (Arnett et al., 1982) en vaquillas gemelas de razas cárnicas, separadas para inducirles la obesidad, o para ser alimentadas para que tuvieran una GDP de .33 kg del año de edad al parto y su estudio hasta el tercer parto, muestra que las vaquillas obesas tuvieron un 40% de partos distócicos, sin que el número de servicios por concepción se afectara. En el mismo estudio, al inducir la obesidad u ofrecer una alimentación normal durante la gestación a vacas pluríparas durante dos partos consecutivos, los mismos autores reportan que las vacas alimentadas en forma convencional requirieron menos servicios por concepción y menos asistencia al parto.

Los sistemas intensivos de producción de leche presionan a las vacas altas productoras, a realizar ajustes metabólicos importantes en el posparto, como la movilización de reservas corporales y un aumento en el consumo de alimento para alcanzar la homeostasis. Esta situación hace que en algunas ocasiones, tratando de hacer menos acentuada la pérdida de la condición física en el posparto, a la vacas se les sobrealimente durante el periodo seco, induciendo en el posparto "el síndrome de la vaca gorda". Este padecimiento implica obesidad y prácticamente en la mayoría de los casos se acompaña de metritis y mastitis (Schultz et al., 1988) y en ocasiones de trastornos metabólicos como cetosis y fiebre de leche (Fronk et al., 1980). Vacas alimentadas 50 días antes del parto, con raciones a base de heno y silo de maíz, presentaron crías de mayor peso al nacimiento, acompañado con mayor incidencia de distocias, que vacas alimentadas a base de heno-leguminosas o bien alimentadas al 1% de su peso vivo en base seca y un suplemento protéico. Sin embargo, las vacas alimentadas con heno-leguminosas tuvieron el periodo parto concepción más largo (Nocek et al., 1983).

El contenido de proteína de la dieta y sus efectos reproductivos han sido también estudiados. En la mayoría de los trabajos, se ha visto que conforme se incrementa el contenido de proteína cruda de la ración, aumenta el número de servicios por concepción y se alarga el periodo parto-concepción (Ferguson y Chalupa, 1989).

En vacas posparto (Carrol et al., 1987) es posible utilizar dietas desde un 13 a 20% de proteína cruda sin afectar la concepción, y consiguiendo con el segundo porcentaje un aumento en la producción de leche (Howard et al., 1987), sin alterarse el periodo del parto a la presencia del primer cuerpo lúteo y el comportamiento estral. Aunque vacas de más de cuatro partos pueden presentar un aumento en el número de servicios por concepción, cuando el contenido de proteína de la dieta es del 19%. (Ferguson y Chalupa, 1989).

Una acción reproductiva de la sobrealimentación (Flushing) antes y durante el empadre en hembras mamíferas, ha sido la de incrementar el número de óvulos durante la ovulación. Para la hembra bovino que regularmente libera un solo óvulo por ciclo estral, el uso de planos altos de alimentación ha tenido poco impacto sobre la tasa de ovulación, por lo que el flushing ha estado más dirigido a inducir en hembras posparto el reinicio de la actividad reproductiva, al menor tiempo así como mejorar la tasa de concepción.

En vacas productoras de carne la utilización del flushing por 28 días en el posparto, combinado con la separación de la cría por 48 h, no acortó el periodo parto-concepción ni mejoró la tasa de concepción (Wetteman et al., 1984). En vacas destetadas, el flushing por 10 días tampoco tuvo efecto sobre la tasa de concepción (Westfall et al., 1984). Se ha visto que en becerras prepuberales bajo tratamientos superovulatorios, no existió efecto de un régimen alimenticio alto por 60 días, sobre el número de ovulaciones (Onuma y Foote 1969). Por otro lado, se ha visto que la respuesta a la superovulación es menor en vaquillas alimentadas con dietas bajas en energía (Harrison y Randel 1986).

La información muestra que la sobrealimentación en hembras bovino productoras de leche, compromete en la mayoría de los casos su capacidad lechera, y su equilibrio metabólico que desbalanceado repercute negativamente en su actividad reproductiva y

hasta a veces la vida de la cría y de la madre por distocias. En cuanto al uso del flushing en la superovulación, este ha sido usado con resultados irrelevantes y además el costo de la sobrealimentación hacen del flushing un sistema poco práctico.

En otra especie como la oveja, que generalmente tiene la capacidad de presentar ovulaciones múltiples, la utilización del flushing puede mejorar la tasa ovulatoria.

Ovejas alimentadas 20 días antes y 20 días después de empadre con dietas con 53 g de nitrógeno y 4.4 Mcal de energía digestible, tuvieron 166 corderos por 100 ovejas en empadre vs 102 corderos paridos por 100 ovejas alimentadas con 33 g de nitrógeno y 2.0 Mcal (Torell et al., 1972).

Una revisión de Rattray (1977), indica un incremento de la tasa gemelar de 5 a 20% por cada 5 kg de aumento de peso de ovejas en empadre, aunque el aumento de los partos gemelares pudo deberse más al mejoramiento de la condición física que al aumento de peso *per se*. Otros reportes muestran que ovejas en buena condición física no responden al flushing como lo hacen ovejas con condición corporal delgada (Rattray, 1977). Estos trabajos sugieren que ovejas en las que la tasa de ovulación es disminuida por condición corporal pobre, el flushing puede inducir una tasa de ovulación normal.

En la cerda se ha documentado que la tasa de ovulación se incrementa con el flushing. Cerdas alimentadas a libertad durante el ciclo estral y hasta el día 2 o 13 del siguiente ciclo, tuvieron 2.4 cuerpos lúteos más que el grupo control alimentadas en forma restringida (Clark et al., 1972). La alimentación de dos grupos de cerdas a partir del día 8 del ciclo estral, con dietas con 11.0 y 5.4 Mcal de EM, indujo una tasa de ovulación de 16 y 9 óvulos respectivamente (Flowers y Martin, 1989). Resultados similares han sido reportados en cerdas cuando se utilizan dietas altas en energía 6 días antes del estro (Cox et al., 1987).

La información consultada muestra que el flushing aumenta la tasa de ovulación en ovejas y cerdas, lo que no es claro, es si el mayor número de óvulos liberados es consecuencia de un exceso de alimentación o si la respuesta se deba a que las hembras que

presentan una respuesta ovulatoria menor sea por ser alimentadas con dietas bajas en energía. Si es así, el flushing estaría neutralizando la depresión ovulatoria ocasionado por una alimentación limitada (Ferrel, 1991).

Hipótesis

Un sistema de manejo nutricional de sub y sobrealimentación (alimentación escalonada) para favorecer el crecimiento compensatorio, no afecta el comportamiento reproductivo de vaquillas Holstein.

Objetivos

General

Evaluar los efectos de un sistema de alimentación escalonada, sobre el comportamiento reproductivo en vaquillas Holstein para reemplazo.

Particulares

Evaluar el efecto de la subalimentación y sobrealimentación sobre las concentraciones de progesterona y sobre la respuesta de la pituitaria a GnRH.

Determinar el efecto de un sistema de alimentación escalonado sobre tamaño ovárico, características estrales y fertilidad.

Material y Métodos

El trabajo se llevó a cabo en el centro de recría Calamanda, Querétaro, del 21 de septiembre de 1990 al 2 de mayo de 1991. Se usaron ochenta vaquillas Holstein púberes, de 14.3 ± 1.7 meses de edad y 282.7 ± 12.6 kg de peso, las cuales fueron distribuidas al azar en dos grupos de 40 vaquillas cada uno.

La alimentación se diseñó para ser proporcionada en grupo, repartida en dos partes al día, a las 7:00 y a las 15:00 h. Al grupo tratado (alimentación escalonada) se le proporcionó del día 1 al día 154 (Período I) alimentación restringida, seguido de un segundo período del día 155 al día 224 (Período II) de sobrealimentación.

En el período I, las vaquillas del grupo tratado tuvieron una dieta con 10% de PC y 2.04 Mcal de EM·kg⁻¹ de MS, a razón de 3.58 kg por vaquilla, en base seca, ofrecida en dos partes al día (Cuadro 1); con esta ración se esperó una ganancia diaria de peso (GDP) de .25 kg. En el período II, recibieron una dieta con un contenido de 17% de PC y 3.27 Mcal EM·kg⁻¹ de MS, proporcionada a libertad, dos veces al día, sin importar la GDP que las vaquillas obtuvieran (Cuadro 2). Las vaquillas del grupo testigo (alimentación continua) recibieron una dieta con un contenido de 12% de PC y 2.33 Mcal EM·kg⁻¹ de MS, durante todo el experimento, planeando que tuvieran una GDP de .75 kg.

Cada catorce días, previa dieta de 16 h, se registró el peso de las vaquillas, y la ración ofrecida se ajustó en cantidad, para las ganancias de peso establecidas. En el caso de las vaquillas tratadas, durante el periodo de restricción se esperaba el consumo total de la ración por lo que las modificaciones en la cantidad de la dieta fueron mínimas. Durante el periodo de sobrealimentación las mismas vaquillas fueron alimentadas a libertad. En las vaquillas testigo, la cantidad de alimento ofrecida no se modificaba si la GDP estaba de acuerdo con la programada, y en caso contrario se hacían ajustes en cantidad de la ración ofrecida.

Durante los pesajes, cada catorce días y durante los dos periodos de estudio, se tomaron muestras de sangre por punción de los vasos coccigeos a 10 vaquillas por grupo, éstas fueron las mismas en todo el experimento. Las muestras se conservaron en hielo por 5 h, hasta la extracción del suero por centrifugación, a 2000 g durante 15 min. Posteriormente, las muestras de suero fueron congeladas a menos 20° C hasta su análisis para la determinación de progesterona. Los resultados, se agruparon de acuerdo a la fase de ciclo estral, de la siguiente manera:

Para el proestro, se incluyeron las muestras séricas obtenidas dentro de los cinco días previos al estro. Para el estro, quedaron comprendidas las muestras tomadas durante el estro. Para el metaestro, se incluyeron las muestras extraídas, dentro de los primeros cinco días posteriores al estro. El diestro se dividió en diestro temprano, que abarcó a las muestras que se tomaron en la primera mitad en días entre el metaestro y proestro, y diestro tardío donde se agruparon las muestras séricas conseguidas en la segunda mitad del tiempo entre el metaestro y el proestro.

En los días 148 del Periodo I y en el día 218 del Periodo II del experimento, se evaluó la concentración basal de LH, antes de la aplicación de GnRH y la liberación de LH en respuesta a la inyección intravenosa de 200 µg de GnRH¹ en tres vaquillas por grupo, que se encontraban en los días 7 y día 12 del ciclo estral. En el PII, se aumentó una vaquilla por grupo (n = 4). A las vaquillas se les colocó una cánula en la vena yugular, utilizando tubos² de polietileno de diámetro interno y externo de 1.4 y 1.9 mm,

¹ Fertagil, Laboratorio Intervet de México.

² Intradermic Polyethylene tubing, Clay Adams Parsippany, N.J.

respectivamente y se les tomó una muestra de 10 ml de sangre cada 15 min. por espacio de dos horas para determinar la concentración basal de LH, considerada como el promedio de las concentraciones de estos muestreos. Cinco min. después de tomar la última muestra para determinar la concentración basal se aplicaron 200 µg de GnRH, y por la misma cánula se tomaron muestras de sangre cada 15 min. por cuatro horas más. Las muestras se conservaron en hielo por 8 h, hasta que se obtuvo el suero por centrifugación a 2000 g. y se determinó la concentración máxima de LH, considerada como la concentración más alta posterior a la aplicación de GnRH. Como concentración media se consideró al promedio de las muestras colectadas después de la aplicación de GnRH. El área bajo la curva después de la aplicación de GnRH, se calculó por la fórmula de la regla trapezoidal, descrita en el anexo I (Procknor, 1986).

El mismo día del pesaje catorcenal, los ovarios de las vaquillas de ambos grupos fueron palpados por vía rectal, para registrar largo, ancho y grosor de cada ovario en cm; el volumen ovárico fue estimado en cm³, multiplicando largo x ancho x grosor. Esta actividad, se suspendió cuando las vaquillas fueron inseminadas. En este estudio se considera que existe una relación paralela entre el tamaño de las estructuras ováricas y el volumen ovárico, de esta forma se supuso que la medición del volumen ovárico en las fases del ciclo estral podría indicar si el tamaño del folículo y del cuerpo lúteo podrían ser afectados por la subalimentación.

Los volúmenes de ambos ovarios se sumaron y los datos fueron agrupados de acuerdo al día del ciclo estral de las vaquillas, en forma análoga a los resultados de progesterona.

La observación de las vaquillas para la detección del estro, se realizó en ambos grupos de 6:30 a 7:30 y de 18:00 a 19:00 h diariamente. Se consideró una vaquilla en estro cuando ésta permitía ser montada por otra vaquilla y permanecía inmóvil.

Durante los días 133 a 144 en el periodo I se evaluó la duración e intensidad del

estro, en 17 y 13 vaquillas de los grupos tratado y testigo, respectivamente. Mientras que en los días 198 a 213 del periodo II, las mismas variables se evaluaron en 12 y 13 vaquillas de los grupos tratado y testigo respectivamente. La observación de la actividad estral, se hizo en lapsos de 1 h con intervalos de 2 h durante las 24 h del día. Se consideró como inicio del estro la primer monta aceptada por una vaquilla detectada en un periodo de observación y como fin del estro la última monta recibida dentro de un periodo de observación.

La intensidad del estro se midió por el número de montas recibidas por una vaquilla desde el inicio hasta el fin del estro.

Las vaquillas de ambos grupos fueron inseminadas en forma artificial por un mismo técnico, en un esquema de mañana y tarde, al primer estro detectado después de alcanzar 350 kg. Al final del experimento, se determinaron porcentaje de concepción a primer servicio, y edad y peso a la concepción.

Las concentraciones de progesterona fueron cuantificadas en suero sanguíneo, por medio de un radioinmunoanálisis (RIA) validado por Jiménez et al., (1985). Los coeficientes de variación (CV) inter e intraensayo para el control de calidad en 10 ensayos fueron de 13.2 y 9.3%, respectivamente. La sensibilidad mínima de los ensayos fue de 12.2 pg/tubo.

La LH fue cuantificada en el laboratorio de Reproducción del INIFAP, con la técnica descrita por Niswender et al., (1969). La concentración de LH se determinó por duplicado en alícuotas de 100 µl de suero, utilizando un análisis de RIA heterólogo de doble anticuerpo, específico para LH bovina. El primer anticuerpo que se utilizó contra LH ovina fue generado en conejo (CSU204), obtenido por G. D Niswender, en una dilución de trabajo de 1:30,000. La hormona utilizada como referencia en la curva patrón fue USDA-bLH-B5 (AFP-5,500) y para la marcación con ¹²⁵I se utilizó la USDA-bLH-I-1 (AFP-6,000). La [¹²⁵I] LH se diluyó con SAF (solución amortiguadora de fosfato) con .1% de albúmina de huevo (SAF-A), usando 100 µl por tubo, con 20,000 cpm. El segundo

anticuerpo contra gamaglobulinas de conejo (generado en ovino) se utilizó a una dilución de trabajo de 1:20. Los tubos se incubaron a 4°C por 48 h. Para detener la reacción a cada tubo se le agregó 1 ml de SAF-A y se centrifugaron en refrigeración a 2,796 g durante 30 min, el sobrenadante se retiró y se contó el precipitado en un contador de rayos gamma. Se utilizó un solo ensayo. Los controles alto, medio y bajo utilizados en el ensayo de LH tuvieron una concentración promedio de 14.3, 12.4 y .76 ng/ml. Con un CV intra análisis de 7.27, 4.95 y 2.06%, respectivamente. La sensibilidad del ensayo, definida como la menor concentración estándar incluida en la curva fue de .195 ng/ml.

Análisis estadístico

Todas las variables estudiadas, excepto aquellas determinadas al final del experimento fueron analizadas dentro de un mismo periodo de estudio (Apéndice II).

Las variables ganancia total, peso final, edad y peso a la concepción analizadas al final del experimento, así como las variables concentración de progesterona en el estro, área bajo la curva de LH en respuesta a la aplicación de GnRH, concentración máxima de LH después de la aplicación de GnRH y duración del estro en los periodos I y II se analizaron utilizando un modelo que incluyó el efecto de tratamiento.

Las concentraciones de progesterona en las fases estrales del diestro temprano y tardío y en el proestro del periodo II, al igual que intensidad del estro en el periodo I y II y volumen ovárico en el metaestro del periodo II, se analizaron con un modelo que incluyó el efecto de tratamiento y día del ciclo estral como covariable y en el caso de intensidad estral, el número de vaquillas en estro en forma simultánea como covariable.

Las concentraciones de progesterona en las fases estrales de metaestro de los periodos I y II, diestro temprano, diestro tardío y proestro del periodo I así como volumen ovárico en las fases estrales de diestro y proestro de los periodos I y II, se analizaron con un modelo que incluyó los efectos de tratamiento, vaquilla dentro de tratamiento y día previo o posterior al estro como covariable.

Las variables concentración basal de LH, concentración media de LH después de la aplicación de GnRH y duración del ciclo estral en los periodos I y II, se analizaron con un modelo que incluyó los efectos de tratamiento y vaquilla dentro de tratamiento.

Cuadro 1. Composición de la dieta durante el Período I de vaquillas Holstein con alimentación continua y restricción

Ingredientes (% BS)	Testigo	Restricción
Sorgo	27.8	-----
Alfalfa	41.3	50.7
Silo	30.8	49.2
	<hr/> 99.9	<hr/> 99.9
Proteína cruda %/ kg en BS	12.0	10.0
Energía metabolizable		
Mcal/kg	2.33	2.04

Cuadro 2. Composición de la dieta durante el Período II de vaquillas Holstein con alimentación continua y realimentación

Ingredientes (% BS)	Testigo	Realimentado
Sorgo	27.8	37.1
Alfalfa	41.3	16.1
Silo	30.8	18.0
Semilla de algodón	-----	10.3
Gluten de maíz	-----	18.3
Lasalocida	-----	0.003
	<hr/> 99.9	<hr/> 99.803
Proteína cruda %/ kg en BS	12.0	17.0
Energía metabolizable		
Mcal/kg	2.33	3.27

Resultados

Ganancias de peso. Los dos niveles de alimentación impuestos desde el comienzo del experimento, resultaron en dos tasas de crecimiento diferentes ($P < .0001$; Cuadro 3). Las vaquillas restringidas durante el periodo I tuvieron una GDP de .244 vs .785 kg del grupo testigo. Durante el periodo II, las vaquillas realimentadas mostraron crecimiento compensatorio logrando una GDP de 1.61 vs .902 kg del grupo testigo. Sin embargo, al final del experimento el grupo tratado no igualó el peso de las vaquillas testigo ($P < .0001$), 429.3 ± 5.4 vs 464.7 ± 5.3 kg, respectivamente (Gráfica 1).

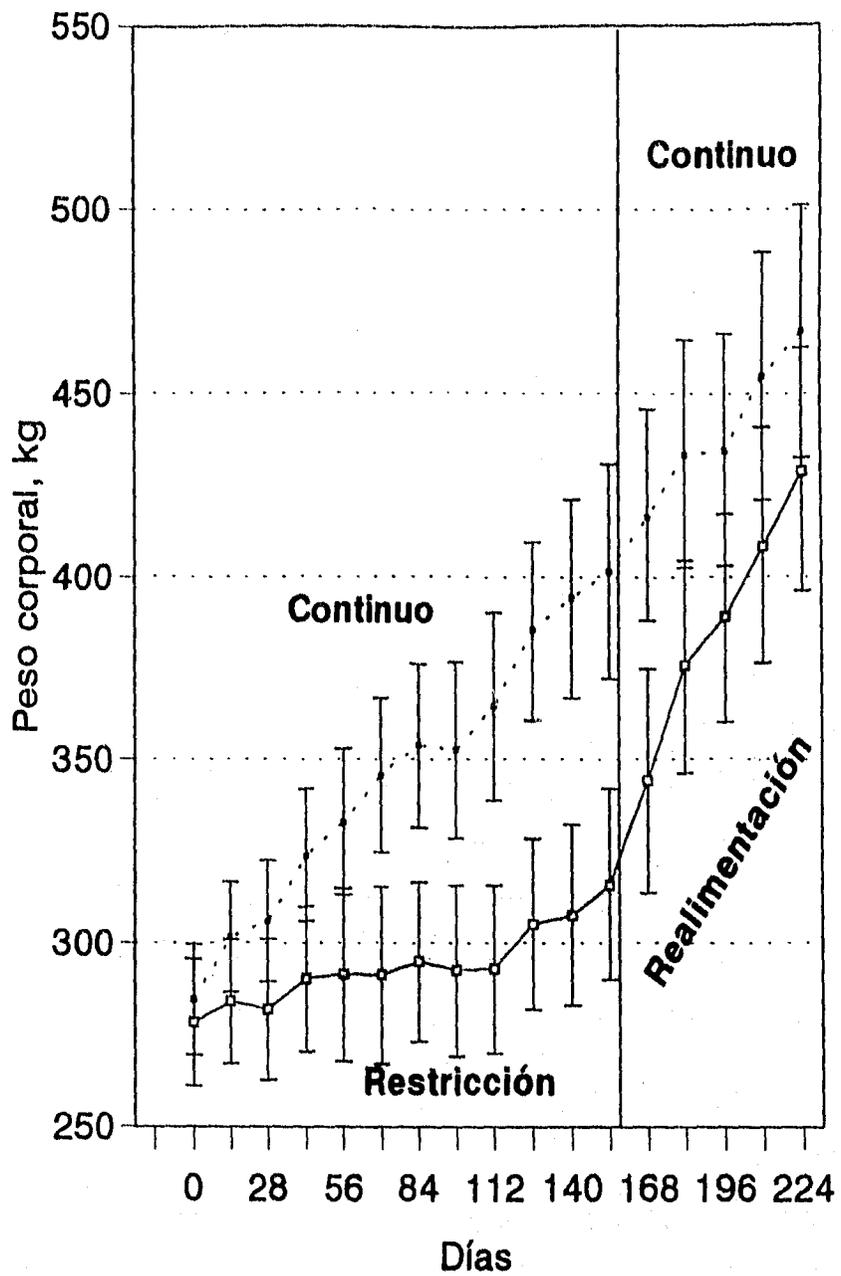
Es importante señalar, que el grupo con alimentación escalonada durante el periodo de restricción, consumían toda la ración, incluyendo materiales muy fibrosos que contenía el forraje, mientras el grupo testigo rechazaba el material más grosero. De tal forma, tres vaquillas con alimentación escalonada durante la restricción alimenticia padecieron ataques severos de actinomicosis por lesión de la mucosa bucal y una vaquillas murió a causa de pericarditis traumática por cuerpo extraño.

En el periodo de crecimiento compensatorio las vaquillas realimentadas tuvieron acceso a una dieta a libertad, observando en las vaquillas un rechazo normal de parte de la ración. En el grupo testigo no se observaron problemas clínicos.

CUADRO 3. Aumento de peso y ganancia diaria promedio ($x \pm ee$) de vaquillas Holstein sometidas a un esquema de alimentación escalonado o continuo

	Periodo I		Periodo II	
	Restricción	Testigo	Realimentación	Testigo
Aumento de peso, kg	$37 \pm 3.3a$	$113 \pm 3.7b$	$117 \pm 3.2a$	$63 \pm 3.6b$
GDP, kg	$244 \pm .02a$	$.759 \pm .02b$	$1.61 \pm .02a$	$.902 \pm .38b$
Observaciones	39	40	39	40

ab Medias con literal diferente dentro de renglón y dentro de periodo son diferentes ($P < .0001$).



Gráfica 1. Cambios de pesos (medias \pm DE) de vaquillas Holstein bajo un esquema de alimentación escalonado o continuo

Concentración de progesterona. El esquema de alimentación utilizado en las vaquillas con alimentación escalonada, indujo cambios en la ganancia diaria de peso durante la restricción y compensación (Cuadro 3). Lo anterior, no afectó las concentraciones de progesterona sérica ni dentro de una misma fase estral, ni dentro de cada periodo de alimentación en ningún grupo ($P > .05$; Cuadro 4). En el periodo I, las vaquillas durante el estro presentaron concentraciones promedio de progesterona típicas de hembras en estro, siendo menores a .35 ng/ml. En el metaestro, la concentración promedio de progesterona fue mayor a la registrada en el estro y menor a 1 ng/ml. Durante el diestro temprano y tardío, el cuerpo lúteo alcanzó su plena funcionalidad, registrando ambos grupos concentraciones mayores a 1 ng/ml y 3.5 a 4.5 ng/ml en promedio. Durante el proestro, se observó una disminución gradual de progesterona, sin que los promedios de las concentraciones fueran menores a 1 ng/ml.

No se observó efecto del peso inicial sobre las concentraciones séricas de progesterona, durante las fases estrales de diestro temprano y tardío cuando en el modelo utilizado para sus análisis se consideró el peso inicial como covariable.

CUADRO 4. Concentración de progesterona (ng/ml, $\bar{x} \pm ee$) en vaquillas Holstein de acuerdo a la fase del ciclo estral en respuesta a un sistema de alimentación escalonado o continuo

Fase estral	Periodo I		Periodo II	
	Restricción	Testigo	Realimentación	Testigo
Estro	.34 \pm .04 (7)*	.26 \pm .05 (5)	.33 \pm .09 (3)	.28 \pm .09 (3)
Metaestro	.62 \pm .13 (9)	.82 \pm .08 (20)	.72 \pm .28 (9)	.97 \pm .30 (8)
Diestro temprano	3.5 \pm .24 (18)	3.3 \pm .24 (17)	2.7 \pm .23 (7)	3.0 \pm .25 (6)
Diestro tardío	3.8 \pm .23 (17)	4.5 \pm .23 (18)	4.1 \pm .45 (5)	3.9 \pm .45 (5)
Proestro	1.9 \pm .20 (9)	2.6 \pm .27 (6)	2.9 \pm .82 (3)	3.1 \pm .56 (6)

* Número de observaciones

Entre periodos, dentro de tipo de alimentación y dentro de fase estral no hubieron diferencias ($P > .05$).

Concentración basal de LH. En la evaluación de la respuesta de LH a la aplicación de GnRH durante el periodo I, se observó que la concentración basal de LH en

las vaquillas restringidas en alimentación fue mayor que la de las testigo (Cuadro 5; 1.57 vs .71 ng/ml) sin embargo, al incluir en el modelo el efecto de vaquilla dentro de tratamiento, no hubo diferencia estadística. En el periodo II ambos grupos presentaron una concentración basal de LH similar ($1.3 \pm .11$ ng/ml).

La secreción de LH después de la aplicación de GnRH, evaluada como área bajo la curva, no varió con el tratamiento (Cuadro 5).

CUADRO 5. Secreción de LH ($x \pm ee$) después de la aplicación de GnRH en vaquillas Holstein en respuesta a un sistema de alimentación escalonado o continuo

Variable	Periodo I		Periodo II	
	Restricción	Testigo	Realimentación	Testigo
Concentración basal, ng/ml	1.57 ± 1.3	0.71 ± 1.3	$1.38 \pm .11$	$1.3 \pm .11$
Area bajo la curva h ng/ml	18.5 ± 4.7	15.2 ± 4.7	13.6 ± 2.3	13.6 ± 2.3
Concentración promedio de LH pos-GnRH, ng/ml	$4.7 \pm .34$	$3.90 \pm .34$	$3.7 \pm .36$	$3.7 \pm .36$
Concentración máxima de LH ng/ml	7.5 ± 2.1	7.6 ± 2.1	10.5 ± 3.2	7.3 ± 3.2
Observaciones	3	3	4	4

Liberación de LH después de la aplicación de GnRH. En el periodo I, en las vaquillas restringidas en alimentación se observó un área bajo la curva promedio de 18.5 ± 4.7 h ng/ml y de 15.2 ± 4.7 h ng/ml en las testigo. En el periodo II, la respuesta fue similar con 13.6 ± 2.3 h ng/ml en promedio. En el periodo I, la secreción de LH después de la aplicación de GnRH fue bifásica con una concentración máxima promedio mayor a 6 ng/ml dentro de la primera hora para el grupo testigo y de dos horas en el grupo tratado; regresando a su concentración basal ambos grupos cuatro horas después de aplicado el GnRH (Gráfica 2). En el periodo II, ambos grupos mostraron una respuesta trifásica a la aplicación de GnRH, antes de regresar a concentraciones basales a la cuarta hora después de aplicado el GnRH (Gráfica 2). En este periodo, una vaquilla del grupo realimentado presentó una cuarta

las vaquillas restringidas en alimentación fue mayor que la de las testigo (Cuadro 5; 1.57 vs .71 ng/ml) sin embargo, al incluir en el modelo el efecto de vaquilla dentro de tratamiento, no hubo diferencia estadística. En el periodo II ambos grupos presentaron una concentración basal de LH similar ($1.3 \pm .11$ ng/ml).

La secreción de LH después de la aplicación de GnRH, evaluada como área bajo la curva, no varió con el tratamiento (Cuadro 5).

CUADRO 5. Secreción de LH ($x \pm ee$) después de la aplicación de GnRH en vaquillas Holstein en respuesta a un sistema de alimentación escalonado o continuo

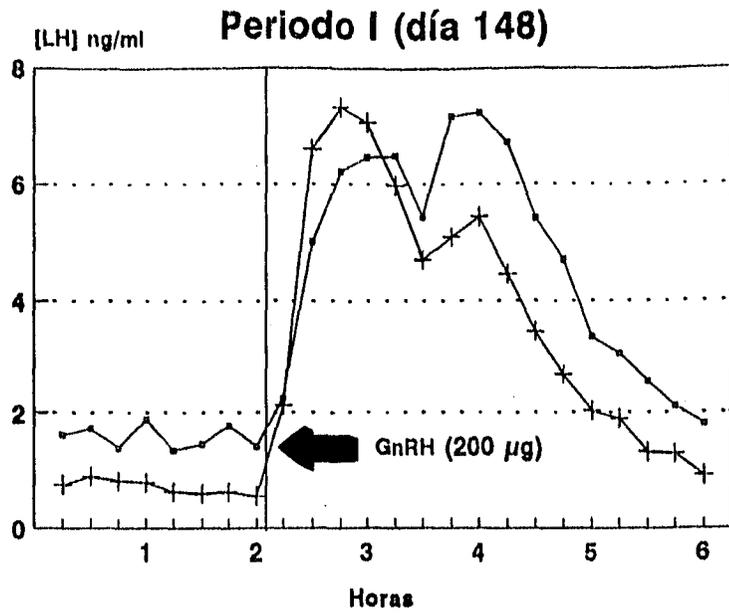
Variable	Periodo I		Periodo II	
	Restricción	Testigo	Realimentación	Testigo
Concentración basal, ng/ml	1.57 ± 1.3	0.71 ± 1.3	$1.38 \pm .11$	$1.3 \pm .11$
Area bajo la curva h ng/ml	18.5 ± 4.7	15.2 ± 4.7	13.6 ± 2.3	13.6 ± 2.3
Concentración promedio de LH pos-GnRH, ng/ml	$4.7 \pm .34$	$3.90 \pm .34$	$3.7 \pm .36$	$3.7 \pm .36$
Concentración máxima de LH ng/ml	7.5 ± 2.1	7.6 ± 2.1	10.5 ± 3.2	7.3 ± 3.2
Observaciones	3	3	4	4

Liberación de LH después de la aplicación de GnRH. En el periodo I, en las vaquillas restringidas en alimentación se observó un área bajo la curva promedio de 18.5 h ng/ml y de 15.2 h ng/ml en las testigo. En el periodo II, la respuesta fue similar con 13.6 ± 2.3 h ng/ml en promedio. En el periodo I, la secreción de LH después de la aplicación de GnRH fue bifásica con una concentración máxima promedio mayor a 6 ng/ml dentro de la primera hora para el grupo testigo y de dos horas en el grupo tratado; regresando a su concentración basal ambos grupos cuatro horas después de aplicado el GnRH (Gráfica 2). En el periodo II, ambos grupos mostraron una respuesta trifásica a la aplicación de GnRH, antes de regresar a concentraciones basales a la cuarta hora después de aplicado el GnRH (Gráfica 2). En este periodo, una vaquilla del grupo realimentado presentó una cuarta

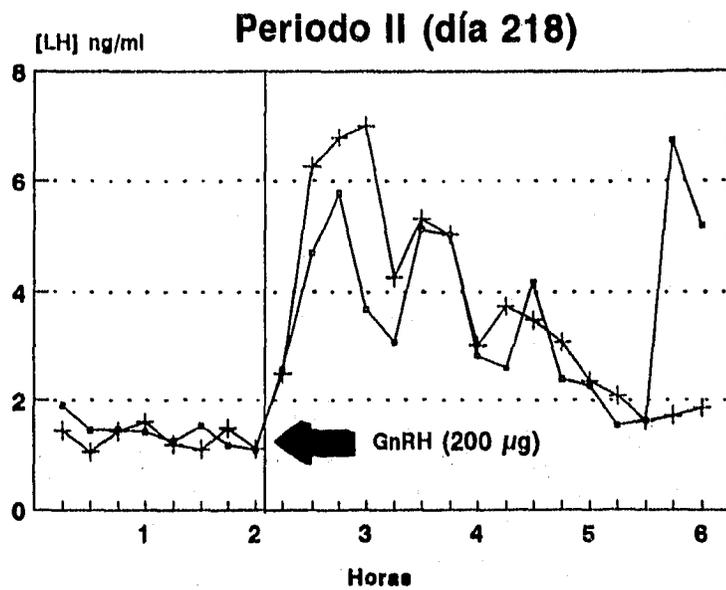
elevación de LH, superior a 20 ng/ml, lo que aumentó el promedio respectivo (Gráfica 5 del anexo III).

La concentración promedio, como respuesta a la aplicación de GnRH fue similar en ambos grupos, con $3.7 \pm .36$ ng/ml de LH.

La concentración máxima de LH en las vaquillas realimentadas fue de 10.5 y de 7.3 ng/ml en las testigo. El tiempo entre la aplicación de GnRH y la concentración máxima, ocurrió entre 45 y 60 min, en ambos grupos, salvo una vaquilla realimentada que presentó su concentración máxima de LH aproximadamente a las 3.7 h.



-- Restringido + Continuo



-- Realimentado + Continuo

Gráfica 2. Perfil de secreción de LH promedio por grupo, en vaquillas Holstein en respuesta a la aplicación de GnRH durante un esquema de alimentación escalonado o continuo

Duración e Intensidad estral. Durante el periodo I, la duración del estro (Cuadro 6) no fue diferente en vaquillas con alimentación restringida y testigo siendo de 13 h en promedio para ambos grupos.

La intensidad del estro fue mayor ($P < .03$) en el grupo de vaquillas que recibieron alimentación restringida que en el grupo testigo con 31.7 y 22.3 montas recibidas en promedio respectivamente (Cuadro 6).

En el periodo II, la duración del estro fue de 10 y 11 h, para el grupo sobrealimentado y testigo, respectivamente.

En este periodo, no se observaron diferencias en el número de montas recibidas por las vaquillas realimentadas y testigo siendo en promedio de 17 montas para ambos grupos.

Duración del ciclo estral. La duración en el periodo I fue de 20.3 y 20.2 d, para vaquillas restringidas y testigo respectivamente. En el periodo II fue de 20.9 y 18.9 d, para el grupo realimentado y testigo respectivamente ($P > .05$., cuadro 6).

CUADRO 6. Duración e intensidad del estro en vaquillas Holstein, durante alimentación escalonada o continua, y duración del ciclo estral en ambos periodos de estudio

Variables	Periodo I		Periodo II	
	Restricción	Testigo	Realimentación	Testigo
Estro				
duración, h	13 ± 1 (17)*	13 ± 1.1 (13)	10 ± 1.4 (10)	11 ± 1.4 (9)
Intensidad No. montas recibidas	31 ± 2.8 ^a (17)	22 ± 3.2 ^b (13)	16 ± 2.7 (10)	20 ± 2.9 (9)
Ciclo estral				
duración, d	20.3 ± .1 (135)	20.2 ± .2 (104)	20.9 ± .33 (28)	19.9 ± 4 (15)

^{ab} Medias dentro de período y dentro del mismo renglón con diferente literal, son diferentes ($P < .03$).

*Número de observaciones

Volúmen ovárico. El volumen ovárico no fue afectado por la alimentación en ambos periodos de estudio (Cuadro 7). En el periodo I, el volumen ovárico durante el metaestro, fue de 20.7 y 23.4 cm³ en vaquillas restringidas y testigo respectivamente.

Durante el diestro, (Día 6 al 16 del ciclo estral) se observó en las vaquillas del grupo con alimentación restringida y en el grupo testigo un volúmen ovárico de 50.1 y 61.2 cm³, respectivamente.

En el proestro, también fueron similares los volúmenes estimados entre animales subalimentados y testigos. Las vaquillas restringidas en alimentación y testigo mostraron volúmenes ováricos de 31.1 y 39.6 cm³ respectivamente.

En el periodo II, durante la fase de metaestro los volúmenes ováricos fueron de 21 y 16 cm³ en las vaquillas realimentadas y testigo respectivamente ($P > .05$).

Durante el diestro, los volúmenes ováricos fueron de 63 y 47 cm³ en el grupo realimentado y testigo.

En el proestro, los ovarios de las vaquillas alcanzaron volúmenes de 40.8 y 24.7 cm³, en el grupo realimentado y testigo respectivamente ($P > .05$).

CUADRO 7. Volumen ovárico estimado de vaquillas Hoslstein (cm³), en tres fases del ciclo estral, en respuesta a un sistema de alimentación escalonado o continuo.

Fase estral	Periodo I		Periodo II	
	Restricción	Testigo	Realimentación	Testigo
Metaestro	20.7 ± 1.4 (71)*	23.4 ± 1.7 (45)	21 ± 2 (11)	16 ± 3 (5)
Diestro	50.1 ± 3.2 (140)	61.2 ± 4.2 (95)	63 ± 6.6 (34)	47 ± 10.7 (16)
Proestro	31.1 ± 3.3 (61)	39.6 ± 4 (37)	40.8 ± 2.7 (37)	24.7 ± 4.7 (21)

* Número de observaciones

No se observaron diferencias entre grupos de un mismo periodo.

Indicadores reproductivos. Debido a que las vaquillas se manejaban para el reemplazo, la inseminación artificial no se dio hasta que alcanzaran 350 kg. El manejo de la alimentación, influyó sobre la edad a la concepción en las vaquillas (Cuadro 8), con 618 y 544 d, en el grupo de vaquillas que recibieron alimentación escalonada y el grupo testigo, respectivamente ($P < .0001$). El peso promedio a la concepción fue de 363 ± 4.3 y de 364 ± 4.2 kg, para el grupo escalonado y testigo respectivamente.

El porcentaje de concepción, a primer servicio fue similar en los dos grupos, 73.3 en vaquillas con alimentación escalonada y 80% en testigo. Al final del experimento, el porcentaje de gestación en vaquillas con alimentación escalonada fue de 89% y 93% para las testigo.

El número de servicios por concepción, fue similar 1.1 y 1.3 en el grupo de vaquillas con alimentación escalonada y con alimentación continua, respectivamente.

CUADRO 8. Edad y peso a la concepción e indicadores reproductivos de vaquillas Holstein, en respuesta a un sistema de alimentación escalonado o continuo

Indicadores	Escalonado	Continuo
Edad a la concepción, días	626 ± 12.8 ^a (26)*	556 ± 12.3 ^b (28)
Peso a la concepción, kg	363 ± 4.4 (26)	364 ± 4.2 (28)
Concepción a primer servicio, %	73.3 (29)	80 (30)
Servicios por concepción	1.1 (26)	1.3 (28)
Gestación, %	86 (29)	93 (30)

^{ab} Medias dentro del mismo renglón con diferente literal, son diferentes ($P < .0002$).

* Número de observaciones

Discusión

El crecimiento compensatorio de las vaquillas con alimentación escalonada se logró, al proporcionar durante el periodo I una dieta de calidad baja y con un contenido alto de fibra. Seguido de ofrecer una dieta con un contenido alto de energía y proteína. Al respecto Park et al. (1989) también pudieron inducir el crecimiento compensatorio en vaquillas Holstein con dietas con características similares a nuestro estudio. Resultados similares se reportan en novillos Holstein (Abdalla et al., 1988) y novillos productores de carne (Drouillard et al., 1991).

El esquema de alimentación escalonado no tuvo efecto sobre la mayoría de los eventos reproductivos estudiados. Al igual que en el presente trabajo, estudios en vaquillas con un mayor grado de subalimentación que el utilizado durante la restricción alimenticia del presente trabajo muestran que vaquillas cíclicas perdiendo peso durante 2.5 ciclos estrales consecutivos, no presentan concentraciones de progesterona menores a vaquillas ganando peso (Spitzer et al., 1978; Harrison y Randel, 1986). En contraste, estudios con vaquillas perdiendo peso por periodos desde 63 a 150 días la concentración plasmática de progesterona fue menor durante 3.5 a 7 ciclos estrales, que en vaquillas ganando peso (Apgar et al., 1975; Imakawa et al., 1983; Villa-Godoy et al., 1990a). Las concentraciones de progesterona en nuestro estudio, son parecidas a las encontradas en vacas y vaquillas bajo condiciones normales de alimentación por Sprague et al. (1971) y Swanson et al. (1972).

Al analizar las causas posibles que hacen diferentes las concentraciones de progesterona de los trabajos referidos y el presente, quizá sea la duración de los experimentos y el peso maduro, (momento en que un animal alcanza una masa de proteína máxima, sin importar que a partir de allí ocurra un acúmulo de grasa; Owens et al., 1993) los factores más importantes. De los trabajos consultados, el estudio de Imakawa et al. (1983), tuvo las condiciones más parecidas a nuestro experimento en cuanto a la edad (16 m), el peso inicial de las vaquillas (280 kg), y la duración del periodo de subalimentación

(150 d). En éste trabajo todas las vaquillas al inicio del experimento mostraban aún crecimiento corporal, sin alcanzar su peso maduro, y con una reserva limitada de energía como para poder compensar una subalimentación energética prolongada, que hizo a dos de los tres grupos experimentales perder peso, mientras al tercer grupo ganar peso. En el mismo estudio, las vaquillas mostraron concentraciones diferentes de progesterona entre grupos, siendo ésta menor en las vaquillas que tuvieron la mayor pérdida de peso y a la vez mayor en las vaquillas que ganaron peso. En los trabajos de Spitzer et al. (1978) y Harrison y Randel. (1986), el peso y edad de las vaquillas al inicio de sus experimentos fue de 330 kg y 20 m de edad, con una duración de sus experimentos de 70 d. En estos trabajos, un mayor grado de reservas corporales y una duración más corta de la restricción alimenticia de las vaquillas, tal vez hizo posible que las vaquillas suplieran la falta temporal de nutrimentos a partir de sus reservas corporales, y de esta manera la concentración de progesterona entre grupos de vaquillas no se haya afectado. En el mismo sentido, Villa-Godoy et al. (1990a) muestran que vacas en condición física obesa, no disminuyen su concentración sérica de progesterona, sino hasta después de cuatro ciclos estrales de subalimentación cuando la condición física de los animales estuvo por abajo de moderada.

Existen estudios, que indican que en vaquillas Holstein subalimentadas, el cuerpo lúteo es menor en tamaño y con una relación negativa sobre la producción de progesterona (Gombe y Hansel , 1973; Apgar et al., 1975). Si esto es así, y puesto que en nuestro estudio el volumen ovárico durante las fases del ciclo estral estudiadas no se afectó, puede explicar que la concentración de progesterona no haya variado de acuerdo a la alimentación entre grupos de vaquillas.

Se ha determinado que durante el diestro de vacas cíclicas y durante la fase lútea temprana de vacas gestantes, a cada pulso de LH sigue uniformemente un pulso de progesterona (Procknor et., al 1986), por lo que la LH puede ser considerada como la principal hormona reguladora de la función del cuerpo lúteo, y una disminución en su secreción puede a la vez disminuir la secreción de progesterona. En nuestro trabajo las

vaquillas en ambos tratamientos mostraron una respuesta similar a la aplicación de GnRH, situación que hace suponer que en los dos grupos de vaquillas, el aporte de LH para la esteroidogénesis durante la fase lútea estuvo garantizado. Además las vaquillas con alimentación restringida no mostraron pérdida de peso, sino un balance energético positivo traducido por una GDP de 244 g, mientras que las vaquillas que presentaron la concentración más alta de progesterona en el trabajo de Imakawa et al. (1983) mostraron una GDP de 340 g.

Los resultados del presente trabajo permiten concluir, que si la restricción alimenticia de vaquillas en crecimiento no es lo suficientemente severa como para mantener o inducir pérdidas de peso, sino para al menos inducir ganancias de peso moderadas, la esteroidogénesis en las vaquillas durante el ciclo estral puede no ser afectada.

En el periodo I, una mayor concentración de LH (1.5 y .71 ng/ml) en el grupo subalimentado y testigo respectivamente, sin haber diferencia estadística se debió a la variación que existió entre vaquillas de un mismo grupo, así como dentro de vaquilla, mismo que ha sido reportado también por Apgar et al (1975). Por otro lado, Gombe y Hansel (1972) al alimentar vaquillas Holstein a un 60 y 100% de sus requerimientos de TND, estudiadas por 3.5 ciclos estrales detectaron un incremento paulatino en la concentración basal de LH en las vaquillas subalimentadas, alcanzando éstas una concentración media de 2.7 vs 1.9 ng/ml del grupo testigo hacia el tercer ciclo estral ($P < .01$).

En vaquillas de primer parto productoras de carne manteniendo o perdiendo condición física en el posparto, Rutter y Randel (1984) a través de muestreos para LH cada 15 min encontraron una concentración basal mayor de LH en vaquillas que mantuvieron su condición que en aquellas que la perdieron, resultados similares fueron encontrados por Richards et al. (1989a) en vacas cíclicas manteniendo o perdiendo peso.

La información de los trabajos citados y el nuestro, indican que los resultados pueden estar influidos por la variación en la respuesta de una misma vaquilla, el número de muestreos utilizados para el análisis, el análisis estadístico utilizado, así como la duración y la severidad de la restricción alimenticia. En nuestro caso, cabe mencionar que la toma de muestras de sangre para determinar LH se realizó en la fase lútea, con un muestreo cada 15 min durante 2 h, mientras que Gombe y Hansel (1972) lo realizaron diariamente a través del ciclo estral, considerando en este caso sólo las muestras obtenidas en la fase lútea. Por otro lado los valores en la concentración basal de LH, se encuentran dentro de los rangos de concentración reportados para vacas y vaquillas Holstein y vaquillas productoras de carne (Echternkamp y Hansel, 1973; Spicer et al., 1984; Leers-Sucheta et al., 1994).

Durante el periodo II ambos grupos de vaquillas tuvieron una concentración basal de LH parecida, y de acuerdo con los valores reportados en vacas Holstein durante la fase lútea (Kittok et al., 1973) y en vacas Holstein alimentadas con porcentajes adecuados de proteína en el posparto (Jordan y Swanson, 1979).

La aplicación de GnRH durante la fase lútea de las hembras bovinas permite conocer la capacidad secretoria de LH por parte de la pituitaria. En éste estudio la secreción de LH evaluada como área bajo la curva, fue similar en los dos grupos de vaquillas y en ambos periodos. Los resultados son similares a los que muestran grupos de vacas cíclicas que durante tres meses pierden o ganan peso, tratadas con 250 µg de GnRH i.m. (Beal et al., 1978). En contraste, vaquillas cíclicas alimentadas para perder peso durante 64 días, dosificadas con 125 µg de GnRH i.m. presentaron mayor área bajo la curva que vaquillas que ganaron peso en ese mismo periodo (Beal et al., 1978). Sin embargo, vaquillas productoras de carne alimentadas con planos altos de nutrición antes y después del parto, y vaquillas subalimentadas en esos mismos periodos y tratadas con 100 µg de GnRH i.v. presentan mayor y menor área bajo la curva respectivamente (Leers-Sucheta et al., 1994). Resultados similares fueron reportados en vaquillas con un esquema parecido de alimentación al ser tratadas con 300 µg de GnRH i.m. un mes posparto

(Lishman et al., 1979). Asimismo vacas productoras de leche alimentadas con dietas bajas en proteína, presentaron menor área bajo la curva que vacas alimentadas con dietas altas en contenido de proteína durante los primeros 1.5 meses posparto cuando se les aplicó 100 μg de GnRH i.m. (Jordan y Swanson, 1979).

La forma bimodal del área bajo la curva observada en ambos grupos de vaquillas en el periodo I, y el tiempo entre la primera y segunda elevación de LH se ha observado también en vacas (Kittok et al., 1973; Kesler et al., 1977). Después de la aplicación de GnRH las vaquillas regresaron a su concentración basal hacia la cuarta h, mientras que vaquillas prepúberes y vacas posparto han regresado a su concentración basal entre 5 y 6 h. (Peterson y Nett, 1976; Fernandes et al., 1978).

En el periodo II, los dos grupos de vaquillas mostraron una área bajo la curva trifásica, regresando a concentraciones basales a la cuarta h, excepto la vaquilla número 4634 del grupo realimentado que presentó una cuarta elevación de LH superior a 20 ng/ml, un valor similar a la onda preovulatoria encontrada en vacas cíclicas productoras de carne por (Sprague et al., 1971).

La concentración máxima de LH no fue diferente en ambos grupos de vaquillas, coincide con lo reportado en vaquillas subalimentadas en el preparto y posparto tratadas con 125 μg de GnRH i.m. donde no se encontró efecto de tratamiento (Lishman et al., 1979). Por el contrario Beal et al. (1978) observaron que vaquillas que pierden peso, presentan mayor concentración máxima de LH a la aplicación de GnRH que vaquillas con ganancias de peso. Asimismo la concentración máxima de LH fue similar a la determinada en vacas, al ser tratadas con 50 μg de GnRH i.m. en las primeras dos semanas posparto (Mee et al., 1991).

La concentración máxima de LH que siguió a la aplicación de GnRH, en el periodo I ocurrió en ambos grupos de vaquillas dentro de un periodo de 2 h, similar al trabajo de Fernandes et al. (1978). El grupo testigo alcanzó su concentración máxima 75 min antes que el grupo tratado. En el trabajo de Lishman et al. (1979) vacas alimentadas

adecuadamente en el preparto y posparto presentaron su concentración máxima de LH 30 min antes que vacas subalimentadas en los mismos periodos. En el periodo II, la concentración máxima de LH después de la aplicación de GnRH ocurrió en tiempos similares en ambos grupos de vaquillas.

En cuanto a la concentración media de LH, los valores observados en este experimento son contrarios a los de Day et al. (1986) quienes detectaron en vaquillas prepuberales subalimentadas una menor concentración media de LH después de la aplicación i.v. de .5 µg GnRH. Resultados similares a éste último estudio presentaron vacas que perdieron peso por subalimentación en el posparto, tratadas con 100 µg de GnRH i.m. y que tuvieron una menor concentración de LH que las vacas bien alimentadas (Rutter y Randel, 1984). Asimismo en ovejas ovariectomizadas que disminuyeron un 42% de su peso, mostraron una concentración media de LH menor que ovejas alimentadas con una dieta para mantenimiento (Tatman et al., 1990).

En los estudios consultados y el presente, se observaron efectos diferentes de la subalimentación sobre la concentración de LH. Al respecto se ha observado que la subalimentación aumenta (Gombe y Hansel, 1973); disminuye (Apgar et al., 1975) o no modifica la secreción de LH por la pituitaria (Whisnant et al., 1985; Rasby et al., 1991); ni la sensibilidad de la pituitaria a la aplicación de GnRH (Moss et al., 1985) o bien si la modifica (Leers-Sucheta et al., 1994). Asimismo se ha detectado un aumento de GnRH en el tallo medio infundibular del hipotálamo en ovejas y vaquillas con alimentación restringida (Tatman et al., 1990; Rasby et al., 1992).

Las evidencias muestran que en estados de desnutrición posiblemente una falla primaria a nivel de centros neurales superiores es la que impide la liberación de GnRH, al probarse que en ratas (Bronson, 1986) ovejas (Kile et al., 1991) y vacas (Bishop y Wettemann, 1993) en estado de anestro por restricción alimenticia es posible inducir la liberación de LH con la aplicación pulsátil de GnRH.

Los factores que pueden estar afectando los estudios citados y el nuestro, pueden ser las dosis diferentes de GnRH y vías de aplicación utilizadas, al probarse que cuando 2.5 mg de GnRH es aplicado por vía i.v. su concentración a los 5 min es de 180 pg/ml vs 80 pg/ml a los 15 min cuando éste es aplicado por vía i.m. (Peterson y Nett, 1976). Colateralmente cuando el GnRH se aplica por vía i.m. o i.v. su concentración arriba de la línea basal es de 4 a 8 h vs 1.5 h respectivamente. Por otro lado, existe una variación individual de respuesta a la aplicación de GnRH (Lishman et al., 1979; Barnes et al., 1980; Day et al., 1986). En nuestro estudio las vaquillas utilizadas mostraban ciclicidad estral y sin experimentar en ningún caso pérdida de peso, sino ganancia, al contrario de Richards et al. (1989a), quienes observaron que en vacas perdiendo peso la concentración de LH sérica disminuyó al inicio del anestro.

Los resultados sugieren, que el grado de restricción alimenticia utilizado en este experimento no fue lo suficientemente severo como para afectar la respuesta de LH a GnRH.

La ausencia de un efecto de tratamiento sobre la duración e intensidad del estro de las vaquillas concuerdan con la información reportada por Knutson y Allrich (1988), para vaquillas Holstein subalimentadas y alimentadas de acuerdo a sus requerimientos, sincronizadas y observadas durante el estro por 72 h continuas, y para vaquillas Holstein bajo balance de energía negativo o positivo observadas durante 30 min cada 3 h (Villa Godoy et al., 1990b). De igual forma la duración del estro en los grupos tratado y testigo fue similar a lo reportado para vaquillas Holstein alimentadas de acuerdo a sus requerimientos, sincronizadas y observadas por 98 h continuas (Coe y Allrich, 1989) y para vacas Holstein posparto observadas en estro en forma continua (Esslemont et al., 1976) o cada 8 h por espacio de 30 min (Britt et al., 1986).

Por otro lado, se observó que el grupo tratado tuvo un mayor número de montas recibidas por las vaquillas restringidas en alimentación en el primer periodo, lo cual contrasta a lo encontrado por Knutson y Allrich. (1988), quienes encontraron que

vaquillas subalimentadas recibieron un menor número de montas que vaquillas alimentadas de acuerdo a sus requerimientos.

Se ha visto que las montas aceptadas por una vaquilla en estro es influenciado por el número de vaquillas en estro en forma simultánea (De Silva et al., 1981, Helmer y Britt, 1985; Pennington et al., 1985). Sin embargo, aunque en nuestro estudio se consideró éste factor de variación, no se modificaron los resultados del análisis estadístico.

El comportamiento de monta homosexual que tienen vaquillas ciclando difiere según la fase del ciclo estral. Al respecto se ha visto que el 85% de la actividad de monta de vaquillas cíclicas se dan en las fases estrales juntas de proestro y estro y un 5% durante la fase lútea (Helmer y Britt, 1985). Las vaquillas gestantes teóricamente presentan concentraciones de progesterona similares a la fase de diestro, asimismo se ha determinado que vacas gestantes presentan una menor actividad de monta hacia vaquillas con receptividad estral (Vailes et al., 1992).

La evaluación de la intensidad del estro, en los trabajos consultados se realizó sólo en las vaquillas en estro y por el contrario en nuestro trabajo ésta se hizo por corral incluyendo tanto vaquillas en evaluación, como el resto de vaquillas que formaban parte del grupo. En el primer periodo, durante el registro de montas aceptadas por vaquilla, aunque se consideró el número de vaquillas en estro en ese momento, no se registró si la monta era dada por las mismas vaquillas en estro o por vaquillas del resto del grupo, además en ese momento había un 80% de gestación en vaquillas del grupo testigo y 0% en el grupo tratado. El haber evaluado la intensidad del estro en grupo, sin separar a las vaquillas en estro, crea la duda de que en el primer periodo el tipo de dieta haya realmente afectado la expresión del estro o si los resultados hayan sido influenciados por un mayor número de vaquillas ciclando en el grupo tratado por un lado, y un porcentaje alto de hembras gestantes en el grupo testigo por otro.

Si consideramos que la observación del estro se hizo por espacio de 1 h cada 2 h, se conoció 1/3 del número de montas durante la duración del estro, esto transformado a

número de montas por h, resulta en 5.5 montas/h, promedio similar a lo reportado por De Silva et al. (1981), y Coe y Allrich. (1989), para hembras alimentadas de acuerdo a sus requerimientos.

Se sabe que la aromatización de la testosterona resulta en la formación de 17 β -estradiol, y éste paso es indispensable para inducir la receptividad sexual en la hembra (Katz y McDonald, 1992). La acción del 17 β -estradiol es amplificada por concentraciones bajas de progesterona a nivel hipotámico (Pfaff y Schwartz-Giblin, 1988). En nuestro trabajo es posible que se haya alcanzado el umbral de 17 β -estradiol necesario para inducir el comportamiento estral, si el volumen folicular y la concentración plasmática de 17 β -estradiol no es afectada por el nivel de alimentación en vaquillas subalimentadas 30 d antes del parto y evaluadas 30 d posparto (Lishman et al., 1979) así como en vacas ciclando subalimentadas (Staigmiller et al., 1982). Además concentraciones marcadamente diferentes de 17 β -estradiol no afectan la intensidad estral (Coe y Allrich, 1989).

Los trabajos consultados y nuestra información, permiten suponer que si el estro ocurre, la receptividad sexual de una vaquilla no puede ser afectada por el grado de alimentación, si aún vaquillas bajo balance energético negativo no se ven afectadas en su intensidad estral (Villa Godoy et al., 1990b).

La duración del ciclo estral es probablemente la característica reproductivas menos afectada en diferentes condiciones de alimentación. La duración del ciclo estral depende de la vida media del cuerpo lúteo (Morbeck et al., 1991), y éste generalmente es de vida corta al inicio de la pubertad o al reinicio de la actividad reproductiva posparto.

Se sabe que la vida media del cuerpo lúteo depende de que los patrones de secreción de LH estén ocurriendo en forma normal (Peters, 1985). En nuestro estudio el esquema de alimentación utilizado no alteró ni la concentración basal de LH ni su secreción al aplicar GnRH. De igual manera la secreción de progesterona normal observada hacen suponer que existió una sensibilidad adecuada por parte del cuerpo lúteo

a LH. Por lo que al parecer estos mecanismos endocrinológicos no fueron afectados en nuestro estudio.

Por otro lado los resultados son similares a los reportados para vaquillas Holstein en estados de restricción y alimentación normal (Sorensen et al., 1959), y para ciclos estrales observados en vaquillas con alimentación normal por Swanson et al. (1972) desde el inicio de la pubertad al primer servicio de IA.

En el mismo sentido, también se ha observado que vaquillas ciclando y con una pérdida gradual de peso hasta llegar a la aciclicidad estral, no muestran variación en la duración del ciclo estral (Spitzer et al., 1978), aún en el ciclo previo al comienzo del anestro (Imakawa et al., 1983).

Los resultados de nuestro estudio y la información consultada muestran que la duración del ciclo estral es una característica reproductiva que no es afectada por un nivel de subalimentación.

No se encontraron efectos de la alimentación sobre el volumen ovárico durante la fase lútea y folicular. Los trabajos que existen, han evaluado efectos de la nutrición sobre el peso de los ovarios, ya sea por cirugía o por sacrificio de los animales. Pensando en una relación directa entre el volumen ovárico con peso del cuerpo lúteo, los resultados coinciden con los de Spitzer et al. (1978) e Imakawa et al. (1983), en donde no encontraron efecto de la subalimentación sobre el peso del cuerpo lúteo. Por el contrario, otros estudios han mostrado que la subalimentación disminuye el peso del cuerpo lúteo (Gombe y Hansel, 1973; Apgar et al., 1975; Harrison y Randel, 1986). Ahora si relacionamos el volumen ovárico con tamaño folicular, la subalimentación no afectó el tamaño folicular, resultados similares a los de Spitzer et al. (1978), Lishman et al. (1979) y Bergfeld et al. (1994) o contrarios a los resultados de Lucy et al. (1991), Murphy et al. (1991) y Spicer et al. (1991).

El tamaño del foliculo o del cuerpo lúteo influyen el volumen ovárico; en el presente estudio suponemos que el tamaño del cuerpo lúteo y del foliculo no se afectaron

por los tratamientos. La similitud en los patrones de secreción de progesterona y de LH, y la ciclicidad estral normal mostrada por las vaquillas en ambos periodos y tratamientos, sugiere que la secreción de gonadotropinas, necesaria para la dinámica folicular, formación y mantenimiento del cuerpo lúteo, principales factores que influyen el volumen ovárico, no se alteró por el esquema de alimentación utilizado.

El aumento en las concentraciones de progesterona circulante durante el ciclo estral previo a la IA está asociado con la fertilidad. Se ha documentado que concentraciones de progesterona mayor a 4 ng/ml durante la fase lútea que precede a la inseminación de vaquillas se asocia positivamente con la concepción (Folman et al., 1973; Fonseca et al., 1983).

En el presente estudio no se hicieron mediciones de progesterona en la fase lútea que precedió a la IA en las vaquillas que se inseminaron, sin embargo en las submuestras de 10 vaquillas dentro de cada grupo donde se realizó la determinación de progesterona se registraron concentraciones promedio de progesterona de alrededor de 4 ng/ml, esto hace suponer que teóricamente existieron las concentraciones mínimas necesarias de progesterona citadas por Folman et al. (1973) para que en ambos grupos se hayan alcanzado los porcentajes de concepción a primer servicio de IA y un número reducido de servicios por concepción. El comportamiento normal de duración e intensidad del estro que mostraron las vaquillas, junto con el método convencional de detección del estro dos veces al día y la inseminación efectuada a las 12 horas de inicio del estro, favorecieron los resultados obtenidos si existen evidencias que con la utilización del mismo esquema de detección de estros e inseminación se han logrado porcentajes de concepción aceptables (De Silva et al., 1981).

Vacas que mantuvieron su peso antes y después del parto, comparadas con vacas que perdieron peso en los mismos periodos, presentaron porcentajes de concepción de 71 y 42%, respectivamente (Selk et al., 1988). Asimismo vacas posparto con menores o mayores pérdidas de peso mostraron porcentajes de fertilidad de 74 y 53% (Heinonen et

al., 1988), en nuestro estudio ambos grupos de vaquillas se inseminaron cuando experimentaban ganancias de peso. Por otro lado, la restricción alimenticia de vacas multíparas para inducirles el anestro y después realimentadas hasta la reanudación de la ciclicidad estral, no afectó su tasa de gestación cuando se compararon a vacas que fueron alimentadas con dietas para mantenimiento (Richards et al., 1989a). En un esquema similar a nuestro experimento, la restricción alimenticia de vaquillas por 6.5 meses, seguido de un periodo de realimentación de 84 días, comparado con vaquillas con alimentación continua, resultó en un número de servicios de IA por concepción de 1 y 2.3 respectivamente (Bond y Wiltbank, 1970).

La similitud de los patrones hormonales y un mismo comportamiento sexual observado en las vaquillas durante el presente estudio, indican que existieron las condiciones endocrinológicas necesarias para que los indicadores reproductivos no resultaran afectados por la restricción alimenticia de las vaquillas.

Conclusiones

1. La sub y realimentación de las vaquillas no tuvo efecto sobre las concentraciones séricas de progesterona durante las fases del ciclo estral estudiadas.
2. La sub y realimentación de las vaquillas no afectó la concentración basal, ni los patrones de secreción de LH en respuesta a la aplicación de GnRH.
3. La sub y realimentación de las vaquillas no alteró la duración del ciclo estral, la duración e intensidad del estro así como el volumen ovárico.
4. El esquema de subalimentación y realimentación modificó la edad a la gestación, sin que el peso y el porcentaje de gestación se vieran afectados.

Literatura Citada

- Abdalla, H.O., D.G. Fox and M.L. Thonney. 1988. Compensatory gain by Holstein calves after underfeeding protein. *J. Anim. Sci.* 66:2687.
- Adashi, E.Y., C. Resnick, E.R. Hernandez, M.E. Svoboda, E. Hoyt, D.R. Clemmons, P.K. Lund, and J.J. Van Wyk. 1989. Rodent studies on the potential relevance of insulin-like growth factor (IGF-I) to ovarian physiology. En: A. N. Hirschfield (Ed.) *Growth Factors and the Ovary*. Plenum Press, New York.
- Adeyemo, O. 1987. Plasma concentration of progesterone during normal estrous cycles and following prostaglandin F_{2O} treatment of *Bos indicus* and tropic-adapted *Bos taurus* heifers. *Theriogenology*. 27:759.
- Adeyemo, O., J.U. Akpokodje, and P.I. Odifi. 1980. Synchronization of *Bos indicus* and *Bos Taurus* heifers with prostaglandin F_{2O}. *Theriogenology* 12:255.
- Apgar, J., D. Aspros, J.E. Hixon, R.R. Saatman, and W. Hansel 1975. Effect of restricted feed intake on the sensitivity of the bovine corpus luteum to LH in vitro. *J. Anim. Sci.* 41:1120.
- Armstrong, J.D., W.S. Cohick, R.W. Harvey, E.P. Heimer, y R.M. Campbell. 1993. Effect of feed restriction on serum somatotropin, insulin-like growth factor-I-(IGF-I) and IGF binding proteins in cyclic heifers actively immunized against growth hormone releasing factor. *Domest. Anim. Endocrinol.* 10:315.
- Arnett, D.W., G.L. Holland and R. Totusek. 1982. Some effects of obesity in beef females. *J. Anim. Sci.* 33:1129.
- Awotwi, E.K., D.S. Keeney, D.L. Hard and L.L. Anderson. 1984. Effect of pulsatile infusion of luteinizing hormone secretion and ovarian function in hypophysial stalk-transected beef heifers. *Biol. Reprod.* 31:989.
- Barnes, M.A., S.T. Bierley, R.D. Halman, and D.M. Henricks. 1980. Follicle stimulating hormone, luteinizing hormone and estradiol-17 beta response in GnRH treated prepuberal Holstein heifers. *Biol. Reprod.* 22:459.
- Bauman, D.E., P.J. Eppard, M.J. DeGeeter, and G.M. Lanza. 1985. Responses of high-producing dairy cows to long-term treatment with pituitary somatotropin and recombinant somatotropin. *J. Dairy Sci.* 68:1352.
- Beal, W.E., R.E. Short, R.B. Staigmiller, R.A. Bellows, C.C. Kaltenbach and T.G. Dunn. 1978. Influence of dietary energy intake on bovine pituitary and luteal function. *J. Anim. Sci.* 46:181.
- Beam, S.W., y D.W. Holcombe. 1992. Effect of insulin administration during follicular growth on serum glucose and hormone profiles in ewe lambs. *Can. J. Anim. Sci.* 72:421.
- Bergfeld, E.G.M., F.N. Kojima, A.S. Cupp, M.E. Wehrman, K.E. Peters, M. Garcia-Winder, and J.E. Kinder. 1994. Ovarian follicular development in prepubertal heifers is influenced by level of dietary energy intake. *J. Anim. Sci. (Suppl. 2):78 (Abstr.)*.

- Bishop, D.K., and R.P. Wetteman. 1993. Pulsatile infusion of gonadotropin-releasing hormone initiates luteal activity in nutritional anestrous beef cows. *J. Anim. Sci.* 71:2714.
- Block, E. 1951. Quantitative morphological investigations of the follicular system in women. Variations in different phases of the sexual cycle. *Acta Endocrinologica.* 8:33.
- Bond, J., and J.N. Wiltbank. 1970. Effect of energy and protein on estrus conception rate, growth and milk production of beef females. *J. Anim. Sci.* 30:438.
- Britt, J.H., J.D. Armstrong, and N.M. Cox. 1988. Metabolic interfaces between nutrition and reproduction in pigs. 11th International Congress on Animal Reproduction and Artificial Insemination, University College, Dublin, Ireland, June 26-30 1988. pp. 117-125.
- Britt, J.H., R.G. Scott, J.D. Armstrong, and M.D. Whitacre. 1986. Determinants of estrous behavior in lactating Holstein cows. *J. Dairy Sci.* 69:2195.
- Bronson, F.H. 1986. Food-Restricted prepubertal female rats: Rapid recovery of luteinizing hormone pulsing with excess food, and full recovery of pubertal development with gonadotropin-releasing hormone. *Endocrinology.* 18:2483.
- Brooks, A.L., R.E. Morrow, and R.S. Youngquist. 1985. Body composition of beef heifers at puberty. *Theriogenology* 24:235.
- Calderón, R.R., 1994. Cambios dinámicos de las estructuras ováricas y su relación con la progesterona serica en becerras peripuberes *Bos taurus* y *Bos indicus*, mantenidas en clima tropical. Tesis de maestría. F.E.S. Cuautitlán, U.N.A.M.
- Capuco, A.V., J.J. Smith, D.R. Waldo, and T.H. Elsasser. 1988. Effect of diet and prepubertal growth rate of Holstein heifers on mamary gland growth and milk production. *J. Dairy. Sci.* 71: Suppl. 1, 229.
- Carroll, D.J., G.W. Anderson, and B.A. Barton. 1987. The influence of level of crude protein on the reproductive performance of the early lactation cow. *J. Dairy Sci.* 72 (Suppl. 1):117 (Abstr.).
- Cavestany, D., A.B. El-Wishy, and R.H. Foote. 1985. Effect of season and high environmental temperature on fertility of holstein cattle. *J. Dairy Sci.* 68:1471.
- Chew, B.P., D.M. Holpuch, and J.V. O'Fallon. 1984. Vitamin A and β -carotene in bovine and porcine plasma, liver, corpora lutea, and follicular fluid. *J. Dairy Sci.* 67:1316.
- Clark, J.R., R.A. Dailey, N.L. First, and A.B. Chapman. 1972. Effect of feed level and parity on ovulation rate in three genetic groups of swine. *J. Anim. Sci.* 35:1216.
- Clark, J.R., R.A. Dailey, R.B. Staigmiller, N.L. First, A.B. Chapman and L.E. Casida. 1975. Observed associations between corpora lutea and follicular development in swine ovaries during the estrus cycle. *J. Anim. Sci.* 41:1693.
- Clarke, I.J., J.T. Cummins, M.E. Crowder, and T.M. Nett. 1988. Pituitary receptors for gonadotropin-releasing hormone in relation to changes in pituitary and plasma gonadotropins in ovariectomized hipothalamo/pituitary-disconnected ewes. II. A marked

rise in receptor number during the acute feedback effects of estradiol. *Biol. Reprod* 39:349.

Coe B.L., and R.D. Allrich 1989. Relationship between endogenous estradiol-17 β and estrous behavior in heifers. *J. Anim. Sci.* 67:1546.

Conn, P.M., D. Staley, C. Harris, W.V. Andrews, W.C. Gorospe, C.A. McArdle, W.R. Huckle and J. Hansen. 1986. Mechanism of gonadotropin releasing hormone. *Ann. Rev. Physiol.* 48:495.

Cook, D.L., T.A. Winters, L.A. Horstman, and R.D. Allrich. 1987. Influence of Cortisol and Dexamethasone on Estrous Behavior of Estradiol-Treated Ovariectomized Cows and Heifers. *J. Dairy Sci.* 70: 181.

Cox, N.M., M.J. Stuart, T.G. Althen, W.A. Bennett and H.W. Miller. 1987. Enhancement of ovulation rate in gilts by increasing dietary energy and administering insulin during follicular growth. *J. Anim. Sci.* 64:507.

Day, M.L., K. Imakawa, P.L. Wolfe, R.J. Kittok and J.E. Kinder. 1987. Endocrine mechanisms of puberty in heifers. Role of hypothalamo-Pituitary estradiol receptors in the negative feedback of estradiol on luteinizing hormone secretion. *Biol. Reprod.* 37:1054.

Day, M.L., K. Imakawa, D.D. Zalesky, R.J. Kittok and J.E. Kinder. 1986. Effects of restriction of dietary energy intake during the prepubertal period on secretion of luteinizing hormone and responsiveness of the pituitary to luteinizing hormone-releasing hormone in heifers. *J. Anim. Sci.* 62:1641.

DeRouen, S.M., D.E. Franke, D.G. Morrison, W.E. Yatt, D.F. Coombs, T.W. White, P.E. Humes, and B.B. Greene. 1994. Parturition body condition and weight influences on reproductive performance of first-calf beef cows. *J. Anim. Sci.* 72:1119.

De Silva, A.W.M.V., G.W. Anderson, F.C. Gwazdauskas, M.L. MC Gilliard and J.A. Lineweaver. 1981. Interrelationships with estrous behavior and conception in dairy cattle. *J. Dairy Sci.* 64:2409.

Desjardins, C., and H.D. Hafs. 1969. Maturation of bovine female genitalia from birth through puberty. *J. Anim. Sci.* 28:502.

Dodson, S.E., B.J. Mcleod, W. Haresign, A.R. Peters, and G.E. Lamming. 1988. Endocrine changes from birth to puberty in the heifer. *J. Reprod. Fert.* 82:527.

Dodson, S.E., B.J. Mcleod, W. Haresign, A.R. Peters, G.E. Lamming, and D. Das. 1989. Ovarian control of gonadotrophin secretion in the prepubertal heifer. *Anim. Reprod. Sci.* 21:1.

Drouillard, J.S., C.L. Ferrell, T.J. Klopfenstein and R.A. Britton. 1991. Compensatory growth following metabolizable protein or energy restrictions in beef steers. *J. Anim. Sci.* 69:811.

Dufour, J.J. 1975. Influence of postweaning growth rate on puberty and ovary activity in heifers. *Can. J. Anim. Sci.* 55:93.

- Dufour, J., O.J. Ginther, and L.E. Casida. 1971. Corpus luteum action on ovarian follicular development after destruction of macroscopically visible follicles in ewes. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.* 138:475.
- Echternkamp S.E., and W. Hansel. 1973. Concurrent changes in bovine plasma hormone levels prior to and during the first postpartum estrous cycle. *J. Anim. Sci.* 37:1362.
- Elrod, C.C., and W.R. Butler. 1993. Reduction of fertility and alteration of uterine pH in heifers fed excess ruminally degradable protein. *J. Anim. Sci.* 71:694.
- Entwistle, K.W., and L.A. Oga. 1977. Effect of plane of nutrition on luteinizing hormone (LH) response to luteinizing hormone-releasing (LH-RH) in anoestrus post partum beef cows. *Theriogenology*. 8:190.
- Erickson, B.H. 1966. Development and senescence of the postnatal bovine ovary. *J. Anim. Sci.* 25:800.
- Esslemont, R.J., and M.J. Bryant. 1976. Oestrous behaviour in a herd of dairy cows. *Vet. Rev.* 99:472.
- Fajersson, P., R.C. Calderón and L.E. Edqvist. 1992. Comparisons of peripuberal serum progesterone profiles in *Bos indicus* and *Bos taurus* in a subtropical climate. 12th International Congress on Animal Reproduction, Utrecht University, The Hague, Netherlands, August 23-27 1992. pp. 2048-2050.
- Ferguson, J.D., and W. Chalupa. 1989. Symposium: Interactions of nutrition and reproduction. *J. Dairy Sci.* 72:746.
- Fernandes, L.C., W.W. Thatcher, C.J. Wilcox, and E.P. Call. 1978. LH release in response to GnRH during the postpartum period of dairy cows. *J. Anim. Sci.* 46:443.
- Ferrel, C.L. 1991. Nutritional influences on reproduction. En: P.T. Cupps (Ed) *Reproduction in Domestic Animals*. pp 577-603. Academic Press, San Diego, CA.
- Fink, J. 1988. Gonadotropin secretion and its control. En: E. Knobil y J. Neill (Ed.) *The Physiology of Reproduction*. p. 1349. Raven Press, New York.
- FIRA, 1991. Situación Actual de la lechería mundial y Sistemas de Producción en México. Boletín informativo número 227, volumen XXX111.
- Flowers, B., and M.J. Martin. 1989. Endocrine changes associated with a dietary -induced increase in ovulation rate (flushing) in gilts. *J. Anim. Sci.* 67:771.
- Folman, Y., M. Rosenberg, Z. Herz and M. Davidson. 1973. The relationship between plasma progesterone concentration and conception in postpartum dairy cows maintained in two levels of nutrition. *J. Reprod. Fertil.* 34:267.
- Fonseca, F.A., J.H. Britt, B.T. McDaniel, J.C. Wilk and A.H. Rakes. 1983. Reproductive traits of Holstein and Jerseys. Effects of age, milk yield, and clinical abnormalities on involution of cervix and uterus, ovulation, estrous cycles, detection of estrus, conception rate and days open. 1983. *J. Dairy. Sci.* 66:1128.

- Fortune, J.E. 1994. Ovarian follicular growth and development in mammals. *Biol. Reprod.* 50:225.
- Foster, D.L., and D.R. Kathleen. 1979. Endocrine mechanisms governing transition into adulthood: A marked decrease in inhibitory feedback action of estradiol on tonic secretion of luteinizing hormone in the lamb during puberty. *Endocrinology* 105:896.
- Foster, D.L., and D.R. Kathleen. 1981. Endocrine mechanisms governing transition into adulthood in female sheep. *J. Reprod. Fert. Suppl.* 30:75.
- Foster, J.P., G.E. Lamming and A.R. Peters. 1980. Short-term relationships between plasma LH, FSH y progesterone concentrations in post-partum dairy cows and the effect of Gn-RH injection. *J. Reprod. Fert.* 59:321.
- Foster, D.L., and D.H. Olster. 1985. Effect of restricted nutrition on puberty in the lamb: Patterns of tonic luteinizing hormone (LH) secretion and competency of the LH surge system. *Endocrinology* 116:375.
- Frisch, D.L., D.M. Hegsted, and K. Yoshinaga. 1977. Carcass components at first estrus of rats on high-fat and low-fat diets: Body water, protein, and fat. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 74:379.
- Frisch, R.E. 1984. Body fat, puberty and fertility. *Biol. Rev.* 59:161.
- Fronk, T.J., L.H. Schultz, and A.R. Hardie. 1980. Effect of dry period overconditioning on subsequent metabolic disorders and performance of dairy cows. *J. Dairy Sci.* 63:1080.
- Ganong, W.F. 1988. Funciones endócrinas del páncreas y regulación del metabolismo de los carbohidratos. En: *Fisiología Médica*. W.F. Ganong 11 Ed. El manual moderno. Cap. 19. México. pp. 282-303.
- García-Sainz, J.A. 1987. Insulina y factores de crecimiento celular. En: *Hormonas: Mensajeros Químicos y Comunicación Celular*. 1ª Ed. SEP. México, pp. 82-90.
- Gardner, M.J., and D.J. Flint. 1990. Long-term reductions in GH, insulin-like growth factor-I and body weight gain in rats treated neonatally with antibodies to rat GH. *J. Endocrinol.* 124:381.
- Gardner, R.W., J.D. Schuh, and L.G. Vargus. 1977. Accelerate growth and early breeding of Holstein heifers. *J. Dairy Sci.* 60:1941.
- Gombe, S., and W. Hansel. 1973. Plasma luteinizing hormone (LH) and progesterone levels in heifers in restricted energy intakes. *J. Anim. Sci.* 37:728.
- Gong, J.G., T.A. Bramley, and R. Webb. 1993. The effect of recombinant somatotrophin on ovarian follicular growth and development in heifers. *J. Reprod. Fertil.* 97:247.
- González-Padilla, E. 1978. La aparición de la pubertad en vaquillas. *Ciencia Veterinaria*, México. 2:293.
- Gore-Langton E.R., and D.T. Armstrong. 1988. Follicular steroidogenesis and its control. En: E. Knobil y J. Neill (Ed.) *The Physiology of Reproduction*. p 331. Raven Press, New York.

- Grass, J.A., P.J. Hansen, J.J. Rutledge and E.R. Hauser. 1982. Genotype x enviromental interactions on reproductive traits of bovine females. I. Age at puberty as influenced by breed of sire, dietary regimen and season. *J. Anim. Sci.* 55:1441.
- Graves-Hoagland, R.L., T.A. Hoagland, and C.O. Woody. 1988. Effect of carotene and vitamin A on progesterone production by bovine luteal cells. *J. Dairy Sci.* 71:1058.
- Guesnet, Ph. M., M.J. Massoud and Y. Demarne. 1991. Regulation of adipose tissue metabolism during pregnancy and lactation in the ewe: The rol de la insuline. *J. Anim. Sci.* 69:2057.
- Hafez, E.S.E. 1985. Ganado bovino y bufalo de agua. Reproducción e Inseminación Artificial en Animales. p. 321. México, Interamericana.
- Hafs, H.D., and T. Armstrong. 1968. Corpum luteum growth and progesterone synthesis during the bovine estrous cycle. *J. Anim. Sci.* 27:134.
- Hall, J.B., K.K. Schillo, B.P. Fitzgerald, and N.W. Bradley. 1994. Effects of recombinant bovine somatotropin and dietary energy intake on growth, secretion of luteinizing hormone, follicular development, and onset of puberty in beef heifers. *J. Anim. Sci.* 72:709.
- Hansel, W., and E.M. Convey. 1983. Physiology of the estrous cycle. *J. Anim. Sci.* 57:404.
- Haresing, W. 1981. The influence of nutrition on reproduction in the ewe. 1 Effects on ovulation rate, follicle development and luteinizing hormone release. *Anim. Prod.* 32:197.
- Harrison, J.H., D.D. Hancock, and H.R. Conrad. 1984. Vitamin E and selenium for reproduction of the dairy cow. *J. Dairy. Sci.* 67:123.
- Harrison L.M., and R.D. Randel. 1986. Influence of insulin and energy intake on ovulation rate, luteinizing hormone and progesterone in beef heifers. *J. Anim. Sci.* 63:1228.
- Hein, K.J., and R.D. Allrich. 1992. Influence of exogenous adrenocorticotropic hormone on estrous behavior in cattle. *J. Anim. Sci.* 70:243.
- Heinonen, K., E. Ettala, and M. Alanko. 1988. Effect of pospartum live weight loss on reproductive functions in dairy cows. *Acta vet. Scand.* 29:249.
- Helmer, S.D., y J.H. Britt. 1985. Mounting behavior as affected by stage of estrous cycle in Holstein heifers. 1985. *J. Dairy Sci.* 68:1290.
- Hiershfield, A.N., and A.R. Midgley. 1978. Morphometric analysis of follicular development in the rat. *Biol. Reprod.* 19:597.
- Hileman, S.M., K.K. Schillo, and J.B. Hall. 1993. Effects of acute, intracerebroventricular administration of insulin on serum concentrations of luteinizing hormone, insulin, and glucose in ovariectomized lambs during restricted and ad libitum feed intake. *Biol. Reprod.* 48:117.

- Hinshelwood, M.M., D.J. Dierschke, and E.R. Hauser. 1986. The negative feedback effect of estradiol 17- β secretion of luteinizing hormone in beef cows. *Theriogenology*. 26:323.
- Holmann, F.J., R.W. Blake, and C.R. Shumway. 1987. Economic evaluation of fourteen methods of estrous detection. *J. Dairy Sci.* 70:186.
- Houseknecht, K.L., D.L. Boggs, D.R. Campion, J.L. Sartin, T.E. Kiser, G.B. Rampacek, and H.E. Amos. 1988. Effect of dietary energy source and level on serum growth hormone insulin-like growth factor I, growth and body composition in beef heifers. *J. Anim. Sci.* 66:2916.
- Howard, H.J., E.P. Aalseth, G.D. Adams, and L.J. Bush. 1987. Influence of dietary protein on reproductive performance of dairy cows. *J. Dairy Sci.* 70:1563.
- Howland, B.E. 1972. Ovarian weight and ovary compensatory hypertrophy in the rat as affected by duration of underfeeding. *J. Reprod. Fert.* 28:321.
- Hurley, W.L., and R.M. Doane. 1989. Recent developments in the role of vitamins and minerals in reproduction. *J. Dairy Sci.* 72:784.
- Hurley, W.L., L.A. Edgerton, D. Olds, and R.W. Hemken. 1982. Estrous behavior and endocrine status of dairy heifers with varied intakes of phosphorus. *J. Dairy Sci.* 65:1979.
- Imakawa, K., M.L. Day, M. Garcia-Winder, D.D. Zalesky, R.J. Kittok, B.D. Schanbacher and J.E. Kinder. 1986b. Endocrine changes during restoration of estrus cycles following induction of anestrus by restricted nutrient intake in beef heifers. *J. Anim. Sci.* 63:565.
- Imakawa, K., M.L. Day, D.D. Zalesky, M. Garcia-Winder, R.J. Kittok, and J.E. Kinder. 1986a. Influence of dietary-induced weight changes on serum luteinizing hormone, estrogen and progesterone in the bovine female. *Biol. Reprod.* 35:377.
- Imakawa, K., R.J. Kittok and J.E. Kinder. 1983. The influence of dietary energy intake on progesterone concentrations in beef heifers. *J. Anim. Sci.* 56:454.
- INEGI. 1994. VII Censo agricola y ganadero. p. 485.
- Ireland, J.J., and J.F. Roche. 1983. Development of nonovulatory antral follicles in heifers: Changes in steroids in follicular fluid and receptors for gonadotropins. *Endocrinology*. 112:150.
- Jeffrey, A.E., and D.G. Goldman. 1981. Photoperiodism and Biological Clocks. En: *Neuroendocrinology of reproduction*. Norman T.A. USA. Plenum Press. P. 377.
- Jimenez, K.F., S.C. Galina, B. Ramirez B. and R. Navarro-Fierro 1985. Comparative study of the concentration of peripheral progesterone before and after of the PGF₂-alfa injection between *Bos taurus* (Brown Swiss) and *Bos indicus* (Indobrasil) in the tropic. *Anim. Reprod. Sci.* 52:587.
- Jones, H.R., W.A. Bennett, T.G. Althen, and N.M. Cox. 1983. Effects of dietary and exogenous insulin during the period of follicular growth on ovulation rate and LH patterns in gilts. *J. Anim. Sci.* 57 (Suppl. 1):346.

- Jordan, F.R., and L.W. Swanson. 1979. Serum progesterone and luteinizing hormone in dairy cattle fed varying levels of crude protein. *J. Anim. Sci.* 48:1154.
- Julien, W.E., and Conrad H.R. 1976a. Selenium and vitamin E and incidence of retained placenta in parturient dairy cows. *J. Dairy Sci.* 59:1954.
- Julien, W.E., Conrad H.R. and A.L. Moxon. 1976b. Selenium and vitamin E and incidence of retained placenta in parturient dairy cows. II. Prevention in commercial herds with prepartum treatment. *J. Dairy Sci.* 59:1960.
- Kahnt, H.E. 1991. The effect of summer decline in conception rate on the monthly milk production pattern in Israel. *British Society of animal Production.* 53:127.
- Kaim, M., Y. Folman, H. Neumark, and W. Kaufmann. 1983. The effect of protein intake and lactation number on postpartum body weight loss and reproductive performance of dairy cows. *Anim. Prod.* 37:229.
- Katz, L.S., and T.J. McDonald. 1992. Sexual behavior of farm animals. *Theriogenology* 38:239.
- Kawate, N., T. Inaba, and J. Mori. 1991. Gonadotropin-releasing hormone receptors in anterior pituitaries of cattle during the estrous cycle. *Anim. Reprod. Sci.* 24:185.
- Kesler, D.J., H.A. Garverick, R.S. Youngquist, R.G. Elmore and C.J. Bierschwal. 1977. Effect of days postpartum and endogenous reproductive hormones on GnRH-induced LH release in dairy cows. *J. Anim. Sci.* 46:797.
- Keys, J.E., A.V. Capuco, R.M. Akers and J. Djiane. 1989. Comparative study of mammary gland development and differentiation between beef and dairy heifers. *Domest. Anim. Endocrinol.* 6:311.
- Kile, J.P., B.M. Alexander, G.E. Moss, D.M. Hallford, and T.M. Nett. 1991. Gonadotropin-releasing hormone overrides the negative effects of reduced dietary energy on gonadotropin synthesis and secretion in ewes. *Endocrinology* 128:843.
- Killen, J.H., D.W. Forrest, F.M. Byers, G.T. Schelling and C.R. Long. 1989. Gonadotropin-releasing hormone induced luteinizing hormone release in heifers: Effect of nutrition during gestation. *J. Anim. Sci.* 67:496.
- Kinder, J.E., T.E. Adams, P.K. Chakraborty, G.K. Tarnavsky and J.J. Reeves. 1975. Serum LH concentrations and ovarian activity in cows with repetitive administration of LH-RH/FSH-RH. *J. Anim. Sci.* 41:1650.
- Kiser, T.E., R.R. Kraeling, G.B. Rampacek, B.J. Landmeier, A.B. Caudle, and J.D. Chapman. 1981. Luteinizing hormone secretion before and after ovariectomy in prepuberal and pubertal beef heifers. *J. Anim. Sci.* 53:1545.
- Kittock, R.J., J.H. Britt and E.M. Convey. 1973. Endocrine response after Gn-RH in luteal phase cows and cows with ovarian follicular cysts. *J. Anim. Sci.* 37:985.
- Knutson, R.J., and R.D. Allrich. 1988. Influence of nutrition on serum concentrations of progesterone, luteinizing hormone and estrous behavior in dairy heifers. *J. Anim. Sci.* 66:90.

- Kurz, S.G., R.M. Dyer, Y. Hu, M.D. Wright, and M.L. Day. 1990. Regulation of luteinizing hormone secretion in prepuberal heifers fed an energy-deficient diet. *Biol. Reprod.* 43:450.
- Lacasse, P., and E. Block. 1994. Effect of plane of nutrition before and during gestation on the concentration of hormones in dairy cows. *J. Dairy Sci.* 77:439.
- Lacasse, P., E. Block, L.A. Guilbault, and D. Petitclerc. 1993. Effect of plane of nutrition of dairy heifers before and during gestation on milk production, reproduction and health. *J. Dairy Sci.* 76:3420.
- Leers-Sucheta, S., P.K. Chakraborty, K.E. Rowe, H.A. Turner, and F. Stormshak. 1994. Gonadotropin-releasing hormone-induced secretion of luteinizing hormone in postpartum beef heifers maintained on two planes of nutrition before and after breeding. *J. Anim. Sci.* 72:998.
- Lintern-Moore, S., and A.V. Everitt. 1978. The effect of restricted food intake on the size and composition of the ovarian follicle population in the Wistar rat. *Biol. Reprod.* 19:688.
- Lishman, A.W., S.M.J. Allison, R.L. Fogwell, R.L. Butcher and E.K. Inskeep. 1979. Follicular development and function of induced corpora lutea in underfed postpartum anestrus beef cows. *J. Anim. Sci.* 48:867.
- Lucy, M.C., C.R. Staples, F.M. Michel, and W.W. Thatcher. 1991. Energy balance and size and number of ovarian follicles detected by ultrasonography in early postpartum dairy cows. *J. Dairy. Sci.* 74:473.
- Lucy, M.C., C.R. Staples, W.W. Thatcher, D.S. Lough, F.J. Michel and D.K. Beede. 1989. Influence of energy balance of dairy cattle from 0 to 42 days postpartum on ovarian follicular populations. *J. Dairy. Sci.* 72 (Suppl. 1):386.
- Mass, J. 1990. Deficiencia de selenio en ganado bovino. XVI Congreso Mundial de Buiatria. Salvador, Bahia, Brasil. 13-17 de Agosto, 1990. pp. 3-12.
- Matton, P., V. Adelakoun, Y. Couture and J.J. Dufour. 1981. Growth and replacement of the bovine ovarian follicles during the estrous cycle. *J. Anim. Sci.* 52:813.
- McDonald, L.E. 1981. Tipos de reproducción en bovinos. En: *Reproducción y Endocrinología Veterinarias*. Interamericana, México. p. 251.
- McShane, T.M., K.K. Schillo, J.A. Boling, N.W. Bradley, and J.B. Hall. 1989. Effects of recombinant DNA-derived somatotropin and dietary energy intake on development of beef heifers: I. Growth and puberty. *J. Anim. Sci.* 67:2230.
- Mee, O.M., J.S. Stevenson, and J.E. Minton. 1991. First postpartum luteal function in dairy cows after ovulation induced by progestogen and gonadotropin-releasing hormone. *J. Dairy Sci.* 74:1573.
- Menino, A.R., and R.W. Wright. 1978. The influence of ovulation number and ovarian dimensions on embryo production in superovulated cattle. *Theriogenology.* 9:259.
- Miller, W.J. 1981. Mineral and vitamin nutrition of dairy cattle. *J. Dairy Sci.* 64:1196.

- Moran, C., J.F. Quirke, and J.F. Roche. 1989. Puberty in heifers: A review. *Anim. Reprod. Sci.* 18:167.
- Morbeck, D.E., H.D. Tyler, and J.H. Britt. 1991. Duration of estrus cycles subsequent to two injections of prostaglandin F₂O given at 14-day interval in nonlactating Holstein cows. *J. Dairy. Sci.* 74:2342.
- Moss, G.E., J.R. Parfet, C.A. Marvin, R.D. Allrich, and M.A. Diekman. 1985. Pituitary concentrations of gonadotropins and receptors for GnRh in suckled beef cows at various intervals after calving. *J. Anim. Sci.* 60:285.
- Murphy, M.G., W.J. Enright, M.A. Crowe, K. McConell, L.J. Spicer, M.P. Boland, and J.F. Roche. 1991. Effect of dietary intake on pattern of growth of dominant follicles during the oestrus cycle in beef heifers. *J. Reprod. Fertil.* 92:333.
- National Research Council. 1978. Nutrient requirements of dairy cattle. 5th. rev. ed. Natl. Acad. Sci., Washington, D.C.
- Nelson, J.F., R.G. Gosden, and L.S. Felicio. 1985. Effect of dietary restriction on estrous cyclicity and follicular reserves in aging C57BL/6J mice. *Biol. Reprod.* 32:515.
- Nett, T.M., D. Cermak, T. Braden, J. Manns, and G. Niswender. 1988. Pituitary receptors for GnRH and estradiol, and pituitary content of gonadotropins in beef cows. II. Changes during the postpartum period. *Domest. Anim. Endocrinol.* 5:81.
- Niekerk, A.V., R. Kernick, and A.W. Lishman. 1990. The effect of winter and summer nutritional levels on the reproductive performance of beef heifers bred at two years of age. *Anim. Prod.* 51:255.
- Niswender, D.G., Reichert L. Jr., Midgley A.R. Jr. and Nalvandov A.V. 1969. Radioimmunoassay for bovine and ovine luteinizing hormone. *Endocrinology.* 44:1166.
- Nocek, J.E., J.E. English and D.G. Braund. 1983. Effects of various forage feeding programs during dry period on body condition and subsequent lactation health, production, and reproduction. *J. Dairy Sci.* 66:1108.
- Onuma, H., and R. Foote. 1969. Superovulation in prepuberal calves on two levels of nutrient intake. *J. Anim. Sci.* 28:771.
- O'Shaughnessy, P.J., and D.C. Wathes. 1988. Bovine luteal cell activity in culture. Maintenance of steroidogenesis by high density lipoprotein containing high or low beta-carotene concentrations. *Anim. Reprod. Sci.* 17:165.
- Owens, F.N., P. Dubeski and C.F. Hanson. 1993. Factors that alter the growth and development of ruminants. *J. Anim. Sci.* 71:3138.
- Oyedipe, E.O., D.I.K. Osori, O. Akerejola, and D. Saror. 1982. Effect of level of nutrition on onset of puberty and conception rates of cebu heifers. *Theriogenology.* 18:525.
- Park, C.S., G.M. Erickson, Y.J. Choi and G.D. Marx. 1987. Effect of compensatory growth on regulation of growth and lactation: Response of dairy heifers to a stair-step growth pattern. *J. Anim. Sci.* 64:1751.

- Peel, C.J., T.J. Fronk, D.E. Bauman and R.C. Gorewit. 1983. Effect of exogenous growth hormone in early and late lactation on lactational performance of dairy cows. *J. Dairy Sci.* 66:776.
- Pennington, J.A., J.L. Albright, and M.A. Diekman. 1985. Sexual activity of Holstein cows: Seasonal effects. *J. Dairy Sci.* 68:3023.
- Pfaff, W.D., and Schwartz-Giblin. 1988. Cellular mechanisms of female reproductive behaviors. En: E. Knobil y J. Neill (Ed.) *The Physiology of Reproduction*. p. 1487. Raven Press, New York.
- Peri, I., and A. Gertler. 1993. The effect of manipulation in energy allowance during the rearing period of heifers on hormone concentrations and milk production in first lactation cows. *J. Dairy Sci.* 76:742.
- Perry, R.C., L.R. Corah, R.C. Cochran, W.E. Beal, J.S. Stevenson, J.E. Minton, D.D. Simms and J.R. Brethour. 1991. Influence of dietary energy on follicular development, serum gonadotropins, and first postpartum ovulation in suckled beef cows. *J. Anim. Sci.* 69:3762.
- Peters, A.R. 1985. Hormonal control of the bovine oestrus cycle. I. The natural cycle. *Br. Vet. J.* 141:564.
- Peterson, J.E., and Nett T.M. 1976. Clearance of gonadotropin-releasing hormone in beef heifers after intramuscular or intravenous administration. *J. Anim. Sci.* 43:1264.
- Petitclerc, D., L.T. Chapin, R.S. Emery, and H.A. Tucker. Body growth, growth hormone, prolactin and puberty response to photoperiod and plane of nutrition in Holstein heifers. *J. Anim. Sci.* 57:892.
- Pick, R.L., and M.L. Brown. 1975. Minerals and water. En: Wiley (Ed) *Nutrition an Integrated Approach*. p. 181. Plenum Press, New York.
- Price, C.A., and R. Webb. 1988. Steroid of gonadotropin secretion and ovarian function in heifers. *Endocrinology.* 122:2222.
- Procknor, M. 1985. Effects of negative energy balance on endogenous and on LHRH-induced LH release in ovariectomized heifers. Ph.D. Dissertation. Universidade de Sao Paulo, S.P, Brazil.
- Procknor M., S. Dachir, R.E. Owens, D.E. Little, and P.G. Harms. 1986. Temporal relationship of pulsatile fluctuation of luteinizing hormone and progesterone in cattle: A time series cross-correlation analysis. *J. Anim. Sci.* 62:191.
- Rajakoski, E. 1960. The ovarian follicular system in sexually mature heifers with special reference to seasonal, cyclical, and left-right variations. *Acta Endocrinologica, Suppl.* 52:1.
- Rakha, A.M., and G.Igboeli. 1971. Effects of nutrition, season and age on the strous cycle of indigenous Central African cattle. *J. Anim. Sci.* 32:943.
- Ramaley, A.J. 1979. Development of gonadotropin regulation in the prepubertal mammal. *Biol. Reprod.* 20:1.

- Ramirez, D.V., and S.M. McCann. 1963. A comparison of regulation of luteinizing hormone (LH) in immature and adult rats. *Endocrinology* 72:452.
- Randel, R.D. 1990. Nutrition and postpartum rebreeding in cattle. *J. Anim. Sci.* 68:853.
- Rasby, R.J., R.P. Wetteman, R.D. Geisert, J.J. Wagner, and K.S. Lusby. 1991. Influence of nutrition and body condition on pituitary, ovarian, and thyroid function of nonlactating beef cows. *J. Anim. Sci.* 69:2073.
- Rasby, R.J., R.P. Wetteman, P.G. Harms, K.S. Lusby, and J.J. Wagner. 1992. GnRH in the infundibular stalk-median eminence is related to percentage body fat in carcasses of beef cows. *Domest. Anim. Endocrinol.* 9:71.
- Rattray, P.V. 1977. Reproduction in the sheep and goat. En: *Reproduction in Domestic Animals*. P.T. Cupps (Ed) pp 553-575. Academic Press, New York.
- Rhind, S.M., S. McMillen, and W.A. McKelvey. 1991. Effects of levels of food intake and body condition on the sensitivity of the hypothalamus and pituitary to ovarian steroid feedback in ovariectomized ewes. *Anim. Prod.* 52:105.
- Rhodes III, R.C., R.D. Randel, and C.R. Long. 1982. Corpus luteum function in the bovine: In vivo and in vitro evidence for both a seasonal and breedtype effect. *J. Anim. Sci.* 55:159.
- Richards, M.W., R.P. Wetteman, and H.M. Schoenemann. 1989a. Nutritional anestrus in beef cows: Body weight change, body condition, luteinizing hormone in serum and ovarian activity. *J. Anim. Sci.* 67:1520.
- Richards, M.W., R.P. Wettemann, and H.M. Schoenemann. 1989b. Nutritional anestrus in beef cows: Concentrations of glucose and nonesterified fatty acids in plasma and insulin in serum. *J. Anim. Sci.* 67:2354.
- Richards, M.W., R.P. Wetteman, L.J. Spicer, and G.L. Morgan. 1991. Nutritional anestrus in beef cows: Effects of body condition and ovariectomy on serum luteinizing hormone and insulin-like growth factor-I. *Biol. Reprod.* 44:961.
- Rone, J.D., D.M. Henricks, and S.E. Echternkamp. 1982. The influence of restricted energy intake on pituitary and ovarian hormone secretion in the young individually fed postpartum beef cow. *J. Anim. Sci.* 55:(Suppl. 1):385 (Abstr.).
- Ronge, H., and J. Blum. 1989. Insulin-like growth factor I responses to recombinant bovine growth hormone during feed restriction in heifers. *Acta Endocrinol.* 120:735.
- Rutter, L.M., and J.G. Manns. 1987. Hypoglycemia alters pulsatile luteinizing hormone secretion in the postpartum beef cow. *J. Anim. Sci.* 64:479.
- Rutter, L.M., and R.D. Randel. 1984. Postpartum nutrient intake and body condition: Effect on pituitary function and onset of estrus in beef cattle. *J. Anim. Sci.* 58:265.
- Rutter, L.M., and R.D. Randel. 1986. Nonpuberal estrus in beef heifers. *J. Anim. Sci.* 63:1049.
- SAS. 1982. *SAS. User's Guide: Statistics*. SAS Inst. Inc., Cary, N.C.

- Schams, D., E. Schallenberger, S. Gombe, and H. Karg. 1981. Endocrine patterns associated with puberty in male and female cattle. *J. Reprod. Fert.* 30:(Suppl):103 (Abstr).
- Schillo, K.K. 1992. Effects of dietary energy on control of luteinizing hormone secretion in cattle and sheep. *J. Anim. Sci.* 70:1271.
- Schillo, K., D.J. Dierschke, and E.R. Hauser. 1982. Regulation of luteinizing hormone secretion in prepuberal heifers: Increased threshold to negative feedback action of estradiol. *J. Anim. Sci.* 54:325.
- Schillo, K.K., J.B. Hall, and S.M. Hileman. 1992. Effects of nutrition and season on the onset of puberty in the beef heifer. *J. Anim. Sci.* 70:3994.
- Schingoethe, D.J., F.M. Byers, y G.T. Schelling. 1988. Selenium. En: *The Ruminant Animal*, Churh, et al., Prentice Hall. U.S.A. p. 423.
- Schrick, F.N., J.C. Spitzer, T.C. Jenkins, D.M. Henricks, and T.G. Althen. 1990. Effect of dietary energy restriction on metabolic and endocrine responses during the estrous cycle of the suckled beef cow. *J. Anim. Sci.* 68:3313.
- Schultz, L.H., Mayland H.F, and Royce J.E. 1988. Metabolic problems related to nutrition. En: *The Ruminant Animal*, Churh, et al., Prentice Hall. U.S.A. p. 506.
- Schweigert, F.J., and H. Zucker. 1988. Concentrations of vitamin A, β -caroteno y vitamina E in individual bovine follicles of different quality. *J. Reprod. Fertil.* 82:575.
- Segerson, E.C., and D.W. Libby. 1982. Ova fertilization and sperm number per fertilized ovum for selenium and vitamin E-treated Charolais cattle. *Theriogenology.* 17:333.
- Segerson, E.C., F.A. Murray, A.L. Moxon, D.R. Redman and H.R. Conrad. 1977. Selenium/vitamin E: Role in fertilization of bovine ova. *J. Dairy Sci.* 60:1001.
- Sejrsen, K., J.T. Huber, H.A. Tucker, and R.M. Akers. 1982. Influence of nutrition on mammary development in pre and postpuberal heifers. *J. Dairy Sci.* 65:793.
- Selk, G.E., R.P. Wettemann, K.S. Lusby, J.W. Oltjen, S.L. Mobley, R.J. Rasby and J.C. Garmendia. 1988. Relationships among weight change, body condition and reproductive performance of range beef cows. *J. Anim. Sci.* 66:3153.
- Shitsukawa, K., M. Irahara, T. Kanematsu, K. Azuma, and T. Aono. 1990. Effect of 2-buten-4-olide, an endogenous suppressant of feeding, on reproductive function in rats. *Acta Endocrinol.* 123:571.
- Short, R.E., and D.C. Adams. 1988. Nutritional and hormonal interrelationships in beef cattle reproduction. *Can. J. Anim Sci.* 68:29.
- Silverman, J. 1988. The gonadotropin-releasing hormone (GnRH) neural systems: Immunocytochemistry. En: E. Knobil y J. Neill (Ed) *The Physiology of Reproduction.* p. 1299. Raven Press New york.
- Simpson, R.B., J.D. Armstrong and R.W. Harvey. 1992. Effect of prepartum administration of growth hormone-releasing factor on somatotropin, insulin-like growth

factor I, milk production, and postpartum return to ovarian activity in primiparous beef heifers. *J. Anim. Sci.* 70:1478.

Simpson, R.B., J.D. Armstrong, R.W. Harvey, D.E. Miller, E.P. Heimer, and R.M. Campbell. 1991. Effect of active immunization against growth hormone-releasing factor on growth and onset of puberty in beef heifers. *J. Anim. Sci.* 69:4914.

Sirois, J., and J.E. Fortune. 1988. Ovarian follicular dynamics during the estrous cycle in heifers monitored by real-time ultrasonography. *Biol. Reprod.* 39:308.

Skaggs, C.L., B.V. Able, and J.S. Stevenson. 1986. Pulsatile or continuous infusion of luteinizing hormone releasing hormone and hormonal concentrations in prepuberal beef heifers. *J. Anim. Sci.* 62:1034.

Skyle, S.D., C.J. Callahan, and R.D. Allrich. 1992. Effect of progesterone on the expression of estrus at the first postpartum ovulation in dairy cattle. *J. Dairy Sci.* 75:1456.

Sorensen, A.M., W. Hansel, W.H. Hough, D.T. Armstrong, K. McEntee and R.W. Bratton. 1959. Influence of underfeeding and overfeeding on growth and development of Holstein heifers. *Cornell University Agric. Exp. Stn. Bull.*, February 1959, Bulletin 936.

Spicer, L.J., E. Alpizar, and S.E. Echternkamp. 1993. Effects of insulin, insulin-like growth factor I, and gonadotropins on bovine granulosa cell proliferation, progesterone production, estradiol production, and (or) insulin-like growth factor I production in vitro. *J. Anim. Sci.* 71:1232.

Spicer, L.J., and S.E. Echternkamp. 1986. Ovarian follicular growth, function and turnover in cattle: a review. *J. Anim. Sci.* 62:428.

Spicer L.J., W.J. Enright, M.G. Murphy, and J.F. Roche. 1991. Effect of dietary intake on concentrations of insulin-like growth factor-I in plasma and follicular fluid, and ovarian function in heifers. *Domestic. Anim. Endocrinol.* 8:431.

Spicer, L.J., M.A. Grow, D.J. Prendiville, D. Goulding, and W.J. Enright. 1992. Systemic but no intraovarian concentrations of insulin-like growth factor-I are affected by short-term fasting. *Biol. Reprod.* 25:421.

Spicer, L.J., K. Sejrsen, H.A. Tucker, and T. Huber. 1984. Secretion of luteinizing hormone and follicle-stimulating hormone from overfeeding dairy heifers. *J. Dairy. Sci.* 67:1993.

Spitzer, J.C., G.D. Niswender, G.E. Seidel, Jr. and J.N. Wiltbank 1978. Fertilization and blood levels of progesterone and LH in beef heifers on a restricted energy diet. *J. Anim. Sci.* 46:1071.

Sprague, E.A., M.L. Hopwood, G.D. Niswender and J.N. Wiltbank. 1971. Progesterone and luteinizing hormone levels in peripheral blood of cycling beef cows. *J. Anim. Sci.* 33:99.

Stahringer, R.C., D.A. Neuendorff, and R.D. Randel. 1990. Seasonal variations in characteristics of estrous cycles in pubertal Brahman heifers. *Theriogenology.* 34:407.

Staigmiller, R.B., B.G. England, R. Webb, R.E. Short, and R.A. Bellows. 1982. Estrogen secretion and gonadotropin binding by individual bovine follicles during estrus. *J. Anim. Sci.* 55:1473.

Stelwagen, K., and Grieve D.G. 1992. Effect of plane of nutrition between 6 and 16 months of age on body composition, plasma hormone concentrations and first-lactation milk production in Holstein heifers. *Can. J. Anim. Sci.* 72:337.

Stevenson, J.S., M.K. Schmidt, and E.P. Call. 1983. Estrous intensity and conception rates in Holsteins. *J. Dairy Sci.* 66:275.

Stubbings, R.B., R.M. Liptrap, K.J. Betteridge, J.S. Walton, D.J. Armstrong, and P.K. Basrur. 1990. Requirements for bovine oocyte maturation in vitro. *Reprod. in Domest. Anim.* 25:158.

Swanson, L.V., H.D. Hafs, and D.A. Morrow. 1972. Ovarian characteristics and serum LH, prolactin, progesterone and glucocorticoid from first estrus to breeding size in Holstein heifers. *J. Anim. Sci.* 34:284.

Tatman, W.R., M.B. Judkins, T.G. Dunn, and G.E. Moss. 1990. Luteinizing hormone in nutrient-restricted ovariectomized ewes. *J. Anim. Sci.* 68:1097.

Tekpetey, F.R., W.M. Palmer, and J.R. Ingalls. 1987. Seasonal variation in serum β -carotene and vitamin A and their association with postpartum reproductive performance of holstein cows. *Can. J. Anim. Sci.* 67:491.

Thomas, G.B., J.E. Mercer, T. Karalis, A. Rao, J.T. Cummins, and I.J. Clarke. 1990. Effect of restricted feeding on the concentrations of growth hormone (GH) gonadotropins, and prolactin (PRL) in plasma and on the amounts of messenger ribonucleic acid for GH, gonadotropin subunits and PRL in the pituitary glands of adult ovariectomized ewes. *Endocrinology.* 126:1361.

Torrel, D.T., I.D. Hume, and W.C. Weir. 1972. Effect of level of protein and energy during flushing on lambing performance of range ewes. *J. Anim. Sci.* 34:479.

Tucker, H.A. 1969. Factors affecting mammary gland cell numbers. *J. Dairy. Sci.* 52:720.

Turgeon, A., T. Klopfenstein, D. Brink, D. Loveday, W. Stroup and R. Oltjen. 1984. Production systems for compensatory growth. *Beef Cattle Report.* University of Nebraska, pp. 13-16.

Urbanski, H.F., and S.R. Ojeda. 1987. Activation of luteinizing hormone-releasing hormone release advances the onset of female puberty. *Neuroendocrinology.* 46:273.

Vailes, L.D., S.P. Washburn, and J.H. Britt. 1992. Effects of various steroid milieu or physiological states on sexual behavior of Holstein cows. *J. Anim. Sci.* 70:2094.

Veldhuis, J.D. 1989. Regulatory actions of the insulin-like growth factor, IGF-I (Somatomedin-c), on sterol metabolism by ovarian cells. En: A. N. Hirschfield (Ed.) *Growth Factors and the Ovary.* Plenum Press, New York.

Verde, L.S., and A. Trenkle. 1987. Concentrations of hormones in plasma from cattle with different growth potentials. *J. Anim. Sci.* 64:426.

- Vermesh, M., and O.A. Kletzky. 1987. Longitudinal evaluation of the luteal phase and its transition into the follicular phase. *J. Clin. Endocrinol. Metab.* 65:653.
- Villa-Godoy, A., T.L. Hughes, R.S. Emery, W.J. Enrigh, A.D. Ealy, S.A. Zinn, and R.L. Fogwell. 1990a. Energy balance and body condition influence luteal function in Holstein heifers. *Domestic. Anim. Endocrinol.* 7:135.
- Villa-Godoy, A., T.L. Hughes, R.S. Emery, E.P. Stanisiewski and R.L. Fogwell. 1990b. Influence of energy balance and body condition on estrus and estrous cycles in Holstein heifers. *J. Dairy Sci.* 73:2759.
- Villagómez, A. E. 1990. Influencia estacional sobre el estro y el ciclo estral en hembras cebú mantenidas en clima tropical. Tesis de Maestría. F.E.S. Cuautitlán, U.N.A.M.
- Wang, J.Y., C.B. Hafi, and L.L. Larson. 1988. Endocrine responses and estrous activity in Holstein heifers fed supplemental beta-caroteno. *Theriogenology.* 29:731.
- Westfall, P.W., J.L. Perkins and H.A. Brown. 1984. Pregnancy rate, blood progesterone and estradiol levels of grain flushed, non-lactating cows on pasture. *J. Anim. Sci.* 59 (Suppl. 1):86 (Abstr.).
- Wetteman, R.P., G.M. Hill, M.E. Boyd, J.C. Spitzer, D.W. Forrest, and W.E. Beal. 1984. Reproductive performance of postpartum beef cows after increased dietary energy and protein and short term calf separation. *J. Anim. Sci.* 59 (Suppl. 1):186 (Abstr.).
- Whisnant, C.S., T.E. Kiser, F.N. Thompson and J.B. Hall. 1985. Effect of nutrition on the LH response to calf removal and GnRH. *Theriogenology.* 24:565.
- Wiltbank, J.N., C.W. Kasson, and J.E. Ingalls. 1969. Puberty in crossbred and straightbred beef heifers on two levels of feed. *J. Anim. Sci.* 29:602.
- Wright, I.A., and J.F. Russel. 1991. Changes in the body composition of beef cattle during compensatory growth. *Anim. Prod.* 52:105.
- Xu, Z.Z., M.F. McDonald, and S.N. McCutcheon. 1989. The effects of nutritionally-induced liveweight differences on follicular development, ovulation rate, oestrus activity and plasma follicle-stimulating hormone levels in the ewe. *Anim. Reprod. Sci.* 19:67.
- Yelich, R.P., H.G. Wettemann, K.S. Lusby and D.K. Bishop. 1991. Growth rate and body composition of beef heifers at puberty. *J. Anim. Sci.* 69: 276 (Abstr).

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

Anexo II

Para analizar la GDP, ganancia total, peso final, edad y peso a la concepción, así como concentración de progesterona en el estro, área bajo la curva de LH en respuesta a la aplicación de GnRH, concentración máxima de LH, y duración e intensidad del estro en el periodo I y II, el modelo fue:

$$Y_{ij} = \mu + T_i + E_j (i)$$

en donde:

Y_{ij} = variable de respuesta.

μ = media general.

T = efecto de tratamiento.

E = error experimental.

i = iésimo tratamiento.

j = j-ésima repetición.

Para analizar concentración basal de LH, concentración media de LH después de la aplicación de GnRH y duración del ciclo estral en los periodos I y II, el modelo fue:

$$Y_{ij} = \mu + T_i + V_j (i) + E_{ij}$$

En donde:

Y_{ij} = variable de respuesta.

μ = media general.

T_i = efecto del iésimo tratamiento.

$V_j (i)$ = efecto de la j-ésima vaquilla dentro del iésimo tratamiento.

E_{ij} = error experimental.

Para analizar concentración de progesterona durante el diestro temprano y tardío y en el proestro del periodo II, al igual que la intensidad del estro en el periodo I y II y volumen ovárico durante el metaestro del periodo II, el modelo fue:

$$Y_{ij} = \mu + T_i + b (X_{ij} - \bar{x}_{..}) + E_{ij}$$

en donde:

Y_{ij} = variable de respuesta.

μ = media general.

T_i = efecto del i -ésimo tratamiento.

b = coeficiente de regresión de Y_{ij} sobre el día previo o posterior al estro.

X = el promedio de los X_{ij} i -ésimos días.

E_{ij} = error experimental.

Para analizar las concentraciones de progesterona en el metaestro del periodo I y II, diestro temprano, diestro tardío y proestro del periodo I así como volumen ovárico en el diestro y proestro del periodo I y II, el modelo fue:

$$Y_{ij} = \mu + T_i + V_j(i) + b(X_{ij} - \bar{x}...) + E_{ij}$$

en donde:

Y_{ij} = variable de respuesta.

μ = media general.

T_i = efecto del i -ésimo tratamiento.

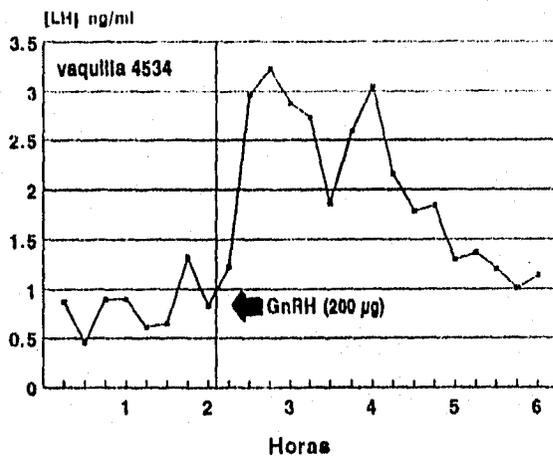
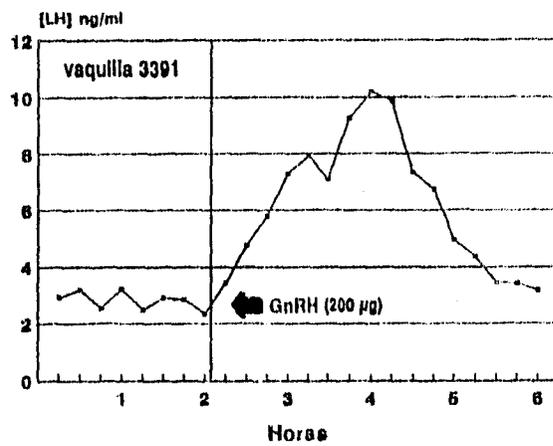
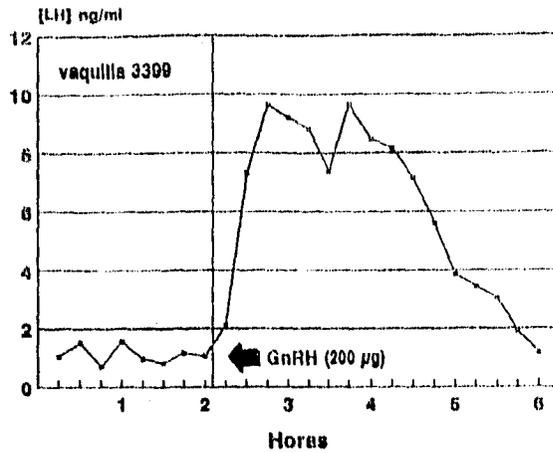
$V_j(i)$ = efecto de la j -ésima vaquilla dentro del i -ésimo tratamiento.

b = coeficiente de regresión de Y_{ij} sobre el día previo o posterior al estro.

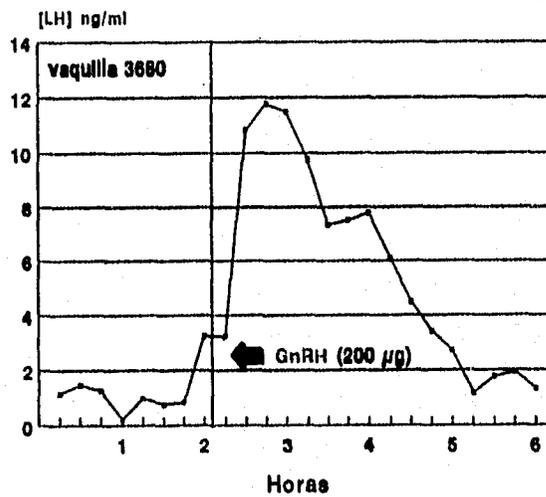
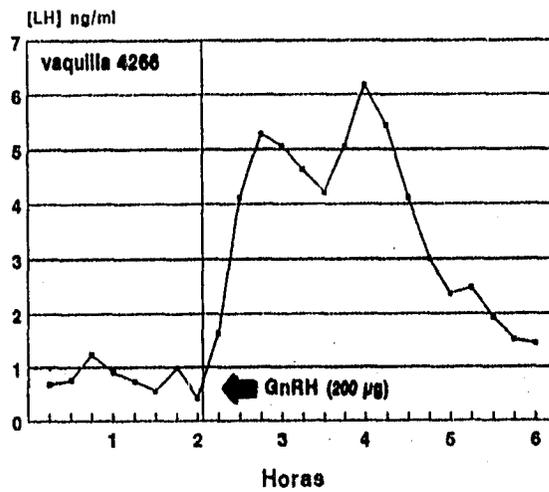
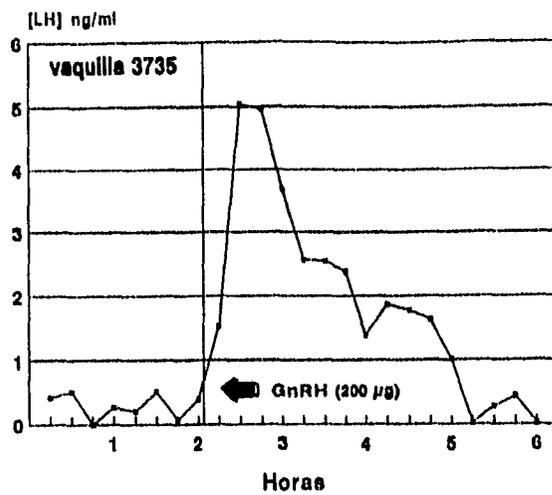
X = el promedio de los X_{ij} i -ésimos días.

E_{ij} = error experimental.

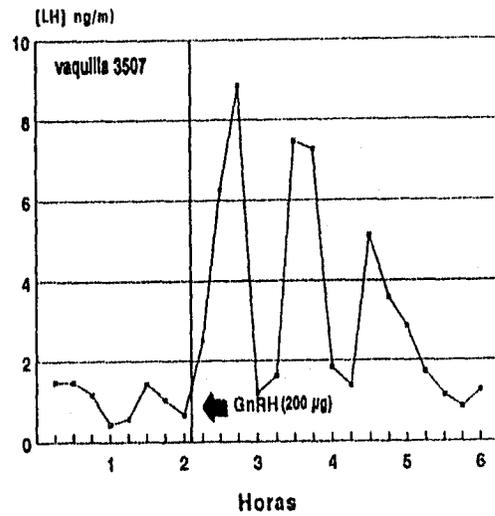
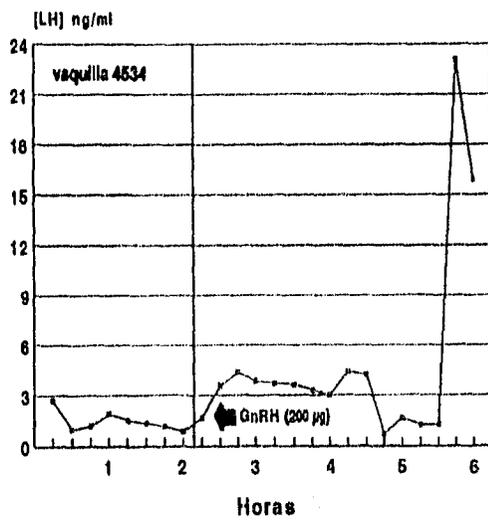
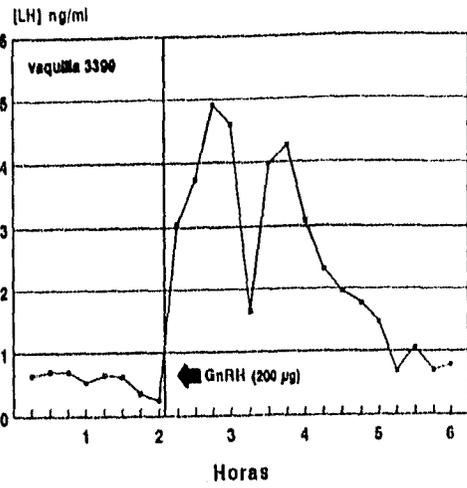
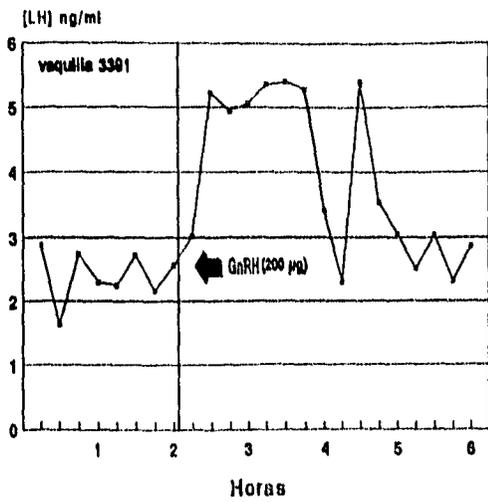
Anexo III



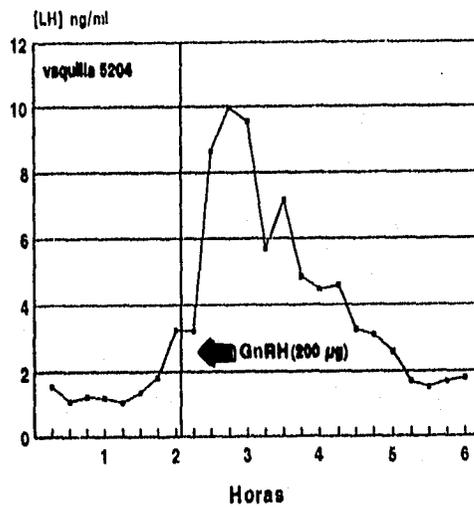
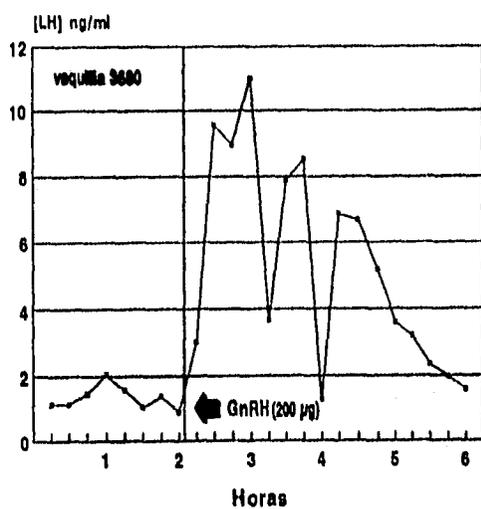
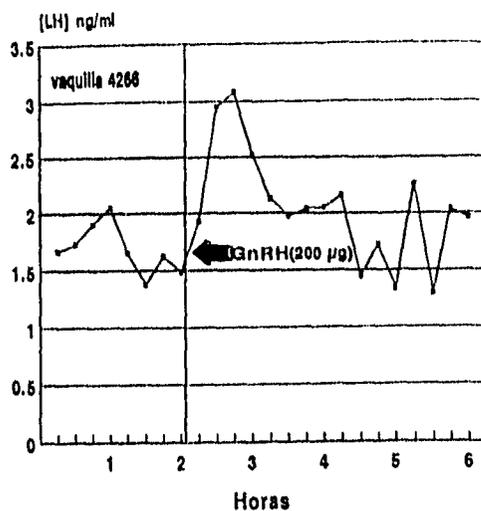
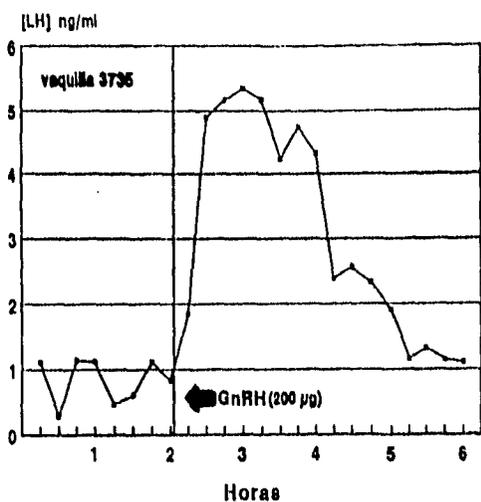
Gráfica 3. Vaquillas Holstein sometidas a restricción allmenticia (día 148) y su respuesta a la aplicación de GnRH



Gráfica 4. Vaquillas Holstein sometidas a alimentación continua (día 148) y su respuesta a la aplicación de GnRH



Gráfica 5. Vaquillas Holstein sometidas a realimentación (día 218) y su respuesta a la aplicación de GnRH



Gráfica 6. Vaquillas Holstein con alimentación continua (día 218) y su respuesta a la aplicación de GnRH