

01684
01684
2ej



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE MEDICINA VETERINARIA
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO E INVESTIGACION

ESTUDIOS SOBRE LA ESTACIONALIDAD REPRODUCTIVA
DE LA OVEJA PELIBUEY DEL TROPICO
HUMEDO MEXICANO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS VETERINARIAS:

R E P R O D U C C I O N

P R E S E N T A:

RUBEN DARIO MARTINEZ ROJERO

ASESOR: Ph. D. LUIS ALBERTO ZARCO QUINTERO

MEXICO, D.F.

260087

1998

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

Título de la tesis:

ESTUDIOS SOBRE LA ESTACIONALIDAD REPRODUCTIVA DE LA OVEJA PELIBUEY DEL
TROPICO HUMEDO MEXICANO

Grado y nombre del tutor o director de tesis:

Ph. D. LUIS ALBERTO ZARCO QUINTERO

Institución de adscripción del tutor o director de tesis:

FACULTAD DE MEDICINA VETERINARIA Y ZOOTECNIA, UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

Resumen de la tesis: (Favor de escribir el resumen de su tesis a máquina, como máximo en 25 rengiones a un espacio, sin salir de la extensión de este cuadro.)

SE REALIZARON CUATRO EXPERIMENTOS EN EL CENTRO INVESTIGACION, ENSEÑANZA Y EXTENSION EN GANADERIA TROPICAL (CIEEGT) UBICADO EN EL MUNICIPIO DE TLAPACOYAN, VER. EN EL PRIMERO DE ELLOS SE EVALUO EL EFECTO DE TRES DIFERENTES PROGESTAGENOS (FGA, MGA Y NORGESTOMET) MAS LA ADMINISTRACION DE PMSG, SOBRE LA INDUCCION A LA PUBERTAD A LOS 6.5 MESES DE EDAD EN CORDERAS PELIBUEY NACIDAS A INICIOS DEL MES DE AGOSTO Y QUE FUERON SUPLEMENTADAS CON CONCENTRADO A PARTIR DEL DESTETE EN UN SEGUNDO EXPERIMENTO SE EVALUARON LAS VARIACIONES ESTACIONALES QUE OCURREN EN EL PESO Y LA CONDICION CORPORAL Y ESTUDIAR SU RELACION CON LA ACTIVIDAD OVARICA DE LA OVEJA PELIBUEY EXPLOTADA BAJO CONDICIONES DE PASTOREO EN EL TROPICO HUMEDO. EN EL EXPERIMENTO TRES SE EVALUO SI EL USO DE IMPLANTES DE MELATONINA DURANTE LA EPOCA DE ANESTRO ESTACIONAL ES CAPAZ DE INDUCIR LA ACTIVIDAD OVARICA EN OVEJAS PELIBUEY, EVALUANDOSE ADEMAS SI EL NIVEL DE NUTRICION DE LOS ANIMALES AFECTA LA RESPUESTA A LA MELATONINA. FINALMENTE, EN UN CUARTO ESTUDIO SE EVALUA LA INFLUENCIA DE EL "EFECTO MACHO" SOBRE LA OCURRENCIA DE ESTROS EN LA OVEJA PELIBUEY.

Were carried out four trials in the Centro de Investigación, Enseñanza y Extensión en Ganadería Tropical (CIEGT) from Tlapacoyan, Ver., México. Experiment I; three different progestagens treatments (FGA, MGA and Norgestomet) were utilized for induction of puberty in supplemented Pelibuey lambs (6.5 in age) during the anoestrous season. Estrous ewes percentage was greater ($P < 0.05$) for FGA (88.9%) and SMB (63.2%) than MGA (21.0%). Experiment II; Season variations in body weight and body condition and their relation with Pelibuey ovarian activity were evaluated around one year. Ovarian activity in the experimental flock decreased during April (75%) and May (50%). In order to evaluate melatonin implants and/or feeding supplementation effect on ovarian activity in Pelibuey sheeps during the anoestrous season was carried out the Experiment III. No differences were found ($P > 0.05$) for treated groups (Melatonin + Supplementation = 84.4%; only Melatonin = 72.2%; only Supplementation = 80% and Control group = 55.5%). Finally (Experiment IV), distribution of oestrus following the introduction of rams during the 1992 Summer (June-July) was carried out in the flock. Oestrus activity started on day 17 (7.4%) and 23 (14.3%) of the season. This period included 70% of total oestrus in the flock. Analyzed data showed that the sudden introduction of the ram influenced the ovarian activity in this breed in this tropical area.

DEDICATORIAS

In memoriam a mi padre Sergio Martínez Ruíz

A mi madre Ma. Dolores Rojero Cardoza

A mi esposa María Félix

A mis hijos:

**Mayra Yadira
Rubén Darío
Manuel Alejandro**

A mis hermanos:

**Sergio Alonso
Adalberto
Iván
Carlos
Deyanira
Ma. Dolores
Sergio Carlos
Arturo
Guillermina
Victor Manuel**

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico que me brindó, sin el cual no hubiese podido cursar el programa de Doctorado.

A la División de Estudios de Posgrado de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia (UNAM), por haberme permitido cursar estudios de Doctorado.

Al Centro de Enseñanza, Investigación y Extensión en Ganadería Tropical (CEIEGT) por haberme brindado las facilidades para realizar el trabajo de campo de esta tesis.

Agradecimiento especial y sincero al Dr. Luis Alberto Zarco Quintero, quién en todo momento supo orientarme y apoyarme para concluir este trabajo, y por la amistad y confianza que me brindó.

Con sincera gratitud al MVZ Cristino Cruz Lazo, a la M. Sci. Ivette Rubio Gutiérrez y a los Técnicos Braulio Ruíz Carranza y Jorge Becerra, por su invaluable apoyo y por brindarme su amistad.

Al Dr. Javier Valencia Méndez y al Dr. José Manuel Berruecos, Gracias por sus acertadas sugerencias.

Al personal del CEIEGT, en especial a los trabajadores del Módulo de Producción Ovina "el cenizontle".

Al personal del Laboratorio de Endocrinología de la Facultad de Medicina Veterinaria (UNAM), especialmente a Clarita y Susanita.

Especial agradecimiento a mis compañeros de Posgrado Alberto Balcázar, Octavio Mejía, Joel Hernández, Rodolfo Soto, Ramón Peña, Rodolfo Rodríguez, Jorge Alvarez, Manuel Corro y Antonio Porras, por brindarme su amistad y compartir conmigo sus experiencias y conocimientos.

Al Colegio Superior Agropecuario del Estado de Guerrero por el apoyo otorgado para la impresión de esta tesis.

A todas las personas que de alguna u otra manera intervinieron para que este trabajo pudiese llevarse a cabo, gracias.

CURRICULUM VITAE

El autor nació en la Cd. de Sombrerete, Zac., el 21 de junio de 1956. Cursó la carrera de Médico Veterinario Zootecnista en la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, de la Universidad Autónoma de Zacatecas. Realizó estudios de Maestría en Producción Animal en la Facultad de Zootecnia de la Universidad Autónoma de Chihuahua.

Experiencia profesional

- Ejercicio de la profesión de Médico Veterinario Zootecnista (1981-98)
- Profesor e Instructor de Enseñanza Agropecuaria Técnica Foránea, DGEST-SEP (1983-86)
- Profesor por Asignatura. Facultad de Zootecnia. Universidad Autónoma de Chihuahua (1987)
- Profesor-Investigador Titular. Colegio Superior Agropecuario del Estado de Guerrero (1989-98)
- Asesor Técnico de la Unidad de producción de Ovinos y Caprinos. Colegio Superior Agropecuario del Estado de Guerrero (1989-98)

Publicaciones

- Artículos con arbitraje en revistas científicas: 8
- Artículos en memorias de simposium : 1
- Artículos *in extenso* y resúmenes en memorias de congresos : 11
- Artículos en boletines técnicos e informativos : 4
- Apuntes y manuales técnicos : 3

Participación como ponente o conferenciante en congresos, seminarios, simposiums o reuniones de investigación pecuaria: 12

Participación en demostraciones agropecuarias : 2

Tesis de Licenciatura dirigidas : 18

Distinciones

- Sistema Nacional de Investigadores. Candidato a investigador (1990-94)
- Cartera de evaluadores del CONACYT (1995-96)
- Cartera de evaluadores SIBEJ-CONACYT (1996-97)

CONTENIDO

	Página
I. INTRODUCCION	1
II. REVISION DE LITERATURA	3
II.1. PUBERTAD EN LA OVEJA	3
II.1.1. Factores que determinan el inicio de la pubertad	3
II.1.2. Efecto del carnero sobre el inicio de la pubertad	4
II.1.3. Efecto de la temperatura y la trasquila sobre la pubertad	4
II.1.4. Factores genéticos	4
II.1.5. Edad y peso	5
II.1.6. Crecimiento, desarrollo y nutrición	5
II.1.7. Nutrición y pubertad	6
II.1.8. Mecanismos que conectan el estado nutricional con el eje hipotálamo-hipófisis-gónada	8
II.1.9. Disponibilidad de "combustibles" metabólicos y secreción de LH	9
II.1.10. Epoca de nacimiento y pubertad	10
II.1.11. Fotoperíodo y pubertad	11
II.1.12. Interacción entre fotoperíodo y grado de desarrollo corporal	12
II.1.13. La glándula pineal y la pubertad	13
II.1.14. El ritmo de la melatonina pineal y el desarrollo reproductivo	14
II.1.15. Ontogenia del ritmo de melatonina pineal	16
II.1.16. Melatonina y secreción de LH	18

	Página
II.1.17. Bases neuroendócrinas de la pubertad en la cordera	18
II.2. COMPONENTES DE LA ACTIVIDAD OVARICA	20
II.3. COMPORTAMIENTO SEXUAL Y ACTIVIDAD CICLICA PUBERAL	22
II.4. CONTROL DEL ESTRO EN LA OVEJA	23
II.4.1. Bases endócrinas del control del estro en la oveja	23
II.4.2. Control del estro en la oveja	24
II.4.3. Sincronización del estro con prostaglandinas	24
II.4.4. Sincronización del estro con progestágenos	25
II.4.5. Uso de gonadotropinas para controlar el estro y la ovulación en la oveja	26
II.4.6. Sincronización natural del estro en la oveja	26
II.4.6.1 Manipulación del fotoperíodo	26
II.4.6.2 "Efecto macho"	27
II.4.7. Tratamientos combinados para el control del estro en la oveja	28
II.4.8. Resultados de campo en ovejas inducidas a ciclar con progestágenos	29
II.4.9. Inducción hormonal del estro en corderas	31
II.5. NEUROENDOCRINOLOGIA DE LA ESTACIONALIDAD REPRODUCTIVA EN LA OVEJA	31
II.5.1. Control fotoperiódico de la actividad reproductiva	32
II.5.2. Fotorefractariedad y alternancia entre "días largos" y "días cortos"	34
II.5.3. Procesamiento del mensaje fotoperiódico	37

	Página
II.5.4. Secreción de melatonina y estacionalidad reproductiva	38
II.5.5. Sitios de acción de la melatonina	42
II.5.6. Mecanismos de acción de la melatonina	43
II.5.7. Participación de la melatonina en el ritmo circanual endógeno de reproducción en el desarrollo de fotorefractariedad	46
II.6. MANIPULACION DE LA ACTIVIDAD REPRODUCTIVA EN LA OVEJA MEDIANTE LA ALTERACION ARTIFICIAL DEL FOTOPERIODO O DE LOS PATRONES DE MELATONINA	49
II.6.1. Uso de la melatonina exógena para imitar el efecto de "días cortos"	49
II.6.2. Melatonina exógena y prolificidad	50
II.6.3. Intervalo entre administración de melatonina y el inicio de la actividad ovárica en la oveja	51
II.6.3.1. <u>Epoca del año</u>	51
II.6.3.2. <u>Efecto de raza</u>	52
II.6.3.3. <u>Efecto de vía de administración</u>	53
II.6.4. "Efecto macho" en ovejas tratadas con melatonina	55
II.6.5. Efecto de la nutrición y de el carnero en ovejas tratadas con melatonina	56
II.6.6. Inducción de la actividad ovárica en ovejas por medio de luz artificial y/o melatonina	56
II.6.7. Implantes de melatonina "Regulin" utilizados para inducir la actividad ovárica en la oveja	57
II.7. PATRONES REPRODUCTIVOS EN LA OVEJA PELIBUEY EN EL TROPICO MEXICANO	60
II.7.1. Estacionalidad de la actividad ovárica de la oveja Pelibuey	60

	Página
II.7.2. Anestro posparto en la oveja Pelibuey	62
II.7.3. Intervalo entre partos en la oveja Pelibuey	64
II.7.4. Pubertad en la oveja Pelibuey	64
II.7.5. Edad a la primera concepción en la oveja Pelibuey	65
II.7.6. Conclusiones	67
II.8. LITERATURA CITADA	68
III. EXPERIMENTO I. Comparación de tres métodos hormonales de inducción a la pubertad en el mes de febrero en corderas Pelibuey nacidas en el verano y suplementadas con concentrado a partir del destete	103
III.1. Resumen	103
III.2. Introducción	104
III.3. Material y métodos	105
III.4. Resultados	107
III.4.1. Peso y edad de los animales experimentales	107
III.4.2. Inducción de la actividad ovárica	111
III.4.3. Fertilidad de estros inducidos	117
III.4.4. Niveles de progesterona plasmática	119
III.4.5. Datos reproductivos del segundo empadre	125
III.5. Discusión	126
III.5.1. Peso y edad de los animales experimentales	126
III.5.2. Inducción de la actividad ovárica	127
III.5.3. Incidencia de ovulaciones sin estro	131

	Página
III.5.4. Fertilidad de estros inducidos	132
III.5.5. Edad y peso al inicio de la actividad ovárica	133
III.5.6. Niveles de progesterona plasmática	134
III.5.7. Datos reproductivos del segundo empadre	135
III.5.8. Conclusiones	136
III.6. Literatura citada	137
IV. EXPERIMENTO II. La estacionalidad ovárica en la oveja Pelibuey es independiente de variaciones en el peso y la condición corporal de los animales	145
IV.1. Resumen	145
IV.2. Introducción	145
IV.3. Material y métodos	146
IV.4. Resultados	147
IV.5. Discusión	151
IV.5.1. Conclusión	152
IV.6. Literatura citada	137
V. EXPERIMENTO III. Efecto de los implantes subcutáneos de melatonina y la suplementación alimenticia sobre la inducción de la actividad ovárica en ovejas Pelibuey durante la época de anestro	115
V.1. Resumen	155
V.2. Introducción	156
V.3. Material y métodos	157
V.4. Resultados	158

	Página
V.5. Discusión	167
V.5.1. Conclusión	173
V.6. Literatura citada	173
VI. EXPERIMENTO IV. Influencia de la introducción repentina del carnero durante el empadre de verano, sobre la ocurrencia de estros en la oveja Pelibuey	179
VI.1. Resumen	179
VI.2. Introducción	179
VI.3. Material y métodos	180
VI.4. Resultados	181
VI.5. Discusión	184
VI.6. Literatura citada	186
VII. DISCUSION GENERAL	190
VII.1. Literatura citada	195

INDICE DE CUADROS

	Página
Cuadro 3.1. Pesos promedio (kg) \pm error estándar a diferentes edades después del destete (90 días) de corderas Pelibuey nacidas en el verano, provenientes de nacimientos sencillos o dobles y mantenidas ya sea en estabulación más suplementación o en pastoreo más suplementación	109
Cuadro 3.2. Pesos a diferentes edades de corderas Pelibuey nacidas en el verano e inducidas a la pubertad con progestágenos a finales del invierno	110
Cuadro 3.3. Clasificación de las corderas de los diferentes tratamientos de acuerdo con el tipo de nacimiento y el tipo de alimentación	111
Cuadro 3.4. Intervalo promedio \pm error estándar (h) al primer estro después del tratamiento y frecuencias de estros y ovulaciones durante la primer semana y durante el empadre en corderas Pelibuey, nacidas en el verano e inducidas a la pubertad, con progestágenos a finales del invierno	114
Cuadro 3.5. Porcentaje de ovulaciones silenciosas y porcentaje de estros sin ovulación durante el empadre de 35 d en corderas Pelibuey nacidas en el verano e inducidas a la pubertad, con progestágenos a finales del invierno	115
Cuadro 3.6. Pesos promedio de corderas Pelibuey nacidas en el verano que ovularon o no en respuesta a la inducción con progestágenos más PMSG a finales del invierno	117
Cuadro 3.7. Porcentaje de pariciones y de fertilidad de los estros inducidos con progestágenos a finales del invierno en corderas Pelibuey, nacidas en el verano	118
Cuadro 3.8. Peso (kg) y edades (días) promedio \pm desviación estándar al momento del servicio, de corderas Pelibuey nacidas en el verano, que quedaron gestantes o no, al ser inducidas en estro con progestágenos más PMSG, a finales del invierno	119
Cuadro 3.9. Niveles de progesterona plasmática (ng/ml) en corderas Pelibuey nacidas durante el verano inducidas a ciclar con progestágenos a finales del invierno	120

	Página
Cuadro 3.10. Datos reproductivos del segundo empadre (junio-julio) de ovejas Pelibuey nacidas en el verano e inducidas a la pubertad con progestágenos a finales del invierno	125
Cuadro 4.1. Peso, condición corporal y actividad ovárica mensual a lo largo del año en ovejas Pelibuey mantenidas sin concebir bajo condiciones de pastoreo en el trópico húmedo	148
Cuadro 4.2. Peso y condición corporal de ovejas Pelibuey que presentaron o no actividad ovárica en el mes de mayo bajo condiciones de pastoreo en el trópico húmedo	149
Cuadro 5.1. Intervalo (días) al primer estro después de comenzar la utilización de los machos celadores o de la administración de los tratamientos y frecuencia de estros en ovejas Pelibuey tratadas con implantes conteniendo melatonina y/o suplementadas con concentrado a finales del invierno	162
Cuadro 5.2. Intervalo (días) a la primera elevación de progesterona después del tratamiento en ovejas Pelibuey que recibieron implantes de melatonina y/o que fueron suplementadas con concentrado	163
Cuadro 5.3. Peso (kg) y condición corporal (escala de 0-5) de ovejas Pelibuey que manifestaron o no estro durante el estudio	164
Cuadro 5.4. Pesos (kg) y condición corporal (escala de 0-5) promedio \pm desviación estándar a diferentes meses en ovejas Pelibuey que recibieron implantes conteniendo melatonina y/o suplemento con concentrado a finales del invierno	165
Cuadro 5.5. Parámetros reproductivos de ovejas Pelibuey tratadas con implantes conteniendo melatonina y/o suplementadas con concentrado a finales del invierno	166
Cuadro 6.1. Porcentajes de estros registrados en diferentes semanas después de la introducción de los machos en el empadre de verano (junio-julio de 1992) en ovejas Pelibuey	182
Cuadro 6.2. Parámetros reproductivos de ovejas Pelibuey servidas durante el empadre de verano (junio-julio de 1992) en el módulo ovino del CIEEGT	184

INDICE DE FIGURAS

	Página
Figura 3.1. Porcentaje acumulado de estros a diferentes intervalos después del retiro de los con progestágenos a finales del invierno en corderas Pelibuey nacidas en el verano	112
Figura 3.2. Porcentaje acumulado de corderas que presentaron su primera ovulación a diferentes intervalos después del retiro de los tratamientos	116
Figura 3.3. Concentraciones de progesterona (ng/ml) en diferentes muestreos en tres corderas que quedaron gestantes durante el estro inducido con progestágenos	121
Figura 3.4. Concentraciones de progesterona en corderas que presentaron estro y ovularon, pero que no quedaron gestantes. Las tres ovejas dejaron de ciclar al terminar el ciclo inducido por el progestágeno	122
Figura 3.5. Concentraciones de progesterona en una oveja (129) que ovuló después del tratamiento con progestágenos y continuó ciclando al terminar el ciclo inducido, y de una oveja (147) que no ovuló en respuesta al tratamiento con progestágenos	123
Figura 3.6. Concentraciones de progesterona en una oveja que ovuló pero no presentó estro (171) y otra oveja que presentó estro sin ovulación (283) después del tratamiento con progestágenos	124
Figura 4.1. Relación entre actividad ovárica, condición corporal y peso a lo largo del año	150
Anexo 4.1. Concentraciones de progesterona a lo largo del año en ovejas Pelibuey mantenidas sin gestar bajo condiciones de pastoreo en el trópico húmedo	154-A
Figura 5.1. Porcentaje de ovejas Pelibuey que presentaron estro en cada uno de los días del experimento. El día 0 corresponde al día en que se colocaron los implantes en los grupos tratados	159
Figura 5.2. Porcentaje de ovejas en estro en cada uno de los días posteriores a la inserción del implante en el grupo suplementado tratado con melatonina	160

	Página
Figura 5.3. Porcentaje de ovejas en estro en cada uno de los días posteriores a la insección del implante en el grupo tratado con melatonina	160
Figura 5.4. Porcentaje de ovejas en estro en el grupo suplementado. El día 0 corresponde al día en que se insertaron los implantes en los grupos tratados	161
Figura 5.5. Porcentaje de ovejas en estro en el grupo Testigo. El día 0 corresponde al día en que se insertaron los implantes en los grupos tratados	161
Figura 6.1. Porcentaje de ovejas Pelibuey observadas en estro en diferentes días después de la introducción de los machos durante el empadre de verano	182
Figura 6.2. Distribución de estros en corderas y ovejas Pelibuey en diferentes semanas después de la introducción de los machos durante el empadre de verano	183

RESUMEN

Rubén Darío Martínez Rojero. **ESTUDIOS SOBRE LA ESTACIONALIDAD REPRODUCTIVA DE LA OVEJA PELIBUEY DEL TROPICO HUMEDO MEXICANO.** (Bajo la dirección del Ph. D. Luis Alberto Zarco Quintero).

Se realizaron cuatro estudios en el Centro de Investigación, Enseñanza y Extensión en Ganadería Tropical (CIEEGT), ubicado a 20° 04' latitud norte. En el primer experimento se evaluó el efecto de tres progestágenos (FGA, MGA y norgestomet) combinados con PMSG sobre la inducción a la pubertad a los 6.5 meses de edad en corderas Pelibuey nacidas en agosto y suplementadas con concentrado a partir del destete. Se utilizaron 76 corderas destetadas a los 90 d de edad para recibir a partir de ese momento suplementación con concentrado (15% PC y 3500 Kcal/kg) equivalente al 2.0% de su peso corporal. A los 6.5 meses de edad los animales fueron asignados a uno de los siguientes tratamientos : grupo FGA (n=18), tratadas con esponjas intravaginales con 40 mg de acetato de flurogestona (FGA) durante 14 d más 440 UI de PMSG intramuscular al retirar las esponjas; grupo SMB (n=19), implante subcutáneo de norgestomet (3 mg) durante 9 d, más una inyección MI de 2.5 mg de valerato de estradiol y 1.5 mg de norgestomet al colocar el implante, además de 330 UI de PMSG al momento de removerlo; grupo MGA (n=19), recibieron 0.22 mg de acetato de melengestrol (MGA) /animal/día durante 9 d, más 330 UI de PMSG al retirar el tratamiento ; y grupo Testigo (n=20). Se detectaron estros con machos vasectomizados dos veces al día y se tomaron muestras de sangre para determinación de progesterona dos veces por semana. Durante la primer semana después de retirados los tratamientos el porcentaje de corderas en estro en el grupo MGA (21.1%) fue menor ($P < 0.05$) que en los grupos FGA (88.9%) y SMB (63.2%), mientras que el porcentaje de animales en estro en el grupo Testigo (0.0%) fue menor ($P < 0.05$) al de todos los grupos. El porcentaje de ovulaciones fue mayor ($P < 0.05$) en el grupo FGA (94.4%) que en los grupos restantes (SMB=37.8% ; MGA=26.3% y Testigo=5.0%) ; en tanto que el intervalo del retiro del tratamiento al primer estro fue menor ($P < 0.05$) en el grupo FGA (43.5 ± 5.0 h), comparado con los grupos SMB (76.8 ± 11.4 h) y MGA (99.8 ± 22.5 h). Al final del empadre de 35 d, los porcentajes de hembras que presentaron estro en los grupos FGA (88.9%) y SMB (73.7%) fueron mayores a los restantes grupos ($P < 0.05$). El mayor porcentaje ($P < 0.05$) de corderas que ovularon durante el empadre fue en el grupo FGA (94.4%) comparado con los demás grupos (SMB=42.1% ; MGA=36.8% y Testigo=30.0%). El porcentaje de fertilidad fue menor en los grupos MGA y Testigo (0.0%) que en los grupos FGA (31.2%) y SMB (25.0%). Se concluye que aunque las corderas Pelibuey nacidas en el verano y suplementadas con concentrado muestran actividad ovárica reducida durante finales del invierno, es posible inducir las a ciclar en este periodo con progestágenos más PMSG ; sin embargo, el uso de esta práctica no garantiza una concepción exitosa debido a la presencia de ovulaciones silenciosas, estros sin ovulación y falla total en la inducción.

En el segundo experimento se evaluó el efecto de las variaciones estacionales que ocurren en el peso y la condición corporal, sobre la actividad ovárica de la oveja Pelibuey explotada bajo condiciones de pastoreo. El estudio duró 12 meses y se utilizaron 16 hembras adultas que se encontraban ciclando normalmente al iniciar el experimento y que se mantuvieron sin gestar

durante el estudio. Los animales experimentales fueron mantenidos en pastoreo junto al resto del rebaño y para no anular el "efecto macho" se incluyeron permanentemente dentro del mismo a carneros vasectomizados. La actividad ovárica de las ovejas del grupo experimental fue seguida por determinación de las concentraciones de progesterona en muestras de plasma obtenidas dos veces por semana. Las ovejas fueron pesadas mensualmente y clasificadas de acuerdo a su condición corporal (CC) en una escala de 0 a 5. Los porcentajes mensuales de ovejas que ovularon fueron estadísticamente menores ($P < 0.05$) durante abril (75%) y mayo (50%), que correspondieron justamente a los meses en que tanto los pesos como condiciones corporales fueron máximos. Durante mayo, cuando el 50% de las ovejas dejaron de ciclar, no se encontraron diferencias ($P < 0.05$) ni en el peso ni en la CC entre las hembras que ovularon (35.7 ± 0.7 kg y 2.81 ± 0.09) y las que no lo hicieron (35.0 ± 1.3 kg y 2.80 ± 0.8). Se concluye que la oveja Pelibuey disminuye su actividad ovárica durante la primavera a pesar de que justamente es en ese período cuando se registraron mejores pesos y condición corporal, lo que sugiere que la disminución de la actividad ovárica no es mediada por deficiencias nutricionales.

En un tercer estudio se evaluó el efecto de los implantes subcutáneos de melatonina sobre la inducción de la actividad ovárica en ovejas Pelibuey suplementadas y sin suplementar durante la época de anestro. Se utilizaron ovejas que parieron a finales del otoño (noviembre-diciembre) y que fueron sometidas a mediados de febrero a detecciones diarias de estro y a tres sangrados consecutivos con diferencia de una semana entre uno y otro, para determinar concentraciones de progesterona plasmática indicativas de actividad ovárica. Para el estudio se seleccionaron 90 ovejas que se encontraban en anestro. Estos animales fueron mantenidos en pastoreo con el resto del rebaño. La mitad de las ovejas del grupo experimental se suplementaron de febrero a julio con concentrado conteniendo 14% PC y 3500 kcal/kg (200 gr/oveja/día) con la finalidad de que la actividad ovárica en las ovejas no fuese bloqueada por posibles restricciones estacionales en la alimentación. Posteriormente los grupos suplementados y no suplementados fueron sub-divididos para recibir o no un implante subcutáneo conteniendo 18 mg de melatonina, formandose de esta manera los siguientes cuatro grupos: Grupo M+S (suplementado, tratado con melatonina; $n=24$), Grupo M+P (en pastoreo tratado con melatonina; $n=23$); Grupo S (suplementado; $n=22$) y Grupo Testigo (en pastoreo; $n=21$). La actividad ovárica en las ovejas fue seguida durante cinco meses por determinación de niveles de progesterona plasmática dos veces por semana y por detección diaria de estros utilizando carneros vasectomizados. Las ovejas que exhibieron estro fueron servidas por monta dirigida con carneros fértiles. De el total de el rebaño experimental solo el 53.8% presentó estro durante el estudio. No se encontraron diferencias ($P > 0.05$) en el porcentaje de ovejas que ovularon (M + S=84.4%; M + P=72.2%; S=80.0% y Testigo=52.4%) y que mostraron estro (M + S=70.8%; M + P=47.8%; S=45.4% y Testigo=52.4%). Tampoco se encontraron diferencias ($P > 0.05$) en el intervalo inicio del tratamiento-primera elevación de progesterona (11.6 ± 10.5 d; 16.5 ± 10.9 d; 12.2 ± 4.3 d y 8.0 ± 10.9 d para los grupos M + S, M + P, S y Testigo, respectivamente) ni en el intervalo tratamiento-primer estro (M + S= 18.8 ± 13.9 d; M +P= 14.0 ± 9.6 d; S= 10.4 ± 6.9 d y Testigo= 11.5 ± 8.9 d). Se concluye que el inicio tan rápido de la estación reproductiva en ovejas Pelibuey no fue producido por la melatonina exógena. Es posible que las hembras

comenzaron a ciclar al inicio del experimento debido a un "efecto macho provocado por los carneros utilizados para detectar estros.

Finalmente, se evaluó la influencia de la introducción repentina del carnero sobre la ocurrencia de estros en la oveja Pelibuey, analizando la información de los registros del empadre de verano. Durante el empadre fueron expuestas a los carneros 328 ovejas (corderas y adultas) que hasta ese momento se habían mantenido alrededor de 8 meses alejadas de los machos (25 carneros Pelibuey). Se evaluó la proporción de ovejas que mostraron estro a diferentes intervalos a partir de la introducción de los machos. Después de iniciado el período de exposición a los machos, los máximos porcentajes diarios de ovejas mostrando estro se observaron en los días 17 (7.4%) y 23 (14.2%), con un 70% de estros en el rebaño ocurriendo dentro de un período comprendido entre los días 15 y 24 del empadre. La ocurrencia de estros fue menor al iniciar y finalizar el empadre, con los mayores porcentajes ($P < 0.05$) observados en la tercer (37.7%) y cuarta semana (38.1%). Un alto porcentaje (90.5%) de las ovejas que entraron al empadre exhibieron estro, con una frecuencia casi nula de hembras que repitieron un segundo celo durante el empadre de 35 d. Los porcentajes de pariciones y fertilidad fueron de 74.1 y 67.1%, respectivamente. Se concluye que la introducción repentina de los carneros en el rebaño al inicio del período de montas del verano, influyó sobre la ocurrencia de estros de las ovejas.

I. INTRODUCCION

La importancia de la duración del día (horas-luz) sobre el control estacional de la actividad reproductiva en el ovino ha sido reconocida desde hace tiempo (Hansen, 1985), considerándose a la oveja como una especie poliéstrica estacional de "día corto", que presenta estros en el otoño y pare durante la primavera, cuando la temperatura es más favorable para las crías y la disponibilidad de alimento comienza a incrementarse (Gunn, 1983; Hafez, 1989; Valencia *et al.*, 1990). Asimismo, se ha observado que el efecto del fotoperíodo sobre la actividad ovárica de la oveja es mayor conforme aumenta la latitud, y poco importante en regiones ubicadas entre los 0° a los 20° de latitud, ya que la duración del día es menos variable a lo largo del año. En consecuencia, se ha sugerido que en las áreas tropicales y subtropicales las ovejas pueden ser capaces de procrear durante todo el año (Hafez, 1989; Jainudeen y Hafez, 1989; Eloy *et al.*, 1990; McDonald, 1991; Pineda, 1991), con ciertas restricciones en la reproducción ocasionadas principalmente por cambios estacionales en la temperatura, precipitación pluvial y humedad relativa, que repercuten sobre la disponibilidad de forraje (Cruz *et al.*, 1983; Britt, 1989; McDonald, 1991).

En México, los primeros estudios realizados en los trópicos parecían indicar que la oveja Pelibuey se puede reproducir durante todo el año (Ruiz, 1966; Castillo *et al.*, 1972; Valencia *et al.*, 1975; González-Reyna y de Alba, 1978). Sin embargo, en investigaciones posteriores se ha encontrado que la estación del año influye significativamente sobre algunos parámetros reproductivos de la hembra, tales como la edad a la que las corderas llegan a la pubertad (Velázquez, 1990; Rodríguez, 1991; Balcázar, 1992), la tasa de pariciones (CIEEGT, 1980; 1981), el índice de prolificidad (CIEEGT, 1981; 1982; 1983; CIEEGT, 1984; 1985/86) y los intervalos entre el parto y el reinicio de la actividad ovárica (CIEEGT, 1981; 1982; González-Reyna, 1983; Cortés, 1993). En otros trabajos se observó que, aún cuando algunas borregas Pelibuey muestran actividad reproductiva durante todo el año, esta generalmente se ve disminuida durante los meses en que el fotoperíodo se incrementa y la cantidad y calidad de los pastos disminuye (Valencia *et al.*, 1981; Cruz *et al.*, 1983; Corral *et al.*, 1991; Cruz *et al.*, 1994). A partir de estudios en los que se ha controlado la nutrición para eliminar los efectos de este factor, actualmente se acepta que, independientemente de su estado nutricional, la oveja Pelibuey pasa por un período de actividad sexual reducida que sigue un patrón similar al período de anestro estacional que presentan las razas ovinas de lana explotadas en zonas templadas (Valencia *et al.*, 1981; González-Reyna *et al.*, 1987; Heredia *et al.*, 1991a; 1991b; Rodríguez 1991; Rojas *et al.*, 1991; Cortés, 1993).

Estudios llevados a cabo en el trópico húmedo de México sugieren que, independientemente del grado de desarrollo corporal, la época de nacimiento influye de manera determinante sobre la edad a la que alcanzan la pubertad las corderas Pelibuey. Por consiguiente, mientras que la suplementación con concentrado a corderas nacidas en el mes de mayo les permite alcanzar la pubertad durante su primera estación reproductiva a una edad temprana (7 meses) con peso promedio de 22 kg ovejas (Balcázar, 1992), la misma práctica no adelantó el inicio de la pubertad en corderas nacidas en el verano o el otoño, las cuales al ser suplementadas iniciaron su actividad reproductiva hasta mediados de agosto (10 meses de edad), a pesar que para ese momento ya habían alcanzado un peso (27-29 kg) muy superior al mínimo requerido para alcanzar la pubertad (21 kg) (Velázquez, 1990; Rodríguez, 1991). Estos resultados muestran que, a semejanza del patrón observado en las razas ovinas de lana explotadas en zonas templadas (Foster *et al.*, 1979b; Foster, 1981; Foster y

Ryan, 1981), en la oveja Pelibuey el comienzo de la pubertad esta controlado por una interacción entre la edad, el peso y la estación del año (Rodríguez-Maltos *et al.*, 1992). Por esta razón, bajo las condiciones del trópico húmedo mexicano, es necesario encontrar un método que permita que las ovejas nacidas durante el verano o en el otoño alcancen la pubertad a finales del invierno o al inicio de la primavera, alrededor de los siete meses de edad, a pesar de que en este momento se encuentran en la época no reproductiva del año, en la cual es difícil que comiencen a ciclar aún cuando se encuentren bien alimentadas.

Por lo tanto, en el primer experimento de este estudio se evaluó la posibilidad de utilizar suplementación alimenticia para producir un ritmo de crecimiento adecuado en corderas Pelibuey nacidas durante el verano, de tal manera que a una edad aproximada de siete meses tuviesen un peso adecuado (mayor de 22 kg), para proceder a inducirles la actividad ovárica utilizando progestágenos.

Asimismo, debido a que se ha sugerido que la reducción en la actividad reproductiva que se presenta durante la primavera en ovejas Pelibuey es ocasionada por cambios estacionales en la disponibilidad de alimento, en un segundo experimento se evaluó si la reducción en la actividad ovárica que se observa durante la primavera en ovejas Pelibuey se relaciona con una disminución en el peso y/o la condición corporal de los animales durante dicho período.

Por otra parte, si la estacionalidad en la oveja Pelibuey, es regulada directamente por el fotoperíodo, debe de ser posible inducir la actividad ovárica durante la primavera mediante la colocación de implantes subcutáneos que liberan melatonina (Staples *et al.*, 1992). Por esta razón, en un tercer experimento se evaluó si el uso de implantes de melatonina durante la época de menor actividad reproductiva es capaz de inducir actividad ovárica en ovejas Pelibuey.

Finalmente, si las ovejas Pelibuey pasan por un período de anestro estacional, la introducción repentina de los machos al inicio de un empadre programado para la primavera o el verano, debe de resultar en la inducción sincronizada de la actividad ovárica ("efecto macho"), mostrando un patrón similar al observado en las razas ovinas de lana explotadas en regiones templadas. En consecuencia, en un cuarto estudio se analizó la información de registros de borregas expuestas a carneros que fueron introducidos repentinamente al rebaño durante el empadre de verano de 1992 con el objetivo de determinar si el patrón de actividad ovárica en dichas ovejas es compatible con una inducción de la actividad ovárica provocada por la introducción de machos durante el anestro estacional.

II. REVISION DE LITERATURA

II.1. PUBERTAD EN LA OVEJA

La pubertad marca el inicio de la vida reproductiva del animal y guarda una estrecha relación con la edad a la primera concepción y al primer parto (Rydberg *et al.*, 1976). Por esta razón, el inicio temprano de la actividad sexual representa una ventaja económica, ya que puede alargar la vida reproductiva de la hembra y disminuir el costo de crianza de los reemplazos (Hafez, 1989).

Se han propuesto diferentes definiciones de pubertad. Dado que en la oveja la primera ovulación no es acompañada por comportamiento estral, en esta especie se ha definido la pubertad como el momento en que ocurre la primera ovulación (Foote *et al.*, 1970). Alternativamente, la pubertad también es definida como el momento en el cual la hembra tiene por primera vez una ovulación acompañada por comportamiento estral (Levasseur y Thibault, 1980). Estos conceptos pueden, en cualquier caso, definir la pubertad teórica; pero en la práctica se alcanza la capacidad reproductiva sólo si la ovulación va acompañada de fertilización exitosa y de un desarrollo normal del embrión y del feto.

En general, la pubertad es definida como el momento en el cual la hembra es capaz de reproducirse por primera vez, mientras que la madurez sexual se define como el momento en el cual el animal puede expresar por completo su potencial reproductivo. Por consiguiente, la mera adquisición de la pubertad fisiológica en las corderas no necesariamente es concomitante con la habilidad para concebir y completar la gestación (Dyrmundsson, 1981). Sin embargo, la hembra solamente es capaz de ovular espontáneamente y de realizar un apareamiento fértil después de haber alcanzado la pubertad (Ryan y Foster, 1980).

II.1.1 Factores que determinan el inicio de la pubertad

El desencadenamiento de la pubertad en la cordera obedece a la interacción de un conjunto de factores tanto externos como internos (Foster, 1981; 1988; Foster y Ryan, 1979a; 1979b; Jainudeen y Hafez, 1989; Pineda, 1991). Los factores extrínsecos tales como el fotoperíodo (Foster, 1981; 1988), las interacciones sociales (Cognie *et al.*, 1982) y los factores intrínsecos como el genotipo (Dickerson *et al.*, 1975) y el grado de nutrición y crecimiento (Foster *et al.*, 1988d; Bizelis *et al.*, 1990), actúan modificando la sensibilidad del hipotálamo a los esteroides gonadales (Foster y Ryan, 1979a,b), punto clave que permite el incremento de la frecuencia de secreción de pulsos de GnRH, y por consiguiente, el incremento en la frecuencia de la secreción pulsátil de LH por la hipófisis (Goodman *et al.*, 1982) lo cual estimula el crecimiento folicular (Foster *et al.*, 1984), que conduce a la primera ovulación en la cordera (Foster *et al.*, 1985; 1988).

En la oveja el inicio de la pubertad es regulado principalmente por un interacción entre el peso (grado de desarrollo) y la estación del año, ya que los animales solamente comienzan a ciclar si han alcanzado un umbral mínimo de peso y se encuentran en la época adecuada del año. Es decir, la coincidencia de un peso aproximado del 50 al 70 % al peso adulto con la estación favorable de reproducción (finales del verano-otoño), permiten el

inicio de la actividad ovárica (Foster *et al.*, 1985b; 1986; Ward, 1986; Foster, 1988a; 1989; Bizelis *et al.*, 1990; Pineda, 1991). Aunque la interacción entre peso y estación del año es el principal factor que regula el inicio de la pubertad en la oveja, esta puede ser adelantada o retrasada ligeramente por algunos factores secundarios, tales como la temperatura, la humedad y las interacciones sociales (Jainudeen y Hafez, 1989; Pineda, 1991).

II.1.2. Efecto del carnero sobre el inicio de la pubertad

En comparación a la gran cantidad de investigación que sobre el "efecto macho" se ha realizado en la oveja adulta (Oldham y Martin, 1978; Oldham *et al.*, 1978; 1980; Pearce *et al.*, 1984; 1985), el estímulo del carnero sobre la actividad sexual de corderas prepúberes ha sido poco estudiado.

No obstante que se ha sugerido que la exposición de las corderas al carnero puede adelantarles la edad a la pubertad en la presencia de días largos típicamente inhibitorios de la actividad ovárica; en zonas de estacionalidad muy marcada no se encontraron variaciones en el comienzo de la pubertad en la oveja atribuibles al efecto del carnero (Dyrmundsson y Lees, 1972b; Yellon, 1992). Tan solo se ha podido apreciar un mayor grado de sincronización en la aparición de los primeros estros en las corderas de los grupos que fueron expuestos al macho al comienzo de la estación reproductiva (Dyrmundsson y Lees, 1972b). Por su parte, la exposición de corderas al macho antes del empadre tampoco influyó sobre su tasa de preñez (Kemp *et al.*, 1991).

II.1.3. Efecto de la temperatura y la trasquila sobre la pubertad

La investigación que se ha generado acerca del efecto directo de la temperatura sobre el desarrollo sexual de las corderas es casi nula. De forma poco concreta, solo se ha insinuado que los descensos de la temperatura asociados al cambio del fotoperíodo hacia días cortos favorecen el comienzo de la actividad sexual en la oveja. Asimismo, tampoco es posible distinguir entre el efecto primario de la temperatura y un posible efecto secundario causado por los efectos de la temperatura sobre el consumo de alimento, y por lo tanto sobre el ritmo de crecimiento de las corderas (Dyrmundsson, 1973).

Se ha encontrado que la trasquila no afecta la edad a la pubertad en corderas (Dyrmundsson y Lees, 1972c; Kemp *et al.*, 1991), lo que indirectamente indica que la temperatura tiene poco efecto sobre el inicio de la pubertad.

II.1.4. Factores genéticos

Se ha informado en la literatura de la existencia de diferencias raciales en la edad y el peso corporal a la pubertad en la oveja. Así, la tendencia de las razas ovinas más prolíficas a alcanzar la pubertad a una edad más temprana ha sido puesta de manifiesto por diferentes autores (Hafez, 1952; Dyrmundsson, 1973; Blanc *et al.*, 1975; Bizelis *et al.*, 1990; Ainsworth

et al., 1992). Asimismo, se ha informado que las corderas cruzadas tienden a tener mejor comportamiento reproductivo que las razas puras (Hohenboken y Cochran, 1976) y la heterosis puede contribuir a un desarrollo sexual más temprano (Dickerson y Laster, 1975; Jakubec, 1977). Según Land (1978) las diferencias entre razas se basan en los elementos genéticos que controlan la respuesta de cada raza al fotoperíodo y a la capacidad de sensibilización a este estímulo ambiental.

Los efectos genéticos sobre la pubertad son, sin embargo, enmascarados en diferente grado por factores de manejo, medioambientales o a interacciones sociales tales como la nutrición, el "efecto macho" y el fotoperíodo (Dyrmundsson, 1981).

II.15. Edad y peso

Varios autores han señalado que el inicio de la pubertad en la oveja se relaciona más estrechamente con el peso que con la edad (González, 1983b; Hafez, 1989; Balcázar, 1992). En este sentido, un concepto que se ha incluido para evaluar el efecto de la nutrición sobre el comienzo de la pubertad es el "peso crítico", entendiéndose como tal el peso mínimo necesario que debe tener una hembra para poder alcanzar la pubertad (Balcázar, 1992). Aunque no es un parámetro constante, se considera que un porcentaje de entre el 50 y 70% del peso adulto refleja un grado de desarrollo suficiente para que la cordera comience a ciclar (Hafez, 1952; Murry, 1972; Dyrmundsson, 1973; Jainudeen y Hafez, 1989; Hafez, 1989). Aunque se ha informado de casos de corderas que concibieron tan temprano como los 3-4 meses de edad, o tan tardíamente como los 18 meses de edad (Dyrmundsson, 1973; Robinson y Orskov, 1975), generalmente las corderas tienen una edad de entre las 20 y 30 semanas (seis meses) cuando alcanzan un "peso crítico" adecuado para comenzar a ciclar (Murry, 1972; Dyrmundsson, 1973; Jainudeen y Hafez, 1989; Bizelis *et al.*, 1990). Sin embargo, solamente comenzarán a ciclar al alcanzar el peso mínimo si ese momento coincide con la época adecuada del año determinada por el fotoperíodo (Foster, 1981; Balcázar, 1992). En caso contrario, seguirán creciendo sin mostrar actividad ovárica hasta que se inicie la estación reproductiva (Foster, 1981; Rodríguez-Maltos *et al.*, 1992). Debido a que el ritmo de crecimiento de las ovejas puede ser afectado por varios factores, entre los que se cuenta la nutrición, raza, grado de parasitosis y el clima, entre otros, debe de tenerse cuidado al hacer comparaciones sobre la precocidad sexual de diferentes razas ovinas, sobre todo cuando se explotan en regiones diferentes. Sin embargo, se puede considerar como correcto el concepto de que cada raza ovina está genéticamente programada para adquirir el potencial de reproducirse al alcanzar un peso mínimo y una edad mínima específicos para dicha raza (Dyrmundsson, 1981).

II.1.6. Crecimiento, desarrollo y nutrición

Como se citó previamente, el alcanzar un peso corporal crítico es fundamental para que la oveja alcance la pubertad. En consecuencia, el nivel de nutrición puede retrasar o adelantar el inicio de la actividad sexual en la cordera. Los efectos del plano nutricional sobre el desarrollo sexual de la oveja han sido bien documentados; mientras que en los animales mal alimentados la desnutrición puede retrasar seriamente su desarrollo y con ello el inicio de la pubertad; las corderas alimentadas apropiadamente crecen más rápido y eventualmente pueden exhibir su

primer estro y concebir a una edad menor y con mayor peso corporal que las corderas que crecen más lentamente (Keane, 1974; Dyrmondsson, 1981; Bizelis *et al.*, 1990; Mukasa-Mugerwa *et al.* 1991; Pineda, 1991). Sin embargo como ya también se discutió anteriormente, la época de nacimiento puede enmascarar este efecto de la nutrición, ya que si las ovejas alcanzan el peso mínimo durante la época no reproductiva no podrán comenzar a ciclar, por lo que continuarán creciendo sin mostrar actividad ovárica hasta que se inicie la época reproductiva, momento en el cual comenzarán a ciclar con un peso mucho mayor al mínimo necesario para la raza (Rodríguez-Maltos *et al.*, 1992).

Se ha observado que una vez que las corderas están por encima de un peso corporal crítico necesario para comenzar a ciclar, las diferencias en el peso vivo entre animales que se mantuvieron en un plano nutricional ya sea bajo o alto, tienen poca influencia sobre el inicio de la pubertad (Bizelis, *et al.*, 1991). No obstante ya se comentó que la nutrición restringida durante la vida temprana de la cordera y, en consecuencia, el no obtener el peso corporal necesario antes de que finalice su primera estación reproductiva, resulta en un retraso en el comienzo de la pubertad hasta por lo menos la siguiente estación de apareamiento, cuando la cordera comúnmente ya ha alcanzado el peso crítico para comenzar a ciclar (Rhind y McNelly, 1986).

El punto en el cual la nutrición incide sobre los mecanismos endócrinos de la reproducción es aún de difícil explicación. Se ha sugerido que los efectos detrimentales de la desnutrición sobre la reproducción de las hembras pueden ser ejercidos a nivel del ovario, la adenohipófisis y/o el hipotálamo (Foster *et al.*, 1985b). La desnutrición puede retrasar la pubertad en la cordera, probablemente al inhibir la secreción pulsátil de GnRH (Fitzgerald *et al.*, 1982; Foster y Olster, 1985). Diferentes estudios han proporcionado evidencia de que el generador de pulsos de GnRH en las corderas en desarrollo es sensible al nivel de nutrición y, por lo tanto, al estado metabólico del animal (Foster *et al.*, 1985b). En consecuencia, la desnutrición puede inhibir la secreción pulsátil de LH al bloquear la secreción de GnRH por el hipotálamo (Schillo *et al.*, 1992). Esto fue evidente por el hecho de que corderas mal alimentadas con retraso en el crecimiento exhibieron reducción en la frecuencia de secreción pulsátil de LH; sin embargo, este efecto fue rápidamente revertido cuando las corderas recibieron alimentación *ad libitum* (Foster *et al.*, 1985b; Foster *et al.*, 1989).

Antes de la pubertad la secreción de LH ocurre de manera pulsátil, con un intervalo entre pulsos que es relativamente largo (cada 2-3 horas) (Foster, 1988). Un incremento en la frecuencia de los pulsos de LH conduce al inicio de la pubertad. Este incremento en los pulsos de LH estimula el desarrollo folicular, provocando un aumento sostenido en las concentraciones circulantes de estradiol, que conducen al pico preovulatorio de LH y a la ovulación (Foster *et al.*, 1985a; Foster, 1988). En corderas que están por debajo del umbral del peso mínimo requerido para alcanzar la pubertad, el inicio de un incremento en la secreción pulsátil de LH es inhibido, independientemente del fotoperíodo (Rhind, 1986).

II.1.7. Nutrición y pubertad

El GnRH controla la liberación pulsátil de LH por la glándula adenohipófisis (McCann, 1974; Buttler *et al.*, 1972; Rahe *et al.*, 1980); por lo tanto, el patrón de LH en la circulación periférica es un reflejo del patrón de liberación de GnRH (Levine y Ramírez, 1982; Levine *et al.*,

1982; Karsch *et al.*, 1987; Ebling *et al.*, 1990). Aunque se cree que existe un oscilador neural que dirige la secreción de GnRH por el hipotálamo, la naturaleza exacta de este sistema no es conocida (Martin, 1984; Rassmussens, 1991; Schillo *et al.*, 1992). Aparentemente, la información que es transmitida acerca del medio ambiente externo y del metabolismo interno del animal por una serie de entradas nerviosas, modula este sistema (Schillo *et al.*, 1992). De esta manera, los esteroides ováricos (Goodman y Karsch, 1980; Karsch *et al.*, 1980), el estado nutricional del animal (Foster *et al.*, 1985b) y el fotoperíodo (Legan y Karsch, 1979) tienen influencia sobre la frecuencia de los pulsos de LH en la oveja. Como se mencionó previamente, el patrón pulsátil de la liberación de LH es importante en el control de la función ovárica (Schillo *et al.*, 1992) y se observan incrementos en la frecuencia de los pulsos de LH en la oveja durante las fases foliculares del ciclo estral (Hansel y Convey, 1983) y precediendo a la primera ovulación, tanto en el posparto (Malven, 1984; Karsch *et al.*, 1981) como al iniciarse la pubertad (Kinder *et al.*, 1987) o la estación reproductiva (Karsch *et al.*, 1981; 1984). En síntesis, estas observaciones respaldan el planteamiento de que una alta frecuencia en la liberación pulsátil de LH es necesaria para estimular el crecimiento del folículo a un estado preovulatorio, para posteriormente inducir el estro y la ovulación (McCann, 1974; Rahe *et al.*, 1980; Levine *et al.*, 1982; Foster *et al.*, 1985b; Hansel y Convey, 1983; Kinder *et al.*, 1987; Schillo *et al.*, 1992).

Como se ha citado previamente en esta revisión, el evento crítico que conduce al inicio de la pubertad en la oveja es un incremento en la frecuencia de secreción de los pulsos de LH como resultado de una disminución en la sensibilidad del eje hipotálamo-hipofisiario a la retroalimentación negativa de los estrógenos (Karsch y Foster, 1981; Foster y Ryan, 1979a; 1979b; Foster, 1988). Existe evidencia que soporta la hipótesis de que la desnutrición impide el comienzo de la pubertad en la cordera al bloquear el incremento prepuberal en la frecuencia de los pulsos de LH. Una serie de experimentos conducidos por Foster *et al.* (1985b) demostraron que en ausencia de retroalimentación por estradiol, el nivel de nutrición tiene un fuerte efecto modulador sobre la actividad del generador de pulsos de GnRH. En estos estudios las corderas alimentadas únicamente con dietas de mantenimiento después del destete, sólo comenzaron a ovular cuando se les permitió el acceso a la alimentación *ad libitum*. Sin embargo, en presencia de esteroides, la influencia de la nutrición sobre la secreción de LH parece ser más complicada. Primero, el estradiol reduce la amplitud de los pulsos de LH, independientemente del nivel de nutrición; segundo, mientras que la restricción de alimento redujo la secreción de LH a niveles bajos en ausencia de esteroides, la presencia del estradiol suprimió por completo la secreción pulsátil de LH en animales con alimentación restringida; y tercero, durante la alimentación *ad libitum*, cuando la habilidad para generar pulsos de LH aumenta en ausencia de esteroides, la presencia de estradiol parece acelerar la frecuencia de los pulsos de LH.

McShane y Keisler (1990) demostraron que la administración de inyecciones de LH cada hora a corderas desnutridas, les indujo crecimiento folicular, picos de LH de amplitud normal y ovulación. Estas observaciones sugieren que la interrupción de la secreción pulsátil de LH es el principal mecanismo por medio del cual la desnutrición retrasa el comienzo de la pubertad en la cordera (Schillo *et al.*, 1992). Por su parte, Foster *et al.* (1989) demostraron que en corderas con crecimiento restringido, debido a una sub-alimentación se produjo una reducción en la frecuencia de sus pulsos de LH; sin embargo, las concentraciones de la hormona del crecimiento (GH) y de la prolactina no fueron suprimidas, lo cual indica que la nutrición inadecuada no perjudica la liberación del total de las hormonas en la hipófisis anterior, sino que actúa

selectivamente sobre algunas de ellas.

Se han realizado varios estudios para intentar determinar el mecanismo por el cual las restricciones de energía reducen la secreción pulsátil de LH. De acuerdo con lo especulado por Foster *et al.* (1980), quizá en las corderas mal alimentadas el generador de pulsos de GnRH no tiene la capacidad para provocar pulsos rápidos de LH. Esto aunado a las bajas cantidades de estradiol producidas por los folículos antrales pequeños, puede suprimir aún más el sistema secretorio de LH.

Por otra parte, se ha informado que en ovejas ovariectomizadas el plano nutricional no afectó las concentraciones de LH en la hipófisis (Landefeld *et al.*, 1989). Asimismo, corderas ovariectomizadas sub-alimentadas respondieron normalmente a la administración de dosis fisiológicas de GnRH (Foster *et al.*, 1989), lo cual sugirió que la función de la hipófisis anterior no se ve afectada por la mala nutrición de la hembra. Más bien, los efectos de la desnutrición sobre la secreción de LH parecen manifestarse a nivel del sistema nervioso central (Schillo *et al.*, 1992). La administración del N-metil-D,L-aspartate, un estimulador de la liberación de GnRH, indujo la liberación de LH en corderas ovariectomizadas sujetas a restricciones crónicas de alimento (Ebling *et al.*, 1990). De igual manera, el contenido de GnRH en el hipotálamo fue el mismo tanto en corderas desnutridas, como en corderas a las que se les permitió acceso *ad libitum* de alimento (Ebling *et al.*, 1990). Lo anterior sugirió que la restricción alimenticia ejerce más bien su efecto sobre los mecanismos centrales que controlan la liberación de GnRH, que sobre los que controlan su síntesis. En suma, las dietas inadecuadas en energía impiden el inicio de la pubertad en la cordera, al suprimir la liberación pulsátil de LH mediante un mecanismo que probablemente inhiba la liberación de GnRH por el hipotálamo (Schillo *et al.*, 1992).

II.1.8. Mecanismos que conectan el estado nutricional con el eje hipotálamo-hipófisis-gónada

Los mecanismos que relacionan la liberación pulsátil de LH al estado nutricional no son conocidos. Se ha sugerido que existen señales sanguíneas aún no identificadas que reflejan el estado metabólico del animal y que pueden influir sobre la secreción de LH (Steiner *et al.*, 1983). Como se ha citado, es probable que los efectos inhibitorios de la baja nutrición sobre la secreción de LH involucren mecanismos del sistema nervioso central que controlan la secreción de GnRH por el hipotálamo (Ebling *et al.*, 1990; Anson *et al.*, 1990). Sin embargo, se conoce muy poco acerca de cómo el animal informa al sistema nervioso central de su estado nutricional, y de cómo esta información es trasducida en una señal neuroendócrina (Schillo *et al.*, 1992). Previamente se ha documentado la importancia de las reservas de energía en la determinación de la actividad reproductiva (Fitzgerald *et al.*, 1982; Ebling *et al.*, 1990; Schillo *et al.*, 1992) y existen diferentes hipótesis que tratan de explicar cómo la secreción de LH podría ser regulada por las reservas de grasa corporal (Tatman *et al.*, 1990; Randel, 1990), o por señales metabólicas transportadas por la sangre, como los ácidos grasos no estratificados (NEFA) (Steiner *et al.*, 1983), la insulina (Foster *et al.*, 1985b; Hileman *et al.*, 1990), la tirosina (Hammerl y Russel, 1987; Hammer y Muller, 1988), la hormona del crecimiento (GH) y el Factor de Crecimiento Parecido a la Insulina (Insuline-Like Growth Factor I, IGF-I) (Foster *et al.*, 1989; Rutter *et al.*, 1989).

Sin embargo, no se ha concluido si es una sola señal nutricional específica la que controla la secreción de LH. Así, aunque los cambios en el estado nutricional del animal se asocian con los cambios que ocurren en las concentraciones circunuales de la insulina, la tirosina y los ácidos grasos no estratificados (NEFA), hasta ahora no existe evidencia contundente que soporte el papel de la insulina y los NEFA sobre el control de la liberación de LH (Schillo *et al.*, 1992). Se ha documentado, sin embargo, que el aminoácido tirosina puede actuar junto con otras señales nutricionales sobre el sistema nervioso central para regular la liberación de GnRH (Hall *et al.*, 1992). La proporción de tirosina encontrada en la circulación periférica, comparada con la proporción de otros aminoácidos neutrales grandes, es mayor en los animales alimentados adecuadamente que en los animales desnutridos (Cross *et al.*, 1975; Pell y Bergman, 1983). Recientemente se ha demostrado que la tirosina favorece la liberación pulsátil de LH en corderas subalimentadas. La infusión de tirosina por períodos prolongados dentro del abomaso de corderas ovariectomizadas alimentadas con dietas bajas en energía, indujo un incremento significativo en la frecuencia de los pulsos de LH, que fue aún mayor a la respuesta observada en las corderas bien nutridas (Hall *et al.*, 1990; Hall *et al.*, 1992). En consecuencia, es posible que la tirosina sea parte de la señal metabólica que relaciona el estado nutricional del animal con la liberación pulsátil de LH (Hall *et al.*, 1990; Schillo *et al.*, 1992). Sin embargo, se desconoce el mecanismo de acción preciso de la tirosina, aunque se cree que podría involucrar la estimulación de la liberación de GnRH (Schillo *et al.*, 1992). Es importante recordar que la tirosina es el aminoácido precursor de neurotransmisores como la adrenalina, nor-adrenalina y dopamina.

II.1.9. Disponibilidad de "Combustibles" metabólicos y secreción de LH

Algunos estudios han sugerido que la disponibilidad de substratos de energía ("combustibles" metabólicos oxidables) regulan la actividad reproductiva de las hembras (Schneider y Wade, 1989; Dziuk y Bellows, 1983; Randel, 1990).

Así, se ha encontrado que el efecto de la restricción de glucosa sobre los patrones de LH, es muy diferente de los efectos de las restricciones de energía en la dieta; la nutrición inadecuada causa una reducción en la frecuencia de los pulsos de LH, mientras que la restricción de la glucosa reduce la amplitud del pulso de LH (Schillo *et al.*, 1992). Se ha sugerido que la reducción en la disponibilidad de glucosa actúa a nivel del sistema nervioso central. La hipoglucemia inducida por la administración de insulina bloqueó la liberación pulsátil de LH en ovejas ovariectomizadas; sin embargo, este efecto fue revertido por la infusión simultánea de glucosa (Schillo *et al.*, 1992).

Alternativamente, la disponibilidad de "combustibles" metabólicos, tales como la glucosa y los ácidos grasos no estratificados, también pueden influir sobre la actividad de las neuronas que controlan la liberación de GnRH. Se ha observado que los cambios que ocurren en la grasa corporal han sido asociados con los cambios en la actividad reproductiva, pero es improbable que la grasa corporal por sí misma regule la secreción de GnRH. Por otra parte, no se conoce si para la regulación de la liberación de GnRH es más importante la disponibilidad de los combustibles metabólicos, que la presencia de un metabolito específico (glucosa, aminoácidos, cuerpos cetónicos, etc.) (Schillo *et al.*, 1992).

II.1.10. Época de nacimiento y pubertad

La reproducción en la especie ovina tiene un marcado carácter estacional que está directamente regulado por el fotoperíodo (Foster y Ryan, 1979b; Lincoln, 1980; Karsch y Foster, 1981; Karsch *et al.*, 1984; Foster, 1988a). En las regiones más cercanas a los polos, en las cuales las diferencias estacionales en las horas luz son muy marcadas, esta manifestación estacional de la actividad reproductiva es uno de los factores que más afectan el comienzo de la pubertad en la oveja (Dyrmundsson, 1981; Foster *et al.*, 1985b; Hafez, 1989; Pineda, 1991). La estacionalidad reproductiva de la oveja hace que el comienzo de la estación reproductiva sea el factor primario y definitivo que determina el inicio de la pubertad en la cordera (Foster, 1981). En latitudes altas, los apareamientos en el rebaño ocurren durante el otoño con partos a finales del invierno y principios de la primavera, cuando las condiciones de alimentación y el clima son más favorables. Generalmente, las corderas que nacen en la época primaveral pueden alcanzar la pubertad en el otoño, durante su primera estación reproductiva (Foster y Ryan, 1981; Balcázar, 1992). Sin embargo, cuando los partos en el rebaño se producen ya sea antes, (en el otoño) o después (en el verano), de la época de pariciones normal el comienzo de la pubertad en la cordera está condicionado al advenimiento de la época reproductiva (Dyrmundsson, 1981; Foster *et al.*, 1985b; Ward, 1986; Rodríguez-Maltos *et al.*, 1992). Foster *et al.* (1985b) demostraron que en ovejas Suffolk la llegada a la pubertad en la cordera no sólo está determinada por la obtención de un tamaño corporal adecuado para comenzar a ciclar, sino que también se ve directamente afectada por factores estacionales. En el estudio, corderas nacidas en la primavera (marzo) fueron sometidas a diferentes esquemas de alimentación. Las corderas que recibieron alimentación *ad libitum* ovularon a una edad normal (aproximadamente a las 30 semanas), en cambio en las corderas que permanecieron sub-alimentadas la pubertad se retrasó; pero cuando a un grupo de estas corderas sub-alimentadas se les proporcionó alimentación *ad libitum* durante el otoño y al inicio del invierno la pubertad ocurrió en el grupo dentro de pocas semanas después de iniciada la suplementación. Sin embargo, cuando la alimentación *ad libitum* fue retrasada y se les proporcionó hasta finales del invierno y principios de la primavera la ovulación no ocurrió en estos períodos, aún cuando las corderas de este grupo alcanzaron un peso adecuado para comenzar a ciclar. Estas corderas permanecieron sin ovular durante el verano, e iniciaron su actividad sexual hasta la siguiente estación reproductiva, en su segundo otoño de vida. En un estudio adicional, Foster *et al.* (1985) observaron que las corderas nacidas en el otoño que alcanzaron el peso apropiado para comenzar a ciclar durante el período de anestro estacional (primavera-inicio del verano) tampoco exhibieron ciclos reproductivos en esta época del año, sino hasta aproximadamente unas 20 semanas después durante la época de empadre del otoño. No obstante, cuando las corderas nacidas en el otoño fueron sometidas a un fotoperíodo artificial invertido, el retraso a la pubertad pudo ser revertido casi totalmente. En resumen, en las corderas que nacen durante el verano o el otoño la etapa prepuber se continúa con el anestro estacional, independientemente de que durante la primavera (época de anestro estacional) ya han alcanzado el peso corporal adecuado para comenzar a ciclar y, en consecuencia, su primera ovulación ocurre hasta la época reproductiva (otoño) cuando el fotoperíodo se acorta. En su caso, la interacción entre el grado de desarrollo y la estación del año es un punto fundamental para las corderas nacidas en la primavera. Bajo estas circunstancias, cuando la tasa de crecimiento es lo suficientemente rápida, las corderas nacidas en esta época llegan a la pubertad en el otoño; sin embargo, un grado de desarrollo insuficiente puede provocar el retraso de un año más el inicio de la actividad ovárica, si el peso crítico no es alcanzado por las corderas durante su primera estación sexual (Foster y Ryan,

1979; Foster *et al.*, 1985). Resultados similares se han encontrado en ovejas Pelibuey nacidas en diferentes épocas del año y sometidas a diferentes niveles de nutrición para provocar ritmos de crecimiento diferentes (Velázquez, 1990; Balcázar, 1992; Rodríguez-Maltos *et al.*, 1992).

II.1.11. Fotoperíodo y pubertad

En las regiones templadas, las corderas que nacen desde finales del invierno hasta finales de la primavera generalmente alcanzan la pubertad en el otoño, cuando el fotoperíodo disminuye y las ovejas tienen alrededor de 30 semanas de edad (Foster y Ryan, 1981). Sin embargo, si las corderas son transferidas abruptamente de días largos a días cortos a las 13 semanas de edad, entonces la pubertad en la cordera se retrasa más allá del año de edad (Yellon y Foster, 1985). Asimismo, las corderas que nacen fuera de la estación normal de partos, es decir en el verano o en el otoño, retrasan su pubertad hasta la siguiente época reproductiva, cuando ellas tienen alrededor de un año de edad (Foster, 1981). En síntesis, las comparaciones entre corderas nacidas en la primavera y las nacidas en el otoño, condujeron a la conclusión de que la edad cronológica o el peso corporal proporcionan señales para que las hembras alcancen la pubertad, las cuales sólo pueden expresarse si el fotoperíodo es el adecuado (Yellon 1992). Por lo tanto, en la jerarquía de señales internas y externas que pueden inducir la actividad reproductiva en las corderas, el fotoperíodo juega el papel dominante (Foster *et al.*, 1985b).

Después del nacimiento, la "historia fotoperiódica" a la que es sometida la cordera es crucial para que ésta alcance la pubertad. Así, se ha informado que para que la cordera comience normalmente su actividad ovárica, requiere de al menos cinco semanas de exposición a días largos antes de ser expuesta a días cortos (Yellon y Foster, 1985). En consecuencia, la exposición continua de las corderas, ya sea a días largos o a días cortos de duración constante, retrasa el inicio de su pubertad mucho más allá de las 30 semanas de edad. Por lo tanto, durante su desarrollo la cordera nacida durante la primavera necesita percibir un cambio en la longitud del fotoperíodo (de días largos a días cortos) para poder alcanzar la pubertad a una edad normal durante la época reproductiva (Yellon, 1992). Es decir, las ovejas sexualmente inmaduras nacidas durante la primavera requieren de los días cortos del otoño para alcanzar la pubertad normalmente, a diferencia de las hembras maduras en anestro estacional que pueden iniciar su época reproductiva en el otoño, aún en ausencia de una disminución del fotoperíodo debido a que ya cuentan con una "historia fotoperiódica" (Ebling y Foster, 1987; Foster *et al.*, 1988a; 1988b). En un estudio adicional en ovejas que parieron gemelos durante la primavera, las madres y una de sus hijas gemelas fueron mantenidas constantemente en fotoperíodo de días largos desde el solsticio del verano, mientras que las corderas restantes de cada par de gemelos experimentaron una disminución en la longitud del día después del solsticio de verano, simulando las variaciones naturales que se suceden en el fotoperíodo. Como se esperaba, en la ausencia de días cortos las madres exhibieron actividad reproductiva en el tiempo habitual, en tanto que en las hijas que fueron sometidas a este mismo fotoperíodo invariable de días largos a partir del solsticio de verano, la actividad sexual se retrasó marcadamente en comparación a las corderas mantenidas bajo el fotoperíodo que simuló las condiciones naturales, las cuales alcanzaron la pubertad normalmente (Ebling y Foster, 1987; Foster *et al.*, 1988a). Otro estudio demostró que las corderas que son criadas sólo bajo fotoperíodos constantes de días cortos tampoco alcanzaron la pubertad a una edad normal; por el contrario, el inicio de la actividad ovárica se retrasó en estas hembras y ocurrió hasta su segundo año de vida (Yellon y Foster, 1985). Experimentalmente se ha demostrado que las corderas comienzan a ciclar cuando son expuestas a fotoperíodos artificiales de días largos entre las 17 y 22 semanas de

edad seguidas por fotoperíodos de días cortos; incluso, se ha observado que la exposición de las corderas a tan sólo una semana de días largos (semana 21 de edad) puede cumplir con el requisito de exposición previa a días largos necesarios para que las ovejas inicien su actividad ovárica. Sin embargo, la exposición a sólo una semana de días largos condujo a que las corderas exhibieran una alta frecuencia de ciclos cortos, lo cual sugiere que existe un cierto límite inferior en el número de días largos necesarios para que las hembras alcancen una pubertad normal (Yellon y Foster, 1985; Foster *et al.*, 1988a). Finalmente, es importante señalar que la exposición previa a días cortos no es necesaria para que las corderas jóvenes reconozcan la presencia de días largos, ya que las corderas que inicialmente fueron criadas en fotoperíodos de días largos al nacimiento y posteriormente expuestas a días cortos a las 22 semanas de edad, no exhibieron retraso para alcanzar la pubertad (Foster y Yellon, 1986; Helliwell *et al.*, 1992).

II.1.12. Interacción entre fotoperíodo y grado de desarrollo corporal

Varios ejemplos muestran la interacción que existe entre el grado de crecimiento de las corderas y del fotoperíodo. En corderas nacidas en la primavera que crecieron normalmente, los ciclos reproductivos se iniciaron también normalmente en el otoño, cuando disminuyó la longitud de las horas-luz del día. Similarmente, otro grupo de corderas en el que la dieta fue inicialmente restringida y que posteriormente fue *ad libitum*, también alcanzó la pubertad durante el otoño aunque con un menor peso. Lo anterior sugirió que, finalmente, la edad a la primera ovulación en las corderas fue regulada por el fotoperíodo, más que por su tamaño corporal (Foster *et al.*, 1985b). Por esta razón, las corderas de crecimiento retardado que alcanzaron el "peso crítico" necesario para comenzar a ciclar hasta después del solsticio de invierno, no alcanzaron su pubertad durante su primer otoño de vida. Estas corderas alcanzaron un tamaño apropiado para ciclar durante la época del año en que los días son largos, pero sólo mostraron actividad sexual por primera vez hasta el inicio de la estación reproductiva en la oveja adulta (Foster *et al.*, 1985b). Quizá esto fue debido a que las hembras jóvenes desarrollaron refractariedad a los días largos del verano, tal como sucede en las hembras adultas (Foster *et al.*, 1988a,b,c). Si este fue el caso, es probable que la primera ovulación en la cordera ocurra en respuesta a dos señales fotoperiódicas diferentes; es decir, las corderas nacidas en la primavera que crecen adecuadamente, comienzan a ciclar en respuesta a la remoción de los días largos que ocurre después del solsticio de verano, mientras que aquellas que no ciclaron por limitaciones de crecimiento, llegan a la pubertad hasta el siguiente año, como respuesta a la fotorefractariedad a días largos (Foster *et al.*, 1985a,b; Foster *et al.*, 1988a,b,c). Debido a que esta última respuesta es característica de la oveja adulta, es posible que las corderas con crecimiento retardado alcancen su madurez sexual durante el verano, pero permanezcan en un estado de anestro estacional, como ocurre en las adultas, sin exhibir su primera ovulación. Así, su transición a la etapa adulta podría estar enmascarada y, en consecuencia, el inicio de sus ciclos reproductivos puede reflejar el comienzo de una estación reproductiva, más bien que el inicio de la pubertad en sí (Foster *et al.*, 1988a,b,c).

Por otra parte, existen evidencias de que cuando el crecimiento es inadecuado las señales del fotoperíodo son percibidas por la cordera, pero la respuesta al mismo no puede ser expresada sino hasta que la hembra alcance un umbral de desarrollo. De esta manera, la medición de los cambios que se suceden en la longitud del fotoperíodo es registrada por las corderas de crecimiento retardado ("historia fotoperiódica") cuya pubertad también se retrasa

(Foster y Yellon, 1985). La mitad de un grupo de corderas ovariectomizadas que crecía lentamente por estar sub-alimentadas fue tratada con estradiol y expuesta al efecto de días largos, mientras que el resto fue mantenido en fotoperíodo corto. Posteriormente, ambos grupos recibieron una nutrición adecuada y fueron mantenidos bajo el efecto de fotoperíodo corto. Bajo estas circunstancias, sólo el grupo de corderas que experimentó la etapa de días largos previamente a la exposición a días cortos exhibió maduración sexual neuroendócrina; o sea, un incremento en la secreción pulsátil de LH como resultado de una disminución en la sensibilidad a la retroalimentación negativa del estradiol. Así, cuando el tamaño corporal fue pequeño, la información crítica de "día largo" pudo ser percibida por las corderas y la secuencia hacia un fotoperíodo corto resultó en la pubertad neuroendócrina en estas hembras, que permitió la expresión de actividad reproductiva una vez que ellas alcanzaron el tamaño fisiológico suficiente (Foster *et al.*, 1988a,b,d).

II.1.13. La glándula pineal y la pubertad

Se han realizado numerosos experimentos para determinar como es que las corderas reciben la información de las variaciones que ocurren a través del año en la duración de las horas-luz, y de cómo a su vez estas variaciones pueden ser capaces de controlar la liberación de gonadotropinas por la adenohipófisis.

En la oveja adulta se ha demostrado que la glándula pineal, a través de la producción de melatonina, es un enlace necesario en el sistema que utiliza al fotoperíodo para sincronizar la reproducción de las hembras durante el otoño (Karsch *et al.*, 1984). Al igual que en la oveja adulta, en la cordera prepúber la glándula pineal juega un papel fundamental en el control de la reproducción, especialmente en las razas ovinas de más marcado carácter estacional. La glándula pineal es capaz de mediar los estímulos ópticos luminosos y transformarlos en estímulos hormonales a través de su secreción de melatonina que se produce cuando el animal está expuesto a la obscuridad (Foster *et al.*, 1985b; Reiter, 1986).

Varios experimentos han aportado evidencias acerca de la importancia que tiene la glándula pineal sobre el desarrollo reproductivo de la oveja. En corderas jóvenes, la remoción o denervación de la glándula pineal por ganglioectomía cervical retrasa la pubertad (Kennaway *et al.*, 1985; Yellon y Foster, 1986; Foster *et al.*, 1988a,b). La denervación de la glándula pineal en la vida temprana de la cordera por remoción bilateral del ganglio cervical superior, impidió que la pubertad ocurriera a una edad normal (Foster *et al.*, 1985a; Kennaway *et al.*, 1985). Asimismo, en corderas pinealectomizadas fue abolida la elevación de melatonina nocturna que ocurre normalmente (Foster *et al.*, 1985a). En otro estudio, corderas ganglioectomizadas alcanzaron la pubertad a una edad normal cuando recibieron infusiones nocturnas de melatonina que simulaban una secuencia natural de "días cortos" -"días largos" "días cortos" (Yellon y Foster, 1984).

Sin embargo, se ha observado que para inhibir el comienzo normal de los ciclos ovulatorios, la ganglioectomía cervical debe realizarse antes de la exposición natural de las corderas a días largos (17-22 semanas de edad). Presumiblemente al abolir el ritmo de la melatonina pineal a una edad temprana, la pubertad en la cordera se retrasa por carecer de la señal fisiológica que transmite la información acerca de la longitud del día (Foster *et al.*, 1988a; 1988b; 1988c; Yellon, 1992). La ganglioectomía cervical en las corderas a las 22 semanas de edad, después de

que los animales fueron expuestos a fotoperíodo de días largos, no impidió el comienzo normal de la pubertad en estas hembras, a pesar de la carencia total de la exposición de las mismas a días cortos (Foster *et al.*, 1987; Foster *et al.*, 1988b; Yellon *et al.*, 1992). Lo anterior indica que una vez que la información crítica de días largos es obtenida por las corderas, se pone en juego una secuencia de eventos neuroendócrinos que contienen las señales necesarias para alcanzar la pubertad de manera normal, sin requerir de la exposición a días cortos. Sin embargo, la exposición continua de las hembras a solo días largos no permite que esto ocurra en una tasa normal, tal como sucede en presencia de días cortos (Foster *et al.*, 1988a,b,c). Asimismo, la infusión durante cinco semanas de melatonina a corderas recién nacidas ganglionectomizadas cervicalmente simulando un patrón de días largos, impidió el retraso de la pubertad en estos animales; esta situación no ocurrió en corderas con ganglionectomía cervical que no recibieron la información artificial de días largos (Foster *et al.*, 1987; Foster *et al.*, 1988b). Así, experimentalmente la exposición de las corderas a días largos seguida por un bloqueo de esta información, es suficiente para que las hembras alcancen la pubertad a una edad normal (Foster *et al.*, 1988b). Basándose en lo previamente citado, Yellon *et al.* (1992) establecen dos hipótesis con respecto a la relación entre la glándula pineal y la ocurrencia de la pubertad estacional en la cordera; la primera de ellas supone que la exposición de las corderas a días cortos después del nacimiento no es necesaria para que posteriormente los animales reconozcan la duración de los días largos; mientras que la segunda postula que la glándula pineal actúa mediando la información relacionada a la "historia fotoperiódica" en la cordera, que conduce a que alcance la pubertad a una edad normal.

II.1.14. El ritmo de la melatonina pineal y el desarrollo reproductivo

Existen dos hipótesis que tratan de explicar cómo es que la oveja mide la longitud del día y por consiguiente, los cambios estacionales que se suceden en la duración del fotoperíodo. La primera hipótesis es la de "duración" y la segunda es la hipótesis de la "fase".

La hipótesis "duración", basada en gran parte en investigaciones realizadas en la oveja adulta, establece que la duración de la elevación nocturna de melatonina plasmática circulante (que es un reflejo de la duración de la noche) transmite la información relacionada con las variaciones en la longitud del fotoperíodo (Bittman y Karsch, 1984; Yellon *et al.*, 1985). Esta hipótesis también ha sido propuesta como la manera en que se transmite la información de la longitud del día a los mecanismos neurales de la cordera, para que esta pueda alcanzar la pubertad a una edad adecuada (Yellon *et al.*, 1992). En este sentido, la administración de infusiones diarias de melatonina a corderas ganglioectomizadas cervicalmente durante 8 horas diarias tratando de imitar el efecto de días largos, indujeron el comienzo normal de sus ciclos reproductivos de manera similar que en las corderas intactas (Foster *et al.*, 1988a,b). Estos estudios indican que la duración de la elevación de la melatonina en la circulación, que equivale a la duración de la noche, puede proporcionar a la cordera las señales fisiológicas acerca de la longitud del día (Yellon *et al.*, 1992).

Por otra parte, la hipótesis "fase", que aún no ha sido probada de manera contundente, sostiene que la coincidencia interna entre el ritmo de secreción de melatonina con un ritmo circadiano endógeno, transmite la información de la duración del día a los mecanismos neurales de la cordera para que esta alcance la pubertad (Yellon *et al.*, 1992).

Estudios realizados en base a fotoperíodos artificiales sugieren que la edad a la que la cordera desarrolla un ritmo de melatonina estable (concentraciones circulantes bajas durante el día y altas durante la noche) ocurre alrededor de las 16 a las 20 semanas de edad (Foster *et al.*, 1985b). Aunque otros estudios han encontrado que el ritmo de melatonina ligado al fotoperíodo se establece alrededor de las 10 semanas de edad (Yellon y Foster, 1984), Yellon y Foster (1984) concluyeron que, bajo condiciones naturales, el ritmo estable de melatonina ocurre más tarde (después de las 20 semanas de edad), que bajo fotoperíodo artificial (alrededor de las 20 semanas). A edades más jóvenes (3 ó 6 semanas) la melatonina ya es secretada, pero con frecuencia los niveles de la hormona se incrementan durante la fase de luz, tal como ocurre durante la fase oscura del fotoperíodo (Foster *et al.*, 1985a,b). Esta incapacidad de las corderas muy jóvenes para producir un patrón de melatonina que refleje el fotoperíodo predominante, puede explicar el porqué la exposición de los animales a días largos antes de las 10 semanas de edad es relativamente inefectivo para inducirles la pubertad durante los días cortos subsecuentes (Yellon y Foster, 1985). Presumiblemente, las variaciones del fotoperíodo no son traducidas en la señal de melatonina apropiada, porque durante el período neonatal el órgano blanco sensible a la hormona no es aún capaz de responder (Foster *et al.*, 1985a,b).

Se ha especulado que el ritmo del fotoperíodo que conduce a la pubertad en la oveja se apoya en la habilidad de la glándula pineal para transducir las señales que se relacionan con la longitud del día (Foster *et al.*, 1985a,b). Esto se basa en el hecho de que la abolición del ritmo de melatonina (ganglionectomía cervical) o la producción de un ritmo "inhibitorio" (días largos artificiales al nacimiento) retrasan la pubertad (Foster *et al.*, 1985a,b; Kennaway *et al.*, 1985; Yellon y Foster, 1986). Lo anterior condujo a sugerir que el retraso en la pubertad que ocurre en las corderas criadas totalmente bajo condiciones de días cortos, es debida a la falla de la glándula pineal para traducir la duración de este fotoperíodo corto en un ritmo apropiado de melatonina (Foster *et al.*, 1985a,b; Foster *et al.*, 1988b). Quizá en las corderas que son criadas bajo fotoperíodos cortos, el "tejido blanco" en donde actúa la melatonina es insensible a los patrones de días cortos. De acuerdo a la hipótesis, la función del patrón de melatonina de día largo podría ser la de inducir la sensibilidad del "tejido blanco" al patrón subsecuente de días cortos (Foster *et al.*, 1985b).

Foster *et al.* (1985b) también propusieron la hipótesis de que la cordera nace fotorretractaria a días cortos. Experimentalmente, la administración de melatonina durante un breve período simulando días largos, puede romper la fotoretractariedad a días cortos en la cordera y le permite reconocer el patrón de melatonina de día corto, que es necesario para iniciar la pubertad durante su primer año de vida (Foster *et al.*, 1985a,b; Yellon y Foster, 1985). Bajo condiciones naturales, los patrones de melatonina de día largo que son generados durante la primavera y el verano, capacitan a la cordera en desarrollo a reconocer el patrón subsecuente de día corto en el otoño, como la señal para que comience a ciclar (Yellon y Foster, 1984; Foster *et al.*, 1985b; Yellon y Foster, 1985). Este patrón cambia en las corderas nacidas en el otoño, en las que podría existir un mecanismo dual para posponer la pubertad a una edad mucho mayor. Inicialmente las hembras experimentan los patrones de días cortos del otoño y el invierno y posteriormente los de días largos durante la primavera; lo opuesto a la secuencia experimentada por las corderas nacidas en la primavera. Por lo tanto, las corderas nacidas durante el otoño mantienen la fotoretractariedad a días cortos, porque experimentan el efecto de días largos hasta una edad tardía (Foster *et al.*, 1985a,b). En el momento en el cual las corderas experimentan por primera vez los días largos de la primavera, ya han alcanzado una

edad factible y un "peso crítico" para comenzar a ciclar, pero el fotoperíodo largo inhibe activamente el inicio de los ciclos. Al disminuir nuevamente la longitud del día se rompe la fotorefractariedad a días largos y así las corderas que nacen en el otoño comienzan a ovular durante su segundo año de vida (Foster *et al.*, 1985a).

La existencia de fotorefractariedad, que es la pérdida de respuesta del animal a un fotoperíodo que previamente le fue inductivo o inhibitorio para reproducirse, fue demostrado primeramente en ovejas mantenidas por períodos prolongados bajo fotoperíodos artificiales (Hafez, 1952; Ducker *et al.*, 1973). Posteriormente, se observó que la refractariedad también ocurre en borregas mantenidas bajo condiciones de fotoperíodo natural, y que esto puede explicar el comienzo y el final de la época reproductiva normal (Robinson y Karsch, 1984; Robinson *et al.*, 1985). En la oveja, las bases fisiológicas de la fotorefractariedad a los días cortos, no son conocidas aún; sin embargo, se han propuesto dos hipótesis para tratar de explicarlas. La primera de ellas establece que la pérdida de respuesta al fotoperíodo ambiente, es debida a que la generación de los patrones diarios de melatonina dejan de ser indicadores confiables de la longitud del día; mientras que la segunda hipótesis sostiene que la fotorefractariedad es causada por una alteración del procesamiento post-pineal en la codificación de las señales de melatonina para medir la longitud del día (Nowak *et al.*, 1990).

II.1.15. Ontogenia del ritmo de melatonina pineal

En la oveja, los receptores específicos para la melatonina están presentes en el feto desde los 30 días de gestación (Helliwell *et al.*, 1992), mientras que los ritmos de melatonina acoplados al fotoperíodo son ya evidentes en el feto en el último tercio de la gestación (Yellon y Longo, 1987; Zemdegs *et al.*, 1988). Aunque la glándula pineal fetal es capaz de sintetizar melatonina antes del nacimiento (McMillen *et al.*, 1987), es probable que las elevaciones nocturnas de melatonina circulante observadas en el feto reflejen el patrón de la hormona secretado por la glándula pineal materna (Yellon *et al.*, 1992). De hecho, la melatonina puede cruzar fácilmente la placenta (Yellon y Longo, 1988; Zemdegs *et al.*, 1988) y se ha demostrado que la pinealectomía de la oveja preñada abole el ritmo de melatonina en la circulación fetal (Yellon y Longo, 1988; McMillen y Nowak, 1989). Por lo tanto, el feto es expuesto a un patrón muy claro de melatonina circulante que refleja la señal fotoperiódica percibida por la madre (Yellon *et al.*, 1992).

Por su parte, Wood *et al.* (citados por Foster *et al.*, 1988a) concluyeron que en la cordera neonatal, el ritmo de la melatonina es endógeno porque: a) la leche de la madre contiene cantidades insuficientes de melatonina como para explicar las más altas concentraciones de la hormona encontradas en la circulación de la cordera; b) cuando las madres y las corderas son transferidas de un fotoperíodo largo a uno corto, el tiempo que toma el ritmo de melatonina para acoplarse al nuevo ciclo de luz-obscuridad puede diferir entre ellas, y c) el patrón de melatonina no se interrumpe después del destete. Así, es posible que a una edad relativamente temprana la glándula pineal ya ha alcanzado una función similar a la del adulto; es decir, la habilidad para secretar melatonina durante el tiempo que dura la fase oscura del fotociclo diario. Ahora bien, si esta secreción nocturna aparece a tan temprana edad en la cordera, no parece tan clara su adaptación al ritmo circadiano. En este sentido, de la primera a la sexta semana de edad, la amplitud de la secreción de melatonina parece ser más baja en la cordera que en la oveja adulta (Foster *et al.*, 1988a,b). Sin embargo, alrededor de las 7 a 10

semanas de edad, las corderas son capaces de generar su propio ritmo circadiano de melatonina nocturno acoplado al fotoperíodo (Yellon y Foster, 1982; Wood *et al.*, 1989; Nowak *et al.*, 1990). No obstante, recientemente Nowak *et al.* (1990) demostraron que en la cordera, el ritmo diurno de melatonina plasmática emerge en la cordera entre las 3-4 semanas de edad.

De igual importancia que la maduración del ritmo de melatonina, es el desarrollo de la sensibilidad a el efecto de esta hormona por la cordera. Los cambios que se suceden durante el año en la secreción de prolactina se han usado como indicadores fisiológicos de la sensibilidad al fotoperíodo en la oveja adulta, debido a que las concentraciones de prolactina se incrementan durante los días largos y disminuyen durante los días cortos (Crister *et al.*, 1987; Poulton *et al.*, 1987a). Esta respuesta de la prolactina al fotoperíodo, que es mediada directamente por el ritmo de la melatonina, también ocurre en las corderas recién nacidas (Ebling *et al.*, 1988), lo que indica que adquieren la sensibilidad a la melatonina desde una etapa muy temprana.

En efecto, el feto ya es capaz de reconocer los cambios que se suceden en la longitud del día (Bassett *et al.*, 1988; 1989). Los resultados encontrados por Ebling *et al.*, (1989) sugieren que los fetos ya han desarrollado la capacidad para reconocer la información fotoperiódica dentro del útero materno, antes de la maduración posnatal del ritmo circadiano de melatonina. Por lo tanto, la historia fotoperiódica comienza antes del nacimiento y sirve como referencia para las señales fotoperiódicas posnatales, las cuales finalmente determinan el comienzo de la función reproductiva (Helliwell *et al.*, 1992; Yellon *et al.*, 1992). En este sentido, si el reconocimiento del fotoperíodo comienza en el útero de la oveja, es de esperarse entonces que la exposición del neonato a una secuencia adecuada de días largos y cortos puede adelantarles la pubertad (Foster *et al.*, 1988a,b; Yellon *et al.*, 1992). Sin embargo se ha observado que, de hecho, la exposición de las corderas a esta secuencia de días largos y cortos durante el período posnatal temprano, retrasa el comienzo de los ciclos reproductivos (Yellon y Foster, 1985; Foster *et al.*, 1986; Foster *et al.*, 1988a,b,c). Considerando el hecho de que tan sólo una semana de exposición a días largos a las 22 semanas de edad es suficiente para inducir a las corderas a ciclar durante los días cortos subsecuentes (Yellon y Foster., 1985); mientras que los intentos para lograr este mismo efecto exponiendo a los animales a días largos a las 4, 10 o 15 semanas de edad, han sido incapaces de producir ciclos ovulatorios repetitivos en la mayoría de las corderas (Yellon y Foster, 1985; Yellon *et al.*, 1992). Esta diferencia entre los efectos del fotoperíodo sobre la secreción de prolactina y sobre la respuesta sexual sugieren que el mecanismo que maneja el desarrollo de la función reproductiva en la oveja, es diferente al mecanismo que regula la secreción de prolactina y el ritmo circadiano de melatonina (Yellon *et al.*, 1992).

Dos hipótesis han tratado de explicar la ineffectividad del fotoperíodo para producir el inicio temprano de la función reproductiva en la cordera. Una supone que esto puede ser debido a una falta de madurez de la glándula pineal, que es incapaz para recibir o traducir la información del fotoperíodo; sin embargo, existe evidencia que muestra que la cordera muy joven puede cambiar su secreción de melatonina de acuerdo con el ciclo luz-obscuridad (Foster *et al.*, 1988a). Mediciones de melatonina circulante realizadas en corderas por 24-48 horas en la primera y sexta semana de edad, revelaron que las elevaciones diarias de melatonina durante la noche ya se habían establecido en la mayoría de las corderas (Claypool, citado por Foster *et al.*, 1988a), e incluso son ya detectables antes del nacimiento.

La segunda hipótesis postula que la ineffectividad de la exposición del neonato a días largos para inducirle pubertad temprana es debida a la inmadurez del sistema reproductivo para responder a la información del fotoperíodo (Foster *et al.*, 1988a,b). Sin embargo, existe evidencia que varios componentes del mecanismo de la ovulación (desarrollo folicular en respuesta a la administración exógena de gonadotropinas, pico preovulatorio de gonadotropinas) son ya funcionales en la cordera antes de la pubertad (Foster *et al.*, 1986). Por su parte, Foster *et al.* (1988a) sugieren que quizá la incapacidad de los días largos para inducir ciclos ovulatorios en respuesta a los días cortos subsecuentes, no se deba a una falta de respuesta al fotoperíodo por parte de la cordera, sino más bien a un crecimiento inadecuado del animal.

II.1.16. Melatonina y secreción de LH

Se ha reconocido que en la oveja adulta el fotoperíodo y la melatonina modulan el pulso generador de la LH y la respuesta de la LH a la retroalimentación negativa de los estrógenos (Karsch *et al.*, 1984).

En la oveja, la secreción pulsátil de LH esta directamente relacionada con la duración de la noche, de tal manera que la frecuencia de los pulsos de LH se incrementa durante la época en que los días son cortos y disminuye durante la época de días largos (Karsch *et al.*, 1984; Yellon *et al.*, 1992). Asimismo, el inicio del período de apareamiento en la oveja se asocia con una reducción de la sensibilidad del hipotálamo a la retroalimentación negativa de los estrógenos (Karsch y Foster, 1981). En consecuencia, experimentalmente se ha demostrado que los implantes de estradiol, que suprimen la secreción de LH durante los días largos típicos del anestro, son incapaces de inhibir la liberación de LH durante el período de empadre. Subsecuentemente, las concentraciones de LH se incrementan en la circulación coincidiendo con el inicio de la actividad reproductiva (Karsch *et al.*, 1984). Estos efectos del fotoperíodo sobre la secreción de LH y sobre la potencia de la retroalimentación negativa de los estrógenos, pueden ser imitados en ovejas pinealectomizadas por medio de la administración de melatonina en el momento adecuado (Bittman *et al.*, 1985). La duración de las infusiones diarias de melatonina se relacionan directamente con la frecuencia de los pulsos de LH y con la respuesta de la LH a la retroalimentación negativa del estradiol (Yellon *et al.*, 1992). En suma, los días largos reducen la frecuencia de los pulsos de LH debido a un aumento en la sensibilidad a la retroalimentación negativa del estradiol sobre la secreción de gonadotropinas (Karsch *et al.*, 1984; Bittman *et al.*, 1985; Yellon *et al.*, 1992), y el patrón de secreción de melatonina en respuesta al fotoperíodo es el factor que modifica la sensibilidad del hipotálamo a los estrógenos (Bittman *et al.*, 1988a,b; 1985).

II.1.17. Bases neuroendócrinas de la pubertad en la cordera

En la oveja, el patrón tónico de secreción pulsátil de LH se observa por primera vez cuando los animales tienen entre uno y dos meses de edad (Foster *et al.*, 1975). Sin embargo, a pesar de que este sistema es relativamente activo a lo largo de todo el período prepuberal, la frecuencia de los pulsos de secreción de LH permanece muy por debajo del requerimiento de un pulso por hora, necesario para desarrollar un folículo preovulatorio (Foster y Ryan, 1981; Kasch y Foster, 1991). Esta frecuencia reducida en la pulsatilidad permite que los niveles basales de LH regresen a valores muy bajos entre un pulso y otro, debido a que la vida media de la LH es solo de 15-20 minutos (Foster y Ryan, 1981). La baja frecuencia en los pulsos de

LH solamente provocan elevaciones temporales en las concentraciones circulantes de estradiol, que no tienen la magnitud y la duración suficiente para inducir el pico preovulatorio de LH y la ovulación (Foster y Ryan, 1981; Karsch y Foster, 1981).

El papel que juega el generador de pulsos de GnRH es central para la hipótesis de la pubertad en la oveja propuesta por Foster *et al.* (1985b). El generador de pulsos de GnRH es el oscilador neural que dicta finalmente el patrón de secreción de LH por la hipófisis anterior. Durante la fase folicular del ciclo estral en la cordera pospuberal o en la oveja adulta, la frecuencia del generador de pulsos de GnRH es relativamente alta, y los pulsos de LH son producidos en intervalos iguales o menores a una hora. Junto con las concentraciones altas de FSH, los incrementos en la frecuencia de la secreción de LH estimulan al folículo preovulatorio en proceso de maduración a producir estrógenos (Clarke, 1988; Ryan y Foster, 1988; Yellon *et al.*, 1992). Controlados por las altas frecuencias en los pulsos de LH, los estrógenos circulantes se incrementan, hasta inducir la descarga masiva de las gonadotropinas hipofisarias (LH y FSH), lo cual a su vez induce la ovulación en la cordera (Foster *et al.*, 1985a,b; 1986; Linda *et al.*, 1987).

La ausencia de ciclos ovulatorios antes de la pubertad en la cordera está relacionada a los patrones de secreción pulsátil de LH (Foster y Ryan, 1981; Clarke, 1988; Foster *et al.*, 1988d). Es decir, en la hembra sexualmente inmadura, la frecuencia en los pulsos de LH es baja e insuficiente para estimular la maduración folicular (Foster *et al.*, 1985a; Yellon *et al.*, 1992). Sin embargo, aunque no es expresado, la cordera tiene capacidad para producir una alta frecuencia en la secreción de GnRH mucho antes de la pubertad, ya que en corderas a las que se les han removido los ovarios a las pocas semanas después del nacimiento se presenta una secreción pulsátil de LH con frecuencia similar a la que se presenta durante la fase folicular en ovejas adultas (uno o más pulsos por hora)(Foster *et al.*, 1979a,b; Karsch *et al.*, 1983; Foster *et al.*, 1985a; Yellon *et al.*, 1992). Similarmente, se ha demostrado que tanto el ovario como la hipófisis de la cordera pueden ser capaces de funcionar a una edad temprana de igual manera que en la oveja adulta (Foster *et al.*, 1975; Foster *et al.*, 1984). Bajo condiciones experimentales, la cordera inmadura también fue capaz de producir folículos preovulatorios y de responder a la acción de retroalimentación positiva de los estrógenos, con un pico verdadero de hormonas gonadotrópicas (Foster *et al.*, 1984; 1985a).

Al parecer, hasta el momento de transición a la pubertad, en la cordera el mecanismo neuroendócrino que controla la secreción de GnRH es extremadamente sensible a la retroalimentación negativa del estradiol, lo cual impide la expresión de una frecuencia alta en los pulsos de LH (Goodman y Karsch, 1980; Karsch *et al.*, 1987). Cosecuentemente, la pubertad ocurre como respuesta a una reducción en la sensibilidad del generador de pulsos de GnRH a la retroalimentación negativa de los estrógenos (Foster y Ryan, 1981; Foster *et al.*, 1985a,b; Yellon *et al.*, 1992). En este momento, la sensibilidad a la retroalimentación negativa del estradiol disminuye lo suficiente para permitir que gradualmente se desencadene la secreción de pulsos de LH (Foster *et al.*, 1985a; 1985b), los cuales comienzan a estimular el ovario una semana antes de la primera ovulación (Ryan y Foster, 1980). Esta explicación se basa en el hecho de que las mismas concentraciones fisiológicas sanguíneas de estradiol exógeno que suprimen la LH circulante a valores bajos en corderas ovariectomizadas, se vuelven inefectivas para suprimir la LH en la oveja pospuberal (Foster y Ryan, 1979a,b; Foster, 1981).

Después de que la cordera alcanza la pubertad, la progesterona del cuerpo lúteo recién formado se convierte en el principal esteroide ovárico en el control por retroalimentación de la frecuencia de los pulsos de LH durante la fase del diestro del ciclo estral de la oveja (Karsch *et al.*, 1980); al parecer la progesterona actúa a nivel del sistema nervioso central para reducir la frecuencia de los pulsos de GnRH, y con ello de LH (Karsch *et al.*, 1987). Al ocurrir la regresión lútea, la secreción de progesterona declina, permitiendo el inicio de una alta frecuencia en los pulsos de LH, lo que estimula el desarrollo de un nuevo folículo en el ciclo reproductivo pospuberal (Martin *et al.*, 1974; Karsch *et al.*, 1979).

No se ha determinado el papel que juega la FSH en el inicio de la pubertad de la oveja. Se ha documentado que desde las 10-12 semanas de edad los niveles circulantes de FSH en la cordera, están ya dentro de los rangos observados en la oveja adulta (Foster *et al.*, 1975; Fitzgerald y Butler, 1982).

Como se sabe, para la oveja adulta explotada en latitudes altas, la longitud del día es el principal factor medioambiental que controla la estacionalidad reproductiva (Karsch *et al.*, 1984). La respuesta reproductiva al fotoperíodo es mediada por la glándula pineal a través de su patrón circadiano de secreción de melatonina (Bittman *et al.*, 1983a; 1983b). Esta respuesta del animal al fotoperíodo influye sobre su sistema neuroendócrino, dado que la longitud del día se relaciona positivamente con la sensibilidad del sistema secretorio de LH a la acción de la retroalimentación negativa de los estrógenos, e inversamente con la frecuencia de los pulsos de secreción de LH (Yellon *et al.*, 1992).

En la cordera pospuberal, los niveles circulantes de melatonina se incrementan a las pocas horas después del inicio de la obscuridad. Las concentraciones de melatonina permanecen altas durante la noche y caen nuevamente antes del amanecer a los niveles bajos que son mantenidos durante el día (Bittman y Karsch, 1984; Karsch *et al.*, 1988). Este patrón en el ritmo de la melatonina indica a las ovejas si se encuentran en días largos o en días cortos, dado que la duración de los niveles elevados de melatonina circulante es directamente proporcional a las horas de obscuridad (Yellon *et al.*, 1992). Estudios en corderas que recibieron infusiones cronometradas de melatonina, demostraron claramente que la duración de los niveles elevados de la melatonina circulante, le transmiten al animal la información de la longitud del día necesaria para que alcance su pubertad (Yellon y Foster, 1986; Ebling *et al.*, 1988).

II.2. COMPONENTES DE LA ACTIVIDAD OVARICA

En la oveja adulta, la actividad cíclica del ovario es regulada por las gonadotropinas hipofisarias (LH y FSH), cuya secreción a su vez esta regulada por mecanismos de retroalimentación hormonal en los que intervienen los ovarios y el eje hipotálamo-hipofisario. Para propósitos de estudio, se considera que la secreción de la LH y FSH es regulada por dos centros; el centro cíclico y el centro tónico (Karsch y Foster, 1981).

El centro cíclico, que es activado por una elevación sostenida en las concentraciones circulantes de estradiol, es el responsable de la liberación masiva preovulatoria de gonadotropinas que ocurre al final de la etapa folicular del ciclo estral (Karsch *et al.*, 1980; Karsch y Foster, 1981); mientras que el centro de control tónico induce la secreción de LH en forma pulsátil, dicha secreción varía en frecuencia y amplitud de acuerdo a la etapa del ciclo

estral (Goodman y Karsch, 1980; Karsch y Foster, 1981).

La secreción tónica de LH estimula la liberación de estrógenos ováricos, los que a su vez regulan la secreción tónica de LH por medio de un mecanismo de retroalimentación negativa (Karsch *et al.*, 1980; Blake *et al.*, 1981).

En la oveja que esta ciclando ocurre un aumento en la frecuencia de la secreción pulsátil de LH durante el proestro, hasta llegar a aproximadamente un pulso por hora, evento responsable de que se inicie el proceso que conduce a la ovulación. Este incremento de la secreción pulsátil de LH estimula el desarrollo folicular en el ovario, que trae como consecuencia el incremento en las concentraciones de estradiol, las que a su vez inducen el pico preovulatorio de LH (Thiery *et al.*, 1979).

Para que en la cordera ocurra la primera ovulación, es necesario que el folículo ovárico alcance un grado de desarrollo tal que le permita producir una cantidad de estradiol, suficientemente alta para desencadenar el pico preovulatorio de LH (Foster y Ryan, 1979a; 1979b; Quirke, 1981; Foster y Ryan, 1981). Pero debido a que durante la vida prepúber aún no se ha establecido una alta frecuencia en la secreción pulsátil de LH, no se alcanza el grado de desarrollo y madurez folicular (producción de estrógenos) requerido para que ocurra la ovulación (Karsch y Foster, 1981; Quirke, 1981).

Si se consideran por separado, varios componentes de la función reproductiva en la cordera son completamente funcionales mucho tiempo antes de que esta alcance la pubertad. De igual manera, las hormonas necesarias para que se produzca el desarrollo folicular y la ovulación en la cordera también pueden ser secretadas desde edades muy tempranas (Quirke, 1981). Así, la hipófisis fetal es capaz de producir LH y FSH desde los 60 u 80 días de gestación (Mauleon y De Reviere, 1969; Foster *et al.*, 1972a) y de responder a la administración de GnRH, con un pico de secreción de LH similar al que se produce en las ovejas adultas (Foster *et al.*, 1972b). Por su parte, el hipotálamo en la cordera ya contiene GnRH desde los 14 días de edad (Foster *et al.*, 1972c). Asimismo, los centros hipotalámicos responsables de la manifestación de conducta estral en ovejas jóvenes son tan sensibles a la estimulación hormonal como los de las ovejas adultas (Quirke, 1981). De la misma forma, los ovarios de las ovejas jóvenes responden a la administración exógena de gonadotropinas desde las 4 a 8 semanas de edad, y los óvulos que se liberan como resultado de estos tratamientos pueden ser fertilizados (Trounson *et al.*, 1977; Quirke, 1981). Los folículos ováricos en corderas de 10 a 16 semanas de edad son tan capaces de secretar estradiol como los de las ovejas adultas (Trounson *et al.*, 1977; Quirke, 1981).

El sistema de retroalimentación positiva de los estrógenos también es funcional desde etapas tempranas de la vida, ya que es posible inducir artificialmente un pico pre-ovulatorio de LH en la cordera a partir de la quinta semana de vida mediante la administración exógena de estradiol (Foster *et al.*, 1972a; Squires *et al.*, 1972; Chu *et al.*, 1979).

En suma, los componentes del proceso de ovulación ya son individualmente funcionales en la cordera, desde mucho tiempo antes de que se inicie la pubertad. Esto sugiere que la ausencia de función reproductiva en la oveja prepúber no se debe a un defecto en dichos componentes, sino a la ausencia de un mecanismo integrador de sus funciones (Land, 1978).

II.3. COMPORTAMIENTO SEXUAL Y ACTIVIDAD CICLICA PUBERAL

En las corderas, los signos de comportamiento estral son usualmente débiles y su intensidad es menos marcada que en las ovejas adultas (Hafez, 1951; Ward, 1986). Al inicio de la pubertad la mayoría de las corderas generalmente ovulan una o dos veces antes de mostrar su primer estro (Ryan y Foster, 1980; Hare y Bryant, 1982; Ward, 1986; Linda *et al.*, 1987; Balcázar, 1992). Esta ausencia de comportamiento estral en las primeras ovulaciones se debe a que el sistema nervioso requiere ser sensibilizado por la progesterona de un ciclo estral anterior antes de poder responder a los estrógenos con conducta sexual (Linda *et al.*, 1987). Por otra parte, se ha sugerido que para que maduren, los folículos preovulatorios deben estar expuestos a progesterona que provenga del cuerpo lúteo de un ciclo previo, para que al ovular, el cuerpo lúteo resultante sea normal (Foster *et al.*, 1986). En la oveja adulta que esta ciclando normalmente, los requerimientos de progesterona provienen del cuerpo lúteo formado en el ciclo estral anterior, pero en el caso de corderas prepúberes no existen ovulaciones previas; por lo tanto, tampoco existen cuerpos lúteos provenientes de ciclos previos. Sin embargo, en el caso de la cordera existen elevaciones prepuberales de progesterona que pueden ser debidas a luteinización de folículos que no llegaron a ovular (Ryan y Foster, 1978; Berardinelli *et al.*, 1980), o a ovulaciones con formación de un cuerpo lúteo de corta duración y que produce cantidades muy pequeñas de progesterona (Ryan y Foster, 1978; Berardinelli *et al.*, 1980; Foster *et al.*, 1986b). Después de la ocurrencia de una primera fase lútea corta se produce una segunda ovulación que, generalmente, tampoco es acompañada por signos de estro debido a que el primer cuerpo lúteo no produjo progesterona en tiempo y cantidad suficiente para sensibilizar al sistema nervioso central. No obstante, de esta segunda ovulación si resulta la formación de un cuerpo lúteo de duración normal (Foster *et al.*, 1986b; Oyendipe *et al.*, 1986; Balcázar, 1992). La progesterona producida por este segundo cuerpo lúteo sensibiliza al sistema nervioso central de tal forma que al desarrollarse un nuevo folículo preovulatorio, el animal muestra estro que le permite aparearse poco antes de su tercera ovulación (Sebastian *et al.*, 1984; Foster *et al.*, 1986b; Ward, 1986). Como de esta tercera ovulación también resulta la formación de un cuerpo lúteo normal, la hembra esta en posibilidad de quedar gestante en caso de ser fecundada durante el estro correspondiente (Edey *et al.*, 1978; Foster *et al.*, 1986b).

En síntesis, se ha informado que existen ovulaciones silenciosas en las corderas durante el período prepupal, con ocurrencia de ciclos cortos (1 a 4 días) (Wheeter y Land, 1977; Sebastian *et al.*, 1984; Oyendipe *et al.*, 1986; Ward, 1986; Quirke *et al.*, 1988; Bizelis *et al.*, 1990) y ciclos estrales normales siguiendo a la tercera ovulación (Sebastian *et al.*, 1984; Oyendipe *et al.*, 1986). Sin embargo, hay desviaciones con respecto a este proceso, ya que existen hembras que presentan un número variable de ovulaciones sin estro (Foote *et al.*, 1970; Rodríguez, 1991), o que presentan estro sin ovulación (Chu y Edey, 1978; Edey *et al.*, 1978).

En general, las corderas que alcanzan la pubertad a una edad temprana, normalmente también experimentan su último estro más tarde en la estación reproductiva (Dyrmundsson, 1981). Sin embargo, generalmente comienzan a ciclar después que las ovejas adultas y tienen una estación reproductiva más corta que estas (Hafez, 1952). El número de ciclos durante la temporada sexual puede variar de uno a once, dependiendo de la raza, del medio ambiente y del grado de desarrollo de la hembra (Dyrmundsson, 1973; Keane, 1975; Dyrmundsson, 1978). Generalmente las corderas que alcanzan la pubertad con un peso corporal relativamente alto,

tienden a experimentar una época reproductiva más larga que aquellas que alcanzaron la pubertad con un menor peso (Dyrmundsson y Lees, 1972a; Bizelis *et al.*, 1990). Por otra parte, la tasa de ovulación es más alta en el comienzo de la época de empadre natural, y declina progresivamente hacia finales del otoño (Edey *et al.*, 1978).

El alcanzar la pubertad no necesariamente es sinónimo de habilidad para concebir (Dyrmundsson, 1981; Mukasa-Mugerwa *et al.*, 1991). La tasa de pariciones en corderas es más baja que la observada en las ovejas adultas (Dyrmundsson, 1973; Dyrmundsson, 1981). Se ha informado de una amplia variación en la fertilidad de las corderas, tanto entre razas como dentro de razas, en un rango que va desde un 60 a un 80% (Dyrmundsson, 1973).

Finalmente, el mayor peso corporal y la mayor edad al empadre en las corderas generalmente se asocian con un mejor desempeño al parto, tanto en términos de hembras que paren, como en el número de crías por parto (Dyrmundsson, 1973). Asimismo, los partos sencillos con crías grandes pueden causar distocia en las corderas (Laster *et al.*, 1972) y los nacimientos gemelares pueden incrementar las pérdidas debido a los bajos pesos al nacimiento y la pobre viabilidad de las crías (Lees, 1971). Varios estudios han indicado que las crías de partos simples que provienen de corderas, tienen un peso al nacimiento similar a las crías de parto gemelar provenientes de ovejas adultas (Dyrmundsson, 1973). Logicamente, existe una mayor mortalidad de crías durante el período neonatal en el caso de las corderas, que en las ovejas más viejas (Lees, 1971; Dyrmundsson, 1973).

II.4. CONTROL DEL ESTRO EN LA OVEJA

II.4.1. Bases endócrinas del control del estro en la oveja

La duración promedio del ciclo estral en la oveja es de 17 días (Jainudeen y Hafez, 1989; Hafez, 1989; Pineda, 1991) y es controlado por la interacción entre FSH, LH, estrógenos, progesterona y PGF2-alfa (Clarke *et al.*, 1984). Como se citó anteriormente, el generador hipotalámico de pulsos de GnRH estimula a la hipófisis a sintetizar y liberar gonadotropinas (Reeves, 1980; Hansel y Convey, 1983). A su vez el ovario por medio de la secreción de estradiol, progesterona e inhibina, afecta la síntesis y liberación de GnRH y, por consiguiente, de LH y FSH (Martin *et al.*, 1988). Particularmente, la baja frecuencia de los pulsos de LH durante la fase lútea del ciclo estral se debe al efecto de retroalimentación negativa de la progesterona sobre el hipotálamo, reduciendo la frecuencia de los pulsos de GnRH (Goodman *et al.*, 1981; Hansel y Convey, 1983; Clark, 1984). Por esta razón, durante la fase lútea del ciclo estral o durante la gestación, las ovejas no desarrollan folículos preovulatorios, ni se presentan ovulaciones o estros (Derivaux, 1961).

Entre el día 14 o 15 del ciclo estral la liberación de PGF2-alfa por el endometrio induce la luteólisis, lo que produce una rápida disminución de las concentraciones de progesterona (Zarco *et al.*, 1988). Al cesar la retroalimentación negativa que ejerce la progesterona sobre el hipotálamo aumenta la frecuencia de los pulsos de GnRH y de LH, lo que estimula el desarrollo folicular que da como resultado una elevación de los niveles sanguíneos de estradiol, que conducen al comportamiento estral (Kaltembach y Dunn, 1980), el cual tiene una duración de alrededor de 36 horas en la oveja (Ward, 1986).

II.4.2 Control del estro en la oveja

Se ha definido a la sincronización de estro como la manipulación del ciclo estral en un grupo de hembras, provocándoles comportamiento estral agrupado dentro de un rango de tiempo predecible y corto, que generalmente es de alrededor de 48 horas (McDonald, 1986).

Existen varios métodos, naturales y hormonales, para inducir el estro en la oveja fuera de época reproductiva natural, o para sincronizarlo dentro de ella. Las manipulaciones no hormonales del estro involucran la regulación artificial del fotoperíodo (Kennaway *et al.*, 1987) y el "efecto macho" (Lindsay, 1983; Killen, 1983) mientras que el control hormonal del estro puede ser conseguido de tres maneras; por medio de compuestos que provoquen la regresión de un cuerpo lúteo activo; por compuestos que simulen la regresión de un cuerpo lúteo retrasando la ovulación y por una combinación de ambos.

En ovejas ciclando, la sincronización hormonal del estro y de la ovulación pueden lograrse por uno de tres posibles enfoques fisiológicos: 1) inducción de la regresión del cuerpo lúteo utilizando prostaglandinas, 2) retrasando la ovulación por medio de progestágenos y 3) con un método combinado que incluya la inducción de la regresión del cuerpo lúteo y que retrase la ovulación (Killen, 1983; McDonald, 1986).

II.4.3. Sincronización del estro con prostaglandinas

El uso de la prostaglandina F2-alfa es un tratamiento común para la sincronización de estros y ovulaciones en ovejas ciclando, ya que su mecanismo de acción consiste en inducir la regresión del cuerpo lúteo, acortando de esta manera el ciclo existente (McDonald, 1986; Keisler, 1992). En la oveja las prostaglandinas son efectivas entre el día 4 y 14 del ciclo, aunque se ha informado que el cuerpo lúteo es menos sensible a la hormona entre el día 7 y 10 del ciclo (Keisler, 1992). Para lograr una completa sincronización del rebaño es necesario administrar dos inyecciones de prostaglandina, con un intervalo de 10 a 11 días de diferencia entre una y otra (McDonald, 1986; Keisler, 1992). El estro se presenta aproximadamente entre 48-55 horas después de la última inyección de prostaglandina.

Cuando se administra una sola inyección de prostaglandina a un rebaño ciclando, se espera que del 60 al 70% de las ovejas muestren estro 30 a 48 horas después de la administración del compuesto, debido a que el resto de las hembras están en el proceso de formación de un nuevo cuerpo lúteo, o bien, a que se encuentran en el proceso de regresión del cuerpo lúteo y por lo tanto exhibirán un estro natural coincidente con los estros inducidos (Inskoop, 1973; Keisler, 1992).

Un enfoque para lograr que el total de las hembras sean servidas durante la misma semana consiste en administrar PGF2-alfa en el cuarto día de un período de empadre de siete días. Es decir, durante los primeros cuatro días las ovejas que muestren estro en forma natural pueden servirse; en el cuarto día, las hembras que no han sido detectadas en estro son tratadas con prostaglandinas y exhiben estro durante los siguientes tres días (Keisler, 1992).

Como se mencionó previamente, las prostaglandinas no tienen efecto sobre ovejas en anestro, además de que pueden causar aborto si son inyectadas antes del día 60 de preñez. Por esta razón, esto puede ser un problema en situaciones de campo donde no se conoce si las

ovejas están en anestro o gestantes (Killen, 1983).

Las principales prostaglandinas utilizadas en la oveja son el dinoprost trometamina (PGF₂-alfa natural, 15 mg), el cloprostenol (0.25 mg), el tiaprost (0.15 a 0.20 mg), el fenoprostaleno (0.25 mg) y el luprostiol (0.25 mg) (Fairnie *et al.*, 1978; Killen, 1983; McDonald, 1986; Keisler, 1992).

II.4.4. Sincronización del estro con progestágenos

Los progestágenos son efectivos para controlar el estro y la ovulación en ovejas ciclando, así como en animales en anestro.

La efectividad de un progestágeno para sincronizar el estro depende de su habilidad para retrasar el estro y la ovulación una vez que se produce la regresión natural del cuerpo lúteo. Esta efectividad se ve afectada por la potencia y concentración del progestágeno, por el método de administración y por el tiempo durante el cual se administre la hormona (McDonald, 1986; Oyendiji *et al.*, 1990; Keisler, 1992).

La progesterona, que es la hormona de este tipo natural más abundante, es muy efectiva para retrasar la ovulación en la oveja pero debe administrarse frecuentemente y en cantidades muy elevadas (Keisler, 1992). La progesterona ha sido administrada como una inyección intramuscular de 5 a 25 mg, o en esponjas intravaginales impregnadas con 10 a 1000 mg (Gordon, 1975; Pearce *et al.*, 1985; Kniffen *et al.*, 1990). Como una alternativa, se han desarrollado varios progestágenos sintéticos mucho más potentes que la progesterona, que se administran por diferentes vías (Ainsworth *et al.*, 1982; Ainsworth y Shreshta, 1983; Alifakiotis *et al.*, 1982). El acetato de flurogestona (FGA) y el acetato de medroxiprogesterona (MAP) han sido administrados por medio de esponjas y dispositivos intravaginales conteniendo de 10 a 60 mg del progestágeno (Boland *et al.*, 1978/79; Oldham, 1980; Killen, 1983; McDonald, 1986; Keisler, 1992). El MAP, el acetato de clorogestona (CAP o Clormadinona) y el acetato de melengestrol (MGA), se han administrado principalmente por vía oral en dosis de 10 a 20 mg/oveja/día, 1 a 3 mg/oveja/día y de 0.2 a 0.5 mg/oveja/día, respectivamente (Lindsay *et al.*, 1967; Quispe, 1989; Balcázar, 1992; Keisler, 1992; Quispe, 1994). Los implantes subcutáneos de norgestomet, MAP o progesterona se han utilizado en ovejas en concentraciones de 2 a 6, 10 a 60 y 100 a 600 mg, respectivamente (Hernández *et al.*, 1982; Shelby *et al.*, 1990; Keisler, 1992; Cuevas *et al.*, 1993).

Para asegurar la sincronización de la totalidad del rebaño, el tratamiento con progestágenos debe durar entre 10 a 15 días para permitir la regresión natural del cuerpo lúteo (McDonald, 1986; Keisler, 1992). La administración de gonadotropinas al retirar el tratamiento con progestágenos permite que el estro y la ovulación en la oveja sean más efectivos y predecibles (Carpenter y Spitzer, 1981; Killen, 1983; McDonald, 1986; Southee *et al.*, 1988; Safranski *et al.*, 1992).

Una vez que las ovejas han sido sincronizadas con progestágenos, permanecen parcialmente sincronizadas por lo menos durante los tres ciclos estrales siguientes al tratamiento (Quispe, 1994). Asimismo, la fertilidad al primer estro siguiente al tratamiento con progestágenos generalmente es menor de la observada en las hembras no tratadas; sin embargo, la fertilidad regresa a niveles normales al segundo estro (Keisler, 1992; Quispe, 1994).

II.4.5. Uso de gonadotropinas para controlar el estro y la ovulación en la oveja

Aunque las funciones de las gonadotropinas no se pueden separar fácilmente, normalmente se clasifican en aquellas que estimulan el desarrollo folicular (PMSG y FSH) y en aquellas que inducen al folículo a ovular (LH y HCG).

Las gonadotropinas que estimulan el crecimiento folicular lo hacen independientemente del estado reproductivo de la hembra. La inyección de PMSG en la oveja bajo condiciones de inactividad reproductiva (prepúberes, lactantes y en anestro estacional) puede estimular el desarrollo de folículos ováricos, con el subsecuente incremento en la producción de estradiol que induce la aparición del pico preovulatorio de LH (Dutt, 1953; Hunter, 1968; Hulet y Stormshak, 1972). También se utilizan después de tratamientos con progestágenos que tienden a reducir la fertilidad, o bien cuando se desea tener una respuesta superovulatoria (Keisler, 1992). Asimismo, el cuerpo lúteo que se forma después de la ovulación inducida solamente con PMSG durante el anestro tiene una función deficiente y no es capaz de sostener la gestación (Hunter, 1968b; Hulet y Stormshak, 1972). Se ha demostrado también que la mayoría de las ovulaciones inducidas sin tratamiento previo con progestágenos no son acompañadas de estro (Pearce *et al.*, 1985; Southee *et al.*, 1988).

La dosis de PMSG requerida se relaciona con la época del año en la que se administra el tratamiento, la raza de la oveja y la tasa de ovulación requerida. La estimulación excesiva con PMSG puede dar como resultado una tasa de ovulación mayor que la deseable, un mayor tamaño de camada con poca tasa de sobrevivencia y, frecuentemente, fallas para concebir (McDonald, 1986). La PMSG puede administrarse como una sola dosis, o en inyecciones separadas de 500 a 1500 UI, dependiendo de la época del año, el efecto deseado y de la presencia de otros tratamientos (Keisler, 1992). Se han encontrado tasas de pariciones y de prolificidad más altas con dosis de 1000 UI de PMSG, comparadas a las obtenidas con dosis de 750 UI (Crosby *et al.*, 1991).

La segunda categoría de gonadotropinas, LH, HCG, así como el y GnRH, inducen al folículo a ovular, independientemente del estado reproductivo de la hembra (prepúber, en anestro, ciclando e incluso gestantes). Generalmente se puede lograr una respuesta ovulatoria con una sola inyección de cualquiera de estas hormonas, en dosis de 50 a 100 mcg de GnRH, 0.2 a 0.25 mg de LH, de 500 a 1000 UI de HCG (Keisler, 1992). Sin embargo, las ovejas que ovulan al recibir este tipo de hormonas lo hacen sin mostrar estro y forman un cuerpo lúteo de corta duración (Balcázar, 1995), razón por la cual estas gonadotropinas deben de ser utilizadas en combinación con otros tratamientos (Keisler, 1992).

II.4.6. Sincronización natural del estro en la oveja

II.4.6.1. Manipulación del fotoperíodo

Numerosos experimentos que han involucrado la manipulación de los ciclos luz/obscuridad, han demostrado el papel que ejerce el fotoperíodo en el control de la actividad reproductiva de la oveja (Chemineau *et al.*, 1992; Deveson *et al.*, 1992). Se sabe que en forma natural es el cambio en la longitud de la fase luminosa del día ("días largos" a "días cortos") y no la longitud de esta fase, la que dispara la transición de la quietud a la actividad reproductiva estacional en

la oveja (Robinson y Karsch, 1987). Es necesario, por lo tanto, una sucesión de "días largos" y "días cortos" para inducir actividad ovárica en el ovino fuera de la estación reproductiva natural (Chemineau *et al.*, 1992). La oveja es considerada una especie reproductora de "día corto", porque su período de actividad sexual ocurre en el otoño-invierno, y porque la transferencia a "días cortos" (8 horas de luz/día) y "días largos" (16 horas de luz/día), son respectivamente seguidos por una estimulación y una inhibición de la actividad reproductiva. En consecuencia, es posible controlar la reproducción en la oveja en galeras o cobertizos a prueba de luz, utilizando tratamientos de "día largo" y de "día corto". No obstante, es difícil aplicar estos tratamientos bajo condiciones normales de granja, porque no es fácil proporcionar un ambiente completamente a prueba de luz durante la fase luminosa del día, para que los animales interpreten el fotoperíodo como "día corto" (Chemineau *et al.*, 1992). Bajo condiciones de campo, donde las ovejas son mantenidas en cobertizos abiertos o pastoreando en potreros, la inducción de la actividad ovárica en esta especie por medio de tratamientos con luz artificial solo es posible de manera práctica administrando luz extra ("días largos") cuando los días son naturalmente cortos, para luego suspender el tratamiento con luz artificial y lograr de esta manera un acortamiento del fotoperíodo (Chemineau *et al.*, 1992).

II.4.6.2. "Efecto macho"

Se ha demostrado que la introducción repentina de carneros en un rebaño que no se encuentra ciclando y que se ha mantenido separado de los machos por al menos un mes, puede estimular la reanudación sincrónica de la actividad ovárica y el comportamiento estral de las hembras expuestas, lo que ocasiona que las ovejas exhiban estro en una mayor proporción entre 17 y 24 días después del ingreso del carnero (Oldham y Martin, 1978; Oldham, 1980; Killen, 1983; Pearce y Oldham, 1984; Holmes, 1986; Jainudeen y Hafez, 1989). El "efecto macho" se debe a que las feromonas del carnero provocan una elevación en las concentraciones de LH de las ovejas pocos minutos después de la introducción del macho, para después incrementar la frecuencia de sus pulsos (Cohen-Tannoundji *et al.*, 1986; Martin *et al.*, 1986), lo cual es un pre-requisito para la estimulación del crecimiento folicular y la secreción de estrógenos. El pico preovulatorio de LH es detectable 1 a 3 días después de la introducción del macho (Oldham *et al.*, 1978; McLeod *et al.*, 1982). Los patrones de estros y ovulaciones inducidas en las ovejas por medio del "efecto macho" son bastante distintivos, ya que el tiempo promedio desde la introducción de los carneros a la ovulación es de dos días, con rango de uno a tres (Oldham y Martin, 1978; Oldham, 1980; Killen, 1983; Lindsay, 1983; Holmes, 1986; Jainudeen y Hafez, 1989). Esta ovulación inducida es anormal por dos razones; primera, es raramente acompañada de estro ("ovulación silenciosa"), y segunda, el cuerpo lúteo formado después de la ovulación es de corta duración en el 50% de los casos (Lindsay, 1983; Jainudeen y Hafez, 1989). Las ovejas en las que el cuerpo lúteo es de corta duración vuelven a ovular alrededor de seis días después, en lugar de los 16 a 17 días que normalmente dura el ciclo estral (Lindsay, 1983; Pearce y Oldham, 1984). Esta ovulación que ocurre después de un "ciclo corto" también es silenciosa, pero es seguida por la formación de un cuerpo lúteo normal, por lo que las ovejas ovulan por tercera vez después de aproximadamente 17 días, con comportamiento estral que permite la monta fértil (Killen, 1983; Lindsay, 1983). Así, las ovejas muestran signos de estro por primera vez alrededor de los 18-19 días después de la introducción de los machos, si no presentaron "ciclo corto", y a los 24-25 días si la primera ovulación fue seguida por un "ciclo corto" (Lindsay, 1983; Oldham *et al.*, 1985; Holmes, 1986; Jainudeen y Hafez, 1989).

Frecuentemente, la introducción repentina del carnero al rebaño puede sincronizar el estro en una alta proporción de las ovejas. La sincronización causada por el "efecto macho" es menos predecible que la alcanzada después de un tratamiento hormonal; sin embargo, la técnica del "efecto macho" no es costosa y requiere de poco esfuerzo, además de que las tasas de fertilidad en estros inducidos son altas (McDonald, 1986).

II.4.7. Tratamientos combinados para el control del estro en la oveja

La eficacia individual de una hormona para controlar el estro puede ser aumentada, disminuida e incluso suprimida cuando se utiliza en combinación con otras (Keisler, 1992).

Un método popular y efectivo para sincronizar el estro tanto a ovejas ciclando como a ovejas en anestro, es el de administrar un progestágeno por 9 a 16 días, seguido de la inyección intramuscular de 500 a 1500 UI de PMSG horas después de retirado el progestágeno (McDonald, 1986; Keisler, 1992). La administración de LH, GnRH ó HCG 36 a 48 horas después de la PMSG no ha demostrado ventajas adicionales (Keisler, 1992).

Los estrógenos también han sido usados en combinación con los progestágenos para inducir el estro y la ovulación en la oveja. Los enfoques que se han utilizado con estas combinaciones consisten en aplicar una inyección de estrógenos, ya sea al mismo tiempo que al inicio del tratamiento con progestágeno; o bien, de las 0 a las 36 horas después de retirar el progestágeno (Keisler, 1992). La administración de estrógenos al inicio del tratamiento con progestágenos tiene el propósito de inducir la luteólisis en las ovejas que tengan cuerpos lúteos pre-existentes. Sin embargo, Quispe *et al.*, (1994) encontraron que en ovejas la adición de cipionato de estradiol a un tratamiento con acetato de melengestrol no mejoró el grado de sincronización y, en cambio, redujo el índice de concepción comparado con los animales que solo recibieron MGA.

La combinación de una inyección de 1.5 a 5 mg de valerato de estradiol y de 1.5 a 3 mg de norgestomet, administrada en el momento de la inserción de un implante subcutáneo de 2 o 3 mg de norgestomet por 9 días induce el estro durante los siguientes 3 días después de retirado el implante, tanto en ovejas en anestro como ciclando (Hernández *et al.*, 1982; Keisler, 1992; Cuevas *et al.*, 1993).

Otro método involucra una combinación de progestágenos por 8 días y la administración de PGF2-alfa al momento de retirarlos. Este tratamiento puede sincronizar el estro y algunas veces permite obtener una mayor tasa de concepción, que cuando se utiliza el método de doble inyección de prostaglandinas (McDonald, 1986).

Un método alternativo para inducir y sincronizar los estros y las ovulaciones en ovejas en anestro, combina el "efecto macho" con la utilización de progesterona y prostaglandinas. Si las ovejas son tratadas con progestágenos administrados en esponjas intravaginales por 6 a 12 días antes de la introducción del carnero, las hace más sensibles al estímulo del macho; bajo este esquema, las "ovulaciones silenciosas" que comunmente se presentan en el rebaño 2 o 3 días después de la introducción del macho, pueden ser convertidas en estros manifiestos. Las ovejas exhiben estro aproximadamente 36-60 horas después de retirar la esponja y de introducir al carnero (Killen, 1983).

Por su parte, Cognie *et al.* (1982) mostraron que una sola inyección de 20 mg de progesterona a las ovejas al momento de la introducción del carnero al rebaño puede eliminar los "ciclos cortos", con la ocurrencia de estros altamente sincronizados 17-21 días después.

Es importante aislar los carneros de las ovejas por lo menos un mes o más antes de introducirlos al rebaño. Este aislamiento debe de ser total porque las ovejas responden a la vista, sonido y olor de los carneros y el efecto puede ser iniciado por estar sólo unas pocas horas en contacto con los carneros (Killen, 1983).

II.4.8. Resultados de campo en ovejas inducidas a ciclar con progestágenos

Los principales compuestos hormonales que han sido utilizados para controlar el estro en la oveja son los progestágenos. Sin embargo, como se ha mencionado dentro de esta revisión, cuando un dispositivo conteniendo progesterona o progestágenos sintéticos es utilizado en ovejas en anestro, generalmente debe administrarse una inyección intramuscular de PMSG (500 a 1500 UI) al momento de retirar el tratamiento con progestágenos para inducir la ovulación y el estro (Killen, 1983; McDonald, 1986; Keisler, 1992).

La progesterona se ha administrado en forma intramuscular en dosis de 25 mg cada tercer día durante 12 días, o bien en implantes subcutáneos y esponjas y dispositivos intravaginales de liberación (CIDR)(Killen, 1983).

La mayor parte de los programas de control de estro en la oveja están basados en el uso de esponjas intravaginales ya sea con MAP o FGA (Crosby *et al.*, 1991). El "Chronogest"*, es una esponja intravaginal impregnada con 30, 40 o 45 mg de FGA, disponibles comercialmente en dos tamaños (para corderas y para ovejas adultas). La esponja con 30 mg se recomienda para ser usada en ovejas en anestro estacional, mientras que las esponjas con 40 mg son recomendables para ser utilizadas en las ovejas durante la época reproductiva (Killen, 1983). Sin embargo, Robinson *et al.* (1967) mostraron que las esponjas con 30 mg de FGA fueron satisfactorias para controlar el estro en la oveja en todas las épocas del año.

Las esponjas con 60 mg de MAP se encuentran disponibles comercialmente en un solo tamaño (Killen, 1983). Gordon (1975) mostró que 60 mg de MAP pueden dar resultados comparables a aquellos registrados cuando se utilizan 30 mg de FGA, y que la administración de estos progestágenos equivalen a utilizar 500 a 1000 mg de progesterona para controlar el estro. Por su parte, Shelton y Robinson (1967) estimaron que el FGA es 25 veces más potente que la progesterona para inhibir la ovulación en la oveja.

Siguiendo a la remoción de la esponja con progestágenos, las ovejas pueden comenzar a exhibir estro 24-36 horas más tarde, alcanzando un pico de estros sincronizados a las 48 horas. Virtualmente, todas las ovejas deben de presentar estro durante las primeras 60 horas postratamiento (Killen, 1983).

El tratamiento conocido como Syncromate-B** (SMB) es comunmente utilizado dentro de programas de inseminación artificial en el ganado bovino (McGuire *et al.*, 1990). El sistema se

*"Chronogest", Laboratorios Intervet.

**"Syncromate-B". Ceva Laboratories Inc.

basa en un implante subcutáneo que se coloca en el pabellón de la oreja y que contiene el progestágeno norgestomet (6 mg). El implante se deja por 9 días. Al iniciar el tratamiento se aplica una inyección intramuscular que contiene norgestomet (3 mg) y valerato de estradiol (5 mg), lo cual provoca la regresión temprana de los posibles cuerpos lúteos en las hembras (Porras *et al.*, 1990). El implante de norgestomet administrado en dosis de 2 a 3 mg durante 9 a 11 días, más una inyección de 2.5 mg de valerato de estradiol y 1.5 mg de norgestomet intramuscular al momento de aplicar el implante, ha mostrado ser efectivo para sincronizar el estro en la oveja (Hernández *et al.*, 1982; Keisler, 1992; Cuevas *et al.*, 1993). Las hembras exhiben estro entre las 48 y 60 horas después de retirados los implantes (Cuevas *et al.*, 1993). Sin embargo, debido a la inclusión del estradiol, el tratamiento con SMB puede inducir estro conductual que es independiente de los ovarios y conducir a una asincronía entre el estro y la ovulación (Patterson y Corah, 1992).

Tanto los implantes subcutáneos como las esponjas intravaginales deben de ser aplicados bajo condiciones de limpieza. La falta de asepsia y las fallas en la técnica de inserción pueden resultar en infecciones y/o en una alta incidencia de pérdida, tanto de esponjas como de implantes (menos del 1 al 2% de artefactos desprendidos se considera normal (Killen, 1983).

Otro progestágeno, el MGA, se ha administrado principalmente por vía oral en dosis que van de 0.125 hasta 20 mg/oveja/día durante 9 a 15 días (Quispe *et al.*, 1994; Lindsay *et al.*, 1967; Goel *et al.*, 1981; Quispe, 1989; Balcázar, 1992; Keisler, 1992; Safranski *et al.*, 1992). Entre las ventajas de utilizar MGA para sincronizar el estro, se incluyen la fácil administración y el de tener un bajo costo (Patterson y Corah, 1992). Sin embargo, este método de administración no permite retirar rápida y uniformemente la hormona en la oveja, lo que puede afectar la sincronización del estro. Esta es una de las razones por las cuales la administración de progestágenos en el alimento puede presentar algunos problemas, ya que su absorción se ve afectada por la actividad del sistema digestivo. No obstante, a pesar de estas posibles variaciones, una vez que el progestágeno ha sido retirado del alimento, la sincronización del estro ocurre entre el segundo y sexto día después de finalizado el tratamiento (Keisler, 1992; Quispe *et al.*, 1994).

Finalmente, se ha informado de la ocurrencia de problemas de fertilidad para todos los métodos de control de estro en base a progestágenos. Esto parece ser el resultado de un transporte defectuoso de los espermatozoides a través del aparato reproductivo de la hembra después del tratamiento con progestágenos (Quinlivan y Robinson, 1967; Robinson, 1972; McDonald, 1986). Los cambios endometriales que se presentan al momento del estro pueden alterar el transporte y la viabilidad de los espermatozoides (Jöchler, 1972; Kruip, 1972). Como es de esperarse, las tasas de concepción generalmente son más bajas en las ovejas tratadas durante el anestro estacional, que durante la época reproductiva (Killen, 1983; McDonald, 1986).

Se ha encontrado que el principal problema de cualquier método hormonal de control de estro es la baja fertilidad registrada para el primer estro que ocurre inmediatamente después del tratamiento (McDonald, 1986); en consecuencia, el riesgo de una baja fertilidad en el primer ciclo estral postratamiento siempre debe ser tomado en cuenta cuando se recomienda un programa de sincronización o de inducción de estros con progestágenos (Killen, 1983). Una solución práctica para asegurar una buena fertilidad cuando se sincroniza el estro con

progestágenos, es servir a las ovejas en su segundo celo post-tratamiento, cuando la sincronización del ciclo es aún adecuada y las tasas de concepción ya son normales (Quispe *et al.*, 1994). Una vez que las ovejas han sido sincronizadas con progestágenos, sus estros se mantienen sincronizados por lo menos durante los tres ciclos estrales siguientes al tratamiento (Keisler, 1992). Así, durante la estación reproductiva las ovejas exhiben un segundo estro 17 a 22 días después del tratamiento hormonal (Quispe *et al.*, 1994), en tanto que durante el anestro un segundo ciclo puede ser inducido por inyección de 400 a 750 UI de PMSG 16 días después de que se retiraron los progestágenos. Esta inyección no afecta la preñez en la oveja (Killen, 1983).

II.4.9. Inducción hormonal del estro en corderas

El primer empadre en la cordera puede ser inducido dos o tres meses más temprano por medio de tratamientos con progestágenos durante 10 a 14 días más una inyección de 400 a 600 UI de PMSG. El 70 al 100% de las corderas pueden ser encontradas en estro y alrededor de la mitad podría concebir. Los tratamientos administrados a edades más tempranas pueden causar crecimiento folicular substancial, pero la ovulación no ocurre de manera consistente (McDonald, 1986). Asimismo, las corderas que son inducidas a ovular con progestágenos no necesariamente muestran actividad ovárica continua, lo cual está directamente relacionado con la edad de la hembra y la época del año en que fueron tratadas (McDonald, 1986).

II.5. NEUROENDOCRINOLOGIA DE LA ESTACIONALIDAD REPRODUCTIVA EN LA OVEJA

Las ovejas son animales poliéstricos estacionales que muestran un ritmo anual de actividad y quietud reproductiva. En todas las razas ovinas originarias de latitudes medianas o altas el pico de actividad ovárica ocurre durante el otoño, pero la duración de la época reproductiva varía ampliamente dependiendo del origen de la raza (Staples *et al.*, 1992; Chemineau *et al.*, 1992). Las razas ovinas de origen mediterráneo, tales como la Merino, pueden aparearse a lo largo de gran parte del año; sin embargo, aún en ellas la fertilidad más alta y la mayor ocurrencia de gestaciones gemelares se obtienen durante el empadre de otoño (Morley, 1948). Para las razas ovinas británicas la época reproductiva natural es más restringida y la actividad ovárica ocurre únicamente alrededor del equinoccio del otoño (Staples *et al.*, 1992).

Desde hace mucho tiempo, varios investigadores señalaron al fotoperíodo como el principal factor medioambiental involucrado en la regulación de la estacionalidad reproductiva en el ovino (Marshall, 1937; Yeates, 1949; Thwaites, 1965; Vaseley, 1975). En consecuencia, todas las razas ovinas originarias de latitudes medianas o altas, en donde la amplitud de las variaciones anuales en la longitud del día es grande, exhiben variaciones estacionales marcadas en su actividad reproductiva, que pueden ser observadas en ambos sexos (Ortavant *et al.*, 1985). En esas regiones la oveja presenta una alternancia anual bien definida entre una época reproductiva, caracterizada por la sucesión de intervalos regulares de comportamiento estral y ovulaciones cada 16-17 días si una preñez no ocurre, y una época de anestro caracterizada por el cese de la actividad sexual (Chemineau *et al.*, 1992). La época reproductiva comienza en la mayoría de las razas ovinas durante el verano o principios del otoño (Robinson y Karsch, 1984) y su longitud varía entre razas (Chemineau *et al.*, 1992).

II.5.1. Control fotoperiódico de la actividad reproductiva

Muchas de las funciones fisiológicas de los animales, tales como el apetito, crecimiento de la lana, comportamiento y reproducción, varían con las estaciones del año, y están acopladas por el fotoperíodo a una época particular del año (Follet, 1982; Karsch *et al.*, 1984). En este sentido, está bien documentado que la mayoría de las especies herbívoras presentan un ritmo reproductivo anual que es regido por el patrón anual de cambios en la longitud del día. Lo anterior se debe a que el patrón anual que sigue el fotoperíodo es invariable, por lo que constituye un indicador confiable de la época del año, la cual está íntimamente relacionada con la disponibilidad de alimento (Williams *et al.*, 1992). Sin embargo, en los herbívoros estacionales, el momento óptimo para reproducirse durante el año varía con la especie y con la raza. Entre los factores de especie que determinan el tiempo óptimo del empadre se incluyen la expectativa de vida del animal, la longitud de la gestación, la tasa de crecimiento y el comienzo de la pubertad en la progenie. Asimismo, el momento del empadre también está relacionado a eventos que pueden aumentar o disminuir la disponibilidad del alimento, o la sobrevivencia de los progenitores y de la progenie durante el período de partos (Bronson, 1988).

En climas templados de tipo europeo, el período preferido por los herbívoros como la oveja para los nacimientos de sus crías es durante la primavera. Esto minimiza el riesgo de exposición de los animales recién nacidos a el intenso frío de mediados del invierno. Por otra parte, el incremento en temperatura, lluvia y longitud del día que ocurre en la primavera, permite el crecimiento del pasto en los agostaderos y dá soporte nutricional a las hembras para la preñez tardía, la lactación y el destete. En este sentido, debido a que el período de gestación de la oveja es de alrededor de cinco meses, la estación natural para que ocurra el empadre es en el otoño (Williams *et al.*, 1992).

A medida que se incrementa la latitud y la altitud, la estación de crecimiento del pasto durante la primavera es más pronunciada, pero más corta, en tanto que los inviernos son más severos. Por consiguiente, el período de empadre durante el otoño se inicia más tarde y la duración del mismo es más corta para aquellas razas ovinas que son criadas en latitudes más polares y en mayores altitudes, que para aquellas que son explotadas en poca altitud o en regiones cercanas al Ecuador (Hafez, 1952; Williams, 1970; Lincoln, 1985). Para reproducirse en el momento adecuado, las diferentes razas ovinas involucran mecanismos que retrasan el tiempo durante el cual los centros de control neuroendócrinos se vuelven receptivos y sensitivos a una señal inductiva de día corto (Reiter, 1991). Así, aunque todas las razas ovinas muestren un pico natural de actividad reproductiva durante el otoño, que se caracteriza por un incremento tanto en la ocurrencia de ciclos estacionales como de las tasas de ovulación (Radford, 1959), existen grandes diferencias entre razas en la amplitud de estos picos reproductivos (Williams *et al.*, 1992).

Experimentos como el de desplazar seis meses la época reproductiva en la oveja al invertir el ciclo fotoperiódico anual (Mauleon y Rougeat, 1962), o el de provocar la ocurrencia de dos épocas anuales de apareamiento al reducir a seis meses este ciclo (Thwaites, 1965) mostraron la importancia del efecto del fotoperíodo sobre la actividad sexual del ovino.

La alternancia de períodos de días largos (durante 90 días) y días cortos (durante 90 días)

constantes induce (cambio de días largos a cortos) o inhibe (cambio de días cortos a largos) la actividad ovárica en la oveja. No obstante, esta respuesta no es inmediata y tarda de entre 40-60 días después de pasar de días largos a días cortos y de 20 a 30 días después de pasar de días cortos a días largos (Karsch *et al.*, 1984 ; Thimonier, 1989).

Es el cambio en la longitud del día, "días largos" a "días cortos," y no la longitud absoluta del día, la que dispara la transición de quietud a actividad reproductiva estacional en la oveja (Robinson y Karsch, 1987). La glándula pineal es el transductor endócrino que convierte las señales de longitud del día en información química. Esta glándula regula la producción diaria de melatonina de manera proporcional a la duración del período de oscuridad (Klein *et al.*, 1981; Bittman *et al.*, 1983). El perfil diario de secreción de melatonina modula el patrón de actividad estacional del eje hipotálamo-adenohipófisis-gónada (Karsch *et al.*, 1984). Sin embargo, aún se desconoce el mecanismo preciso por medio del cual se alcanza esta modulación (Reiter, 1991).

Se ha informado que los cambios estacionales en la secreción de gonadotropinas conducen a variaciones de la actividad sexual en el ovino (Karsch *et al.*, 1984) por medio de dos mecanismos complementarios; uno de los cuales es dependiente del estradiol que es secretado en el ovario, mientras que el otro es independiente de el efecto de este esteroide (Pelletier y Ortavant, 1975). Sin embargo, se ha demostrado que los cambios en la sensibilidad del eje hipotálamo-hipofisario a los esteroides gonadales, es el principal mecanismo que controla la reproducción estacional en la oveja (Karsch *et al.*, 1984).

Para estudiar la reproducción estacional en la oveja, se han utilizado hembras ovariectomizadas a las que se les administraron implantes de estradiol. Inicialmente, Legan *et al.* (1977) propusieron la hipótesis de que el anestro en la oveja es un período durante el cual la alta sensibilidad a los estrógenos mantiene baja la secreción de LH. Por consiguiente, la época reproductiva en la oveja se caracteriza por la ocurrencia de una baja sensibilidad al estradiol a nivel de eje hipotálamo-hipofisario; lo cual permite que la frecuencia de los pulsos de LH se incremente durante el período de desarrollo folicular y la ovulación. Se ha documentado asimismo, que la longitud del día es el principal factor que modula los cambios de sensibilidad hipotálamo-hipofisario a los estrógenos (Kennaway *et al.*, 1987), y varios autores han demostrado que la duración en la secreción de la hormona pineal melatonina influye sobre los cambios que ocurren en la sensibilidad del hipotálamo a la retroalimentación negativa del estradiol (Bittman *et al.*, 1983; Karsch *et al.*, 1984).

En las especies estacionales, los patrones de secreción de gonadotropinas son regulados por el fotoperíodo a través de cambios en la sensibilidad del eje hipotálamo-hipofisario a la retroalimentación negativa de los esteroides gonadales (estrógenos en la hembra y testosterona en el macho). Durante la estación reproductiva, la sensibilidad del eje hipotálamo-hipofisario a la retroalimentación negativa de los esteroides gonadales es reducida, permitiendo la secreción frecuente de LH. El incremento en la sensibilidad a la retroalimentación negativa de los estrógenos o la testosterona durante el período de anestro, provoca una reducción en la frecuencia de secreción de gonadotropinas hipofisarias, lo que a su vez resulta en una reducción de la producción de los esteroides gonadales (Pelletier y Ortavant, 1975; Tamarkin *et al.*, 1976; Turek, 1977; 1979a; Legan *et al.*, 1977; Ellis y Turek, 1979; Matt y Stetson, 1979). La disminución de la sensibilidad a la retroalimentación de los esteroides gonadales durante la época reproductiva permite que aumente la frecuencia de secreción de LH,

lo que resulta en una estimulación gonadal compatible con el inicio de la actividad reproductiva (Karsch y Foster, 1981; Karsch *et al.*, 1984; 1987). Posiblemente el fotoperíodo también pueda alterar la secreción de gonadotropinas por un mecanismo independiente a la acción de la retroalimentación negativa de los esteroides gonadales (Turek *et al.*, 1975; Yellon y Goldman, 1987). Ovejas ovariectomizadas que no fueron tratadas con estrógenos aparentemente mostraron una frecuencia invariable en el pulso de LH durante el año; sin embargo, al examinarse más detenidamente los pulsos de LH se determinó que la frecuencia de estos fue más baja durante la época de anestro que durante la época reproductiva (Goodman *et al.*, 1982). Esta observación fue descrita como un manejo fotoperiódico (no dependiente de esteroides) del generador de pulsos de GnRH, y se sugirió que este mecanismo complementa la influencia de retroalimentación esteroidea en el hipotálamo (Kennaway *et al.*, 1987).

Así, dos hechos dan soporte al papel que ejerce el fotoperíodo sobre el control de la estacionalidad reproductiva en la oveja. Primero; de todas las variables medioambientales, el fotoperíodo es el más reproducible año con año y, segundo, mientras que la estacionalidad reproductiva es la regla general en las razas ovinas originarias de latitudes altas en donde el fotoperíodo es más marcado, muchas razas de latitudes bajas son sexualmente activas durante un período más prolongado del año (Pelletier *et al.*, 1987; Chemineau *et al.*, 1992). Por otra parte, numerosos experimentos que han involucrado la manipulación de los ciclos luz/obscuridad, han demostrado el papel que ejerce el fotoperíodo en el control de la actividad reproductiva de la oveja (Chemineau *et al.*, 1992; Deveson *et al.*, 1992). Asimismo, se ha demostrado que los mamíferos son capaces de discriminar entre fotoperíodos largos y cortos, observándose la existencia de un fotoperíodo "crítico", que es una longitud del día intermedia que divide las respuestas a "días largos" o a "días cortos"; es decir, fotoperíodos más largos o más cortos a este fotoperíodo "crítico" inhiben o inducen la actividad reproductiva, de tal manera que la existencia de este punto de referencia indica con una precisión extraordinaria un límite para detectar y responder a cambios en la longitud del día por las especies fotoperiódicas (Steinlechner y Niklowitz, 1992).

II.5.2. Fotorefractariedad y alternancia entre "días largos" y "días cortos"

Se ha observado que, aunque los días cortos estimulan la actividad ovárica en la oveja, la reproducción cesa eventualmente en hembras que son mantenidas bajo fotoperíodos cortos por largos períodos de tiempo; es decir, los animales se vuelven refractarios a los días cortos (Robinson *et al.*, 1984). De manera similar, aunque los animales se mantengan expuestos a días largos durante períodos prolongados, la actividad reproductiva comienza espontáneamente (Robinson *et al.*, 1985; Karsch *et al.*, 1986), de manera que los animales inician su actividad reproductiva porque se vuelven refractarios a fotoperíodos que le eran inhibitorios.

Karsch *et al.* (1986) observaron que la actividad reproductiva en ovejas Ile de France y Suffolk comenzó alrededor de 50 días después de que los animales fueron transferidos de días largos a días cortos. Las hembras mostraron actividad reproductiva sólo durante 60-80 días y posteriormente se volvieron refractarios a los días cortos después de alrededor de 120 días de estar expuestas a este fotoperíodo. Existe evidencia de que bajo condiciones naturales, el desarrollo de refractariedad causa la transición entre la época reproductiva y el período de anestro en la oveja. En consecuencia, en el mes de febrero, al final de la época reproductiva, la oveja es insensible al efecto de días cortos; es decir, la exposición de las ovejas a "días

cortos" artificiales no puede retrasar la transición al anestro (Worthy y Haresign, 1983; Robinson y Karsch, 1984).

Una vez que las ovejas han desarrollado refractariedad a un fotoperíodo dado, esta puede ser rota si los animales son expuestos a un fotoperíodo artificial alterno (Chemineau *et al.*, 1992). Si a partir del solsticio de invierno (cuando las hembras son refractarias a días cortos) las ovejas son expuestas a "días largos" durante dos meses, los animales pueden ser capaces de responder al efecto de fotoperíodos cortos, iniciando su actividad reproductiva en abril-mayo. En contraste, los animales que son mantenidos bajo los días cortos que siguen al solsticio de invierno inician su reproducción hasta finales de junio (Jackson *et al.*, 1988). La exposición de las ovejas cada 60 días a Períodos alternos de "días largos" y "días cortos" artificiales también puede impedir el desarrollo de refractariedad. Bajo estas condiciones de fotoperíodos alternos, las hembras son siempre sensibles al fotoperíodo prevalente: la transferencia ya sea a "días cortos" o a "días largos" son seguidos por el estímulo o la inhibición de la actividad sexual, respectivamente (Thimonier *et al.*, 1985; Pelletier y Almeida, 1987). En síntesis, la reproducción en la oveja no puede ser estimulada en cualquier época del año por la exposición a "días cortos", ni tampoco puede ser inhibida por la presencia de "días largos", porque la respuesta al fotoperíodo prevalente en ese momento depende del fotoperíodo previo al cual los animales estuvieron expuestos. Asimismo, para evitar el desarrollo de refractariedad, los animales no deben de ser expuestos durante períodos largos a una determinada longitud del día; más bien, las ovejas deben de percibir la secuencia de fotoperíodos alternos de días largos y cortos (Chemineau *et al.*, 1992). Los mecanismos fundamentales de la fotorefractariedad no son conocidos aún, pero parece ser un fenómeno universal entre mamíferos fotoperiódicos (Goldman y Elliot, 1988). Se considera que la fotorefractariedad es una adaptación que permite al animal anticipar condiciones medioambientales favorables, y para cesar o iniciar la reproducción mucho antes del advenimiento de días largos (o cortos, según el caso) (Reiter, 1974).

Los días largos juegan un doble papel en la actividad reproductiva de la oveja: inhiben la actividad sexual y hacen a los animales sensibles a la presencia de días cortos. Por lo tanto, en la mayoría de los esquemas de control artificial del fotoperíodo que han sido utilizados, la exposición previa de las ovejas a fotoperíodo de "días largos" es necesaria antes de estimularlos a ciclar con "días cortos" (Chemineau *et al.*, 1992).

Por otra parte, no se necesita de la presencia de la luz continuamente durante toda la fase del día dentro del ciclo luz-obscuridad para obtener un efecto de "día largo"; es decir, la presencia de luz durante un momento particular de la fase oscura (noche) es suficiente para hacer las veces de un "día largo" (Thimonier *et al.*, 1985; Pelletier y Thimonier, 1987; Chemineau *et al.*, 1992). Cuando el período diario de iluminación en la oveja se divide en dos partes; una parte principal de 7 horas y una segunda parte de sólo una hora de duración que es dada 16-17 horas después del amanecer, este fotoperíodo de iluminación dividido es entonces "leído" por el animal de la misma manera que si se tratase de un "día largo" de 16 horas de luz. En consecuencia, puede obtenerse un efecto de "día largo" en el rebaño cuando se les administra una hora de luz extra dentro de un lapso preciso del período de oscuridad, medido en relación al momento del amanecer (Chemineau *et al.*, 1992).

En roedores también se ha observado la existencia de un ritmo circadiano de fotosensibilidad (Elliott, 1976; Milette y Turek, 1986). En consecuencia, el fotoperíodo no necesariamente debe

de constar de lapsos ininterrumpidos de luz, sino que breves interrupciones de la fase oscura pueden imitar totalmente el efecto de fotoperíodos largos. Alrededor de un minuto de luz administrado a la mitad de la fase oscura en un fotoperíodo corto (luz-oscuridad 8:16), es tan efectivo para estimular el inicio de la actividad sexual o mantener una alta actividad gonadal en el hamster, como un fotoperíodo largo (luz-oscuridad 16:8)(Hoffman *et al.*, 1979; 1982b). Con el hamster adulto se ha observado que un mismo "fotoperíodo crítico" (por ejemplo luz-oscuridad 14:10) puede ser "leído" como largo o corto, dependiendo de las condiciones de luz previa (historia fotoperiódica) (Hoffman *et al.*, 1985). Por consiguiente, parece que la respuesta al fotoperíodo depende de la dirección y del cambio en la duración de la secreción nocturna de melatonina, más que de la duración absoluta de la secreción (Hoffman *et al.*, 1986).

Por otra parte, ovejas mantenidas en un fotoperíodo de "días largos" que son transferidas en forma abrupta a un fotoperíodo de "días cortos" de duración constante, da como resultado un período de actividad reproductiva que es mucho más corto (60-80 días) que el período de actividad sexual observado bajo condiciones naturales (150 días). La diferencia entre las dos situaciones anteriores podría ser explicada por la diferente forma en que la señal fotoperiódica específica es percibida por las ovejas: el fotoperíodo corto constante al que es sometido el animal bajo condiciones artificiales vs la disminución progresiva del fotoperíodo en condiciones naturales. Al parecer, la aparición de refractariedad a un fotoperíodo corto puede ser retrasada por la exposición del animal a fotoperíodos aún más cortos. Es decir, si inicialmente las ovejas son estimuladas a ciclar por la exposición a 12 horas de luz al día, el período de actividad reproductiva en las hembras puede prolongarse si estas son expuestas subsecuentemente a fotoperíodos más cortos (8 horas de luz al día) (O'Callaghan *et al.*, 1989b; Malpaux *et al.*, 1988,a,b). De esta manera, la disminución progresiva natural en el fotoperíodo que ocurre durante el otoño, puede extender la duración de la época reproductiva en la oveja al retrasarle el desarrollo de refractariedad, si se compara con la longitud de la época reproductiva resultante de la exposición a "días cortos" artificiales constantes (Chemineau *et al.*, 1992).

En suma, los "estados refractarios" (insensibilidad) al fotoperíodo que son importantes en el desarrollo de la estacionalidad sexual en el ovino, podrían ser la expresión de un ritmo endógeno de reproducción. Este ritmo (manifestación de períodos alternos de reposo y actividad sexual) ha sido demostrado en ovejas mantenidas en días artificiales cortos o largos constantes durante varios años (Karsch *et al.*, 1989). Sin embargo, existe asincronía entre estos períodos alternos de reposo y actividad reproductiva (ciclos con duración de 8 a 10 meses, menores a los normales de un año) en los animales sometidos a fotoperíodos artificiales, comparados con los observados en las ovejas en fotoperíodo natural. Por esta razón, se ha sugerido que la función del fotoperíodo en condiciones naturales es la de sincronizar el ritmo endógeno de reproducción, ajustándolo a un año. Sin embargo, varios estudios han mostrado evidencia de que la percepción del fotoperíodo durante ciertas épocas del año podría ser suficiente para sincronizar este ritmo endógeno. Asimismo, se ha observado que los días largos de primavera son importantes en el control de el ritmo endógeno y, en particular, sobre el inicio de la época reproductiva al final del verano y principio del otoño, mientras que los días cortos parecen ser necesarios para mantener la actividad sexual (Malpaux *et al.*, 1989; Malpaux y Karsch, 1990; Wayne *et al.*, 1990; Woodfill *et al.*, 1991).

II.5.3. Procesamiento del mensaje fotoperiódico

El proceso de traducción de la información del fotoperíodo en mensaje hormonal es el siguiente. La retina capta las variaciones que ocurren en el fotoperíodo y de allí son transmitidas por vía nerviosa a la glándula pineal en varias etapas. De la retina, la señal llega al núcleo supraquiasmático por vía monosináptica retino-hipotalámica; de este núcleo supraquiasmático la señal pasa sucesivamente al núcleo paraventricular y a los ganglios cervicales superiores, respectivamente, para finalmente ser transportada por neuronas simpáticas postganglionares a la glándula pineal (Herbert *et al.*, 1978; Lincoln, 1979; Swason y Kuypers, 1980; Legan y Winans, 1981; Klein *et al.*, 1983). La glándula pineal carece de proyecciones nerviosas; por esta razón, ejerce su función traduciendo los efectos del fotoperíodo por medio de la melatonina.

Es bien sabido que las exposiciones a la luz que influyen sobre la actividad gonadal de los mamíferos fotoperiódicos, también cambian el patrón en la producción de melatonina pineal y en los niveles sanguíneos de melatonina circulante (Steinlechner y Niklowitz, 1992). La melatonina es una hormona secretada por la glándula pineal, con un ritmo día/noche bien definido. En la oveja, los niveles circulantes de melatonina son bajos durante el día (de 5-10 pg/ml) y altos durante la noche (de 100-500 pg/ml). La duración de la secreción de niveles altos de melatonina es casi idéntico a la longitud de la noche (Chemineau *et al.*, 1992; Malpoux *et al.*, 1987). En la oveja, Arendt *et al.* (1981) encontraron un patrón bimodal de secreción de melatonina durante el anestro y un patrón unimodal en la secreción de esta hormona durante la época reproductiva. Este patrón no ha sido observado universalmente y su importancia aún no se ha determinado. Asimismo, se ha observado que en la oveja la secreción de melatonina ocurre de manera episódica durante la noche, con pulsos cada 15-20 minutos (English *et al.* 1987; Cozzi *et al.*, 1988). La importancia fisiológica de estos pulsos sobre la ocurrencia del empadre estacional en el ovino, tampoco es conocida.

El ritmo de secreción de la melatonina es endógeno porque cuando las ovejas son mantenidas en oscuridad constante, la secreción de esta hormona sigue siendo rítmica, sin embargo el ciclo no está sincronizado entre animales y su duración es diferente de 24 horas (Ebling *et al.*, 1988). Por tanto, la función de la luz es el de ajustar ese ritmo endógeno de secreción a un período de 24 horas, siendo los núcleos supraquiasmáticos el reloj endógeno que controla la secreción de melatonina. Por otra parte, la luz inhibe la secreción de melatonina, ya que la exposición a la luz de animales que son mantenidos en la oscuridad, provoca en estos una disminución en los niveles plasmáticos de la hormona (Malpoux *et al.*, 1997).

La secreción de melatonina en el ovino inicia aproximadamente 10 minutos después de ser sometidos a la oscuridad, manteniéndose elevada durante la noche, pero mostrando altibajos, lo cual sugiere que se secreta de manera pulsátil (Malpoux *et al.*, 1988a; 1988b), con variaciones de un individuo a otro y con concentraciones promedio características de cada animal (Beltrán de Heredia *et al.*, 1993)

Generalmente se acepta que la glándula pineal funciona como un transductor neuroendócrino, que convierte la señal neuronal de percepción de luz en una señal endócrina llamada melatonina (Steinlechner y Niklowitz, 1992). Aunque la melatonina no es el único producto pineal, la mayoría de los estudios se han concentrado en esta indolamina, que es con mucho la hormona más potente sintetizada y liberada por la glándula pineal (Steinlechner y

Niklowitz, 1992).

Sugden (1989) informa que la melatonina se sintetiza a partir del triptófano (secuencia : triptófano, 5-hidroxitriptófano, serotonina, N-acetil serotonina y finalmente melatonina) y no se almacena en vesículas antes de su liberación (Reiter, 1981). En el riñón la melatonina se metaboliza en 6-hidroxi-melatonina. Este metabolito es secretado por la orina como sulfato de glucoronato. La melatonina también es metabolizada en el cerebro en N-acetil-5-metoxikenurenamina (Hirata *et al.*, 1974 ; Yu *et al.*, 1993).

La melatonina también es sintetizada en la retina y la glándula de Harder ; no obstante el hecho de que la remoción de la glándula pineal conduzca a niveles plasmáticos indetectables de melatonina durante la noche, indica que esta glándula es su principal fuente de secreción (Malpoux *et al.*, 1997).

La remoción de la glándula pineal da como resultado niveles de melatonina no detectables en la circulación periférica (Arendt *et al.*, 1980), en tanto que la denervación reduce pero no remueve completamente el ritmo de secreción de la hormona (Lincoln y Short, 1980). Sin embargo, estudios iniciales desarrollados en la oveja condujeron a la conclusión de que la glándula pineal no era indispensable para controlar la reproducción en esta especie fotoperiódica de día corto, dado que la pinealectomía no alteró los ciclos estrales (Roche *et al.*, 1970) y tuvo poco efecto sobre los ciclos reproductivos estacionales durante varios años en las hembras (Roche *et al.*, 1970; Matthews *et al.*, 1981). Estas observaciones sugirieron que existe un ritmo endógeno de reproducción en la oveja, que controla la ciclicidad estacional de manera permanente en animales pinealectomizados; o bien que la estacionalidad reproductiva es manejada por claves medioambientales, o por una combinación de ambos mecanismos (Deveson *et al.*, 1992).

Por otra parte, también se ha demostrado que la pinealectomía le impide a la oveja responder a cambios artificiales en el fotoperíodo (Bittman *et al.*, 1983 a,b), e influye sobre el patrón de cambio en la sensibilidad del hipotálamo a la acción de retroalimentación negativa de esteroides gonadales, que marca el comienzo de la estación reproductiva (Karsch *et al.*, 1984). Ovejas puberales que fueron pinealectomizadas a los 7.5 meses de edad, exhibieron durante varios años estacionalidad reproductiva normal, pero mostraron perturbaciones en la respuesta hipotalámica-hipofisiaria en respuesta a la retroalimentación negativa del estradiol. La pinealectomía prepuberal (a los 2.5 meses de edad) retrasó el comienzo de la pubertad y dió como resultado la ocurrencia de épocas reproductivas fuera de sincronía. Estos animales mantuvieron una sensibilidad de la LH al estradiol que fue consistente con su propia época reproductiva. Por consiguiente, la glándula pineal juega un papel importante para que la oveja alcance la pubertad a una edad adecuada (Foster *et al.*, 1988a,b).

II.5.4. Secreción de melatonina y estacionalidad reproductiva

El reproducir los efectos de días cortos en animales expuestos a días largos, demostró la importancia de la melatonina sobre el control de la reproducción en el ovino. Esto fue confirmado en ovejas a las que se les administró un implante de estradiol después de haberles extirpado la glándula pineal y los ovarios. Las ovejas fueron trasladadas de días largos a días cortos sin manifestar ninguna modificación en los niveles de LH, pero cuando al momento del traslado recibieron infusiones diarias de melatonina imitando a "días cortos", provocó la

estimulación de la secreción de LH 50 días después (Bittman y Karsch, 1984).

Dependiendo de la fisiología propia de cada especie, la misma señal de longitud del día es interpretada de manera diferente y, dependiendo de la especie, puede estimular o inhibir la actividad reproductiva (Deveson *et al.*, 1992; Kennaway y Hugel, 1992a,b). Como se ha señalado previamente, los cambios en el fotoperíodo que influyen sobre la actividad gonadal, también cambian el patrón de secreción de melatonina por la glándula pineal. No obstante que se han observado cambios en cuatro rasgos principales del pico de secreción de melatonina nocturna en respuesta a los cambios en el fotoperíodo (-fase, cantidad total, amplitud y duración-); es la duración del pico nocturno de melatonina la que muestra la mayor correlación con los cambios en el fotoperíodo (Steinlechner y Niklowitz, 1992). Se han propuesto dos hipótesis para tratar de explicar como la melatonina codifica la longitud del día. La primera de ellas postula que la duración de la secreción de melatonina nocturna mide la longitud de la noche, y la longitud del día se reconoce como un "mediador del intervalo de tiempo" (interval timer)(Carter y Goldman, 1983). La segunda hipótesis postula que la fase de liberación de melatonina con respecto al ciclo luz-obscuridad, transfiere la información relacionada con el fotoperíodo (Arendt, 1986). Esta última hipótesis propone la existencia de una fase sensitiva a la melatonina, la cual es puesta a tiempo por el ciclo luz-obscuridad (Deveson *et al.*, 1992).

Los otros parámetros relacionados con el perfil de secreción de melatonina, tales como la amplitud y la cantidad total de melatonina secretada, en general son menos contundentes para tratar de explicar cómo es que esta hormona codifica la longitud del día (Deveson *et al.*, 1992).

La duración de la secreción de melatonina es importante puesto que, primero, comparada con la secreción observada durante los días del verano, la mayoría de las especies estudiadas producen melatonina por Períodos proporcionalmente más largos durante las largas noches del invierno (Rollag *et al.*, 1978; Illenerova y Vanecek, 1980); y, segundo, en animales pinealectomizados la estacionalidad reproductiva puede ser modificada por medio de infusiones prolongadas de melatonina, que varían sólo en la duración y no en la amplitud (Carter y Goldman, 1983; Bittman *et al.*, 1983). La mayoría de la evidencia experimental obtenida en la oveja, da soporte a la hipótesis de que el parámetro más importante es la duración del pico nocturno de melatonina (Karsch *et al.*, 1988). Bittman y Karsch (1984) administraron a ovejas pinealectomizadas infusiones de melatonina que simulaban patrones inhibitorios ("días largos") y estimulatorios ("días cortos") de la actividad ovárica, y evaluaron la respuesta de la secreción de LH a la retroalimentación negativa del estradiol en las hembras. Bajo un régimen de iluminación de "día corto", los niveles de LH cayeron cuando las ovejas recibieron una infusión de melatonina que simuló un patrón de "día largo". Cuando la infusión de melatonina fue transferida de un patrón de "día largo" a un patrón de "día corto", las ovejas pinealectomizadas exhibieron una elevación marcada en las concentraciones de LH. En contraste, en ovejas pinealectomizadas mantenidas bajo un régimen luminoso de "día largo" durante tres meses, la infusión de un patrón de melatonina de "día corto" provocó en las hembras un incremento en la secreción de LH, comparable al observado en ovejas con glándula pineal intacta que son transferidas de un fotoperíodo de "día largo" a uno de "día corto" (Yellon *et al.*, 1985).

Wayne *et al.* (1988a) utilizaron ovejas pinealectomizadas y ovariectomizadas que

recibieron un implante de estradiol. Las ovejas fueron preparadas durante 8 meses de la siguiente manera; primero recibieron durante 90 días una infusión de melatonina de "día-largo" (8 horas de infusión) durante una noche artificial de 8 horas. Posteriormente, las hembras recibieron durante 90 días una infusión de melatonina de "día-corto" (16 horas de infusión) durante una noche artificial de 16 horas y, finalmente, recibieron durante 64 días una infusión de melatonina de "día-largo". Este período de preparación de 8 meses sincronizó la actividad reproductiva en las ovejas, y demostró que, en presencia de concentraciones plasmáticas constantes de estradiol, las ovejas fueron capaces de responder a las señales de melatonina con elevaciones y caídas en las concentraciones de LH. Es decir, la melatonina exógena fue capaz de imitar la "estación neuroendócrina". Durante el periodo experimental, Wayne *et al.* (1988a) restituyeron a los animales pinealectomizados niveles fisiológicos de melatonina sérica de igual duración que el período de obscuridad imperante en ese momento, pero en diferentes fases del ciclo luz-obscuridad. Se administró un patrón de melatonina "día-largo" (8 horas de infusión) a la mitad del periodo diurno del ciclo luz-obscuridad, para evitar la administración de la hormona durante cualquier período sensitivo que pudiera coincidir con una porción de la noche, cuando la melatonina es normalmente secretada. Las ovejas interpretaron el bloque de melatonina de 8 horas administrado a la mitad del día como una señal inhibitoria, y la LH plasmática no se incrementó. Estas observaciones son consistentes con la hipótesis de que el factor más importante es la duración de la secreción de melatonina, y no el momento en que ocurre la secreción de la hormona (Deveson *et al.*, 1992).

En otro experimento realizado en ovejas intactas durante la época reproductiva, el patrón de secreción de melatonina fue puesto a tiempo mediante un ciclo de luz-obscuridad de 22 horas que podía incluir fotoperíodos largos (16 horas luz/6 horas obscuridad) o cortos (6 horas luz/16 horas obscuridad). Cuando la duración de la secreción de melatonina correspondió al fotoperíodo largo (16 horas luz/6 horas obscuridad), la actividad reproductiva cesó, a pesar de que la fase de secreción de melatonina cambió constantemente de posición con respecto a un día de duración normal de 24 horas. Así, este estudio también sugirió que la duración y no una fase circadiana de sensibilidad a la secreción de melatonina, es el parámetro utilizado para la interpretación de la codificación de melatonina y medir la longitud del día (English *et al.*, 1988).

Sin embargo, la hipótesis duración puede ser una explicación demasiado simplista del mecanismo por el que la melatonina codifica la longitud del día, considerando el hecho de que los animales mantenidos bajo un fotoperíodo natural están expuestas a cambios graduales en la longitud del día a lo largo del año (Deveson *et al.*, 1992). No obstante, un punto débil de la hipótesis "duración" es que esta no puede explicar por qué un fotoperíodo de idéntica duración, puede tener efectos opuestos dependiendo de la "historia fotoperiódica" del animal. La hipótesis duración no es suficiente para explicar por qué en la oveja y en el hamster, la misma duración en la elevación de la melatonina, tiene efectos opuestos sobre la actividad reproductiva de la hembra, dependiendo del patrón previo de melatonina a el cual el animal fue expuesto (Hoffman *et al.*, 1986; Robinson y Karsch, 1987). En consecuencia, la exposición de las hembras a 16 horas de obscuridad puede ser inhibitoria o estimuladora de la actividad reproductiva, dependiendo de si el fotoperíodo previo fue de 10 ó de 16 horas de duración (Hoffman *et al.*, 1986; Robinson y Karsch, 1987). En este sentido, el animal experimenta fotoperíodos naturales idénticos antes y después del solsticio de verano, con similar duración del pulso de melatonina (Steinlechner y Niklowitz, 1992). Por consiguiente, es

el cambio relativo en la duración de la secreción de melatonina durante la noche, y no la duración absoluta, el que transmite la información acerca del fotoperíodo imperante al eje reproductivo (Deveson *et al.*, 1992).

Por su parte, Steinlechner y Niklowitz (1992) sugieren que la hipótesis duración y la hipótesis coincidencia, no son mutuamente excluyentes. Un incremento en la duración de la secreción de melatonina también aumenta la probabilidad de que este pulso se traslape o se entrelace con una fase sensitiva. Sin embargo, la hipótesis duración parece ser la más atractiva para muchos investigadores por su simplicidad y porque una gran cantidad de datos convincentes le dan soporte. No obstante, las siguientes observaciones demuestran que la correlación entre la longitud de la noche y la duración del pico de melatonina no es tan estrecha. (1) El ritmo de la melatonina está basado en un ritmo circadiano endógeno que persiste aún en presencia de obscuridad constante (Ralph *et al.*, 1971). (2) La duración del pico de melatonina no se extiende más allá de cierto punto en noches muy largas, y aún en obscuridad constante nunca es mayor de 14 horas (Yellon *et al.*, 1982). (3) El introducir a las hembras a un lugar obscuro durante la fase diurna (horas luz) del ciclo luz-obscuridad, no les induce un incremento inmediato en las concentraciones de melatonina pineal (Binkley *et al.*, 1974). (4) Durante su camino hacia la glándula pineal mamífera, la información del día es filtrada substancialmente en al menos dos lugares, la retina y el núcleo supraquiasmático del hipotálamo, antes de que la señal luminosa sea transducida a la señal de melatonina (Steinlechner y Niklowitz, 1992).

La retina parece ser un filtro para la intensidad de la luz que actúa sobre la glándula pineal (Brainard *et al.*, 1983). Dependiendo de la historia fotoperiódica del animal, la sensibilidad de la retina varía durante el día y con cada estación del año (Reiter *et al.*, 1983; Remé *et al.*, 1986). Bajo condiciones naturales, no se conoce qué momento del anochecer o del amanecer es interpretado por el animal como obscuridad. Este efecto podría ser significativo, especialmente en fotoperíodos naturales que son cercanos al "fotoperíodo crítico" (Steinlechner y Niklowitz, 1992). El color de la luz (longitud de onda), que es cambiante tanto diaria como estacionalmente, también se añade a este efecto; al medio día domina la longitud de onda azul (más corta), que cambia gradualmente hacia el anochecer a las longitudes de onda amarilla y roja, las cuales son más largas (Steinlechner y Niklowitz, 1992). En relación a esto, Brainard *et al.* (1984) mostraron que la luz azul inhibió en mayor grado los niveles de melatonina pineal cuando los animales fueron expuestos de manera aguda a una fuente de luz de este tipo durante la noche. Ninguna de las demás irradiaciones probadas (roja, amarilla, luz ultravioleta) fue capaz de inhibir la síntesis de melatonina. Por otra parte, se han descrito diferencias entre especies con respecto a la intensidad de luz requerida para suprimir la producción de melatonina pineal (Reiter, 1985).

Además de la retina, la duración de la luz medioambiental es filtrada a través del sistema circadiano de medición del tiempo fotoperiódico (Steinlechner y Niklowitz, 1992). Illnerová y Vanecek (1982) mostraron que diferentes osciladores controlan la elevación de la síntesis de melatonina pineal durante la noche y su declive por la mañana. La relación de fases entre el oscilador de la noche y el oscilador de la mañana, depende del fotoperíodo. Esta relación de fases determina el período de producción elevada de melatonina durante la noche (Illnerová *et al.*, 1989). Estos datos son consistentes con el modelo de coincidencia interna para medir el tiempo fotoperiódico (Pittendrigh, 1960).

El núcleo supraquiasmático del hipotálamo (SCN) es el oscilador dominante que se pone

a tiempo con el fotoperíodo en el sistema circadiano mamífero (Rusak y Groos, 1982) y, al mismo tiempo, actúa como una estación transmisora entre la retina y la glándula pineal (Moore y Klein, 1974). En consecuencia, las lesiones en el SCN interrumpen una variedad de ritmos endócrinos, fisiológicos y de comportamiento (Rusak y Zucker, 1979).

II.5.5. Sitios de acción de la melatonina

Aunque alguna evidencia esporádica ha sugerido que la melatonina puede suprimir la esteroidogénesis a nivel ovárico y testicular (Mc Phee *et al.*, 1975; Ng y Lo, 1988), se considera que este efecto podría ser farmacológico (Kennaway y Hugel, 1992). Por esta razón se ha realizado un esfuerzo por encontrar el verdadero sitio de acción de la melatonina.

Por muchos años se pensó que los niveles de melatonina en el fluido cerebro espinal eran iguales o menores que los sanguíneos (Kennaway y Hugel, 1992). Sin embargo, recientemente Shaw *et al.* (1989) y Kanematsu *et al.* (1989) mostraron que en los ventrículos laterales de cerebros de ovinos y caprinos se encuentran concentraciones de melatonina diez veces más altas que en la sangre yugular. Aunque no se conoce cómo es que se mantiene el alto diferencial de concentraciones entre el fluido cerebro espinal y la sangre, estos hallazgos sugieren al sistema nervioso central como un probable sitio de acción de la melatonina. En particular, la melatonina podría actuar en las áreas que se encuentran en íntimo contacto con el fluido cerebro espinal, tales como el núcleo supraquiasmático del hipotálamo (Kennaway y Hugel, 1992).

Como se mencionó anteriormente, se ha encontrado que el cerebro y, en particular el hipotálamo, acumulan melatonina (Kennaway y Hugel, 1992). Una serie de experimentos en el ratón (*Peromyscus leucopus*) proporcionaron evidencia de que el hipotálamo anterior y el núcleo supraquiasmático, son "órganos blanco" de la melatonina (Glass y Lynch, 1982). Además, en armonía con la propuesta de que el núcleo supraquiasmático es el principal generador del ritmo central de secreción de melatonina (Redman *et al.*, 1983; Redman y Armstrong, 1988), existe evidencia de que eventos electrofisiológicos y bioquímicos dentro del núcleo supraquiasmático cambian predeciblemente durante el día (Green y Gillette, 1982; Schwartz *et al.*, 1983). Asimismo, el núcleo supraquiasmático es la única parte del cerebro capaz de sostener un ritmo circadiano de actividad eléctrica cuando se aísla del resto del cerebro, y algunas evidencias indican que la administración de melatonina *in vivo* e *in vitro* puede alterar las funciones intrínsecas del núcleo supraquiasmático (Kennaway y Hugel, 1992).

Recientemente se ha encontrado que la colocación de microimplantes de melatonina dentro del hipotálamo medio basal causa un efecto parecido al de la secreción prolongada de melatonina, e induce una secuencia completa de respuesta biológica similar a la que ocurre normalmente cuando los ovinos son transferidos a días cortos (Lincoln y Maeda, 1992). Otros estudios en la oveja también han proporcionado evidencia de que la melatonina actúa dentro o cerca del hipotálamo medio basal, mediando los efectos del fotoperíodo sobre el eje reproductivo. En estos trabajos se observó que, a diferencia de lo que ocurrió cuando microimplantes de melatonina se colocaron en el área preóptica e hipotalámica lateral, la inserción de microimplantes en el hipotálamo medio basal bloqueó los efectos inhibitorios de fotoperíodos largos y causó una reactivación prematura del eje reproductivo (Lincoln y Maeda, 1989; Malpoux *et al.*, 1990; Lincoln y Maeda, 1992). Dado que la respuesta reproductiva es regulada por cambios en la secreción pulsátil de GnRH en la eminencia

media (Lincoln y Short, 1980), varios autores (Rassmusens, 1991; Lincoln y Maeda, 1992) asumen que la melatonina actúa dentro del hipotálamo medio basal influyendo sobre la actividad de las neuronas productoras de GnRH, posiblemente a través de efectos de la hormona sobre las neuronas catecolaminérgicas y/o endorfinérgicas.

Se han encontrado receptores de melatonina en la *pars tuberalis* de la hipófisis, sin embargo, el hecho de que ovejas ovariectomizadas tratadas con estradiol no respondieran con incrementos en la secreción de la LH, cuando se colocaron implantes de melatonina en esa región de la hipófisis, sugirió que no era el sitio de acción de la melatonina (Malpaux *et al.*, 1995). Cuando esos microimplantes se colocaron en el tercer ventrículo hipotalámico, se incrementó la secreción de LH (Malpaux *et al.*, 1995) y resultados de varios estudios demostraron que los sitios de acción de la melatonina se encuentran en el hipotálamo medio basal (Bittman y Weaver, 1990 ; Cabot *et al.*, 1994).

En resumen, existe evidencia de que sitios primarios de acción de la melatonina se localizan en el núcleo supraquiasmático y en el hipotálamo medio basal. La interacción potencial entre melatonina y núcleo supraquiasmático toma importancia considerando que este último tiene conexiones eferentes extensivas con otros centros hipotalámicos, que influyen de manera directa con el control de la función reproductiva, tales como el área preóptica y el núcleo arcuato. Puesto que el núcleo supraquiasmático también está involucrado con la generación del ritmo de melatonina, la luz y esta hormona pueden interactuar dentro del mismo núcleo para mantener una duración adecuada de producción de melatonina, que conlleva al consecuente estado reproductivo apropiado (Kennaway y Hugel, 1992). Por otra parte, también se ha encontrado evidencia de que la melatonina actúa predominantemente dentro o cerca del hipotálamo medio basal, para mediar los efectos del fotoperiodo sobre varios sistemas neuroendócrinos diferentes (control de la secreción de prolactina, β -endorfinas, crecimiento del pelaje y actividad gonadal)(Lincoln y Maeda, 1992).

II.5.6. Mecanismos de acción de la melatonina

Aunque la melatonina puede actuar en diferentes niveles del eje hipotálamo-hipófisis-gónada, un sitio clave de su acción es a nivel del sistema nervioso central. Su efecto más importante es el modificar la frecuencia de la secreción de GnRH por el hipotálamo, que conduce a incrementos en la liberación de LH y en la actividad gonadal. Esta conclusión se desprende de el hecho de que en ovejas ovariectomizadas sometidas a días largos tratadas con estradiol, la liberación de GnRH es de un pulso cada seis horas, pero si se les administra melatonina (efecto de "días cortos") se observa un incremento en la frecuencia de la liberación pulsátil de GnRH (10 pulsos en seis horas) (Malpaux, 1997).

Uno de los primeros mecanismos de acción de la melatonina que fueron propuestos involucró la modulación de Acido Gama Amino Butírico (GABA) en el tejido nervioso. La administración aguda de melatonina (300 ug/Kg) en ratas, incrementó la síntesis y/o acumulación de GABA en el cerebro, hipotálamo y glándula pineal (Anton-tay, 1974; Rosenstein y Cardinali, 1986). Asimismo, se encontró que tanto *in vivo* como *in vitro*, la melatonina incrementó el número de sitios receptores GABA en la corteza cerebral de la rata (Acuña Castroviejo *et al.*, 1986). Sin embargo, no existe información acerca de los mecanismos involucrados en estos cambios, o de si estos eventos están relacionados entre si (Kennaway y Hugel, 1992).

Una característica del receptor GABA, es que cuenta con un sitio de enlace adicional para Benzodiazepinas. Marangos *et al.* (1981) observaron que el enlace del Diazepan GABA unido al sitio de acción de Benzodiazepinas, fue inhibido por la melatonina. Las interacciones con neuronas GABAérgicas pueden explicar algunas de las acciones farmacológicas de la melatonina, como por ejemplo su actividad anticonvulsiva, sedativa e hipnótica, y también sugieren un papel fisiológico a través de las neuronas GABA hipotalámicas en el control de la función reproductiva; por ejemplo en la modulación dependiente de esteroides de la frecuencia de los pulsos de LH; en el control de la secreción de Prolactina y en la función del núcleo supraquiasmático (particularmente en la puesta a tiempo de ritmos circadianos)(Kennaway y Hugel, 1992).

Los estudios acerca de las interacciones entre la melatonina y las prostaglandinas se han enfocado sobre la relación que existe entre los prostanoides y la liberación de GnRH. La administración intraventricular de PGE2 estimula de manera clara la liberación de LH; mientras que los inhibidores de la síntesis de prostaglandinas (por ejemplo la indometacina) disminuyen los niveles de LH. Tanto la indometacina como la melatonina son 5-methoxyndoles, y se ha mostrado que la melatonina puede inhibir la síntesis de prostaglandinas *in vitro* (Kennaway y Hugel, 1992).

No se sabe con certeza, pero se cree que la acción de la melatonina para modificar la secreción pulsátil de las neuronas GnRH a nivel de sistema nervioso central es indirecta y se realiza a través de interneuronas, por un mecanismo en el cual probablemente intervienen diferentes tipos de neuronas y de neurotransmisores. Lo anterior se desprende de el hecho de que no existen receptores a la melatonina en el área preóptica, sitio en el que se localiza el 60% de los cuerpos celulares de neuronas GnRH, las cuales se proyectan a la eminencia media para liberar esta hormona al sistema portal hipotálamo-hipofisiario (Caldani *et al.*, 1988).

Como se mencionó, las variaciones del fotoperíodo son percibidas por la oveja a través de las variaciones en la secreción de melatonina. Esta hormona se sintetiza durante la noche y la duración de su secreción da la pauta al animal acerca de la duración de la fase luminosa del día. La melatonina actúa en el hipotálamo medio basal modulando la actividad reproductiva al controlar las secreciones de gonadotropinas (Malpaux *et al.*, 1993), pero se desconoce el mecanismo preciso por medio del cual se controla la actividad reproductiva en la borrega.

Se sabe de la ocurrencia de la sensibilidad del hipotálamo a la retroalimentación negativa de los estrógenos durante el período de anestro estacional en la oveja, que conduce a la disminución de los pulsos de GnRH y, consecuentemente, de LH por el hipotálamo y la hipófisis, respectivamente. Algunos estudios indicaron que la inhibición de la secreción de LH durante el anestro es consecuencia de un fenómeno nervioso, ya que se demostró que la administración de barbitúricos a ovejas enteras incrementa la concentración plasmática de LH, y que las catecolaminas inhiben la secreción de las gonadotropinas (Goodman y Meyer, 1984 ; Meyer y Goodman, 1985), ya que la inyección de antagonistas α adrenérgicos (dibernamina o phenoxibenamina) o de dopamina (pimozida) durante el anestro estacional pueden suprimir el efecto inhibitorio del estradiol sobre las secreciones de LH.

Existe evidencia de que en la oveja el hipotálamo anterior inhibe la secreción de gonadotropinas durante el período de anestro estacional (Whisnant y Goodman, 1994) y se ha

demostrado que el núcleo dopaminérgico A15 (incrustado en el núcleo infundibular de las estructuras retroquiasmáticas del hipotálamo) juega un papel importante (Tillet, 1995). La naturaleza catecolaminérgica de las neuronas del núcleo A15 (su estimulación eléctrica inhibe los pulsos de LH) y el hecho de que las catecolaminas inhiban la secreción de LH (Meyer y Goodaman, 1983 ; Martin y Thiery, 1987) sugirieron la participación de este núcleo en el control estacional de la pulsatilidad de la LH provocada por el estradiol, lo cual fue confirmado en estudios posteriores que involucraron el uso de antagonistas dopaminérgicos como la 6-hidroxiapanina y la pimozida (Thiery *et al.*, 1989 ; Havern *et al.*, 1991). Es decir, si se destruye el sistema dopaminérgico A15 en la oveja durante el anestro se incrementa la pulsatilidad de la LH ; por tanto, es realmente la dopamina el neurotransmisor que controla la secreción de LH en el anestro estacional.

Se ha sugerido que la dopamina ejerce su acción sobre la secreción de GnRH a nivel de la eminencia media. Estudios hechos por Thiery (1991) mostraron que la actividad catecolaminérgica en el hipotálamo medio basal (núcleo A15) se incrementa durante los días largos y que esta actividad es reforzada por el estradiol ; también participa la eminencia media, ya que se encontró una mayor concentración de dopamina en esta región del diencefalo durante los días largos, comparada con la observada en los días cortos.

Aunque en la oveja la secreción de prolactina se encuentra bajo el control inhibitorio de la dopamina a nivel hipofisis (Carlewis, 1992), los cambios de actividad dopaminérgica en la eminencia mediana están relacionadas principalmente con el control de la LH, y no de la prolactina (Viguie *et al.* 1997).

La administración en la eminencia mediana de pimozide o de α -metil paratovosina, estimula la secreción pulsátil de LH (Havern *et al.*, 1991 ; Viaguie *et al.*, 1993), mientras que el estímulo de receptores D2, inhibe la pulsatilidad de la LH como consecuencia de inhibición dopaminérgica de la secreción hormonal de neuronas LHRH-enérgicas (Bertrand *et al.*, 1996). Aunque la función del núcleo A15 no se ejerce por este mecanismo ya que no existen terminaciones nerviosas en la eminencia mediana, su lesión conduce a una disminución de dopamina en esa área del hipotálamo (Thiery *et al.*, 1989).

Se han tratado de definir los sitios y mecanismos de acción del estradiol en el sistema dopaminérgico. Durante el anestro estacional la aplicación intracraneal en ovejas de microimplantes de estradiol en el área retroquiasmática lateral, mostró que este esteroide actúa directamente sobre el núcleo A15 para controlar la secreción pulsátil de LH (Gallegos-Sánchez *et al.*, 1987). Se encontró que el estradiol estimula la actividad de las monoaminas en el núcleo A15 (Thiery, 1991 ; Gayrad *et al.*, 1992) y promueve la síntesis de dopamina estimulando la enzima tirosina hidroxilasa. En resumen, el estradiol incrementa la actividad de la tirosina hidroxilasa para aumentar la secreción de dopamina, la cual inhibe los pulsos de GnRH. Asimismo, se ha sugerido que la principal forma en la que el estradiol aumenta la dopamina es inhibiendo su destrucción (Gallegos-Sánchez *et al.*, 1996).

Aunque no se conoce la estructura implicada, la dopamina parece ser el principal neurotransmisor que participa en la inhibición de la secreción pulsátil de LH en la cordera (Branco *et al.*, 1990 ; Jenkins *et al.*, 1986), y los cambios de dopamina en la eminencia mediana están asociados a las modificaciones de las secreciones gonadotrópicas que acompañan a la pubertad.

II.5.7. Participación de la melatonina en el ritmo circanual endógeno de reproducción y en el desarrollo de la fotorefractariedad

Como se describió anteriormente, en climas templados la época reproductiva de la oveja es asimétrica en relación al ciclo fotoperiódico anual. Es decir, la longitud del día (fase luminosa del ciclo luz-obscuridad) al inicio de la época reproductiva del otoño (14 horas), es en promedio 2.5 horas mayor a la longitud del día (fase luminosa del ciclo) con la cual el periodo reproductivo finaliza en el invierno (11.5 horas). Es decir, la ciclicidad ovárica en las razas domésticas de "día corto" cesa cuando el fotoperíodo es, de acuerdo con su duración, estimulador para el eje reproductivo, comparado con el fotoperíodo imperante al comienzo de la época reproductiva (Deveson *et al.*, 1992). En este sentido, al final de la época reproductiva las razas domésticas de "día corto" cesan su reproducción, no porque sean activamente inhibidas como consecuencia de que la longitud del fotoperíodo se este incrementando, sino porque las hembras pierden la habilidad para responder al efecto del fotoperíodo de "día corto" predominante en ese momento y se vuelven fotorefractarias al mismo (Robinson y Karsch, 1984).

En un estudio realizado por Robinson y Karsch (1984), ovejas ovariectomizadas que recibieron un implante de estradiol y que fueron mantenidas bajo fotoperíodo de solsticio de invierno artificial sostenido (10 horas luz/14 horas obscuridad) desde el inicio del invierno (21 de diciembre), terminaron su época reproductiva en forma simultánea con las ovejas control mantenidas bajo condiciones de fotoperíodo natural. Es decir, las ovejas tratadas con implantes de estradiol y fotoperíodo artificial sostenido, se volvieron fotorefractarias al fotoperíodo estimulador de "días cortos". La refractariedad reproductiva inducida por "días cortos" en la oveja puede ser anulada si los animales son expuestos a fotoperíodos aún más cortos (Nicholls *et al.*, 1989). Por consiguiente, en forma natural este es el cambio relativo que el animal percibe y al cual responde con actividad reproductiva (Deveson *et al.*, 1992). Asimismo, si las ovejas ovariectomizadas que recibieron implantes de estradiol son mantenidas en un solsticio de verano artificial sostenido (14 horas luz/10 horas obscuridad), el comienzo de la actividad reproductiva ocurre al mismo tiempo que en animales intactos, mantenidos bajo un fotoperíodo natural (Robinson *et al.*, 1985). La refractariedad a días largos también juega un papel crítico para que la oveja inicie y seleccione su época reproductiva en el momento oportuno (Robinson *et al.*, 1985).

Debido a que la melatonina es el mensaje químico que transfiere la información luminosa al sistema neuroendócrino, es de esperarse que la fotorefractariedad se exprese como una pérdida de sensibilización a los efectos de la melatonina. En este sentido, ovejas pinealectomizadas que recibieron infusiones de melatonina imitando un patrón de "día largo" se volvieron refractarias a este después de 150 días de tratamiento; la LH se incrementó a pesar de que la infusión de melatonina continuó en un patrón que simulaba "días largos" (Wayne *et al.*, 1988a). El tiempo requerido para desarrollar refractariedad a la melatonina fue similar al requerido para que se desarrollara fotorefractariedad en ovejas con glándula pineal intacta mantenidas en fotoperíodos artificiales de "día largo" fijo (Karsch *et al.*, 1986; Malpoux *et al.*, 1988a).

Se han propuesto dos hipótesis para tratar de explicar el papel que desempeña la melatonina en la fotorefractariedad. La primera hipótesis establece que la refractariedad es inducida ya sea por un cambio en la respuesta a la señal de melatonina (Bittman, 1978), o bien por una

alteración en el procesamiento pos-pineal de esta señal; como por ejemplo, por la regulación de sitios receptores de melatonina (Wayne *et al.*, 1988a). En este sentido, se ha observado que ovejas pinealectomizadas que recibieron durante un período prolongado de tiempo infusiones de melatonina simulando un patrón de "día corto" inductivo, fueron incapaces de mantener la función reproductiva (Deveson *et al.*, 1992).

Alternativamente, la segunda hipótesis establece que la refractariedad puede ser causada por un cambio en el patrón de secreción de melatonina; es decir, que su relación con el ciclo luz-obscuridad es diferente al de la oveja fotosensitiva (Deveson *et al.*, 1992). Con relación a esto, Almeida y Lincoln (1984) observaron una interrupción del patrón de secreción de Melatonina en animales fotorefractarios; mientras que, en contraste, Karsch *et al.* (1986) y Malpaux *et al.* (1987) caracterizaron los perfiles diarios de secreción de melatonina en ovejas mantenidas durante un tiempo prolongado en fotoperíodo de "días largos", sin encontrar evidencia de cambio en el patrón de secreción de melatonina, ni en la fase, ni en la duración y elevación de los niveles diarios de la hormona durante el desarrollo de fotorefractariedad, concluyendo que esta no se debió a alteraciones en los patrones de secreción de melatonina.

Se ha sugerido que la transición entre la época reproductiva y el anestro no es controlada específicamente por los cambios que se suceden en la longitud del día. Karsch *et al.* (1986) y Malpaux *et al.* (1988b) propusieron la hipótesis de que la oveja posee un ritmo circanual endógeno de reproducción de 365 días de duración, y que el papel del fotoperíodo es de poner a tiempo este ritmo. Bajo estas circunstancias, sólo una parte del ciclo fotoperiódico anual es necesaria para la sincronización del ritmo reproductivo. No obstante, también podría ser necesaria la presencia de señales fotoperiódicas durante un lapso de tiempo más amplio para que la oveja presente una época reproductiva de duración normal (Deveson *et al.*, 1992). Varios estudios desarrollados por Malpaux *et al.* (1988b) utilizando el modelo de ovejas ovariectomizadas implantadas con estradiol, dan soporte a la teoría del ritmo anual endógeno de reproducción en la oveja. Desde el solsticio de invierno (21 de diciembre) hasta mediados del mes de marzo, las ovejas bajo las condiciones previamente descritas estuvieron sujetas ya sea a un fotoperíodo artificial que disminuyó continuamente; o bien, a incrementos graduales en la duración de los niveles elevados de melatonina administrada por infusiones durante cada período de 24 horas. Comparadas con las testigos intactas mantenidas en un solsticio de invierno constante (10 horas luz/14 horas obscuridad) hasta mediados de marzo, los tratamientos previamente citados extendieron marginalmente la época reproductiva por dos a tres semanas. En un segundo experimento, ovejas con ovarios intactos fueron sometidas después del solsticio de invierno a una reducción adicional de 3 horas (7 de luz/17 de obscuridad) en relación al fotoperíodo de solsticio de invierno. Esta disminución abrupta en la longitud del día retrasó marcadamente el cese de la actividad reproductiva. Por consiguiente, la ausencia de una disminución en el fotoperíodo después del solsticio de invierno, puede jugar algún papel para que la actividad reproductiva en la oveja finalice en un momento adecuado del año, aunque la principal razón para la transición al anestro sea el resultado de un ritmo endógeno fundamental de reproducción (Deveson *et al.*, 1992).

Malpaux *et al.* (1989) propusieron un modelo que puede explicar la regulación temporal del ciclo reproductivo en la oveja, el cual se basa en las siguientes conclusiones. (1) El incremento en el fotoperíodo que ocurre entre los solsticios de invierno y verano, es esencial para que la época reproductiva inicie en el otoño; en tanto que la exposición de las hembras a la

disminución en la longitud de los días durante el otoño, no es un requisito para que la oveja inicie su época reproductiva en el tiempo normal. (2) La exposición a un fotoperíodo que se va alargando paulatinamente (solsticio de invierno a solsticio de verano) durante un tiempo adecuado, determina el momento del inicio de la siguiente época reproductiva. (3) La disminución en el fotoperíodo natural después del solsticio de verano, o el cese en el incremento del fotoperíodo a partir este solsticio, no influyen sobre el momento en que las ovejas inician su actividad reproductiva. Las conclusiones anteriores dan soporte a la hipótesis de que existe un ritmo endógeno de reproducción, en el que el incremento de la longitud del día que ocurre a finales del invierno-primavera, sincroniza el proceso que conduce al inicio de la actividad reproductiva; en tanto que la presencia de los días largos que se sucedan alrededor del solsticio de verano es necesaria para retrasar la época reproductiva hasta el principio del otoño (Deveson *et al.*, 1992). Los experimentos llevados a cabo por Wayne *et al.* (1988b) han proporcionado evidencia que dan soporte a esta teoría. Estos investigadores observaron que ovejas que fueron pinealectomizadas en el equinoccio de primavera, iniciaron tarde y de manera sincronizada su época reproductiva. De acuerdo con los autores, esto fue posiblemente debido a una exposición insuficiente de las ovejas a fotoperíodo de días largos antes de la cirugía. En consecuencia, cuando la pinealectomía se realizó alrededor del solsticio de verano, el resultado fue un adelanto en el inicio de la época reproductiva de manera sincronizada. Por otra parte, el ciclo reproductivo total en la oveja pinealectomizada puede ser entrenado a 365 días, por la exposición a un patrón de melatonina de "día largo" durante un período de 70 días (Karsch *et al.*, 1989). Lo anterior sugiere que el fotoperíodo de "día largo" que ocurre a finales de la primavera y al principio del verano es necesario para sincronizar el inicio de la actividad reproductiva en las ovejas durante el otoño (Karsch *et al.*, 1989; Devenson *et al.*, 1992).

Se ha informado que ovejas pinealectomizadas-ovariectomizadas tratadas con estrógenos que fueron mantenidas bajo condiciones de campo durante largos períodos (más de seis meses) junto con ovejas intactas, no mostraron oscilaciones estacionales sincronizadas en la secreción de LH (Kennaway *et al.*, 1984). Las concentraciones de LH en las hembras tratadas de esta manera fueron bajas, indicando una alta sensibilidad a la retroalimentación negativa del estradiol; sin embargo, las ovejas pinealectomizadas con ovarios intactos continuaron mostrando ciclicidad ovárica de manera similar que las ovejas intactas. Esto podría indicar que el manejo pineal del sistema de retroalimentación negativa de los estrógenos, puede ser anulado por influencias ferhormonales de otras ovejas o carneros del rebaño, o bien por el llamado manejo fotoperiódico directo del pulso generador de GnRH (Kennaway *et al.*, 1987).

Finalmente, existe evidencia que sugiere que la glándula tiroides pudiera jugar algún papel en el control de fotorefractariedad en la oveja, tal como lo hace en los pájaros (Devenson *et al.*, 1992). Nicholls *et al.* (1988) tiroidectomizaron ovejas durante el verano (durante el anestro) y siguieron los cambios que ocurrieron en su actividad reproductiva bajo diferentes fotoperíodos. La remoción de la glándula tiroides no tuvo efecto sobre el comienzo de la época reproductiva de las hembras en el otoño, pero el cese de los apareamientos y el comienzo del anestro se retrasó marcadamente. Aún más, una parte de los animales tiroidectomizados continuaron ciclando a través del período normal de anestro.

II.6. MANIPULACION DE LA ACTIVIDAD REPRODUCTIVA EN LA OVEJA MEDIANTE LA ALTERACION ARTIFICIAL DEL FOTOPERIODO O DE LOS PATRONES DE MELATONINA

Los primeros intentos para influir sobre la reproducción de la oveja por medio de la manipulación artificial de la longitud del fotoperíodo fueron realizados por Yeates (1949). Sin embargo, fue hasta los experimentos desarrollados por Ducker *et al.* (1970) cuando se hizo manifiesta la importancia de la longitud del día sobre la estacionalidad de la actividad ovárica en la oveja. Igualmente, la importancia de la glándula pineal en este proceso reproductivo se hizo aparente al estudiar ovejas pinealectomizadas, las cuales continuaron exhibiendo una época reproductiva normal cuando fueron dejadas en un fotoperíodo normal. Sin embargo, cuando las ovejas pinealectomizadas fueron expuestas a cambios artificiales en la longitud del día, los fotoperíodos alternos inhibitorios o estimulantes de la actividad ovárica fueron ignorados por las hembras; es decir, las ovejas tendieron a manifestar su patrón reproductivo estacional previo a la cirugía, independientemente del tipo de fotoperíodo al que fueron sometidas posteriormente (Roche *et al.*, 1970; Kennaway *et al.*, 1984).

II.6.1. Uso de la melatonina exógena para imitar el efecto de "días cortos"

Se han desarrollado varios métodos basados en el control artificial del fotoperíodo para intentar adelantar el patrón reproductivo estacional en la oveja; sin embargo, estos tratamientos generalmente resultan imprácticos para ser utilizados a nivel de granja (Pelletier y Almeida, 1987; Staples *et al.*, 1992). Dado que los efectos del fotoperíodo son mediados por cambios en los patrones de secreción de melatonina (Bittman *et al.*, 1983a,b), se ha reconocido el potencial de esta hormona para adelantar el inicio del período de empadre estacional normal si se administra adecuadamente en el momento apropiado (Staples *et al.*, 1992; Williams *et al.*, 1992). Sin embargo, como es de esperarse, el inicio del período reproductivo cuando se utiliza terapia basada en la administración exógena de melatonina, varía de manera amplia entre razas ovinas (Staples *et al.*, 1992). Además, bajo condiciones de campo, existen otros factores tales como la lactancia, la nutrición y las interacciones sociales ("efecto macho") que pueden influir sobre la respuesta de la oveja a la melatonina (Pearce y Oldham, 1984; Williams *et al.*, 1992).

Se han realizado diferentes intentos para imitar el efecto de "días cortos" en la oveja por medio de la prolongación artificial de la duración de los niveles altos de melatonina circulante. Los primeros métodos involucraron la administración de melatonina en el alimento, o por inyecciones intramusculares al inicio de la tarde (13:00-14:00 horas). La aplicación de estos tratamientos en el mes de junio a ovejas expuestas a "días largos" artificiales, les indujo la ovulación (Nett y Niswender, 1982; Kennaway *et al.*, 1982; English *et al.*, 1986). En uno de los primeros experimentos Kennaway y Seamark (1980) administraron diariamente melatonina a ovejas en el alimento; cuando se administra de esta manera, la melatonina es absorbida lentamente y permanece elevada en la sangre durante 7 a 8 horas después del tratamiento (Kennaway *et al.*, 1982; Arendt *et al.*, 1983). Las hembras tratadas con melatonina por vía oral mostraron actividad ovárica más temprano que las ovejas control, con un intervalo entre el inicio del tratamiento y el primer estro de alrededor de 77 días, que es similar al "tiempo de reacción" observado en los tratamientos con fotoperíodo de "día corto" artificial. Una disminución en las concentraciones de prolactina 30 días después de iniciado el tratamiento fue una indicación adicional de que el tratamiento con melatonina imitó la transición hacia la

estación reproductiva (Kennaway y Seamark, 1980).

Un segundo método de administración consistió en mantener altas concentraciones plasmáticas de melatonina durante todo el ciclo de luz-obscuridad, por medio de artefactos de liberación constante de la hormona, tales como los implantes. Este tratamiento también estimuló la actividad reproductiva en ovejas expuestas a días largos (Kennaway *et al.*, 1982b; 1983). Por esta vía, las concentraciones circulantes de melatonina que excedan 1000 p mol/l pueden adelantar la época reproductiva en la oveja, con un incremento en la fecundidad subsecuente (Kennaway *et al.*, 1987). En experimentos iniciales en los que se incluyeron carneros en el rebaño desde el inicio de los ensayos, los implantes de melatonina indujeron la ovulación entre 53 y 74 días después del inicio del tratamiento en ovejas Corriedale (Kennaway *et al.*, 1982b; 1983). Varios estudios han mostrado que los implantes subcutáneos de melatonina fueron capaces de mantener niveles plasmáticos altos de esta hormona durante muchos meses, sin alterar la elevación nocturna de melatonina endógena; por consiguiente, la melatonina exógena no parece tener un efecto de retroalimentación negativa sobre la secreción de melatonina endógena (Kennaway *et al.*, 1982a,b; Lincoln y Ebling, 1985; Durotoye *et al.*, 1991; Deveson *et al.*, 1992); sin embargo, el mecanismo de acción del implante no es claro (Deveson *et al.*, 1992). De acuerdo con algunos investigadores (O'Callaghan *et al.*, 1989b; Chemineau *et al.*, 1992), dos mecanismos pueden explicar la acción de los implantes de melatonina: primero, la acción prolongada de los implantes podría provocar una señal de "día corto"; o bien, segundo, los implantes remueven o inhiben la información fotoperiódica. El primer mecanismo parece ser el más consistente (Chemineau *et al.*, 1992). La tasa estimada de producción diaria de melatonina en la oveja es de alrededor de 39 a 40 u (Seamark *et al.*, 1981).

La administración intravaginal o subcutánea de melatonina también ha mostrado ser efectiva para inducir un reinicio de la actividad reproductiva (Nowak y Rodway, 1985; English *et al.*, 1986).

II.6.2. Melatonina exógena y prolificidad

Los tratamientos con melatonina se asocian con incrementos en la tasa de ovulación y en la prolificidad subsecuente de las ovejas (Staples *et al.*, 1986b; Wigzell *et al.*, 1986; Kennaway *et al.*, 1987; Haresign *et al.*, 1990; Robinson *et al.*, 1991; Haresign, 1992a,b; Staples *et al.*, 1992). Se desconocen los mecanismos por medio de los cuales la melatonina aumenta el tamaño de la camada en la oveja, aunque se supone que este fenómeno está asociado con un incremento en la tasa de ovulación (Kennaway *et al.*, 1987; Haresign, 1992b). Asimismo, se ha observado que la melatonina tiene un efecto luteotrópico en la oveja (Durotoye *et al.*, 1991), y que los tratamientos prolongados con esta hormona se relacionan con concentraciones elevadas de progesterona plasmática al final de la fase lútea (Wallace *et al.*, 1988). Lo anterior puede explicar el incremento en la tasa de ovulación y el número de corderos vivos por oveja servida. Además, se ha sugerido que aunado al incremento en la tasa de ovulación, la melatonina puede aumentar la sobrevivencia embrionaria, lo cual también podría explicar la incidencia más alta de nacimientos múltiples relacionada a los tratamientos con esta hormona (Wigzell *et al.*, 1986). Por su parte Wallace *et al.* (1988) señalan que aunque los tratamientos prolongados de melatonina administrados diariamente por vía oral elevan los niveles de progesterona plasmática entre los días 7 y 11 después del estro, la melatonina no mejoró significativamente la sobrevivencia embrionaria cuando se administró después del

estro en ovejas inducidas a ovular durante la época de anestro lactacional.

Finalmente, aunque existe amplia evidencia de que el tratamiento con melatonina aumenta el tamaño promedio de camada en la oveja (Staples *et al.*, 1986; Wigzell *et al.*, 1986; Kennaway *et al.*, 1987; Haresign *et al.*, 1990; Robinson *et al.*, 1991; Haresign, 1992a,b; Staples *et al.*, 1992), el estudio de las tasas de ovulación durante cuatro ciclos estrales consecutivos en esta especie indicó que, contrario a lo informado por Haresign (1990), el efecto de aumento en las tasas de ovulación sólo se observa en el primer ciclo estral resultante del tratamiento hormonal (Robinson *et al.*, 1991).

II.6.3. Intervalo entre la administración de melatonina y el inicio de la actividad ovárica en la oveja

El intervalo entre la administración de melatonina y el inicio de la actividad ovárica en la oveja varía de acuerdo con la época del año en que se comienza a administrar la hormona (Nett y Niswender, 1982; Nowak y Rodway, 1985; English *et al.*, 1986; Poulton *et al.*, 1986; Nicholls *et al.*, 1989; Nowak *et al.*, 1990; Durotoye *et al.*, 1991; Robinson *et al.*, 1991), la vía de administración de la misma (Kennaway y Seamark, 1980; Nowak y Rodway, 1985; English *et al.*, 1986; Wallace *et al.*, 1988; Williams y Ward, 1988; Robinson *et al.*, 1991; 1992), la raza de la oveja (Haresign, 1992a; Staples *et al.*, 1992; Williams *et al.*, 1992) y las interacciones sociales tales como el "efecto macho" (Kennaway *et al.*, 1987; Durotoye *et al.*, 1991; Haresign, 1992a,b; Robinson *et al.*, 1992; Staples *et al.*, 1992; Williams *et al.*, 1992), entre otros factores.

II.6.3.1. Época del año

En términos generales, la administración de melatonina a ovejas en el alimento (Kennaway *et al.*, 1982; Arendt *et al.*, 1983) por inyecciones (Nett y Niswender, 1982), en implantes subcutáneos (English *et al.*, 1986; Poulton *et al.*, 1986; Haresign, 1990), en implante vaginal (Nowak y Rodway, 1985) o en bolos ruminales de liberación lenta (Poulton *et al.*, 1987b), adelantó la estación reproductiva en las hembras cuando la hormona se comenzó a administrar alrededor de la mitad del período de anestro estacional (junio-julio); con intervalos de 60-70 días desde el inicio del tratamiento al inicio de la actividad ovárica.

La administración de melatonina en forma continua por medio de implantes subcutáneos o intravaginales a mediados de abril (English *et al.*, 1986) ó a mediados de mayo (Nowak y Rodway, 1985) ha fallado para adelantar la actividad reproductiva en la oveja. Estos autores sugirieron que la falla en las hembras para responder a la melatonina temprano durante el año, puede surgir de la incapacidad del fotoperíodo ambiental para proporcionar una señal de "días largos" previa a la administración de la hormona. Similarmente, English *et al.* (1986) encontraron una respuesta altamente variable al inicio de la actividad reproductiva después de iniciado el tratamiento (de junio hasta noviembre), cuando los implantes de melatonina fueron administrados a las ovejas a mediados del mes de mayo, sin diferir significativamente de la respuesta observada en los testigos no tratados. De igual manera; Durotoye *et al.* (1991) informaron que los implantes de melatonina fueron menos efectivos para inducir la actividad reproductiva en la oveja, cuando se administraron en el mes de mayo. En otros estudios se encontró que el período latente entre el momento de la aplicación del implante de melatonina y el comienzo de la actividad ovárica tendió a ser más largo cuando las ovejas fueron

implantadas más temprano en el año. La administración de implantes de melatonina temprano en la estación de anestro produjo una proporción más alta de animales que, ya sea no respondieron al tratamiento, o mostraron actividad ovárica sólo durante poco tiempo. Asimismo, si los implantes se insertan a las ovejas aún más temprano en el año, usualmente ocurre una falla casi total en la respuesta de estas a la melatonina exógena (Nett y Niswender, 1982; Nowak y Rodway, 1985; English *et al.*, 1986). Por el contrario, Durotoye *et al.* (1991) concluyeron que los implantes de melatonina administrados a ovejas adultas durante mayo y junio adelantaron el comienzo de la época reproductiva en las hembras. Este estudio también involucró el uso de diferentes implantes con tasas de liberación lenta de entre 0.25 y 1.7 mg/día. En general, existió muy poca diferencia en el tiempo de respuesta entre los diferentes implantes, sugiriendo que la tasa de dosificación no fue una limitante para los grupos tratados, ya que una dosis tan pequeña como 0.25 mg/día resultó ser efectiva.

Usando ovejas en anestro que fueron tratadas con implantes de melatonina en tres diferentes meses del año (a mediados de abril, mediados de mayo y mediados de junio) el implante hormonal solo adelantó exitosamente la época reproductiva en las hembras y causó una reducción en sus niveles plasmáticos de prolactina, cuando el implante se les administró en junio (English *et al.*, 1986; Poulton *et al.*, 1986; Symons *et al.*, 1987). Los resultados de este estudio sugirieron que la oveja necesita percibir un período crítico de "días largos" antes de que la melatonina exógena actúe como una señal inductiva, simulando una época del año de "día corto" (Deveson *et al.*, 1992). En este sentido, en comparación con la respuesta observada en aquellas ovejas cuya estación reproductiva precedente ocurrió en el tiempo normal, la falta de sensibilidad a la melatonina cuando se administra en el mes de abril fue superada en ovejas en las que la época reproductiva fue adelantada artificialmente un año antes (Symons *et al.*, 1987); o bien, pretratando a los animales con "días largos" artificiales que removieran el estado fotorefractario a los días cortos prevalecientes en invierno (Ward y Williams, 1988).

II.6.3.2. Efecto de raza

Existe evidencia que sugiere la existencia de un efecto de raza en la respuesta a la inducción de la actividad ovárica temprana en la oveja por medio de implantes con melatonina. Haresign (1992a) encontró que la fecha óptima para insertar los implantes de melatonina, es de mediados de mayo a mediados de junio para ovejas Suffolk, y de mediados de junio a mediados de julio para ovejas Mule. Esto concuerda con resultados previos que indican la necesidad de administrar los implantes de melatonina dentro de un período apropiado en relación al comienzo de la época reproductiva natural, para promover con éxito pariciones tempranas en los rebaños (Nowak y Rodway, 1985; Poulton *et al.*, 1988; Haresign *et al.*, 1990).

Williams *et al.* (1992) realizaron un amplio estudio con el objeto de definir el momento óptimo de insertar los implantes de melatonina "Regulin"* en varias razas ovinas en latitud 38.5° para adelantarles la época reproductiva. Las ovejas de razas británicas altamente estacionales como la Romney Marsh respondieron a la hormona exógena administrada de esta manera sólo durante un período relativamente corto del año, cercano de la estación

*Regulin" es una marca comercial registrada por Hoechst Veterinaria. Es también conocido como "Melovine" en algunos países

reproductiva natural (alrededor del solsticio de verano), mientras que razas ligeramente estacionales como la Merino respondieron al tratamiento de melatonina durante gran parte de la primavera y principios del verano. De acuerdo con los autores, los tratamientos con melatonina en ovejas Romney Marsh que comenzaron temprano en el año fueron inefectivos para adelantarles la estación reproductiva. Asimismo, para todas las razas estudiadas (Merino, Border Leicester X Merino y Romney Marsh), los tratamientos dados a finales del verano, cuando la longitud del día tiende a disminuir de manera natural, también resultaron inefectivos debido a que durante este período las ovejas ya habían experimentado la señal inductiva que ocurre de manera natural.

Por su parte, Staples *et al.* (1992) informan que la administración de implantes "Regulin" en ovejas adelantó en 100 días el inicio de la época reproductiva. Sin embargo, este tratamiento farmacológico de "día corto" fue efectivo en razas británicas estacionales (Romney Marsh) solo si les fue aplicado a las hembras durante el momento de receptividad al estímulo de "días cortos". Así, la inserción de implantes "Regulin" durante la primavera y el verano fue más efectivo para inducir actividad ovárica temprana en las razas ovinas menos estacionales (Merino y Corriedale), que en las razas de origen británico ("tratamiento efectivo en una ventana más amplia"). Aunque estos estudios con implantes no proporcionaron una respuesta definitiva acerca de la manera en la cual la oveja interpreta una presencia continua de la melatonina, los datos son más consistentes con la hipótesis de melatonina="día corto", que con la de melatonina="sólo noche".

II.6.3.3. Efecto de la vía de administración

Existen diferencias en la respuesta a la melatonina exógena en la oveja de acuerdo con la vía de administración de la hormona. Al contrario de la escasa respuesta que es obtenida cuando la melatonina se administra en implantes subcutáneos durante la primavera, se ha demostrado que la administración de esta hormona resulta efectiva para adelantar la época reproductiva en la oveja cuando el tratamiento comienza al inicio de la primavera (Wallace *et al.*, 1988).

Robinson *et al.* (1991) encontraron que la dosis oral de 3 mg de melatonina administrada diariamente a ovejas Border Leicester X Scottish Blackface a las 15:00 horas a partir del 6 de julio condujo a un menor intervalo promedio entre el inicio del tratamiento y el inicio de la actividad ovárica que fue de 50 días, comparado con el intervalo de 70 días encontrado en el grupo testigo. Cuando el tratamiento se inició un mes antes (6 de junio) el intervalo tratamiento-estro en las ovejas que recibieron la hormona fue de 67 días, comparado con el mayor intervalo de 107 días observado en los testigos. En un estudio posterior realizado por Robinson *et al.* (1992) utilizando el mismo sistema de administración de melatonina (3 mg de melatonina diariamente por vía oral) en ovejas Border Leicester X Scottish Blackface a partir del 5 de marzo, los autores encontraron un intervalo promedio más corto desde el comienzo del tratamiento al primer estro de (87.0 ± 5.8 días), comparado con el intervalo de 222.0 ± 10.7 días mostrado por los testigos. Estos resultados indican que, para este método de administración de melatonina, el intervalo entre el inicio del tratamiento y el primer estro en la oveja se alargó conforme la melatonina se dio más temprano durante el año. Sin embargo, el tratamiento continuó siendo efectivo aún cuando comenzó muy temprano en el año.

Ward *et al.* (1988) y Robinson *et al.* (1992) concluyeron que la melatonina dosificada diariamente por vía oral a media tarde (15:00 horas) promovió una respuesta fisiológica

bastante diferente a la inducida por los implantes de melatonina de liberación continua. Estos autores observaron que la administración diaria de 3 mg de melatonina en el alimento desde el 13 de abril a ovejas Suffolk mantenidas bajo fotoperíodo natural indujo una incidencia de estros de 92% en el rebaño tratado entre el 11 y el 28 de julio, comparado con un 10% observado en los testigos en las mismas fechas.

Se ha sugerido que la falla de los implantes de melatonina insertados en abril/mayo para adelantar la época reproductiva en la oveja puede deberse a una inadecuada exposición previa de las hembras a "días largos" (Nowak y Rodway, 1985; English *et al.*, 1986). El método de administración de melatonina en el alimento involucra un consumo oral diario de la hormona a mitad de la tarde (Williams y Ward, 1988; Robinson *et al.*, 1992), que sería interpretado como una reducción abrupta de alrededor de 5 horas en la longitud del día prevaleciente en la primavera (Robinson *et al.*, 1992). Una reducción de esta magnitud en la duración del fotoperíodo produce un inicio de la actividad ovárica en la oveja 80-90 días más tarde (Ducker y Bowman, 1970). Nicholls *et al.* (1989) demostraron que la fotorefractariedad a un fotoperíodo inductivo (transferencia de 17.5 horas luz a 12 horas luz) no es absoluto, y puede ser superada por la exposición a un período aún más corto (de 12 horas luz a 8 horas luz) sin que la intervención de una exposición previa a días largos (17.5 horas) sea necesaria. Por otra parte, se ha informado que una disminución abrupta en la longitud del día da como resultado un intervalo de reacción al estro más corto que cuando la disminución es gradual (Ducker *et al.*, 1970).

Aunque los sistemas de liberación continua de melatonina (implantes subcutáneos, esponjas intravaginales, bolos intraruminales) elevan las concentraciones basales de la hormona, no bloquean la secreción endógena normal de melatonina que ocurre durante el período de oscuridad (Lincoln y Ebling, 1985; Poulton *et al.*, 1987b; Nowak *et al.*, 1990). Así, los animales que son sometidos a sistemas de administración continua con esta hormona, exhiben a lo largo del día cambios en las concentraciones de melatonina que coincide con el fotoperíodo prevaleciente. En contraste, la dosificación de 3 mg de melatonina diariamente a las 15:00 horas por vía oral, causa un incremento en los niveles plasmáticos de la hormona una hora después de ser administrada (Robinson *et al.*, 1991). Este método de administración de melatonina sostiene concentraciones plasmáticas de la hormona en valores similares a los de la noche, desde una hora después de ser dosificada hasta el comienzo de la oscuridad natural (7 horas o menos); pero a la mañana siguiente las concentraciones plasmáticas de melatonina son similares a las de las ovejas testigo. De esta manera, la oveja interpreta la melatonina oral como un alargamiento de la noche, lo que no necesariamente ocurre con los implantes.

La administración oral de melatonina produjo una elevación de mayor duración en las concentraciones plasmáticas de la hormona que cuando fue administrada por inyección. La inyección de melatonina culminó en una elevación transitoria de melatonina circulante (Kennaway y Seamark, 1980), mientras que la administración oral elevó la melatonina plasmática por 12-16 horas (Arendt *et al.*, 1983b). El paso de la melatonina a través del rumen presumiblemente hizo más lenta la absorción de la hormona dentro del torrente sanguíneo. La administración oral de melatonina al final de la tarde en cantidades apropiadas, creó un perfil de "día corto" artificial, con los niveles circulantes de la hormona manteniéndose dentro del rango fisiológico normal (Kennaway y Seamark, 1980). Por otra parte, la administración oral de melatonina aparentemente no afectó los niveles plasmáticos de LH y FSH, ni la

frecuencia y amplitud de los pulsos de LH (Kennaway *et al.*, 1982; Poulton *et al.*, 1987a). A pesar de lo anterior, como el tratamiento oral diario es generalmente impráctico, los implantes de liberación lenta de melatonina ofrecen un método de administración más apropiado para condiciones de campo (Durotoye *et al.*, 1991).

II.6.4. "Efecto macho" en ovejas tratadas con melatonina

Resultados de varios estudios sugieren fuertemente que la introducción del carnero tiene un efecto importante sobre el inicio de la actividad ovárica de las ovejas tratadas con melatonina exógena (Haresign, 1992a,b; Kennaway *et al.*, 1987; Robinson *et al.*, 1992; Williams *et al.*, 1992). Dado que la introducción de los carneros se ha asociado frecuentemente con el inicio de la actividad ovárica de la oveja en anestro, algunos estudios han tomado en cuenta los efectos tanto del macho como de la melatonina, sobre el patrón dinámico de la actividad ovárica. En este sentido, se ha determinado que para cada raza, la introducción del carnero en un momento adecuado, es crítico para el uso exitoso de la melatonina en rebaños a los que se pretenda adelantarles la época de apareamiento (Williams *et al.*, 1992).

Estudios realizados por Robinson *et al.* (1992) mostraron que durante el mismo período del año, la administración oral de melatonina promovió una respuesta más rápida a la actividad ovárica que los implantes de liberación continua. Sin embargo, esta conclusión ignora el hecho de que en los experimentos de administración diaria de melatonina por vía oral, las ovejas fueron expuestas a los estímulos de carneros utilizados como celadores, mientras que en los estudios de métodos de liberación continua (implantes de melatonina) el macho fue excluido del rebaño tratado y la actividad ovárica en las hembras fue detectada por las concentraciones de progesterona plasmática. Robinson *et al.* también (1991) presentaron datos de el efecto interactuante de la melatonina y los estímulos del macho sobre el inicio de la actividad ovárica de la oveja, y sugirieron que los tratamientos de melatonina aumentan la sensibilidad del generador hipotalámico de pulsos de GnRH a la presencia del carnero. Este fenómeno podría explicar la aparente eficacia de la melatonina oral para estimular la actividad ovárica cuando se administra durante los meses de marzo/abril (Robinson *et al.*, 1992). Resultados encontrados por Haresign (1992b) sugieren fuertemente que la introducción del carnero 5 a 6 semanas después del implante de melatonina tuvo un efecto directo sobre la sincronización de los apareamientos en las ovejas tratadas con esta hormona. Asimismo, Haresign (1992a) en sus investigaciones enfatiza el hecho de que el "efecto macho" es un componente importante e integral de la estrategia empleada en el tratamiento de melatonina. En este sentido, el implante de melatonina está diseñado para adelantar la época reproductiva, y por lo tanto el período de sensibilidad al "efecto macho"; bajo estas condiciones, la introducción de los carneros cinco semanas después de colocar los implantantes con melatonina, está diseñado para promover un apareamiento más sincronizado en el rebaño. Otros estudios (Haresign, 1992 a,b) también han indicado que la introducción del carnero 5 o 6 semanas después de la colocación de implantes de melatonina, conduce a un mayor grado de sincronización en los apareamientos, que cuando el macho se introdujo cuatro semanas después. Investigaciones adicionales han indicado que el intervalo óptimo entre el inicio del tratamiento y la introducción del carnero en razas menos estacionales, como la Merino puede ser más amplio (entre 3 y 6 semanas)(Staples *et al.*, 1986b).

En un estudio realizado por Kennaway *et al.* (1987) los autores concluyeron que el implante de melatonina no produjo ningún efecto en las ovejas tratadas, porque muchas de las hembras

del rebaño ya se encontraban ciclando al inicio del experimento. Esto se debió a que la introducción de los machos provocó una interferencia que ocasionó ovejas del grupo testigo fueran servidas temprano debido al "efecto macho".

Robinson *et al.* (1991) evaluaron dosis orales de melatonina de 3 mg administradas a las ovejas diariamente a las 15:00 horas. En ausencia del carnero, la hormona administrada a partir del 6 de julio condujo a intervalos promedio de 50 y 70 días desde el inicio del tratamiento hasta el comienzo de la actividad ovárica, en ovejas tratadas con melatonina y en ovejas del grupo testigo, respectivamente. Sin embargo, los valores de los intervalos correspondientes en aquellas hembras expuestas al carnero una vez al día fueron de 29 y 34 días para ovejas tratadas y testigo, respectivamente. Estos valores demostraron la capacidad del estímulo combinado de un carnero vasectomizado y la melatonina para adelantar la época reproductiva en una raza ovina estacional. Williams *et al.* (1992) revisaron datos de 108 ensayos conducidos por cinco investigadores en tres países, concluyendo que el pretratamiento con melatonina durante la primavera y la introducción de los carneros al principio del verano, dio como resultado tanto una disminución moderada de ovejas vacías después del empadre, como un incremento en el número de nacimientos múltiples. Finalmente, parecen existir algunos mecanismos feromonales por medio de los cuales las ovejas tratadas con melatonina estimulan la actividad reproductiva en los grupos testigo ("bioestimulación") (Durotoye *et al.*, 1991).

II.6.5. Efecto de la nutrición y de el carnero en ovejas tratadas con melatonina

Existe poca información acerca de la interacción nutrición-estímulo del carnero y administración de melatonina sobre el inicio de la actividad ovárica en la oveja. Un estudio que se inició el 10 de junio involucró ovejas que fueron expuestas a un carnero vasectomizado una vez al día y que recibieron dos niveles de alimentación (5.8 ó 11.6 MJ de energía metabolizable diariamente), ya sea con o sin melatonina (3 mg diarios orales administrados a las 15:00 horas). Los intervalos promedio para el comportamiento estral fueron de 79 y 92 días para ovejas tratadas y testigo (reducción de 13 días), respectivamente, que recibieron el nivel de alimentación bajo, y 74 y 85 días para aquellas que recibieron niveles de alimentación alto (reducción de solo 9 días) (Robinson *et al.* 1991). Los autores de este estudio concluyeron que los efectos de la melatonina para adelantar la época reproductiva y aumentar la tasa de ovulación y el tamaño de la camada son más pronunciados en ovejas que se mantuvieron en un plano de alimentación bajo. No obstante, en realidad estas reducciones de 13 y 9 días, respectivamente, parecen irrelevantes. Además, se observó que la tendencia a reducir la mortalidad embrionaria y la proporción más alta de ovejas tratadas con melatonina que concibieron al primer estro, fue también más marcado en los animales que se mantuvieron en un plano bajo de alimentación. Los mecanismos involucrados en esta respuesta no son conocidos.

II.6.6. Inducción de la actividad ovárica en ovejas por medio de luz artificial y/o melatonina

Bajo condiciones de campo, donde los animales son mantenidos en cobertizos abiertos o en pastoreo, la inducción de la actividad sexual por medio de tratamientos de luz artificial y/o melatonina, sólo es posible de dos maneras: primera, administrar luz extra ("días largos") cuando los días son naturalmente cortos, para luego suspender el tratamiento con luz y lograr así un acortamiento del fotoperíodo, y segunda administrar melatonina a las ovejas con objeto

de proporcionarles un efecto de "días cortos" artificiales, cuando los días son naturalmente largos. Los tratamientos que imitan los días largos (luz extra durante la noche) o cortos (administración de melatonina) frecuentemente son referidos como "días largos" o "días cortos", respectivamente (Chemineau *et al.*, 1992). Ya se ha documentado ampliamente en esta revisión que es necesaria una sucesión de "días largos" y "días cortos" para inducir la actividad ovárica fuera de estación reproductiva (de marzo a junio) en el ovino (Chemineau *et al.*, 1992).

II.6.7. Implantes de melatonina "Regulín" utilizados para inducir la actividad ovárica en la oveja

El desarrollo reciente del implante de melatonina de liberación sostenida "Regulín" (Staples, 1989), ha hecho posible la evaluación de los efectos de la melatonina a gran escala bajo condiciones de campo. Asimismo, se ha mostrado que la liberación continua de melatonina en la oveja por este implante tiene el mismo efecto estimulador que los días cortos sobre la transición prematura a la actividad reproductiva (Williams *et al.*, 1992). Los implantes de melatonina mantienen los niveles de melatonina plasmática en la oveja continuamente elevados, cercanos a los valores fisiológicos nocturnos de 300-1000 pmol l⁻¹ sobre un período de aproximadamente 10 semanas (Staples *et al.*, 1992).

El implante de melatonina "Regulín" está formado de un núcleo intermedio que contiene 18 mg de melatonina (N-Acetil-5-Metoxitriptamina) en una matriz comprimida de lubricantes y unidores biocompatibles. Este núcleo está revestido con una membrana de polímero delgado, que proporciona una barrera de difusión de tasas limitadas para hacer posible una liberación continua de la hormona cercana a cero (Staples *et al.*, 1992).

Staples *et al.* (1992) evaluaron el implante de melatonina "Regulín" en la oveja y llegaron a las siguientes conclusiones:

1). El implante subcutáneo simple de 18 mg de melatonina, proporciona cantidades de melatonina que son suficientes para estimular la fase inductiva "día corto" similar a la que ocurre en el período de empareamiento de otoño en la oveja, con la condición de que el tratamiento comience en el momento en el que la hembra sea receptiva a la señal de días cortos (después de la exposición a días largos).

2). El tratamiento con melatonina es efectivo en razas ovinas que difieren ampliamente en sus patrones de estacionalidad reproductiva. Sin embargo, el tiempo adecuado del inicio del "tratamiento ventana efectivo" difiere entre razas. Estas observaciones son consistentes con la hipótesis de que las razas menos estacionales desarrollan un estado receptivo al efecto de "día corto" más temprano en el año que las razas más estacionales. Así, la oveja Merino es más receptiva al tratamiento de melatonina en la primavera o el verano, mientras que la oveja Romney se vuelve receptiva al implante únicamente a finales del verano/principios del otoño. Es decir, la "ventana" en razas menos estacionales parece ser más amplia que para las razas más estacionales.

3). Los tratamientos de melatonina administrados en forma continua en la oveja actúan como un "switch" inductivo de los eventos endócrinos subsecuentes que conducen a la reactivación de los ovarios estacionalmente inactivos. Por otra parte, no se conoce cuál es el

nivel umbral mínimo que debe de ser obtenido en el plasma sanguíneo, excepto que un nivel plasmático periférico circulante que excede de 300 p mol/l durante el día, es probablemente adecuado para la mayoría de las ovejas que pesen menos de 60 kg.

4). Para lograr una respuesta inductiva completa en la oveja el tratamiento de melatonina debe de ser mantenido por al menos un período que exceda de 40 días.

5). El promedio entre el inicio del tratamiento y el pico de la actividad reproductiva es relativamente constante entre razas, y es de aproximadamente de 60-70 días cuando los tratamientos comienzan durante el tiempo de receptividad a días cortos (durante la "ventana receptiva").

6). La presencia de carneros, ya sea por introducción repentina de los mismos ("efecto macho"), o por exposición continua del rebaño a los machos durante la primavera y el verano, puede influenciar el patrón de inicio de la época reproductiva normal. Esto tiene una consecuencia importante sobre la medición de respuestas exactas y propias a la melatonina, diferenciables a las del efecto de los machos.

7). Probablemente el tratamiento de melatonina no pueda por si solo lograr una sincronización substancial de la actividad reproductiva en el rebaño. Es decir, el tratamiento de melatonina simplemente adelanta el comienzo de la época reproductiva. Por consiguiente, el "efecto macho" o la administración de otros tratamientos hormonales sincronizantes son necesarios para alcanzar apareamientos totalmente sincronizados en el rebaño.

8). Un tratamiento de melatonina que se inicia durante la "ventana receptiva" a día corto antes de la época reproductiva, y que se extiende por aproximadamente 10 semanas, no esta asociado con disturbios mayores en el patrón normal del comienzo de la época reproductiva subsecuente. Un rebaño tratado con implantes puede retornar a la actividad estacional normal dentro de un año, si el tratamiento de melatonina no es repetido.

9). Mientras que un tratamiento continuo con melatonina puede producir una respuesta inductiva completa, este no es capaz de inducir una estación reproductiva de duración normal. Estas observaciones son consistentes con lo encontrado por Malpaux *et al.* (1989), quienes mostraron que una estación reproductiva temprana de duración normal, sólo puede ser inducida por una reducción gradual en el fotoperíodo (por ejemplo de 16 a 12 horas y posteriormente de 12 a 8 horas) y no por un cambio abrupto a un día corto constante (por ejemplo de 16 a 8 horas). Puesto que los implantes de melatonina no facilitan la presentación de una graduación progresiva a días más cortos, sino que proporcionan un "switch" abrupto a pseudo "días-cortos", la época reproductiva inducida es más corta que una época reproductiva normal. Sin embargo, desde el punto de vista práctico la estación inducida por la administración de melatonina es de suficiente duración como para permitir a la oveja exhibir varios ciclos estrales (Staples *et al.*, 1992).

Los implantes subcutáneos "Regulín" liberan continuamente la melatonina en una tasa suficiente capaz de mantener los niveles plasmáticos de la hormona en la vena yugular de ovejas de 40-60 kg en el rango de 300-900 p mol l⁻¹, por un período de aproximadamente 10 semanas posteriores al tratamiento (Staples *et al.*, 1992). No se ha definido el nivel

plasmático nocturno de melatonina en la vena yugular que es necesario para alcanzar el efecto de un "día corto"; sin embargo, se ha calculado que la liberación gradual y continua de melatonina por el implante subcutáneo de 18 mg durante aproximadamente 10 semanas, es equivalente a un tratamiento diario de la hormona de 250 ug día⁻¹. Se ha supuesto que un implante subcutáneo es fisiológicamente equivalente a los efectos de una extensión abrupta de el período diario de exposición a la melatonina endógena que ocurre durante la longitud del día (Williams *et al.*, 1992).

Staples *et al.* (1992) han propuesto una estrategia de tratamientos prácticos con melatonina, para mejorar el desempeño de empadre estacional temprano en la oveja. El tratamiento (en el momento cuando la raza es receptiva a una señal de "día corto") con implantes de melatonina debe de ser administrado aproximadamente 60-70 días antes de la fecha de concepción deseada. Los carneros deben de introducirse alrededor de 30-40 días después del inicio del tratamiento de melatonina. En este momento, muchas de las ovejas podrían estar receptivas al estímulo feromonal del carnero, sin estar aún ciclando espontáneamente. Así, en respuesta al "efecto macho", muchas ovejas podrían mostrar una ovulación "silenciosa" inicial, seguida por una segunda ovulación con manifestación de estro aproximadamente 22 días después de la introducción del carnero (52-62 días después de iniciar el tratamiento). Las montas y la concepción podrían ocurrir en la mayoría de las ovejas durante este período. Las hembras que no conciban en el primer estro manifiesto, podrían tener otra oportunidad para concebir en un ciclo subsecuente, mucho antes que las muestren refractariedad y disminuyan su actividad ovárica. Para llevar a cabo esta estrategia, el tiempo total transcurrido en la mayoría de las ovejas desde el inicio del tratamiento de melatonina hasta la concepción, es de aproximadamente 60-70 días. La concepción en las ovejas coincide con el pico de la respuesta por el ovario al tratamiento de melatonina.

Williams *et al.* (1992) revisaron datos de 108 ensayos realizados por cinco investigadores en tres países, para validar el uso óptimo de los implantes de melatonina "Regulín" en adelantar la época reproductiva en varias razas ovinas. Como se citó anteriormente, la duración del efecto del tratamiento con un solo implante es de alrededor de 70 días (Staples *et al.*, 1992), y ha mostrado ser efectivo para todas las razas ovinas probadas hasta ahora, siempre y cuando el implante se administre en el momento de receptividad a días cortos (Staples *et al.*, 1992; Williams *et al.*, 1992). Williams *et al.* (1992) concluyeron que, en general, un tratamiento continuo de melatonina que exceda al menos de 40 días de duración, es necesario para obtener una respuesta total. Si el tratamiento de melatonina es dado antes del momento de receptividad a días cortos, entonces la señal podría no ser interpretada; o bien sólo la última parte del tratamiento podrá ser reconocida, cuando los animales alcancen un estado de receptividad a días cortos. En este sentido, si sólo la última parte del tratamiento de melatonina es interpretada y si el tratamiento es de una duración definida, es posible que la longitud percibida de exposición a la hormona sea inadecuada para obtener una respuesta inductiva completa. Esto podría dar como resultado una falta de respuesta al tratamiento, o una suspensión de la actividad reproductiva. Ambas situaciones podrían explicar las respuestas pobres o negativas observadas en algunos ensayos.

Con respecto al momento adecuado para iniciar el tratamiento con implantes de melatonina "Regulín" en relación al tiempo de introducción de los carneros, se ha sugerido que este debe iniciarse 30 a 40 días antes de que los machos sean introducidos al rebaño (Williams *et al.*, 1992). Patrones de monta observados en rebaños que son mantenidos en la

presencia continua de carneros, muestran que el tratamiento de melatonina sólo puede adelantar el inicio al primer estro, pero no lo sincroniza (Staples *et al.*, 1992). Williams *et al.* (1992) señalan que una consecuencia primaria de la respuesta a los carneros, es la ocurrencia de un patrón de pariciones más estrecho en el rebaño y que no es un efecto directo del tratamiento de melatonina por si mismo.

Finalmente, Williams *et al.* (1992) concluyeron que el uso de implantes de melatonina, ha confirmado ser eficaz para aumentar el desempeño reproductivo en la oveja bajo diversas situaciones. Los implantes de melatonina pueden ser utilizados tanto en razas de alta y baja fecundidad incrementado la prolificidad subsecuente (Moore y Miller, 1988).

II.7. PATRONES REPRODUCTIVOS DE LA OVEJA PELIBUEY EN EL TROPICO MEXICANO

Aunque inicialmente se consideró que la oveja Pelibuey se puede reproducir durante todo el año, o que en caso de haber una reducción en la actividad reproductiva, esta se deba a deficiencias nutricionales estacionales (CIEEGT, 1980; 1981; Cruz *et al.*, 1983), la mayoría de los estudios recientes conciden en que la oveja Pelibuey disminuye su actividad reproductiva durante los meses de marzo a mayo, aún bajo condiciones de buena nutrición (González-Reyna *et al.*, 1990; Heredia *et al.*, 1991a; 1991b; Rojas *et al.*, 1991; González *et al.*, 1992; Rodríguez-Maltos *et al.*, 1992; Cortés, 1993). Se ha demostrado que independientemente del nivel de nutrición y del ritmo de ganancia de peso corporal, las corderas que nacen durante la primavera alcanzan la pubertad a una edad más temprana que las que nacen en el verano o en el otoño (Velázquez, 1990; Rodríguez, 1991; Balcázar, 1992). También se ha encontrado que las ovejas que paren durante los primeros meses del año tienden a presentar Períodos de anestro posparto e intervalos entre partos más prolongados, que las que paren durante el verano o el otoño (CIEEGT, 1981; 1982; 1983; Valencia *et al.*, 1981) y este efecto se mantiene aún bajo condiciones de nutrición controlada en las distintas épocas del año (Cortés, 1993). De acuerdo con la información revisada, la actividad ovárica de la oveja Pelibuey es afectada por la época del año aún bajo condiciones de alimentación constante, lo que sugiere un papel del fotoperíodo como regulador de la actividad reproductiva; sin embargo, no se han realizado estudios encaminados directamente a evaluar el efecto que ejerce el fotoperíodo sobre el patrón reproductivo del ovino Pelibuey explotado en las regiones tropicales de México.

II.7.1. Estacionalidad de la actividad ovárica de la oveja Pelibuey

La reproducción animal, como todo proceso fisiológico, esta influenciada por diferentes factores medioambientales. En muchas especies de mamíferos silvestres y domésticos, la estacionalidad reproductiva es regulada directamente por el fotoperíodo e indirectamente por la temperatura y la precipitación pluvial que influyen sobre la disponibilidad de alimento (Eloy *et al.*, 1990). La sobrevivencia de una especie, tanto de las madres como de sus crías, depende en gran medida de los cambios estacionales en la temperatura y la disponibilidad de forrajes. Por esta razón, la estacionalidad reproductiva es una estrategia desarrollada por algunas especies para lograr que sus crías nazcan durante las épocas favorables del año (Hafez, 1952; Yeates, 1949; Hansen, 1985). Para fijar con certeza el momento adecuado para aparearse, los animales requieren de claves medioambientales que sean indicadores exactos de la época del

año, y los cambios cíclicos que se suceden en la longitud del fotoperíodo proveen esta señal en forma precisa e invariable año con año (Lincoln, 1980; Hansen, 1985; Hafez, 1989). De esta manera, la luz por si misma no estimula ni inhibe a la reproducción, sino que el fotoperíodo es utilizado como una señal para que el animal programe su actividad reproductiva de forma tal, que el parto se produzca en la época más conveniente para dicho animal. En consecuencia, la mayor parte de las razas ovinas inglesas que se desarrollaron en climas frios son distintivamente poliéstricas estacionales, apareandose durante el otoño para parir en la primavera, cuando las condiciones climáticas son más apropiadas e incrementan la probabilidad de sobrevivencia de los corderos recién nacidos. En contraste, las razas ovinas mediterraneas, que se desarrollan en climas más moderados, tienden a ser menos estacionales en sus patrones reproductivos (Pineda, 1991). En las áreas tropicales generalmente se ha considerado que las ovejas de pelo que ahí se explotan no presentan patrones estacionales para reproducirse (Eloy *et al.*, 1990); e incluso se ha informado que cuando se llevan razas ovinas de zonas templadas a los trópicos, en forma gradual pierden su estacionalidad y siguen los patrones de crianza característicos del nuevo medioambiente (Jainudeen y Hafez, 1989). Sin embargo, las investigaciones realizadas en las regiones tropicales de México con respecto a los cambios estacionales que ocurren en la actividad ovárica de la oveja Pelibuey, han generado resultados que demuestran la existencia de estacionalidad reproductiva en este tipo de animales.

En el norte de Veracruz, al analizarse los registros de ovejas Pelibuey mantenidas bajo un sistema de empadre continuo a lo largo de tres años consecutivos, se encontró que, de acuerdo con la fecha de parto, las hembras que fueron apareadas entre los meses de junio a diciembre tuvieron porcentajes de pariciones más altos que las ovejas servidas durante los demás meses del año. Esta diferencia en el porcentaje de pariciones entre épocas del año, fue atribuida en el reporte original a las deficiencias nutricionales ocurridas en el rebaño durante los meses de invierno, que en la región se caracterizan por presentar bajas temperaturas y constante nubosidad, lo cual ocasiona que la disponibilidad de forraje sea menor a la del resto del año (CIEEGT, 1980; 1981). Posteriormente, al programarse en el rebaño empadres con monta dirigida durante tres diferentes épocas del año, se observó que los porcentajes de ovejas detectadas en celo (en relación con el total de ovejas expuestas al macho) fueron de 69.4, 83.3 y 92.2% para los empadres de febrero-marzo, junio-julio y octubre-noviembre, respectivamente, lo que nuevamente sugiere una disminución de la actividad ovárica durante la primavera, aunque los autores indicaron que no era posible saber si la diferencia fue debida a un problema de manejo durante la detección de estros, o a una disminución de la actividad ovárica en las ovejas en cierta época del año (Alvarez *et al.*, 1989/90).

En Yucatán, Valencia *et al.* (1981) al estudiar un rebaño de ovejas Pelibuey alimentadas uniformemente a lo largo de un período de tres años, encontraron que la cantidad de hembras que mostraron celo fue significativamente menor entre los meses de enero a abril. Más recientemente, Heredia *et al.* (1991a) sometieron a un rebaño de ovejas Pelibuey, sin restricciones nutricionales, a detecciones diarias de estro con carneros celadores durante tres años consecutivos, y observaron que a partir de diciembre, mes en que un 90% de las hembras presentaron estro, la manifestación de calores en las ovejas disminuyó paulatinamente, para llegar a su punto más bajo entro los meses de marzo a mayo (15%). Posteriormente, el porcentaje de ovejas observadas en estro fue incrementandose gradualmente, hasta alcanzar nuevamente una frecuencia alta (90%) a mediados de agosto. En otro estudio, Heredia *et al.* (1991b) evaluaron el efecto que ejercen el plano nutricional, la condición física y el peso vivo sobre la presentación de estros en la oveja Pelibuey durante la

época de menor actividad reproductiva (diciembre-agosto). Estos autores confirmaron que la actividad sexual en las hembras disminuye significativamente durante la primavera, independientemente del nivel de nutrición, peso o condición corporal.

En Tamaulipas, González-Reyna *et al.* (1990) informaron que en ovejas Pelibuey mantenidas bajo condiciones de pastoreo y suplementadas durante todo el año, también se produjo una disminución de su actividad ovárica (determinada por concentraciones de progesterona sérica y detección de hembras en estro) a finales del invierno y durante la primavera. Posteriormente, González *et al.* (1992) también concluyeron que las ovejas Pelibuey exhiben estro regularmente desde mayo hasta diciembre, pero la frecuencia de ciclos estrales declina significativamente de febrero a abril, aunque atribuyeron la variación a factores como la temperatura o la humedad.

Al parecer, la prolificidad en la oveja Pelibuey también se ve afectada por la época del año en la que ocurre el empadre. En Martínez de la Torre, Veracruz, Cruz *et al.* (1994) encontraron una mayor tasa de ovulación el otoño que en la primavera, y las ovejas que fueron servidas durante agosto y octubre presentaron más altos porcentajes de partos gemelares, que las hembras apareadas en otras épocas del año (CIEEGT, 1981; 1982). Estos hechos fueron atribuidos a las mejores condiciones nutricionales bajo las que ocurrieron los empadres de otoño (CIEEGT, 1981; 1982; Cruz *et al.*, 1994). Sin embargo, Cortés (1993), en ovejas Pelibuey mantenidas en planos nutricionales constantes durante el año, también encontró una mayor prolificidad en los empadres de otoño que en otras épocas del año. White *et al.* (1987/88) realizaron un estudio laparoscópico de índices de ovulación, encontrando que la suplementación alimenticia un mes antes del empadre no incrementó la tasa de ovulación ni la prolificidad en ovejas Pelibuey, independientemente de su condición corporal. Tomados en su conjunto, estos estudios sugieren que el efecto estacional sobre los índices de ovulación es independiente de las diferencias nutricionales.

En otro estudio, Rojas *et al.* (1991) encontraron que las borregas Pelibuey liberaron una mayor cantidad de óvulos durante la época de lluvias en comparación a la cantidad liberada en el periodo de sequía. No obstante, dentro de cada periodo (época de lluvias-época de sequía) la tasa de ovulación fue igual al comparar ovejas que fueron mantenidas únicamente en pastoreo contra ovejas en pastoreo que además recibieron 200 ó 400 g diarios de concentrado como suplemento. Lo anterior hizo sugerir a los autores que la época del año afecta la prolificidad de la oveja Pelibuey, independientemente del estado nutricional.

II.7.2. Anestro posparto en la oveja Pelibuey

En la oveja Pelibuey la involución uterina se completa entre los 25 y 30 días después del parto (González-Reyna, 1983; Quintal y Rojas, 1989), y se ha determinado que la primera ovulación posparto, que casi siempre es silenciosa, ocurre alrededor de los 20 a 30 días, mientras que el primer estro es observado más comunmente entre los 40 y 55 días después del parto (González-Reyna, 1977; Martínez *et al.*, 1980; González-Reyna, 1983; Perón *et al.*, 1991; Cortés, 1993; Alvarez, 1996). Al igual que en las ovejas especializadas en producción de lana (Jainudeen y Hafez, 1989), la presencia de ovulación sin celo es un fenómeno que también se presenta en las ovejas Pelibuey durante el primer ciclo posparto (González-Reyna, 1983; Cortés, 1993; Alvarez, 1996). Cortés (1993), encontró efectos significativos de la época del año sobre el intervalo entre el parto y la primera ovulación en

ovejas Pelibuey paridas en diferentes épocas del año y mantenidas en planos nutricionales constantes.

En Veracruz, se ha observado la existencia de un fuerte efecto de época del año sobre el intervalo parto-primer estro en ovejas Pelibuey mantenidas bajo condiciones de pastoreo. Las hembras que parieron durante la época de lluvias mostraron un anestro posparto más corto (42.9 ± 13.8 días) que aquellas que parieron durante el invierno (119 ± 14 días). Este fenómeno fue atribuido a la condición corporal de las borregas, la cual está en función directa de la calidad y disponibilidad de forraje a través del año, y que en la región es más óptima durante el verano y el otoño (CIEEGT, 1982; 1983; 1984). En Yucatán, Valencia *et al.* (1981) también observaron que los intervalos parto-primer estro fueron mayores en las ovejas que parieron durante el invierno y la primavera, comparados con el intervalo encontrado en las ovejas que parieron en el verano; mientras que en Tamaulipas González-Reyna *et al.* (1987) registraron diferencias entre dos años consecutivos dentro de un mismo rebaño, tanto para el intervalo parto-primer ovulación (26 ± 6 días vs 59 ± 5 días) como para el intervalo parto-primer estro (51 ± 6 días vs 91 ± 6 días). En dicho estudio existió en el rebaño una reducción del 25% en el peso al parto para el segundo año con respecto al primero, lo que hizo sugerir a los autores que esta variación negativa de peso influyó de manera importante sobre la reanudación de la actividad ovárica en las ovejas. En este sentido, se ha informado que el estado nutricional de la oveja Pelibuey durante el último tercio de la gestación y la lactancia temprana, juega un papel importante para lograr un retorno más rápido a la actividad reproductiva posparto (Salinas *et al.*, 1975; Jainudeen y Hafez, 1989).

Es posible que una deficiencia nutricional extrema como la informada por González-Reyna *et al.* (1987) pueda afectar el reinicio de la actividad ovárica posparto. Sin embargo, existe un efecto estacional independiente de la nutrición, ya que recientemente Cortés (1993) encontró que aún bajo condiciones de alimentación constante, existe una época reproductiva durante la cual es más fácil que una borrega parida reinicie la actividad ovárica posparto, y que corresponde a los meses de julio a enero. Según este autor, el mayor intervalo entre el parto y la primera ovulación se obtuvo para los animales que parieron en enero (105.4 ± 18.1 días), con una disminución en la duración del intervalo conforme el parto se producía más cerca del otoño, llegando al mínimo en el mes de agosto, cuando el intervalo entre el parto y la primera ovulación fue de solo 33 ± 1.8 días en promedio, indicando que las ovejas estaban pariendo en plena época reproductiva, por lo que ovularon rápidamente a pesar de estar amamantando. A partir de noviembre los intervalos promedio del parto a la primera ovulación comenzaron a alargarse, ya que aunque algunas ovejas ovulaban rápidamente, las que no lograban hacerlo antes de enero ya no ciclaron sino hasta varios meses después, posiblemente debido a que entraron a un período de anestro estacional. Cortés (1993) concluyó que debido a que las ovejas utilizadas en el estudio fueron mantenidas con la misma alimentación en las diferentes épocas del año, el efecto estacional no se puede atribuir a diferencias en la disponibilidad de alimento, evidenciando que las ovejas Pelibuey mostraron una tendencia a seguir una conducta estacional que coincide con la que ha sido observada en las razas ovinas de lana explotadas en climas templados. Además, Alvarez (1996) encontró que la suplementación de ovejas Pelibuey antes y/o después del parto no tuvo un efecto sobre el reinicio de la actividad ovárica.

Por otra parte, se ha documentado que el amamantamiento prolonga el intervalo a la primera ovulación y al primer estro posparto en la oveja Pelibuey. Alvarez *et al.* (1984)

observaron que la longitud del anestro posparto fue alargándose conforme se prolongó el tiempo del amamantamiento. Estos investigadores señalan que en promedio, el primer estro después del parto ocurrió en las borregas a los 49 días cuando los corderos fueron destetados a los 30 días de nacidos; a los 77 días cuando el destete se hizo a los 60 días; a los 84 días cuando el amamantamiento de las crías duró 90 días y a los 94 días cuando los corderos se destetaron a los 120 días de edad. Sin embargo, Cortés (1993) encontró que en la oveja Pelibuey no existe un anestro lactacional como tal, sino un anestro estacional; este autor observó que aquellos animales que paren en la época reproductiva o cerca de ella comienzan a ciclar rápidamente (alrededor de los 30 días posparto), aún cuando se encuentren amamantando a sus crías. Alvarez (1996) encontró resultados similares y menciona que estas evidencias ponen de manifiesto el potencial de las ovejas de pelo para reiniciar rápidamente la actividad ovárica posparto, cuando paren durante la época reproductiva.

II.7.3. Intervalo entre partos en la oveja Pelibuey

Se ha informado que en la oveja Pelibuey la duración del intervalo entre partos varía de acuerdo a la época del año en que las hembras paren, y presenta una tendencia a ser más prolongado cuando los partos ocurren en el invierno. En un estudio inicial realizado en Veracruz (CIEEGT, 1980), se observó que las ovejas que parieron en diciembre y enero tardaron más en tener el siguiente parto (248.8 ± 50.3 a 277.3 ± 39.4 días) que las ovejas que parieron de junio a octubre (188.3 ± 4.6 a 199.1 ± 21.0 días). Investigaciones posteriores (CIEEGT, 1981; 1982; 1985/86) también detectaron variaciones notables en el intervalo entre partos en función a la época de pariciones. Las ovejas que parieron durante los primeros meses del año mostraron una tendencia a tener intervalos entre partos más prolongados, que las que parieron durante el verano y el otoño. Los autores de estas investigaciones consideran que existe una marcada influencia de la estación del año sobre el intervalo entre partos, posiblemente debida a la carencia de forraje que en la región se presenta durante el invierno. Sin embargo, debe destacarse que el comportamiento estacional del intervalo entre partos es consecuencia directa de las variaciones en el reinicio de la actividad ovárica posparto, las cuales, como se mencionó anteriormente parecen, salvo casos extremos, ser independientes del nivel nutricional en que se encuentren los animales al parir.

II.7.4. Pubertad en la oveja Pelibuey

La pubertad se define comunmente como el momento en el cual la hembra es capaz de ovular por primera vez, manifestando además comportamiento estral (Dyrmundsson, 1973; Hafez, 1989). Sin embargo, en la oveja tanto de lana como de pelo, generalmente la primera ovulación es silenciosa y ocurre antes del primer estro (Quirke *et al.*, 1985; Oyendipe *et al.*, 1986; Hafez, 1989; López, 1989; Rodríguez, 1991; Balcázar, 1992).

Entre los factores más importantes que modifican la edad al comienzo de la pubertad en la oveja, se mencionan los de tipo genético, nutricionales (peso), medioambientales (temperatura, humedad), época del año (fotoperíodo) e interacciones sociales ("efecto macho") (Dyrmundsson, 1973; Quirke *et al.*, 1985). De todos ellos, en las razas ovinas de lana la interacción entre el peso (grado de desarrollo) y la estación del año, es el punto que delimita de forma más directa el comienzo de la etapa puber (Jainudeen y Hafez, 1989; Foster, 1981; 1988; Pineda, 1991). Así, la coincidencia de un peso aproximado de 60-65% del peso adulto con la estación favorable de reproducción (finales de verano-otoño) permiten el inicio de

la pubertad en la oveja. Las características de cada raza, el medio ambiente, o los factores sociales, pueden modular este momento, provocando variaciones menores a las producidas por los dos factores primarios expuestos anteriormente (peso-época del año).

Generalmente se ha considerado que la oveja Pelibuey muestra actividad ovárica por primera vez a una edad promedio de 10 meses, con un peso de alrededor de 20 kg (Castillo *et al.*, 1972; González-Reyna *et al.*, 1991; Perón *et al.*, 1991); aunque se sabe que las corderas pueden llegar a la pubertad a edades sumamente variables, de entre 5 a 12 meses, con un amplio rango en el peso que va desde los 18 a los 29 kg (Velázquez, 1990; González-Reyna *et al.*, 1991; Perón *et al.*, 1991; Rodríguez, 1991; Balcázar, 1992).

Resultados de diferentes trabajos realizados en el CIEEGT de Martínez de la Torre, Veracruz, demostraron que la época del año en la que nacen las corderas influye de manera importante sobre la edad y el peso a la que alcanzan la pubertad las ovejas Pelibuey. En estos estudios se observó que, independientemente de si recibieron suplementación o no, las corderas que nacen a finales del invierno y principios de la primavera alcanzan la pubertad a edad más temprana (7 meses) y con menor peso (21-22 kg) (Balcázar, 1992) comparadas con las corderas que nacieron durante el verano o el otoño, en las que la suplementación alimenticia no adelantó la edad al inicio de la pubertad, y las corderas llegaron a esta más tardíamente (9-11 meses) y con mayor peso (27-29 kg) (Velázquez, 1990; Rodríguez, 1991). Estos investigadores concluyeron que la suplementación con concentrado puede adelantar el inicio de la pubertad sólo en ovejas nacidas durante la primavera, ya que los animales nacidos en otras épocas tienen que esperar el inicio de la estación reproductiva, aunque la suplementación les haya permitido superar el peso mínimo requerido para empezar a ciclar.

Trabajos realizados en Cuba también han sugerido que el mes de nacimiento de las corderas influye significativamente sobre la edad a la que alcanzan su pubertad. Las corderas Pelibuey que nacieron en junio y julio llegaron a la pubertad a mayor edad, que las nacidas en otras épocas (Fuentes *et al.*, 1987; Perón *et al.*, 1991).

De igual manera, en los machos se han observado variaciones para la edad y el peso a la que alcanzan la pubertad, en función a la época del año en que nacieron. En el trópico húmedo de Veracruz los corderos nacidos en marzo alcanzaron la pubertad a una edad menor, mientras que los nacidos en septiembre tuvieron una demora considerable para llegar a la pubertad y necesitaron de un mayor peso (CIEEGT, 1982), lo que también indica la existencia de estacionalidad reproductiva en los machos Pelibuey que es independiente de la nutrición. Este resultado es de particular interés, pues en los corderos de razas británicas el inicio de la pubertad no está tan relacionado con la estacionalidad como en la hembra (Foster, 1981; 1988).

II.7.5. Edad a la primera concepción en la oveja Pelibuey

La edad a la primera concepción guarda una estrecha relación con la edad a la que alcanzan la pubertad las corderas; por lo tanto, en la oveja Pelibuey este parámetro también se ve influenciado por el peso (Castillo *et al.*, 1972; Ponce de León *et al.*, 1981) y por la época de nacimiento de las corderas (CIEEGT, 1981).

En Veracruz, al analizarse registros de ovejas Pelibuey en función al mes de nacimiento, se encontró que las hembras que nacieron de abril a septiembre tuvieron una edad más tardía a la

primera concepción que las ovejas nacidas de octubre a marzo (CIEEGT, 1981). Asimismo, se ha informado que las corderas Pelibuey que nacieron en el invierno, tuvieron su primer parto a una edad más temprana (398 días) que aquellas que nacieron durante el verano (488 días) (Ortega *et al.*, 1981). Con respecto al mes en que ocurrió la concepción, determinado en base al registro de partos en un rebaño de ovejas Pelibuey, se observó que el mayor número de hembras concibió por primera vez entre los meses de junio a noviembre, lo cual, según dicho estudio, coincide con la mejor época del año en cuanto a la disponibilidad y calidad de los forrajes (CIEEGT, 1983).

Finalmente, algunas investigaciones realizadas en Veracruz, parecen indicar que existe un peso mínimo para aparearse que es de 24 kg, al cual las corderas Pelibuey deben de llegar para tener una concepción exitosa, que garantice la viabilidad de sus crías (CIEEGT, 1983 ; Pérez, 1995).

En síntesis, no obstante que se ha estudiado desde hace más de 20 años, aún no se ha determinado con certeza si la oveja Pelibuey explotada en el trópico de México presenta estacionalidad en sus patrones reproductivos. Aunque en un principio se sugirió que puede aparearse sin restricciones estacionales durante todo el año (Ruiz, 1966; Castillo *et al.*, 1972; Valencia *et al.*, 1975), las investigaciones realizadas en la última década han proporcionado evidencia de que la época del año sí afecta la actividad ovárica de la oveja Pelibuey, y actualmente parece haber consenso en el sentido de que presenta períodos de actividad reproductiva reducida durante los meses de marzo a junio (Valencia, 1981; González-Reyna *et al.*, 1990; Heredia *et al.*, 1991a; 1991b; González *et al.*, 1992; Cruz *et al.*, 1994). Generalmente se ha considerado que estas variaciones en la reproducción son debidas a una mejor nutrición de las hembras durante el verano y el otoño, como consecuencia de que en esta época la disponibilidad y calidad del forraje es mayor a la del resto del año (CIEEGT, 1980; 1981; Cruz *et al.*, 1983; González-Reyna *et al.*, 1990; Cruz *et al.*, 1994), o ha variaciones estacionales en la temperatura y la humedad (González *et al.*, 1992). Sin embargo, en investigaciones recientes se ha demostrado que la actividad ovárica en las ovejas se reduce durante la primavera, aún bajo condiciones de alimentación constante (Heredia *et al.*, 1991a; 1991b; Rojas *et al.*, 1991; Balcázar, 1992; Rodríguez-Maltos *et al.*, 1992; Cortés, 1993). Esta estacionalidad reproductiva resulta en diferencias en la edad a la que se inicia la pubertad (Velázquez, 1990; Balcázar, 1992; Rodríguez-Maltos *et al.*, 1992) y en diferencias estacionales en el reinicio de la actividad ovárica postparto (Cortés, 1993). El hecho de que la estacionalidad reproductiva de la oveja Pelibuey sea independiente de la nutrición sugiere una regulación de ésta por el fotoperíodo. Sin embargo, no se han realizado estudios en los que se haya evaluado directamente el efecto que ejerce el fotoperíodo sobre la actividad ovárica en la oveja Pelibuey.

Como se revisó previamente dentro de este trabajo, para asegurarse de la sobrevivencia de las crías, el patrón reproductivo del ovino varía de acuerdo a las condiciones climáticas de la región en la que se desarrolló (Yeates, 1949; Hafez, 1952; Pineda, 1991). Asimismo, se sabe que la variación del período de luz diurna (fotoperíodo), es la información más confiable sobre la época del año en que se encuentra el animal, por lo que generalmente el fotoperíodo es utilizado como el regulador primario de la estacionalidad reproductiva (Lincoln y Short, 1980; Hansen, 1985). En este sentido, se puede considerar que si en una región existen diferencias medioambientales en la temperatura (altitud), precipitación pluvial y, por lo tanto, en la distribución de la disponibilidad de forraje durante el año, existirá entonces

una época más apropiada para que se produzcan los nacimientos. A pesar de que en las regiones cercanas al Ecuador las variaciones en la duración del fotoperíodo a lo largo del año son menores a las encontradas en latitudes mayores, el fotoperíodo continua siendo la información más confiable para que el animal sincronice su reproducción. El fotoperíodo solamente perdería su utilidad justamente en la línea ecuatorial, donde es de duración constante a lo largo del año.

II.7.6. Conclusiones

Según la literatura revisada, generalmente la oveja Pelibuey muestra mayor actividad ovárica en el otoño con períodos de actividad reproductiva reducida durante la primavera, independientemente de su estado nutricional. Asimismo, se ha observado que la época del año afecta la prolificidad de la oveja Pelibuey, informándose que esta es mayor cuando las hembras se aparean durante el otoño; mientras que las borregas que paren durante los primeros meses del año tienden a presentar períodos de anestro posparto e intervalos entre partos más prolongados, que las que paren durante el verano o el otoño. Asimismo, se ha demostrado que la borrega Pelibuey no presentan anestro lactacional; las hembras que paren al final de la época reproductiva o en la época de anestro presentan un anestro estacional, mientras que las que paren durante el otoño comienzan a ciclar aunque estén amamantando a sus crías. Por otra parte, se ha demostrado que en la oveja Pelibuey el inicio de la pubertad esta regulado por una interacción entre edad, peso y época de nacimiento, tal y como sucede en las razas ovinas de lana explotadas en regiones templadas; en este sentido, independientemente de la nutrición, las corderas que nacen durante la primavera alcanzan la pubertad a una edad más temprana que las que nacen en el verano o el otoño. De acuerdo con la información analizada en esta revisión la época del año afecta la reproducción en la oveja Pelibuey del trópico mexicano de manera similar que en los ovinos criados en latitudes templadas; sin embargo, no se han realizado estudios encaminados a evaluar el efecto que ejerce el fotoperíodo sobre el patrón reproductivo del ovino Pelibuey explotado en las regiones tropicales de México .

II.8. LITERATURA CITADA

Acuña Castroviejo, D., Rosenstein, R.E., Romeo, H.E. and Cardinali, D.P.: Changes in gamma-aminobutyric acid high affinity binding to cerebral cortex membranes after pinealectomy or melatonin administration. Neuroendocrinology, 43: 24-31 (1986).

Ainsworth, L. and Shrestha, J.N.B.: Effect of type of intravaginal progestagen treatment on estrus response and reproductive performance of ewes. Theriogenology, 19: 869-875 (1983).

Ainsworth, L., Heaney, D.P. and Sheresta, J.N.B.: Age at puberty, fertility and litter size of ewe lambs reared under different photoregimens. Theriogenology 19: 401-409 (1983).

Ainsworth, L. and Wolynetz, M.S.: Synchronization of estrus and reproductive performance of ewes treated with synthetic progestagens administered by subcutaneous ear implant or by intravaginal sponge pessary. J. Anim. Sci. 54: 1120-1127 (1982).

Alifakiotis, T., Michailidis, I. and Gavrilidis, G.: Induced breeding in anoestrus milking ewes of dairy breeds; comparison of norgestomet, medroxyprogesterone and flurogestone in two regimenes of PMSG. Theriogenology, 17: 602-610 (1982).

Almeida, O.F.X., and Lincoln, G.A.: Reproductive photorefractorinness in rams and accompanying changes in patterns of melatonin and prolactin secretion. Biol. Reprod., 30: 143-158 (1984).

Alvarez, L.J.A., Rubio, G.I. y Cruz, L.C.: Centro de Investigación, Enseñanza y Extensión en Ganadería Tropical: Boletín Informativo 1989/90. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México.

Alvarez, A.G., Valencia, M. y Rodríguez. O.L.: Efecto del destete en el comportamiento reproductivo de la oveja Pelibuey. Memorias. X Congreso Nacional de Buiatría. Acapulco, Guerrero, México. 1984. 78-181. Asociación Mexicana de Médicos Veterinarios Especialistas en Bovinos y Pequeños Rumiantes. Acapulco, Guerrero, México (1994).

Alvarez, L.J.A.: Efecto de la alimentación suplementaria antes y después del parto sobre la actividad ovárica, condición corporal y metabolitos sanguíneos de ovejas Tabasco y sobre el comportamiento productivo de sus crías en el trópico de México. Tesis de Maestría. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1996.

Anton-Tay, F.: Melatonin: effects on brain function. Adv. Biochem. Psychopharmacol., 11: 315-324 (1974).

Arendt, J., Forbes, J.M., Brown, W.B. and Marsten, A.: Effect of pinealectomy on immunoassayable melatonin in sheep. J. Endocrinol. 85: 350 (1980) (abstr).

Arendt, J., Symons, A.M. and Laud, C.A.: Pineal function in the sheep: Evidence for a possible mechanism mediating seasonal reproductive activity. Experientia, 37: 584-586 (1981).

Arendt, J.: Role of the pineal gland and melatonin in seasonal reproductive function in mammals. Oxf. Rev. Reprod. Biol., 8: 266-320 (1986).

Arendt, J., Symons, A.M., Laud, C.A. and Pryde, S.J.: Melatonin can induce early onset of the breeding season in ewes. J. Endocrinol., 97: 395-400 (1983).

Balcázar, S.J.A.: Efecto de la suplementación alimenticia sobre la eficiencia reproductiva de corderas Pelibuey inducidas a la pubertad con Acetato de Melengestrol. Tesis de Licenciatura. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1992.

Bassett, J.M., Bomford, J. and Mott, J.C.: Photoperiod: An important regulator of plasma prolactin concentrations in fetal lambs during late gestation. Q.J. Exp. Physiol., 73: 241-244 (1988).

Bassett, J.M., Curtis, N., Hanson, N. and Weeding, C.M.: Effects of altered photoperiod or maternal melatonin administration on plasma prolactin concentrations in fetal lambs. J. Endocrinol., 122: 633-643 (1989).

Beltrán de Heredia, I., Daveau, A. and Chemineau, P.: Stability in the amplitude and duration of the nycthemeral melatonin rhythm after photoperiodic changes in the Ile-de-France ewe. 6th Colloquium of the European Pineal Society. 23-27 July. Copenhagen. Abst. C3. 1993.

Berardinelli, J.G., Dailey, R.A., Butcher, R.L. and Inskeep, E.K.: Source of circulating progesterone in prepubertal ewes. Biol. Reprod., 22: 233-236 (1980).

Bertrand, F., Picard, S., Thierry, J.C. and Malpoux, B.: Photoperiodic inhibition of LH secretion in the ewe: identification of the dopaminergic receptors implicated in the median eminence. XXVe Colloque de la Société de Neuroendocrinologie Experimentale. Strasbourg, France, 27-28. Septembre. 1996.

Binkley, S., Klein, D.C. and Weller, J.: Dark induced increases in pineal serotonin N-acetyltransferase activity: a refractory period. Experientia, 29: 1339-1340 (1974).

Bittman, E.L.: Hamster refractoriness: Role of insensitivity of pineal target tissues. Science, 202: 648-649 (1978).

Bittman, E.L. and Karsch, F.J.: Nightly duration of pineal melatonin secretion determines the reproductive response to inhibitory day lengths in the ewe. Biol. Reprod., 30: 585-593 (1984).

Bittman, E.L., Dempsey, R.J. and Karsch, F.J.: Pineal melatonin secretion drives the reproductive response to daylength in the ewe. Endocrinology, 113: 2276-2283 (1983a).

Bittman, E.L., Karsch, F.J. and Hopkins, J.W.: Role of the pineal gland in ovine photoperiodism: Regulation of seasonal breeding and negative feedback effects of estradiol upon luteinizing hormone secretion. Endocrinology, 113: 329-336 (1983b).

Bittman, E.L., Kaynard, A., Olster, D.H., Robinson, J., Yellon, S.M. and Karsch, S.J.: Pineal melatonin mediates the photoperiodic control of pulsatile luteinizing hormone secretion in the ewe. Neuroendocrinology, 40: 409-418 (1985).

Bittman, E.L. and Weaver, D.: The distribution of melatonin binding sites in neuroendocrine tissues of the ewe. Biol. Reprod., 43 : 986-993 (1990).

Bizelis, J.A., Deligeorgis, S.G. and Rogdakis, E.: Puberty attainment and reproductive characteristics in ewe lambs of Chios and Karagouniki breed raised on two planes of nutrition. Anim. Reprod. Sci., 23: 197-212 (1990).

Blake, C.A., Fuxe, K., Andersson, K., Rodríguez-Sierra, J.F., Enerth, P., Gustafsson, J.A. and Agnati, L.F.: Acute effects of catecholestrogens on hypothalamic and median eminence catecholamines and anterior pituitary gland luteinizing hormone and prolactin secretion in the ovariectomized lamb. In: Steroid Hormone Regulation of the Brain. Wenner-Gren Center International Symposium Series; V. 34. Fuxe, K., Gustafsson, J.A., and Wetterberg, L. (eds.). 93-106. Pergamon Press. (1981).

Blanc, M.R., Courot, M., Pelletier, J. and Thimonier, J.: Etude de la puberté et de la saison sexuelle chez les races prolifiques et leur croisement avec races françaises. Les Races Prolifiques. p 18. INRA. ITOVIC. 1975.

Boland, M.P., Kelleher, D. and Gordon, I.: Comparison of control of oestrus and ovulation in sheep by implant (SC-21009) or by intravaginal sponge (Cronolone or MAP). Anim. Reprod. Sci., 1: 275-281 (1978/1979).

Brainard, G.C., Richardson, B.A., King, T.S., Matthews, S.A. and Reiter, R.J.: The suppression of pineal melatonin content and N-acetyltransferase activity by different light irradiances in the Syrian hamster: A dose-response relationship. Endocrinology, 113: 293-296 (1983).

Brainard, G.C., Richardson, B.A., King, T.S. and Reiter, R.J.: The influence of different light spectra on the suppression of pineal melatonin content in the Syrian hamster. Brain. Res., 294: 333-339 (1984).

Branco, C.W., Whisnant, C.S and Goodman, R.: A role of catecholaminergic neurons in the suppression of pulsatile luteinizing hormone secretion in the prepubertal ewe lamb. Neuroendocrinology, 52 : 448-484 (1990).

Britt, J.L.: Inducción y sincronización de la ovulación: En: Reproducción e Inseminación Artificial en Animales. Editado por Hafez, E.S.E. 416-435. Interamericana McGraw-Hill. México D.F. 1989.

Bronson, F.H.: Mammalian reproductive strategies: genes, photoperiod and latitude. Reprod. Nutr. Dev., 28: 335-347 (1988).

Brown, L.N., Odde, K.G., King, M.E. and LeFever, D.G.: Acetate-prostaglandin F2 α to Synchron-Mate B for estrus synchronization in beef heifers. Theriogenology, 30: 1-12 (1988).

Buttler, W.R., Malven, P.V., Willett, L.B. and Bolt, D.J.: Patterns of pituitary release and cranial output of LH and prolactin in ovariectomized ewes. Endocrinology, 91: 792 (1972).

Caldani, M., Batailler, M., Thiery, J.C. and Dubois, M.P. : LH-RH immunoreactive structures in the sheep brain. Histochemistry, 89 : 129-139 (1988).

Carter, D.S, and Goldman, B.D.: Antigonadal effects of timed melatonin infusion in pinealectomised male Djungarian hamsters (*Phodopus sungorus sungorus*): Duration is the critical parameter. Endocrinology, 113: 1261-1267 (1983).

Carpenter, R.H. and Spitzer, J.C.: Response of anestrous ewes to Norgestomet and PMSG. Theriogenology, 15: 389-393 (1981).

Castillo, R.H., Valencia, O.M. y Berruecos, J.M.: Comportamiento reproductivo del borrego Tabasco mantenido en clima tropical y subtropical. I. Indices de fertilidad. Téc. Pecu. Méx., 20: 52-26 (1972).

Castillo, H., Hernández, J.J., Berruecos, J.M. y López, J.J.: Comportamiento reproductivo del borrego Tabasco mantenido en clima tropical. III. Pubertad y duración del estro. Téc. Pecu. Méx., 32: 32-35 (1977).

Chemineau, P., Normant, E., Ravault, J.P. and Thimonier, J.: Induction and persistence of pituitary and ovarian activity in the out-of-season lactating dairy goat after a treatment combining a skeleton photoperiod, melatonin and the male effect. J. Reprod. Fertil., 78: 297-504 (1986).

Chemineau, P., Malpoux, B., Delgadillo, J.A., Guérin, Y., Ravault, J.P., Thimonier, J. and Pelletier, J.: Control of sheep and goat reproduction: use of light and melatonin. Anim. Reprod. Sci., 30: 157-184 (1992).

Chu, T.T. and Edey, T.N.: Reproductive performance of ewe lambs at puberty. Proc. Aust. Soc. Anim. Prod., 12: 251 (1978).

Chu, T.T., Edey, T.N. and Findlay, J.K.: Pituitary response of prepuberal lambs to oestradiol-17 β . Austr. J. Biol. Sci., 32: 463-467 (1979).

Centro de Investigación, Enseñanza y Extensión en Ganadería Tropical: Boletín Informativo 1980. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1980.

Centro de Investigación, Enseñanza y Extensión en Ganadería Tropical: Boletín Informativo 1981 Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1981

Centro de Investigación, Enseñanza y Extensión en Ganadería Tropical: Boletín Informativo 1982 Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1982

Centro de Investigación, Enseñanza y Extensión en Ganadería Tropical: Boletín Informativo 1983. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1983.

Centro de Investigación, Enseñanza y Extensión en Ganadería Tropical: Boletín Informativo 1984. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1984.

Centro de Investigación, Enseñanza y Extensión en Ganadería Tropical: Boletín Informativo 1985/1986. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1985/1986.

Claypool, L.E., Wood, R.I., Yellon, S.M. and Foster, D.L.: The ontogeny of the melatonin rhythm in the sheep. Endocrinology, 124: 2135-2143 (1989).

Clarke, T.G., Clarke, I.J. and Cummins, J.T.: Direct pituitary effects of estrogen and progesterone on gonadotropin secretion in the ovariectomized ewe. Neuroendocrinology, 39: 267-274 (1984).

Clarke, I.J.: GnRH secretion. In: 11th. International Congress Animal Reproduction and Artificial Insemination. Dublin, Ireland. Univ. Coll., Dublin, Ireland, ABA, Vol 5: 1-9 (1988).

Cognie, Y., Gray, S.J., Lindsay, D.R., Oldham, C.M., Pearce, D.T. and Signoret, J.P.: A new approach to controlled breeding in sheep using the "ram effect". Proc. Austr. Soc. Anim. Prod., 14: 519-522 (1982).

Cohen-Tannoundji, J., Locatelli, A. and Signoret, J.P.: Nonpheromonal stimulation by the male of LH release in the anoestrus ewe. Physiol. Behav., 36: 921-924 (1986).

Corral, G.V., Espinoza, J.L., Vázquez, J.A., Cepeda, P.R. y Ramírez, O.J.M.: Comportamiento reproductivo de ovejas Pelibuey en Baja California Sur. Memorias de la XXIII Reunión Anual de la Asociación Mexicana de Producción Animal. Buenavista, Saltillo, Coahuila, México. 1991. 122. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Buenavista, Saltillo, Coahuila, México. (1991).

Cortés, Z.J.: Reinicio de la actividad ovárica posparto en ovejas Pelibuey paridas en diferentes épocas del año. Tesis de Doctorado. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1993.

Cozzi, B., Ravault, J-P., Ferrandi, B. and Reiter, R.J.: Melatonin concentration in the cerebroventricular sinuses of sheep and evidence for its episodic release. J. Pineal Res., 5: 535-544 (1988).

Crister, J.K., Lindstrom, M.J., Hinshelwood, M.M. and Hauser, E.R.: Effect of photoperiod on LH, FSH and prolactin patterns in ovariectomized oestradiol-treated heifers. J. Reprod. Fertil., 79: 599-608 (1987).

Crocker, K.P., Robinson, T.J. and Shelton, J.N.: The level of progesterone in peripheral plasma of cyclic ewes treated with oestrogen alone or with progestagen. VIIIth. Int. Cong. Anim. Reprod. A. I. Krakov, 3: 123-126(1976).

Crosby, T.F., Boland, M.P. and Gordon, I.: Effect of progestagen treatments on the incidence of oestrus and pregnancy rates in ewes. Anim. Reprod. Sci., 24: 109-118 (1991).

Cross, D.L., Boling, J.A. and Ely, D.G.: Plasma amino acids in feed and fasted wethers. J. Anim. Sci., 41: 1164-1169 (1975).

Cruz, L.C., Fernández-Baca, S., Escobar, M.F.J. y Quintana, F.: Edad al primer parto e intervalo entre partos en ovejas Pelibuey en el trópico húmedo. Vet. Méx., 14: 1-5 (1983).

Cruz, L.C., Fernández-Baca, S., Alvarez, L.J.A. y Pérez, R.H.: Variaciones estacionales en la presentación de ovulación, fertilización y sobrevivencia embrionaria de ovejas Tabasco en el trópico húmedo. Vet. Méx., 25: 23-27 (1994).

Cuevas, E.A., Rodríguez, H.V., Gutiérrez, V.R., Soto-Camargo, R. y Martínez, R.R.D.: Sincronización de estro en ovejas Pelibuey con implantes nuevos y reciclados de Norgestomet. Vet. Méx., 24: 327-330 (1993).

Derivaux, J.: Fisiopatología de la Reproducción e Inseminación Artificial de los Animales Domésticos. Editorial Acribia, España. 1961.

Deveson, S.L., Arendt, J. and Forsyth, I.A.: The influence of the pineal gland and melatonin on the reproductive performance of domesticated female ungulates. Anim. Reprod. Sci., 30: 113-134 (1992).

Dickerson, G.E. and Laster, D.B.: Breed, heterosis and environmental influences on growth and puberty in ewe lambs. J. Anim. Sci., 41: 1-9 (1975).

Ducker, M.J., Thwaites, C.J. and Bowman, J.C.: Photoperiodism in the ewe. 2. The effects of various patterns of decreasing daylength on the onset of oestrus in Clun Forest ewes. Anim. Prod., 12: 115-123 (1970).

Ducker, M.J. and Bowman, J.C.: Photoperiodism in the ewe. 4. A note on the effect on onset of oestrus in Clun Forest ewes of applying the same decrease in daylength at two different times of the year. Anim. Prod., 12: 513-516 (1970).

Ducker, M.J., Bowman, J.C. and Temple, A.: The effect of constant photoperiod on expression of oestrus in the ewe. J. Reprod. Fert., Suppl., 19: 143-150 (1973).

Durotoye, L.A., Rajkumar, R., Argo, C.M., Nowak, R., Webley, G.E., McNeil, M.E., Graham, N.B. and Rodway, R.G.: Effect of constant-release melatonin implants on the onset of oestrous activity and on reproductive performance in the ewe. Anim. Prod., 52: 489-497 (1991).

Dutt, R.H.: Induction of estrus and ovulation in anestrual ewes by use of progesterone and pregnant mare serum. J. Anim. Sci., : 515-523 (1953).

Dziuk, P.J. and Bellows, R.A.: Management of reproduction of beef cattle, sheep and pigs. J. Anim. Sci., 51 (Suppl. 2): 355 (1983).

Dyrmundsson, O.R.: Puberty and early reproductive performance in sheep. I. Ewe Lambs. Anim. Breed. Abstr., 41: 273-289 (1973).

Dyrmundsson, O.R.: Studies on the breeding season of Icelandic ewes and ewe lambs. J. Agric. Sci. Camb., 90: 275-281 (1978).

Dyrmundsson, O.R.: Natural factors affecting puberty and reproductive performance in ewe lambs: A review. Liv. Prod. Sci., 8: 55-65 (1981).

Dyrmundsson, O.R. and Lees, J.L.: Attainment of puberty and reproductive performance in Clun Forest ewe lambs. J. Agric. Sci. 78: 39-45 (1972a).

Dyrmundsson, O.R. and Lees, J.L.: Effect of rams on the onset of breeding activity in Clun Forest ewe lambs. J. Agric. Sci., 79: 269-271 (1972b).

Dyrmundsson, O.R. and Lees, J.L.: Effect of autumn shearing on breeding activity in Clun Forest ewe lambs. J. Agric. Sci., 79: 431-433 (1972c).

Dyrmundsson, O.R. and Lees, J.L.: A note on factors affecting puberty in Clun Forest female lambs. Anim. Prod., 15: 311-314 (1972d).

Ebling, F.J.P. and Foster, D.L.: Photoperiod requirements for puberty differ from those onset of the adult breeding season in sheep. Biol. Reprod. (Suppl.), 36: 160 (Abstr.)(1987).

Ebling, F.J.P., Lincoln, G.A., Wollnik, F, and Anerson, N. : Effects of constant darkness and constant light on circadian organization and reproductive responses in the ram. J. Biol. Rhythms, 3: 365-384 (1988).

Ebling, F.J.P., Claypool, L.E. and Foster, D.L.: Neuroendocrine responsiveness to light during the neonatal period in sheep. J. Endocrinol., 19: 211-218 (1988).

Ebling, F.J.P., Wood, R.I., Suttie, J.M., Adel, T.E. and Foster, D.L.: Prenatal photoperiod influences neonatal prolactin secretion in sheep. Endocrinology, 125: 384-391 (1989).

Ebling, F.J.P., Wood, R.I., Karsch, F.J., Vannerson, L.A., Suttie, J.M., Bucholtz, D.C., Schall, R.E. and Foster, D.L.: Metabolic interphases between growth and reproduction. III. Central mechanisms controlling pulsatile luteinizing hormone secretion in the nutritionally growth-restricted female lambs. Endocrinology, 126: 2719-2727 (1990).

Edey, T.N., Kilgour, R. and Bremner, K.: Sexual behaviour and reproductive performance of ewe lambs at and after puberty. J. Agric. Sci. Camb., 90: 83-91 (1978).

Elliott, J.A.: Circadian rhythms and photoperiodic time measurement in mammals. Fed. Proc., 35: 2339-2346 (1976).

Ellis, G.B. and Turek, F.W.: Time course of the photoperiod-induced change in sensitivity of the hypothalamic-pituitary axis to testosterone feedback in castrate male hamsters. Endocrinology, 104: 625-630 (1979).

Eloy, A.M.X., Simplicio, A.A. and Foote, W.C.: Reproduction in sheep. In: Hair Sheep Production in Tropical and Sub-tropical Regions. Edited by Shelton, W. and Figuereido, E.A.P. Davies, Ca. 1990. 97-111. United States Agency for International Development. Davies, Ca. U.S.A. 1990.

English, J.E., Poulton, A.L., Arendt, J. and Symons, A.M.: A comparison of the efficiency of melatonin treatments in advancing oestrus in ewes. J. Reprod. Fertil., 77: 321-327 (1986).

English, J., Arendt, J., Poulton, A.L. and Symons, A.M.: Short-term variations of circulating melatonin in the ewe. J. Pineal Res., 4: 359-366 (1987).

English, J., Arendt, J., Symons, A.M., Poulton, A.L. and Tobler, I.: Pineal and ovarian response to 22 and 24h days in the ewe. Biol. Reprod., 39: 9-15 (1988).

Fairnie, I.J., Martin, E.R. and Rogers, S.C.: The lambing performance of Merino ewes following synchronisation of ovulation with Cloprostenol, a prostaglandin analogue (ICI 8-996). Proc. Austr. Soc. Anim. Prod., 12: 256 (1978).

Fitzgerald, J. and Butler, W.R.: Seasonal effects and hormonal patterns related to puberty in ewe lambs. Biol. Reprod., 27: 853-863 (1982).

Fitzgerald, J., Michel, F. and Butler, W.R.: Growth and sexual maturation in ewes; dietary and seasonal effects modulating luteinizing hormone secretion and first ovulation. Biol. Reprod., 27: 864-870 (1982).

Foote, W.C., Sefidbakht, N.G. and Madsen, M.A.: Puberal oestrus, ovulation and subsequent oestrus patterns in the ewe. J. Anim. Sci., 30: 86-90 (1970).

Follet, B.K.: Physiology and photoperiodic time-measurements. In: Vertebrate Circadian Systems. Edited by Aschoff, J., Daan, S and Groos, G. 268-275. Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg. 1982.

Foster, D.L.: Mechanism for delay of first ovulation in lambs born in the wrong season (fall). Biol. Reprod., 25: 85-92 (1981).

Foster, D.L.: Puberty in the Female Sheep. In: The Physiology of Reproduction. Edited by Knobil, E. and Neil, J.D. 1739-1762. Raven Press. New York. U.S.A. 1988.

Foster, D.L. and Ryan, K.D.: 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: 896-904 (1979a).

Foster, D.L. and Ryan, K.D.: Mechanisms governing onset of ovarian cyclicity and puberty in the lamb. Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys., 19 (4B): 369 (1979b).

Foster, D.L. and Ryan, K.D.: Endocrine mechanism governing transition into adulthood in female sheep. J. Reprod. Fert. Suppl., 30: 75-90 (1981).

Foster, D.L. and Yellon, S.M.: Normal puberty in the female sheep in the absence of prevailing photoperiod cues. Biol. Reprod. Suppl., 34: 74 (Abstr. No. 59)(1986a).

Foster, D.L., Roach, J.F., Karsch, F.J., Norton, H.W., Cook, B. and Nalbandov, A.V.: Regulation of Luteinizing Hormone in the fetal and neonatal lamb. I. LH concentrations in blood serum and pituitary. Endocrinology, 90: 102-111 (1972a).

Foster, D.L., Cruz, T.A.C., Jackson, G.L., Cook, B. and Nalbandov, A.V.: Regulation of Luteinizing Hormone in the fetal and neonatal lamb. III. Release of LH by the pituitary *in vivo* in response to crude ovine hypothalamic extract or purified porcine gonadotrophin releasing factor. Endocrinology, 90: 673-683 (1972b).

Foster, D.L., Jackson, G.L., Cook, B. and Nalbandov, A.V.: Regulation of Luteinizing Hormone (LH) in the fetal and neonatal lamb. IV. Levels of LH releasing activity in the hypothalamus. Endocrinology, 90: 684-689 (1972c).

Foster, D.L., Lemons, J.A., Jaffe, R.B. and Niswender, G.D.: Sequential patterns of circulating luteinizing hormone and follicle-stimulating hormone in female sheep from early postnatal life through the first estrous cycles. Endocrinology, 97: 985-994 (1975).

Foster, D.L., Ryan, K.D. and Papkoff, H.: Hourly administration of luteinizing hormone induces ovulation in prepubertal female sheep. Endocrinology, 115: 1179-1185 (1984).

Foster, D.L., Yellon, S.M. and Olster, D.H.: Internal and external determinants of the timing of puberty in the female. J. Reprod. Fertil., 75: 327-344 (1985a).

Foster, D.L., Olster, D.H. and Yellon, S.M.: Neuroendocrine Regulation of Puberty by Nutrition and Photoperiod. In: Adolescence in Females. Edited by Flamigni, C., Venturoli, S. and Givens, J.R. 1-21. Year Book Medical Publ. Chicago, Ill. U.S.A. 1985b

Foster, D.L., Karsch, F.J., Olster, D.H., Ryan, R.K. and Yellon, S.M.: Determinants of puberty in a seasonal breeder. Recent. Prog. Horm. Res., 42: 330-384 (1986b).

Foster, D.L., Ebling, F.J.P. and Claypool, L.E.: Normal timing of puberty in short-day breeder in the absence of ambient short days. Biol. Reprod. Suppl., 36: 164 (Abstr. No. 340) (1987).

Foster, D.H., Ebling, F.J.P. and Claypool, L.E.: Timing of puberty by photoperiod. Reprod. Nutr. Dev., 28: 349-364 (1988a).

Foster, D.L., Ebling, F.J.P., Claypool, L.E. and Woodfill, C.J.I.: Cessation of long day melatonin rhythms time puberty in a short day breeder. Endocrinology, 123: 1636-1641 (1988b).

Foster, D.L., Yellon, S.M., Ebling, F.J.P. and Claypool, L.E.: Are ambient short-day cues necessary for puberty in a short-day breeder? Biol. Reprod., 38: 821-829 (1988c).

Foster, D.L., Ebling, F.J.P., Vannerson, L.A., Bucholtz, D.C., Wood, R.I., Micka, A.F., Suttie, J.M. and Veenliet, V.M.: Modulation of gonadotropin secretion during development by nutrition and growth. 11 th Int. Cong. on Anim. Reprod. and Artificial Insemination, 101. Dublin, Ireland, 1988d.

Foster, D.L., Ebling, F.J.P., Micka, A.F., Vannerson, L.A., Buckholtz, D.C., Wood, R.I., Surtie, J.M. and Fenner, D.E.: Metabolic interfaces between growth and reproduction. I. Nutritional modulation of gonadotropins, prolactin and growth hormone secretion in the growth-limited female lamb. Endocrinology, 125: 342-350 (1989).

Fuentes, J.L., Perón, N. y Limas, T.: Efecto del tipo de parto y destete en la edad y peso a la pubertad en corderas Pelibuey. Rev. Cub. Reprod. Anim., 13: 15-25 (1987).

Gallegos-Sánchez, J., Picard, S., Delaleu, B., Malpoux, B. and Thiery, J.C. : Initiation of the oestradiol-induced inhibition of pulsatile secretion in ewes under long days; comparasion of peripheral versus central treatment and neurochemical correlated. J. Endocrinol., 151: 19-28 (1996).

Gallegos-Sánchez, J., Delaleu, B., Caraty, A., Malpoux, B., and Thiery, J.C. : Estradiol acts locally within the retrochiasmatic area to inhibit pulsatile luteinizing-hormone release in the female sheep during anoestrus. Biol. Reprod., 56 : 1544-1549 (1997).

Gayrard, V., Malpoux, B. and Thiery, J.C. : Oestradiol increases the extracellular levels of amine metabolites in the ewe hypothalamus during anoestrus. A microdialysis study. J. Endocrinol., 135 : 421-430 (1992).

Glass, J.D. and Lynch, G.R.: Diurnal rhythm of response to chronic intrahypothalamic melatonin injections in the white footed mouse, *Peromyscus leucopus*. Neuroendocrinology, 35: 117-122 (1982).

Glass, J.D., Ferreid, S. and Deaver, D.R.: Photoperiodic adjustments in hypothalamic amines, gonadotropin-releasing hormone and beta-endorphin in the white-footed mouse. Endocrinology, 123: 1119-1124 (1988).

Goel, A.K., Agrawal, K.P. and Sinha, N.K.: Fertility after oestrus synchronization in cyclic Muzaffarnagari ewes. Indian J. Anim. Sci., 59: 1272-1273 (1989).

Goldman, B.D. and Elliot, J.A.: Photoperiodism and Seasonality in Hamsters: Role of the Pineal Gland. In: Processing of Environmental Information in Vertebrates. Ed. by Stetson, M.H. 203-218. Springer-Verlag, N.Y. U.S.A. 1988.

González, S.C.: Características reproductivas de las ovejas tropicales de pelo. Colloque "La Reproduction des Ruminants en Zone Tropicale". 12-20. INRA-CRAAG. Guadeloupe, Pointe-a Pitre. 1983.

González-Reyna, A.: Reproduction in Pelibuey sheep in the mexican tropic. M. Sc. Thesis. Utah State University. Logan. U.S.A. 1977.

González-Reyna, A.: The postpartum period in the Pelibuey ewe. Ph D. Thesis. University of Saskatchewan. Canada. 1983.

González-Reyna, A. y De Alba, J.: Resultados económicos de ovinos Pelibuey en el trópico seco de México. ALPA Mem., 13: 203-210 (1978).

González-Reyna, A., Murphy, B.D., de Alba, J. and Mans, J.G.: Endocrinology of the postpartum period in the Pelibuey ewe. J. Anim. Sci., 64: 1717-1723 (1987).

González-Reyna, A., Murphy, B.D. and Ortega-Rivas, E.: Factors determining the reproductive potential of Pelibuey sheep: Effects of season and parturition on reproductive performance. Livestock Reproduction in Latin America, pp 335-350. International Atomic Energy Agency. Bogotá, Colombia. (1990).

González-Reyna, A., Valencia, M.J., Foote, W.C. and Murphy, B.D.: Hair sheep in Mexico: Reproduction in the Pelibuey sheep. Anim. Breed. Abstr., 59: 511-524 (1991).

González, A., Murphy, B.D., Foote, W.C. and Ortega, E.: Circannual estrous variations and ovulation rate in Pelibuey ewes. Small Rumin. Res., 8: 225-232 (1992).

Goodman, R.L., Bittman, E.L. and Karsch, F.J.: The endocrine basis of the synergistic suppression of luteinizing hormone by estradiol and progesterone. Endocrinology, 109: 1414-1417 (1981).

Goodman, R.L. and Karsch, F.J.: Pulsatile secretion of luteinizing hormone: Differential suppression by ovarian steroids. Endocrinology, 107: 1286-1290 (1980).

Goodman, R.L. and Meyer, S.L.: Effect of pentobarbital anesthesia on tonic luteinizing hormone secretion in the ewe. Evidence for active inhibition of luteinizing hormone in anoestrous. Biol. Reprod., 30: 374-381 (1984).

Goodman, R.L., Bittman, E.L., Foster, D.L. and Karsch, F.J.: Alterations in the control of luteinizing hormone-pulse frequency underlie the seasonal variation in estradiol negative feedback in the ewe. Biol. Reprod., 27: 580-589 (1982).

Gordon, I: The induction of pregnancy in the anoestrous ewe by hormonal therapy. II. progesterone-pregnant mare's serum applications in anoestrus. J. Agric. Sci., 60: 43-66 (1963).

Gordon, I.: Hormonal control of reproduction in sheep. Proc. Brit. Soc. Anim. Prod., 4: 79-93 (1975).

Green, D.J. and Gillette, R.: Circadian rhythm of firing rate recorded from single cells in the rat suprachiasmatic brain slice. Brain Res., 245: 198-200 (1982).

Gunn, R.G.: Sheep Production. In: Proceedings of the 35th Easter School in Agricultural Science. Edited by Haresign, W. 99-110. University of Nottingham. London, Butterworths. (1983).

Hafez, E.S.E.: Mating behaviour in sheep. Nature, 167: 777-778 (1951).

Hafez, E.S.E.: Studies on the breeding season and reproduction of the ewe. J. Agric. Sci., 42: 189-265 (1952).

Hafez, E.S.E.: Ciclos Reproductivos. En: Reproducción e Inseminación Artificial en Animales. Editado por Hafez, E.S.E. 116-141. Interamericana McGraw-Hill. México, D.F. 1989.

Hall, J.B., Schillo, K.K., Fitzgerald, B.P., Hileman, S.M., Estienne, M.J., Bradley, N.W. and Boling, J.A.: Effects of bovine somatotropin and dietary energy on LH secretion, follicular growth and onset of puberty in beef heifers. J. Anim. Sci. 68 (Suppl.): 43 (Abstr.) (1990).

Hall, J.B., Schillo, K.K., Hileman, S.M. and Boling, J.A.: Does Tyrosine act as a nutritional signal mediating the effects of increased feed intake on luteinizing hormone patterns in growth-restricted lambs? Biol. Reprod., 46: 573-579 (1992).

Hansel, W. and Convey, E.: Physiology of the estrous cycle. J. Anim. Sci. Suppl. 2, 57: 404-427 (1983).

Hansen, P.J.: Photoperiodic regulation of reproduction in mammals breeding during short days. Anim. Reprod. Sci., 9: 301-315 (1985).

Hare, L. and Bryant, M.J.: Characteristics of estrous cycle and plasma progesterone profiles of young female sheeps during their first breeding season. Anim. Prod., 35: 1-7 (1982).

Haresign, W.: Comparison of the rate of decline in plasma progesterone-synchronized oestrus and its effects on tonic LH secretion in the ewe. J. Reprod. Fert., 75: 231-236 (1985).

Haresign, W., Peters, A.R. and Staples, L.D.: The effect of melatonin implants on breeding activity and litter size in commercial sheep flocks in the UK. Anim. Prod., 50: 111-121 (1990).

Haresign, W.: The effect of implantation of lowland ewes with melatonin on the time of mating and reproductive performance. Anim. Prod., 54: 31-39 (1992a).

Haresign, W.: Responses of ewes to melatonin implants: Importance of the interval between treatment and ram introduction on the synchrony of mating, and effects on ovulation rate. Anim. Prod., 54: 41-45 (1992b).

Harmmerl, J. and Russe, M.: Der einflub der aminosauern L-tyrosin und L-tryptophan auf das frucht barkeits ges chegen bei jungen ratten. Zuchthyg., 22: 80-24 (1987).

Hammerl, J. and Müller, P.: Untersuchungen über den effekt von dosis und applikationszeitpunkt von L-tyrosin auf da reproduktions-geschehen der ratte. Tieraerztl. Umsch., 43: 450-459 (1988).

Havern, R.L., Whisnant, C.S. and Goodman, R.L.: Hypothalamic sites of catecholamine inhibition of luteinizing hormone in the anestrous ewe. Biol. Reprod., 44 : 476-482 (1991).

Helliwell, R.J.A., Wallace, J.M., Aitken, A.P. and Robinson, J.J.: Prenatal photoperiod times the onset of puberty in ewe lambs. J. Reprod. Fert. (Abstr.) Series No 10: 38 (1992).

Herbert, J., Stacey, P.M. and Thorpe, D.H.: Recurrent breeding seasons in pinealectomized or optic-nerved-sectioned ferrets. J. Endocrinol., 78 : 389-397 (1978).

Heredia, A.M., Velázquez, M.P.A., Quintal, F.J., Mex, R. y Aragón, J.: Efecto de dos fuentes de alimentación sobre la estacionalidad reproductiva de la oveja Pelibuey. Memorias de la Reunión Nacional de Investigación Pecuaria Tamaulipas 1991. Cd. Victoria, Tamaulipas, México. 1991, pp 96. Universidad Autónoma de Tamaulipas. Cd. Victoria, Tamaulipas, México. (1991a).

Heredia, A.M., Menéndez, T.M. y Velázquez, M.P.A.: Factores que influyen en la estacionalidad reproductiva de la oveja Pelibuey. Memorias de la Reunión Nacional de Investigación Pecuaria Tamaulipas 1991. Cd. Victoria, Tamaulipas, México. 1991, pp 115. Universidad Autónoma de Tamaulipas Cd. Victoria, Tamaulipas, México. (1991b).

Hernández, L.J.J., Hernández, H.C. y Ruiz, D.R.: Sincronización del estro en borregas mediante la utilización de esponjas vaginales impregnadas de acetato de fluoretona e implantes subcutáneos usados del progestágeno SC21009. Téc. Pecu. Méx., 43: 9-11 (1982).

Hileman, S.M., Schillo, K.K., Estienne, M.J., Hall, J.B., Green, M.A. and Boling, J.A.: Effects of short-term intracerebroventricular (ICV) administration of insulin (INS) on LH release in lambs during restricted and ad libitum feeding. Biol. Reprod., 42 (Suppl. 1): 169 (1990) (abstr.).

Hileman, S.M., Schillo, K.K., Kearnnan, J.M., Hall, J.B. and Mohapatra.: Effects of metabolic fuel restriction on patterns of LH and GH in ovariectomized lambs. Biol. Reprod. 44, (Suppl. 1): 87 (Abstr.)(1991).

Hirata, F., Hayaishi, O., Tokuyama, T. and Senoh, S.: *In vitro* and *in vivo* formation of two new metabolites of melatonin. J. Biol. Chemistry, 249 : 1311-1313 (1974).

Hoffmann, K.: Photoperiodic effects in the Djungarian hamster: one minute of light during darktime mimics influence of long photoperiods on testicular recrudescence, body weight and pelage colour. Experientia, 35: 1529-1530 (1979).

Hoffmann, K.: The effect of brief light pulses on the photoperiodic reaction in the Djungarian hamster (*Phodopus sungorus*). J. Comp. Physiol. (A), 148: 529-534 (1982).

Hoffmann, K.: Interaction Between Photoperiod, Pineal and Seasonal Adaptation in Mammals. In: The Pineal Gland. Edited by Mess, B., Rúzsás, C.S., Tima, T. and Pévet, P. 211-227. Current State of Pineal Research. Académiani Kiado, Budapest. 1985.

Hoffmann, K., Illnerová, H. and Vanecek, J.: Comparison of pineal melatonin rhythms in young adult and old Djungarian hamsters (*Phodopus sungorus*) under long and short photoperiods. Neurosci. Lett., 56: 39-43 (1985).

Hoffmann, K., Illnerová, H. and Vanacek, J.: Change in the duration of the nighttime melatonin peak may be a signal driving photoperiodic responses in the Djungarian hamster (*Phodopus sungorus*). Neurosci. Lett., 67: 68-72 (1986).

Hohenboken, W. and Cochran, P.E.: Heterosis for ewe lamb productivity. J. Anim. Sci., 42: 819-823 (1976)

Holmes, R.J.: Sexual Behavior of Sheep. In: Current Therapy in Theriogenology 2. Edited by Morrow, D.A. 870-873. W.B Saunders Company. Philadelphia, Pa, U.S.A. 1986.

Holst, P.J. and Moore, N.W.: Control of oestrus and ovulation by progesterone and cronolone administered either intramuscularly or intravaginally and subsequent fertility. Aust. J. Agric. Res., 21: 371-382 (1970).

Hulet, C.V. and Stormshak, F.: Some factors affecting response of anestrus ewes to hormone treatment. J. Anim. Sci., 34: 1011-1019 (1972).

Hunter, G.L.: The use of exogenous hormones to induce oestrus in the post-partum ewe. Anim. Breed. Abstr., 36: 533-537 (1968).

I'Anson, H.R., Wood, R.I., Bucholtz, D.C. and Padmanabhan, V.: Hypothalamic vs pituitary stimulation of LH release in the prepubertal female lambs. Biol. Reprod., 42 (Suppl.1): 49 (1990) (abstr.).

Illnerová, H. and Vanecek, J.: Pineal rhythm in N-acetyltransferase activity in rats under different artificial photoperiods and in natural daylight in the course of a year. Neuroendocrinology, 31: 321-326 (1980).

Illnerová, H. and Vanecek, J.: Two-oscillator structure of the pacemaker controlling the circadian rhythm of N-acetyltransferase in the rat pineal gland. J. Comp. Physiol. A., 145: 539-548 (1982).

Illnerová, H., Vanecek, J. and Hoffmann, K.: Different mechanisms of phase delays and phase advances of the circadian rhythm in rat pineal N-acetyltransferase activity. J. Biol. Rhythms, 4: 187-200 (1989).

Inskeep, E.K.: Potential uses of prostaglandins in control of reproductive cycles of domestic animals. J. Anim. Sci., 36: 1149-1157 (1973).

Jackson, J.L., Gibson, M. and Kuehl, D.: Photoperiodic disruption of photorefractoriness in the ewe. Biol. Reprod., 38: 127-134 (1988).

Jainudeen, M.R. y Hafez, E.S.E.: Ovejas y Cabras. En: Reproducción e Inseminación Artificial en Animales. Editado por Hafez, E.S.E. 341-373. Interamericana McGraw-Hill. México, D.F. 1989.

Jakubec, V.: Productivity of crosses based on prolific breeds of sheep. Livest. Prod. Sci., 4: 379-392 (1977).

Jenkins, N., Knight, P.G., Howles, C.M., Morris, B.A. and Waites, G.M.H.: Effect of pasive immunisation against oestradiol-17 β on some endocrines values of the male lamb. J. Reprod. Fertil., 78: 281-286 (1986).

Jöchter, M.: Pharmacological aspects of the control of the cycle in domestic animals. VII Inter. Congres. of Reprod. and A. I. I. 97-124 (1972).

Jonas, H.A., Salamonsen, L.A., Burger, H.G., Chamley, W.A., Cumming, I.A., Findlay, J.K. and Goding, J.R.: Release of FSH after administration of gonadotrophin releasing hormone or estradiol to the anestrous ewe. Endocrinology, 92: 862-865 (1973).

Kaltenbach, C.C. and Dunn, T.G.: Endocrinology of Reproduction. In: Reproduction in Farm Animals. Edited by Hafez, E.S.E. 85-113. Lea and Febiger. Philadelphia, Pa, U.S.A. 1980.

Kanematsu, N., Mori, Y., Hayashi, S. and Hoshino, K.: Presence of a distinct 24-hour melatonin rhythm in the ventricular cerebrospinal fluid of the goat. J. Pineal Res., 7: 143-152 (1989).

Karsch, F.J. and Foster, D.L.: Enviromental Control of Ovarian Cyclicity: A Final Common Mechanism Governing Seasonal Breeding and Sexual Maturation. In: Enviromental Factors in Mammalian Reproduction. Edited by Gilmore, D.P. and Cook, D. 30-53. Ed. McMillan Press. London. 1981.

Karsch, F.J., Foster, D.L., Legan, J.S., Ryan, K.D. and Peter, K.G.: Control of the preovulatory endocrine events in the ewe: Interrelationship of estradiol, progesterone and luteinizing hormone. Endocrinology, 105: 421-426 (1979).

Karsch, F.J., Legan, S.J., Ryan, K.D. and Foster, D.L.: Importance of estradiol and progesterone in regulating LH secretion and estrous behaviour during the sheep estrous cycle. Biol. Reprod., 23: 404-413 (1980).

Karsch, F.J., Foster, D.L., Bittman, E.L. and Goodman, R.L.: A role for estradiol in enhancing luteinizing hormone pulse frequency during the follicular phase of the estrus cycle of the sheep. Endocrinology, 113: 1333-1339 (1983).

Karsch, F.J., Bittman, E.L., Foster, D.L., Goodman, R.L., Legan, S.J. and Robinson, J.E.: Neuroendocrine basis of seasonal reproduction. Recent. Progr. Horm. Res., 40: 185-232 (1984).

Karsch, F.J., Bittman, E.L., Robinson, J.E., Yellon, S.M., Wayne, N.L., Olster, D.H. and

Kaynard, A.H.: Melatonin photorefractoriness; Loss of response to the melatonin signal leads to reproductive transitions in the ewe. Biol. Reprod., 34: 265-274 (1986).

Karsch, F.J., Cummins, J.T., Thomas, G.B. and Clark, I.J.: Steroid feedback inhibition of pulsatile secretion of gonadotropin-releasing hormone in the ewe. Biol. Reprod., 36: 1207-1218 (1987).

Karsch, F.J., Malpaux, B., Wayne, N.L. and Robinson, J.E.: Characteristics of the melatonin signal that provide the photoperiodic code for timing seasonal reproduction in the ewe. Reprod. Nutr. Dev., 28 (2B): 459-472 (1988).

Karsch, F.J., Woodfill, C.J.I., Malpaux, B. and Wayne, N.L.: Melatonin and photoperiodism: Synchronization of the annual reproductive cycle. In: National Institute of Child Health and Human Development Conference: Suprachiasmatic Nucleus: The Minds Clock, Bethesda, 10-12. (1989a).

Karsch, F.J., Robinson, J.E., Woodfill, C.I.J. and Brown, M.B.: Circannual cycles of luteinizing hormone and prolactin secretion in ewes during prolonged exposure to a fixed photoperiod: evidence for an endogenous reproductive rhythm. Biol. Reprod., 41: 1034-1046 (1989).

Keane, M.G.: Effect of body weight on attainment of puberty and reproductive performance in Suffolk X Galway ewe lambs. Ir. J. Agric. Res., 13 263-274 (1974).

Keane, M.G.: The duration of the breeding season in Suffolk X Galway ewe lambs. J. Agric. Sci., 85: 569-570 (1975).

Keisler, D.H.: Manipulación hormonal de la reproducción en ovejas. En: Memorias del Seminario Internacional Avances Recientes en la Producción Ovina. Montecillo, Edo. de México. 1992. 73-88. Colegio de Posgraduados. Montecillo, Edo. de México. México (1992).

Kelly, R.B.: Female aspects of relative fertility in sheep. Aust. Vet. J., 15: 184-198 (1939).

Kemp, R.A., Lane, S.F. and Beyer, Y.M.: Effects of shearing and prebreeding ram exposure on days to first mark and pregnancy rate of ewe lambs. Can. J. Anim. Sci., 71: 905-907 (1991).

Kennaway, D.J. and Seamark, R.F.: Circulating levels of melatonin following its oral administration or subcutaneous injection in sheep and goats. Austr. J. Biol. Sci., 33: 349-353 (1980).

Kennaway, D.J. and Hugel, H.M.: Melatonin, melatonin metabolites and the suprachiasmatic nucleus. Adv. Pineal. Res., 6: 169-178 (1992a).

Kennaway, D.J. and Hugel, H.M.: Mechanisms of action of melatonin within the central nervous system. Anim. Reprod. Sci., 30: 45-65 (1992b).

Kennaway, D.J., Gilmore, T.A. and Seamark, R.F.: Effects of melatonin feeding on serum prolactin and gonadotropin levels and the onset of seasonal estrous cyclicity in sheep.

Endocrinology, 110: 1766-1772 (1982a).

Kennaway, D.J., Gilmore, T.A. and Seamark, R.F.: Effects of melatonin implants on the circadian rhythm of plasma melatonin and prolactin in sheep. Endocrinology, 110: 2186-2188 (1982b).

Kennaway, D.J., Sanford, L.M., Godfrey, B. and Friesen, H.G.: Patterns of progesterone, melatonin and prolactin secretion in ewes maintained in four different photoperiods. J. Endocr. 97: 229-242 (1983).

Kennaway, D.J., Dunstan, E.A., Gilmore, T.A. and Seamark, R.F.: Effects of pinealectomy, oestradiol and melatonin on plasma prolactin and LH secretion in ovariectomized sheep. J. Endocr., 102: 199-207 (1984).

Kennaway, D.J., Gilmore, T.A. and Dunstan, E.A.: Pinealectomy delays puberty in ewe lambs. J. Reprod. Fertil., 74: 119-125 (1985).

Kennaway, D.J., Dunstan, E.A. and Staples, L.D.: Photoperiodic control of the onset of breeding activity and fecundity in ewes. J. Reprod. Fertil. (Suppl.), 34: 187-189 (1987).

Killen, I.D.: Artificial insemination and synchronization of oestrus. Proceedings No 67. Sheep Production and Preventive Medicine. The Post-Graduate Committee in Veterinary Science. 67: 302-314. University of Sydney Australia. 1983.

Kinder, J.E., Day, M.L. and Kittok, R.J.: Endocrine regulation of puberty in cows and ewes. J. Reprod. Fertil. (Suppl.), 34: 167 (1987).

Klein, D.C., Namboodiri, M.A.A. and Auerback, D.A.: The melatonin rhythm generating system. Life Sci., 28: 1975-1986 (1981).

Klein, D.C., Smooth, R., Weller, J.L., Higa, S., Markley, S.P., Creed, G.J. and Jacobowitz, D.M.: Lesions of the paraventricular nucleus area of the hypothalamus disrupt the suprachiasmatic to spinal cord circuit in the melatonin rhythm generating system. Brain Res., 10: 647-652 (1983).

Kniffen, D.M., Holt, S.B. and Lewis, P.E.: The use of ram exposure and progesterone treatment with or without FSH supplement for early season breeding. J. Anim. Sci. 68 (Suppl.1): 481 (Abstr.)(1990).

Kruip, A.M.: The influence of oestrus synchronization on the endometrium of the ewe. A cytochemical analysis. VII Intern. Congr. of Reprod. and Artif. Insem., 2: 907-912 (1972).

Land, R.B.: Reproduction in young sheep: Some genetic and environmental sources of variation. J. Reprod. Fert., 52: 427-436 (1978).

Landefeld, T.D., Ebling, F.J.P., Suttie, S.M., Vannerson, L.A., Padmanabhan, V., Beitinis, I.Z. and Foster, D.L.: Metabolic interphases between growth and reproduction. II. Characterization of changes in messenger, growth hormone and prolactin in nutritionally

- growth-limited lambs and the differential effects of increased nutrition. Endocrinology, 125: 351-356 (1989).
- Laster, D.B., Glimp, H.A. and Dickerson, G.E.: Factor affecting reproduction in ewe lambs. J. Anim. Sci., 35: 79-83 (1972).
- Laster, D.B. and Glimp, H.A.: Influence of breed on response to exogenous hormones in estrous and anestrus ewes. J. Anim. Sci., 39: 1129 (1974).
- Lees, J.L.: Some aspects of reproductive efficiency in sheep. Vet. Rec., 88: 86-95 (1971).
- Legan, S.J., Karsch, F.J. and Foster, D.L.: The endocrine control of seasonal reproductive function in the ewe: A marked change in response to the negative feedback action of estradiol on luteinizing hormone secretion. Endocrinology, 101: 818-824 (1977).
- Legan, S.J. and Karsch, F.J.: Neuroendocrine regulation of the estrus cycle and seasonal breeding in the ewe. Biol. Reprod., 20: 74 (1979).
- Legan, S.J. and Winans, S.S.: The photoneuroendocrine control of seasonal breeding in the ewe. General and Comparative Neuroendocrin., 45: 317-328 (1981).
- Levasseur, M.C. and Thibault, C.: Reproductive Life Cycles. In: Reproduction in Farm Animals. Ed. by Hafez, Lea and Febiger. 130-149. Philadelphia, Pa. U.S.A. 1980.
- Levine, J.E. and Ramirez, V.D.: Luteinizing hormone-releasing hormone release during the rat estrous cycle and after ovariectomy as estimated with puhs-pull cannule. Endocrinology, 111: 1439 (1982).
- Levine, J.E., Pau, K.Y.F., Ramirez, D. and Jackson, G.L.: Simultaneous measurement of luteinizing hormone-releasing hormone and luteinizing hormone release in unanesthetized, ovariectomized sheep. Endocrinology, 111: 1439-1448 (1982).
- Lincoln, G.A.: Photoperiodic control of seasonal breeding in the ramm: participation of the cranial sympathetic nervous system. J. Endocr., 82: 135-147 (1979).
- Lincoln, G.A.: Seasonal breeding in deer. R. Soc. N.Z. Bull., 22: 165-179 (1985).
- Lincoln, G.A. and Short, R.V.: Seasonal breeding: Nature's contraceptive. Recent Prog. Horm. Res., 36: 1-52 (1980).
- Lincoln, G.A. and Ebling, F.V.P.: Effect of constant-release implants of melatonin on seasonal cycles in reproduction, prolactin secretion and moulting in rams. J. Reprod. Fertil., 73: 241-253 (1985).
- Lincoln, G.A. and Maeda, K.I.: Site of action of melatonin in the brain of sheep. J. Reprod. Fertil., (Abstr.), Series 3: 13 (1989).
- Lincoln, G.A. and Maeda, K.I.: Effects of placing micro-implants of melatonin in the

mediobasal hypothalamus and preoptic area on the secretion of prolactin and β -endorphin in rams. J. Endocr., 134: 437-448 (1992).

Linda, J.H., Keiht, I.E. and Goodman, L.R.: Changes in episodic luteinizing hormone secretion leading to puberty in the lamb. Biol. Reprod., 37: 755-761 (1987).

Lindsay, D.R., Moore, N.W., Robinson, T.J., Salomon, S. and Shelton, J.N.: The Evaluation of an Oral Progestagen (Provera; MAP) for the Synchronization of Oestrus in the Entire Cyclic Merino Ewe. In: The Control of the Ovarian Cycle in Sheep. Edited by Robinson, T.J. Sydney University Press. Sydney, Australia. 1967.

Lindsay, D.R.: Factors in ewe fertility. Proceedings No 67. Sheep production and Preventive Medicine. The Post-Graduate Committee in Veterinary Science. 67: 523. University of Sydney Australia. Sydney, Australia. 1983.

MacPhee, A.A., Cole, F.E. and Rice, B.F.: The effect of melatonin on steroidogenesis by the human ovary in vitro. J. Clin. Endocrinol. Metab., 40: 688-696 (1975).

Malpaux, B. and Karsch, F.J. : A role for short days in sustaining seasonal reproductive activity in the ewe. J. Reprod. Fertil., 90 : 555-562 (1990).

Malpaux, B., Robinson, J.E., Brown, M.B. and Karsch, F.J.: Reproductive refractoriness of the ewe to inductive photoperiod is not caused by innapropriate secretion of melatonin. Biol. Reprod., 36: 1333-1341 (1987).

Malpaux, B., Brown, M.B., Moenter, S.M., Wayne, N.L., Woodfill, C.J.I. and Karsch, F.J.: Reproductive refractoriness of the ewe is no caused by alteration in the circadian secretion of melatonin. Neuroendocrinology, 48: 264-270 (1988a).

Malpaux, B., Wayne, N.L. and Karsch, F.J.: Termination of the breeding season in the Suffolk ewe: Involvement of an endogenous rhythm of reproduction. Biol. Reprod., 39: 254-263 (1988b).

Malpaux, B., Robinson, J.E., Wayne, N.L. and Karsch, F.J.: Regulation of the onset of the breeding season of the ewe: Importance of long-days and an endogenous reproductive rhythm. J. Endocrinol., 122: 269-278 (1989).

Malpaux, B., Daveau, A., Gayrard, V., Maurice, F. and Thiery, J.C.: Melatonin acts in the medial basal hypothalamus to control reproduction in the ewe. Society for Research on Biological Rhythms 2nd Meeting, Jacksonville, Florida. Abstract 141. 1990

Malpaux, B., Daveau, A., Maurice, F., Gayrard, V. and Thiery, J.C. : Short days effects of melatonin on luteinizing hormone secretion in the ewe: evidence for a central site of action in the mediobasal hypothalamus. Biol. Reprod., 48 : 752-760 (1993).

Malpaux, B., Skinner, D.C. and Maurice, F. : The ovine *pars tuberalis* does not appear to be targeted by melatonin to modulate luteinizing hormone secretion, but no may be important for prolactin release. J. Neuroendocr., 7 : 199-206 (1995).

Malpoux, B., Delgadillo, J.A. y Chemineau, P.: Neuroendocrinología del fotoperíodo en el control de la actividad reproductiva. En: Memorias del Seminario Internacional "Tópicos Avanzados en Reproducción Animal". Montecillo Edo. de México. 1997. 23-41. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Edo. de México. (1997).

Malven, P.V.: Pathophysiology of the puerperium: Definition of the problem. Proc. In. Congr. Anim. Reprod. Artif. Insemin., 4: 1111 (1984).

Marangos, P.J.; Patel, J., Hirata, F., Sonhein, D., Paul, S.M., Skolnick, P. and Goodwin, F.: Inhibition of diazepam binding by tryptophan derivatives including melatonin and its brain metabolite N-acetyl-5-methoxykynurenamine. Life Sci., 29: 259-267 (1981).

Marshall, F.H.A.: Physiology of Farm Animals. Cambridge University Press. Cambridge, Australia. 1920.

Marshall, F.H.A.: On the change over in the oestrous cycle in animals after transference across the equator with further observations on the incidence of the breeding seasons and the factors controlling periodicity. Proc. R. S. Br., 122: 413-428 (1937).

Martin, G.B.: Factors affecting the secretion of luteinizing hormone releasing hormone in the ewe. Biol. Rev., 59: 1-89 (1984).

Martin, J.E. and Klein, D.C.: Melatonin inhibition of the neonatal pituitary response to luteinizing hormone-releasing factor. Science, 191: 301-302 (1976).

Martin, J.E., Tyrey, L., Everett, J.W. and Fellows, R.E.: Variation in responsiveness to synthetic LH-releasing factor (LRF) in proestrous and diestrous-3 rats. Endocrinology, 94: 556-562 (1974).

Martin, G.B., Oldham, C.M., Cognie, Y. and Pearce, D.T.: The physiological responses of anovulatory ewes to the introduction of rams. A review. Livest. Prod. Sci., 15: 219-247 (1986).

Martin, G.B. and Thiery, J.C.: Hypothalamic multiunit activity and LH secretion in conscious sheep. Experimental Brain Res., 67: 469-478 (1987).

Martin, G.B., Price, C.A., Thiery, J.C. and Webb, R.: Interaction between inhibin, oestradiol and progesterone in the control of gonadotrophin secretion in the ewe. J. Reprod. Fertil., 82: 319-328 (1988).

Martínez, A., Herrera, J., Valencia, J. y Fernández-Baca, S.: Estudio de la actividad ovárica posparto mediante la determinación de progesterona en ovejas Dorset, Suffolk y Tabasco. Vet. Méx., 11: 127-131 (1980).

Matt, K.S. and Stetson, M.H.: Hypothalamic-pituitary-gonadal interactions during spontaneous testicular recrudescence in golden hamsters. Biol. Reprod., 20: 739-746 (1979).

Matthews, C.D., Kennaway, D.J. and Seamark, R.F.: Reproductive Studies on Pinealectomized Sheep. In: Pineal Function. Edited by Matthews, C.D. and Seamark, R.F. 137-147. Elsevier/North Holland, Amsterdam, Holland. 1981.

Mauleon, P. y Rougeot, J.: Régulation des saisons sexuelles chez des brebis de races différentes au moyer de divers rythmes lumineux. Annales de Biologie Animal Biochimique et Biophysique, 2 : 209-222 (1962).

Mauleon, P. and De Reviere, M.M.: Variations avec le age et la sexe des teneurs en hormones folliculo-stimulante (FSH) et luteinisante (LH) des ante'hypophyses de foetus de mouton. Ann. Biol. Anim. Biochim. Biophys., 9: 475-487 (1969).

Meyer, S.L. and Goodman, R.L.: Neurotransmitters involved in mediating the steroid-dependent suppression of pulsatile luteinizing hormone secretion in anoestrous ewes: Effects of receptors antagonist. Endocrinology, 116 : 2054-2061 (1985)

McCann, S.M.: Regulation of Follicle Stimulating Hormone and Luteinizing Hormone. In: Handbook of Physiology Section 7: Endocrinology, Volume IV; The Pituitary Gland, Part 2. Edited by Dill, D.B., Adolph, E.F. and Wilbur, C.G. American Physiological Society. Washington, D.C. 1974.

McDonald, M.F.: Estrous Synchronization and Control of the Estrous Cycle. In: Current Therapy in Theriogenology. Edited by Morrow, D.A. 887-891. Philadelphia, Pa., U.S.A. 1986.

McDonald, L.E.: Patrones de Reproducción. En: Endocrinología Veterinaria y Reproducción. Editado por McDonald, L.E. y Pineda, M.H. 337-387. Interamericana McGraw-Hill. México, D.F. 1991.

McGuire, W.J., Larson, R.L. and Kiracofe, G.H.: Syncro-Mate B induces estrus in ovariectomized cows and heifers. Theriogenology, 34: 33-37 (1990).

McKelvey, W.A.C., Wallace, J.M., Robinson, J.J. and Aitken, R.P.: Studies on increasing breeding frequency in the ewe. I. The fertilization of ova during the early post-partum period. Anim. Reprod. Sci., 18: 1-12 (1989).

McLeod, B.J. and Haresign, W.: Evidence that progesterone may influence subsequent luteal function in the ewe by modulating preovulatory follicle development. J. Reprod. Fertil., 71: 381-386 (1984).

McLeod, B.J., Haresign, W. and Lamming, G.E.: Response of seasonally anoestrous ewes to small-dose multiple injections of GnRH without progesterone pretreatment. J. Reprod. Fertil., 65: 223-230 (1982).

McMillen, I.C. and Nowak, R.: Maternal pinealectomy abolishes the diurnal rhythm in plasma melatonin concentrations in the fetal sheep and pregnant ewe during late gestation. J. Endocrinol., 120: 459-464 (1989).

McMillen, I.C., Parkington, H.C. and McCann, I.: Effect of isoprenaline on the output of melatonin from the fetal and newborn pineal gland in vitro. Acta Endocrinol. (Copenhagen), 121: 733-776 (1989).

McShane, T.M. and Keisler, D.H.: Effect of dietary energy on secretion of luteinizing hormone (LH) and response to hourly injections of LH in ewe lambs during increasing day length. Biol. Reprod., 42 (Suppl.): 47 (abstr.)(1990).

Milette, J.J. and Turek, F.W.: Circadian and photoperiodic effects of brief light pulses in male Djungarian hamsters. Biol. Reprod., 35: 327-335 (1986).

Moore, R.Y. and Klein, D.C.: Visual pathways and the central neural control of a circadian rhythm in pineal serotonin N-acetyl transferase activity. Brain Res., 71: 17-33 (1974).

Moore, R.W., Miller, C.M., Dow, B.W. and Staples, L.D.: Effect of melatonin on early breeding of F + and ++ Booroola X Perendale and Romney ewes. Proc. NZ Soc. Anim. Prod., 48: 109-111 (1988).

Morley, F.H.W.: Some seasonal factors affecting fertility among Merino ewes in the Trangie district of New South Wales. Aust. Vet. J., 24: 106-111 (1948).

Mukasa-Mugerwua, E., Kasali, O.B. and Said, A.N.: Effect of nutrition and endoparasitic treatment on growth, onset puberty and reproductive activity in Menz ewe lambs. Theriogenology, 36: 319-328 (1991).

Murray, R.M.: Age of onset of puberty in Merino ewes in semiarid tropical Queensland. Proc. Austr. Soc. Anim. Prod., 9: 181 (1972).

Mutiga, E.R. and Mukasa-Mugerwa, E.: Effect of the method of estrus synchronization and PMSG dosage on estrus and twinning in Ethiopian Menze sheep. Theriogenology, 38: 727-734 (1992).

Nett, T.M. and Niswender, G.D.: Influence of exogenous melatonin on seasonality of reproduction in sheep. Theriogenology, 17: 645-653 (1982).

Ng, T.B. and Lo, L.H.: Inhibitory actions of pineal indoles on steroidogenesis in isolated rat Leydig cells. J. Pineal Res., 5: 229-243 (1988).

Nicholls, T.J., Follet, B.K., Goldsmith, A.R. and Pearson, H.: Possible homologies between photorefractoriness in sheep and birds: The effect of thyroidectomy on the length of the ewes' breeding season. Reprod. Nutr. Dev., 28(2B): 375-385 (1988).

Nicholls, T.J., Jackson, G.L. and Follett, B.K.: Reproductive refractoriness in the Welsh Mountain ewe induced by a short photoperiod can be overridden by exposure to a shorter photoperiod. Biol. Reprod., 40: 81-86 (1989).

- Nowak, R. and Rodway, R.G.: Effect of intravaginal implants of melatonin on the onset of ovarian activity in adult and prepubertal ewes. J. Reprod. Fertil., 74: 287-293 (1985).
- Nowak, R. and Rodway, R.G.: Length of melatonin exposure and onset of ovarian activity in anoestrous ewes. J. Reprod. Fertil., 80: 343-347 (1987).
- Nowak, R., Young, I.R. and McMillen, I.C.: Emergence of the diurnal rhythm in plasma melatonin in newborn lambs delivered to intact or pinealectomized ewes. J. Endocrinol., 125: 97-102 (1990).
- O'Callaghan, D., Boland, M.P. and Roche, J.F.: Reproductive response of ewes to alternating 30 long and 30 short day photoperiods. 40th Annual Meeting of the E.A.A.P., Dublin, Vol. 2. 117-118 (abstr.). Dublin, Ireland. 1989a.
- O'Callaghan, D., Roche, F.J., Boland, M.P. and Karsch, F.J.: Does a melatonin implant mimic a short-day photoperiodic effect in ewes? J. Anim. Sci., 67 (Suppl. 1): 879 (abstr.) (1989b).
- Oldham, C.M.: Stimulation of ovulation in seasonally or lactationally anovular ewes by rams. Proc. Aust. Soc. Anim. Prod., 13: 73-74 (1980).
- Oldham, C.M., Martin, G.B. and Knight, T.W.: Stimulation of seasonally anovular Merino ewes by rams. I. Time from introduction of rams to the preovulatory LH surge and ovulation. Anim. Reprod. Sci., 1: 283-290 (1978).
- Oldham, C.M. and Martin, G.B.: Stimulation of seasonally anovular Merino ewes by rams. II. Premature regression of ram-induced corpora lutea. Anim. Reprod. Sci., 1: 291-295 (1978).
- Oldham, C.M., Pearce, D.T. and Gray, S.J.: Progesterone priming and age of the ewe affect the life-span of corpora lutea induced in the seasonally anovulatory Merino ewe by the "ram effect". J. Reprod. Fertil., 75: 29-33 (1985).
- Ortavant, R., Pelletier, J.P., Thimonier, J. and Volland-Nail, P.: Photoperiod: Mass-proximal and distal factor of the circannual cycle of reproduction in farm mammals. Oxf. Rev. Reprod. Biol., 7: 305-345 (1985).
- Ortega, E., Acosta, C., González, A. y de Alba, J.: Edad al primer parto y frecuencia reproductiva en ovinos de pelo. ALPA, 16: 135 (1981).
- Oyendiji, M.O., Akusu, M.O. and Egbunike, G.N.: Comparative studies on the effectiveness of sil-estrus implants, veramix sheep sponges and prostaglandin F₂ α in synchronizing estrus in West African Dwarf sheep. Theriogenology, 34: 613-618 (1990).
- Oyendipe, E.O., Pathiraja, N., Edqvist, L.E. and Buvanendran, V.: Onset of puberty and estrous cycle phenomena in Yankasa ewes as monitored by plasma progesterone concentrations. Anim. Reprod. Sci., 12: 195-199 (1986).
- Patterson, D.J. and Corah, L.R.: Evaluation of a melengestrol acetate and prostaglandin F₂ α system for the synchronization of estrus in beef heifers. Theriogenology, 38: 441-447 (1992).

Pearce, D.T. and Oldham, C.M.: The Ram Effect, its Mechanism and Application to the Management of Sheep. In: *Reproduction in Sheep*. Edited by Lindsay, D.R. and Pearce, D.T. 26-34. Australian Academy of Science. Cambridge University Press. Camberra, Australia. 1984.

Pearce, D.T., Martin, G.B. and Oldham, C.M.: Corpora lutea with a short life-span induced by rams in seasonally anovulatory ewes are prevented by progesterone delaying the preovulatory surge of LH. J. Reprod. Fertil., 75: 79-84 (1985).

Pell, J.M. and Bergman, E.N.: Cerebral metabolism of amino acid and glucose in fed and fasted sheep. Am. J. Physiol., 244: E282-E289 (1983).

Pelletier, J. and Ortavant, R.: Photoperiodic control of LH release in the ram. II. Light-androgens interaction. Acta Endocrinol. Copenhage, 78: 442-450 (1975).

Pelletier, J. and Almeida, G.: Short light cycles induce persistent reproductive activity in Ile-de-France rams. J. Reprod. Fertil., 34 (Suppl.): 215-226 (1987).

Pelletier, J. and Thimonier, J.: The measurement of daylength in the Ile-de-France ram. J. Reprod. Fertil., 81: 181-186 (1987).

Pelletier, J., Chemineau, P., Thimonier, J. and Volland-Nail, P.: Environment and Changes in Reproductive Activity in Sheep and goats. In: *Comparative Physiology of Environmental Adaptations*. Edited by Pévet, P. 121-135, Vol. 3. 8th ESCP Conf. Strasbourg, Kargel, Basel. 1987.

Pérez, R.H.: Influencia de factores ambientales y parámetros genéticos del comportamiento predestete en ovinos Tabasco bajo pastoreo en el trópico húmedo. Tesis de Maestría en Producción Animal Tropical. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Autónoma de Yucatán. Yucatán, Méx. 1995.

Perón, N., Limas, T. y Fuentes, J.L.: El ovino Pelibuey de Cuba. Revisión bibliográfica de algunas características reproductivas. Ann. Zootech., 66: 32-39 (1991).

Pineda, M.H.: Patrones Reproductivos de la Oveja y la Cabra. En: *Endocrinología Veterinaria y Reproducción*. Editado por McDonald, L.E. y Pineda, M.H. 416-435. Interamericana McGraw-Hill. México, D.F. 1991.

Pittendrigh, C.S.: Circadian rhythms and circadian organization of living system. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 25:159-182 (1960).

Ponce de León, C.J.M., Valencia, Z.M., Rodríguez, A.A. y González, P.E.: Efecto del sistema de alimentación y época de nacimiento sobre la aparición del primer celo en borregas Pelibuey. Memorias de la XV Reunión Anual del Instituto Nacional de Investigaciones Pecuaras. México, D.F. 1981. 39-43. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos. México, D.F. (1981).

Porras, A.A., Galina, H.C. y Zarco, Q.L.: Inducción y sincronización de estros utilizando progestágenos. Memorias del Curso Internacional de Reproducción Bovina. México, D.F. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. (1990).

Poulton, A.L., English, J., Symons, A.M. and Arendt, J.: Effects of various melatonin treatments on plasma prolactin concentrations in the ewe. J. Endocrinol., 108: 287-292 (1986).

Poulton, A.L., English, J., Symons, A.M. and Arendt, J.: Changes in plasma concentrations of LH, FSH and prolactin in ewes receiving melatonin and short photoperiod to induce early onset of breeding activity. J. Endocrinol., 112: 102-111 (1987a).

Poulton, A.L., Symons, A.M., Kelly, M.I. and Arendt, J.: Intraruminal soluble glass boluses can induce early onset of ovarian activity in ewes. J. Reprod. Fertil., 80: 235-239 (1987b).

Poulton, A.L., Brown, D.C., Thomas, E.M., Kelly, M.I., Symons, A.M. and Arendt, J.: Use of an intraruminal soluble glass bolus containing melatonin for early lamb production. Vet. Rec., 122: 226-228 (1988).

Quinlivan, T.D. and Robinson, T.J.: The Number of Spermatozoa in the Fallopian Tubes of Ewes at Intervals After Artificial Insemination Following Withdrawal of SC9880 Impregnated Sponges. In: The Control of the Ovarian Cycle in the Sheep. Edited by Robinson, T.J. 177. Sydney University Press. Sydney, Australia. 1967.

Quintal, F.J.A. y Rojas, R.O.: Manejo Posparto. En: Tecnología Para la Producción de Ovejas Tropicales. Oficina Regional Para América Latina y el Caribe. Santiago de Chile, República de Chile. 1989. 67-77. FAO. Santiago de Chile. 1989.

Quirke, J.F.: Regulation of puberty and reproduction in female lambs: A review. Livestock Prod. Sci., 8: 37-53 (1981).

Quirke, J.F., Stabenfeldt, G.H. and Bradford, G.E.: Onset of puberty and duration of the breeding season in Suffolk, Rambouillet, Finnish Landrace, Dorset and Finn-Dorset ewe lambs. J. Anim. Sci., 60: 1463-1471 (1985).

Quirke, J.F., Stabenfeldt, G.H. and Bradford, G.E.: Year and season effects on oestrus and ovarian activity in ewes of different breeds and crosses. Anim. Reprod. Sci., 16: 39-52 (1988).

Quispe, T.L.: Estudios sobre el uso de acetato de melengestrol para la sincronización e inducción de estros en ovejas. Tesis de Doctorado en Producción Animal. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1989.

Quispe, T., Zarco, L., Ortíz, A. and Valencia, J.: Estrus synchronization with melengestrol acetate in cyclic ewes. Insemination with fresh or frozen semen during the first or second estrus posttreatment. Theriogenology., 41 : 1385-1392 (1994).

Quispe, T., Zarco, L., Ortíz, A. y Valencia, J. :Sincronización de estros en ovejas mediante tratamiento corto con acetato de melengestrol (MGA) combinado con cipionato de estradiol (ECP) Vet. Méx., 26 : 23-29 (1995).

Radford, H.M.: Variation in the incidence of twin ovulations in Merino ewes on a constant plane of nutrition. J. Agric. Res., 10: 378-386 (1959).

Rahe, C.H., Owens, R.E., Fleeger, J.L., Newton, H.J. and Harms, P.G.: Pattern of plasma luteinizing hormone in the cycling cow: Dependence upon the period of the cycle. Endocrinology, 107: 498-503 (1980).

Ralph, C.L., Mull, D., Lynch, H.J. and Hedlund, L.: A melatonin rhythm persist in rat pineals in darkness. Endocrinology, 89: 1362-1366 (1971).

Randel, R.D.: Nutrition and postpartum rebreeding in cattle. J. Anim. Sci., 68: 853 (1990).

Ramaley, J. and Bunn, E.L.: Seasonal variations in the onset of puberty in rats. Endocrinology, 91: 611-613 (1972).

Ramírez-Godínez, J.A., Kiracofe, G.H. and McKee, R.M.M.: Conception rates and interval to estrus after administering PGF2-alfa, Estradiol Valerate and Norgestomet to cycling beef cows. Joint Ann. Meet. Am. Soc. Anim. Sci., 21: 158 (1982)(Abstr.).

Rasmussens, D.D.: The interaction between mediobasal-hypothalamic dopaminergic and endorphinergic neuronal systems as a key regulator of reproduction: a hypothesis. J. Endocrinol. Investigation, 14: 323-352 (1991).

Redman, J. and Armstrong, S.M.: Re-entrainment of rat circadian activity rhythms: effects of melatonin. J. Pineal Res., 5: 203-213 (1988).

Redman, J., Armstrong, S.M. and Ng, M.T.: Free running activity rhythms in the rat: entrainment by melatonin. Science, 219: 1089-1091 (1983).

Reiter, R.J.: Circannual reproductive rhythms in mammals related to photoperiod and pineal function. A review. Cronobiologia, 1: 365-395 (1974).

Reiter, R.J. : The mammalian pineal gland : esturcture and function. Am. J. Anatom., 162 : 287-313 (1981).

Reiter, R.J.: Action spectra. Dose response relationships, and temporal aspects of lighth's effects on the pineal gland. Ann. N.Y. Academic. Sci., 453: 215-230 (1985)

Reiter, R.J.: The Pineal Gland and Pubertal Development in Mammals: A State of the Art Assessment. In: The Pineal Gland During Development: From Fetus to Adult. Edited by Gupta, D. and Reiter, R.J. 100-116. Crom Helm. London, U.K. 1986.

Reiter, R.J., Steinlechner, S., Richardson, B.A. and King, T.S.: Differential response of pineal melatonin levels to light at night in laboratory-raised and wild-captured 13-lined ground squirrels (*Spermophilus tridecemlineatus*). Life Sci., 32: 2625-2629 (1983).

Reiter, R.J.: The Pineal Gland: Reproductive Interactions. In: Vertebrate Endocrinology; Fundamental and Biomedical Implications. Vol. 4 Part B. 269-309. Academic Press. 1991.

Remé, Ch., Wirz-Justice, A., Rhyner, A. and Hofmann, S.: Circadian rhythm in the light response of rat retinal disc-shedding and autophagy. Brain. Res., 369: 356-360 (1986).

Reeves, J.J.: Neuroendocrinology of the Reproduction. In: Reproduction in Farm Animals. Edited by Hafez, E.S.E. 110-123. Lea and Febiger. Philadelphia, Pa., U.S.A. 1980

Rhind, S.M. and McNeilly, A.S.: Follicle populations, ovulation rates and plasma profiles of LH, FSH and prolactin in Scottish Blackface ewes in high and low levels of body condition. Anim. Reprod. Sci., 10: 105-115 (1986).

Robinson, T.J.: Use of progestagen impregnated sponges inserted intravaginally or subcutaneously for the control of the oestrus cycle in the sheep. Nature, 206: 39-41 (1965).

Robinson, T.J. and Smith, J.F.: The Evaluation of SC-9880 Impregnated Intravaginal Sponges Used with or Without PMS for the Advancement of the Breeding Season of British Breed Ewes. In: The Control of the Ovarian Cycle in Sheep. Edited by Robinson, T.J. 149-157. Sydney University Press. Sydney, Australia. 1967.

Robinson, T.J.: The seasonal nature of reproduction phenomena in fertility following synchronization of oestrus. J. Reprod. Fert., 24: 19-27 (1971).

Robinson, T.J.: Special problems of the control of the cycle in sheep and goat. VII Inter. Congr. of Reprod. and A. I., I: 131-139 (1972).

Robinson, T.J.: Factors involved in the failure of sperm transport and survival in the female reproductive tract. J. Reprod. Fert., (Suppl.) 18: 103-109 (1973).

Robinson, T.J. and Orskov, E.R.: An integrated approach to improving the biological efficiency of sheep meat production. World Rev. Anim. Prod., 11: 63-76 (1975).

Robinson, J.E. and Karsch, F.J.: Refractoriness to inductive daylengths terminates the breeding season of the Suffolk ewe. Biol. Reprod., 31: 656-663 (1984).

Robinson, J.E. and Karsch, F.J.: Photoperiodic history and changing melatonin pattern determine the neuroendocrine response of the ewe to the daylength. J. Reprod. Fert., 80: 159-165 (1987).

Robinson, T.J., Moore, M.W., Holst, P.J. and Smith, J.F.: The Evaluation of Several Progestagens Administered in Intravaginal Sponges for the Synchronisation of Oestrus in the Entire Cyclic Merino Ewe. In: The Control of the Ovarian Cycle in the Sheep. Edited by Robinson, T.J. 76. Sydney University Press. Sydney, Australia. 1967.

Robinson, J.E., Wayne, L.N. and Karsch, F.J.: Refractoriness to inhibitory daylengths initiates the breeding season of the Suffolk ewe. Biol. Reprod., 32: 1024-1030 (1985).

Robinson, J.J., Aitken, R.P., Atkinson, T. and Fraser, C.: The effect of oral administration of melatonin and/or exposure to a vasectomized ram on ovarian activity in ewes. Anim. Prod., 40: 524 (1985).

Robinson, J.J., Wigzell, S., Aitken, R.P., Wallace, J.M., Ireland, S. and Robertson, I.S.: The modifying effects of melatonin, ram exposure and plane of nutrition on the onset of ovarian activity, ovulation rate and the endocrine status of ewes. Anim. Reprod. Sci., 26: 73-91 (1991).

Robinson, J.J., Wigzell, S., Aitken, R.P., Wallace, J.M., Ireland, S., and Robertson, I.S.: Daily oral administration of melatonin from March onwards advances by 4 months the breeding season of ewes maintained under the ambient photoperiod at 57° N. Anim. Reprod. Sci., 27: 141-160 (1992).

Roche, J.F., Karsch, F.J., Foster, D.L., Takagi, S. and Dzuik, D.J.: Effect of pinealectomy on estrus, ovulation and luteinizing hormones in ewes. Biol. Reprod., 2: 251-254 (1970).

Rodríguez-Maltos, R., Zarco, L. and Cruz, C.: Effects of different levels of supplementation on age and weight at puberty onset in Pelibuey ewes born during the autumn. 12th International Congress on Animal Reproduction. The Hague, The Netherlands. 1992. Serie 616. 2096-2098. Free Communications Numbers. 1992.

Rodríguez, M.R.: Efecto de la suplementación sobre el inicio de la actividad reproductiva de la oveja Tabasco o Pelibuey. Tesis de Doctorado en Producción Animal. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1991.

Rojas, R.O., Bares, Q.R. y Murguía, O.M.L.: Efecto de la sobrealimentación sobre la tasa ovulatoria en borregos Pelibuey en condiciones tropicales. Memorias de la Reunión Nacional de Investigación Pecuaria Tamaulipas 1991. Cd. Victoria, Tamaulipas, México. 1991. 100. Universidad Autónoma de Tamaulipas. Cd. Victoria, Tamaulipas, México. (1991).

Rollag, M.D., O'Callaghan, P.L. and Niswender, G.D.: Serum melatonin concentrations during different stages of the annual reproductive cycle in ewes. Biol. Reprod., 18: 279-285 (1978).

Rosenstein, R.E. and Cardinali, D.P.: Melatonin increases in vivo GABA accumulation in rat hypothalamus, cerebellum, cerebral cortex and pineal gland. Brain. Res., 398: 403-406 (1986).

Ruiz, J.G.: Estudio del ovino tropical "Pedigüey" del sureste de México y sus cruizas con el ovino Merino. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1966.

- Rusak, B. and Zucker, I.: Neural regulation of circadian rhythms. Physiol. Rev., **59**: 449-526 (1979).
- Rusak, B. and Groos, G.: Suprachiasmatic stimulation phase shifts rodent circadian rhythms. Science, **215**: 1407-1409 (1982).
- Rutter, L.M., Snopek, R. and Manns, J.G.: Serum concentrations of IGF-I in postpartum beef cows. J. Anim. Sci., **67**: 2060 (1989).
- Ryan, K.D. and Foster, D.L.: Two surges at puberty in the female lamb: Possible role of progesterone. Biol. Reprod. (Suppl. 1), **18**: 58 (1978).
- Ryan, K.D. and Foster, D.L.: Neuroendocrine mechanisms involved in onset of puberty in the female: Concepts derived from the lamb. Federation Proceedings, **39**: 2372-2377 (1980).
- Rydberg, C.O., Erickson, R., Vatthauer, R.J. and Pope, A.L.: Effect of age and time of breeding on fertility. NC-111 Report (1976).
- Safranski, T.J., Lamberson, W.R. and Keisler, D.H.: Use of melengestrol acetate and gonadotropins to induce fertile estrus in seasonally anoestrus ewe. J. Anim. Sci., **70**: 2935-2941 (1992).
- Salinas, T.E., Martínez, R.L. y González, P.E.: Efecto de la suplementación en la gestación y la lactancia de borregas Tabasco o Pelibuey sobre la aparición del primer celo y el peso al destete de los corderos. Memorias. XII Reunión Anual del Instituto Nacional de Investigaciones Pecuarias. 48. Secretaría de Agricultura y Ganadería, México, D.F. (1975).
- Scaramuzzi, R.J., Tillson, S.A., Thorneycroft, I.H. and Caldwell, B.V.: Action of exogenous progesterone and estrogen on behavioural estrus, and luteinizing hormone levels in the ovariectomized ewe. Endocrinology, **88**: 1184-1189 (1971).
- Schneider, J.E. and Wade, G.N.: Availability of metabolic fuels controls estrous cyclicity of Syrian hamsters. Science, **244**: 1326 (1989).
- Schillo, K.K.: Effects of dietary energy on control of luteinizing hormone secretion in cattle and sheep. J. Anim. Sci., **70**: 1271-1283 (1992).
- Schillo, K.K., Hall, B.J. and Hileman, S.M.: Effects of nutrition and season on the onset of puberty in the beef heifer. J. Anim. Sci., **70**: 3994-4005 (1992).
- Schwartz, W.J., Reppert, S.M., Eagan, S.M. and Moore-Ede, M.C.: In vivo metabolic activity of the suprachiasmatic nuclei: A comparative study. Brain Res., **274**: 184-187 (1983).
- Seamark, R.F., Kennaway, D.J. and Dunstan, E.A.: Veterinary implants. International Patent Cooperation Treaty (PCT) Number WO 85/03227. 1985.

Sebastian, A.L., De Miguel, M.A., Brunet, A.G. and Garcia, T.P.: Attainment of puberty in Manchega ewe lambs born in the fall and stimulated by rams. Anim. Breed. Abstr., 52: 232 (1984).

Shaw, P.F., Kennaway, D.J. and Seamark, R.F.: Evidence of high concentrations of melatonin in lateral ventricular cerebral spinal fluid of sheep. J. Pineal Res., 6: 201-208 (1989).

Shelby, J.A., Engdahl, G.R., Williams, N.H. and McCown, C.S.: Induction and synchronization of estrus in Rambouillet ewes during late spring. J. Anim. Sci. (Suppl. 1), 68: 482 (Abstr.) (1990).

Shelton, J.N. and Robinson, T.J.: The Evaluation of Several Progestagens Treatments in the Entire Cyclic Merino Ewe. In: The Control of the Ovarian Cycle in the Sheep. Edited by Robinson, T.J. 39-47. Sydney University Press. Sydney, Australia. 1967.

Southee, J.A., Hunter, M.G. and Haresign, W.: Function of abnormal corpora lutea in vivo after GnRH-induced ovulation in the anoestrus ewe. J. Reprod. Fertil., 84: 131 (1988).

Spitzer, J.C. and Carpenter, R.H.: Estrus and pregnancy rates following synchronization with cronolone intravaginal sponge or norgestomet ear implant in cycling ewes. Theriogenology, 16: 287-294 (1981).

Squires, E.L., Scaramuzzi, R.J., Caldwell, B.V. and Inskeep, E.K.: LH release and ovulation in the prepuberal lamb. J. Anim. Sci., 34: 614-619 (1972).

Staples, L.: The development of "REGULIN" from concept to international market place. Aust. J. Biotech., 3: 164-175 (1989).

Staples, L., McPhee, S., Reeve, J. and Williams, A.: Controlled delivery of melatonin in winter delays the normal seasonal quiescence of ovarian function in ewes. Proc. UK Soc. Stud. Fertil., 47: (1986a).

Staples, L., McPhee, S., Ayton, B., Reeve, J. and Williams, A.: Optimum melatonin treatment to improve reproductive performance of Merino, Border Leicester X Merino and Romney ewes joined in spring and early summer. Proc. Aust. Soc. Reprod. Biol., 18: 23 (Abstr.) (1986b).

Staples, L.D., McPhee, S., Kennaway, D.J. and Williams, A.H.: The influence of exogenous melatonin on the seasonal patterns of ovulation and oestrus in sheep. Anim. Reprod. Sci., 30: 185-223 (1992).

Steiner, R.A., Cameron, J.L., McNeill, T.H., Clifton, D.K. and Bremner, W.J.: Metabolic Signals for the Onset of Puberty. In: Neuroendocrine Aspects of Reproduction. Ed. by Norman, R.L. 183-227. Academic Press. New York, U.S.A. 1983.

Steinlechner, S. and Niklowitz, P.: Impact of photoperiod and melatonin on reproduction in small mammals. Anim. Reprod. Sci., 30: 1-28 (1992).

Sutama, I.K., Edey, T.N. and Fletcher, L.C.: Peri-pubertal ovulatory events and progesterone profiles of Javanese Thin-Tail sheep. Anim. Reprod. Sci., 16: 53-60 (1988a).

Swanson, L.H. and Kuypers, H.G.J.M. : The paraventricular nucleus of the hypothalamus: cytoarchitectonic subdivisions and organization of projections to the pituitary, dorsal vagal complex, and spinal cord as demonstrated by retrograde fluorescence double-labelling methods. J. Comparative Neurol., 194 : 550-570 (1980).

Symons, A.M., Arendt, J., Poulton, A.L. and English, J.: Induction of early seasonal sensitivity to melatonin in Suffolk-cross ewes. Chronobiol. Int., 4: 219-223 (1987).

Tamarkin, L., Hutchinson, J.S. and Goldman, B.D.: Regulation of serum gonadotropins by photoperiod and testicular hormone in the Syrian hamster. Endocrinology, 99: 1528-1533 (1976).

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

Thiery, J.C. : Monoamine content of the stalk-median eminence and hypothalamus in adult female sheep as affected by daylength. J. Neuroendocr., 3 : 407-411 (1991).

Thiery, J.C., Godoux, F., Tillet, Y., Caldani, M. Bataillier, M. and Kerdelhue, B : Determination of hypothalamic monoamines and their metabolites in the hypothalamus of the female sheep. Annales d'Endocrinologie 18^{ème} Congrès de la Société de Neuroendocrinologie Expérimentale. Abstr. 89. Rennes, France. 1989.

Thiery, J.C., Pelletier, J. and Signoret, J.P.: Study on structures and functions of the hypothalamus of the ewes in relation with LH secretion. Psychoneuroendocrinology in Reprod. Biomed. Press. 175-180 (1979).

Thimonier, J.: Hormonal control of the oestrus cycle in the ewe. (A review). Livest. Prod. Sci., 6: 39-50 (1979).

Thimonier, J., Brieu, V., Ortavant, R. and Pelletier, J.: Daylength measurement in sheep. Biol. Reprod. (Suppl. 1) 32: 36 (Abstr.) (1985).

Thimonier, J. : Contrôle photopériodique de l'activité ovulatoire chez la brebis : existence de rythmes endogènes. Thèse D Sc. Université François Rabelais de Tours. France. 1989.

Thwaites, C.J.: Photoperiodic control of breeding activity in the Southdown ewe with particular reference to the effects of an equatorial light regime. J. Agric. Sci., Cambridge, 65: 57-64 (1965).

Tillet, Y. : Distribution of neurotransmitters in the sheep brain. J. Reprod. Fert. (Suppl.), 49 : 199-220 (1995).

Tritschler, II, J.P., Duby, R.T., Parsons, E.M., Parsons, M.J. and Giordano, D.J.: Comparison of two progestogens during out-of-season breeding in a commercial ewe flock. Theriogenology, 35: 943-952 (1991).

Tronson, A.O., Willadsen, S.M. and Moor, R.M.: Reproductive function in prepuberal lambs: ovulation, embryo development and ovarian steroidogenesis. J. Reprod. Fertil., 49: 69-75 (1977).

Turek, F.W.: The interaction of the photoperiod and testosterone in regulating serum gonadotropin levels in castrated male hamsters. Endocrinology, 101: 1210-1215 (1977).

Turek, F.W.: Role of the pineal gland in photoperiod-induced changes in hypothalamic-pituitary sensitivity to testosterone feedback in castrated male hamsters. Endocrinology, 104: 636-640 (1979).

Turek, F.W., Elliott, J.A., Alvis, J.D. and Menaker, M.: The interaction of castration and photoperiod in the regulation of hypophysial and serum gonadotropin levels in male golden hamsters. Endocrinology, 96: 854-860 (1975).

Valencia, Z.M., Castillo, R.H. y Berruecos, V.J.M.: Reproducción y manejo del borrego Tabasco Pelibuey. Téc. Pecu. Méx., 29: 66-72 (1975).

Valencia, M., Heredia, M. y González, E.: Estacionalidad reproductiva en ovejas Pelibuey. ALPA, 16: 137 (1981).

Valencia, Z.M. and González, P.E.: Pelibuey Sheep in Mexico. In: Hair Sheep of Western Africa and Americas. A Genetic Resource for the Tropics. Edited by Fitzhugh, H.A. and Bradford, G.E. Chap. 2.1. 55-73. A Winrock International Study Published by Westview Press. Boulder, Co. U.S.A. 1983.

Valencia, J., González-Reyna, A. and López-Barbella, S.F.: Hair Sheep in México and Venezuela: Reproduction in Pelibuey and West African Sheep. Proc. Final Res. Co-ordination Meet. Bogotá, Colombia. 1990. 229-319. Livestock Reproduction in Latin America. Bogotá, Colombia. (1990).

Vasely, J.A.: Induction of lambing every eight months in two breeds of sheep by light control with or without hormonal treatment. Anim. Prod., 21: 165-174 (1975).

Velázquez, J.I.A.: Efecto del nivel de suplementación sobre la presentación del primer estro en ovejas Tabasco. Tesis de Licenciatura. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1990.

Velázquez, J.I.A., Cruz, L.C. y Alvarez, J.: Centro de Investigación, Enseñanza y Extensión en Ganadería Tropical: Boletín Informativo 1989/90. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1990.

Viguie, C., Caraty, A., Locatelli, A. and Malpoux, B.: Regulation of luteinizing hormone-releasing hormone LHRH secretion by melatonin in the ewe. I. Simultaneous delayed increase in LHRH and luteinizing hormone pulsatile secretion. Biol. Reprod., 52: 1114-1120 (1995).

Viguie, C., Thibault, J., Thiery, J.C., Tillet, Y. and Malpoux, B. : Characterisation of the short days-induced decrease in the median eminence tyrosine hydroxylase activity in the ewe : temporal relationship to the changes in LH and PRL secretion and short day-like effects of melatonin. Endocrinology, 138: 499-506 (1997).

Wallace, J.M., McNelly, A.S. and Baird, D.T.: Induction of ovulation during anoestrous in two breeds of sheep with multiple injections of LH alone or in combination with FSH. J. Endocr., 111: 181-190 (1986).

Wallace, J.M., Robinson, J.J., Wigzell, S. and Aitken, J.P.: Effect of melatonin on the peripheral concentration of LH and progesterone after oestrus and on conception rate in ewes. J. Endocrinol., 119: 523-530 (1988).

Wallace, J.M., Robinson, J.J., McKelvey, W.A.C. and Aitken, R.P.: Studies on increasing breeding frequency in the ewe. 2. The endocrine status of lactating ewes induced to ovulate 28, 35 or 42 days post-partum. Anim. Reprod. Sci., 18: 271-283 (1989).

Ward, W.R.: Development of the Female Reproductive Tract, Oogenesis and Puberty. In: Current Therapy in Theriogenology. Edited by Morrow, D.A. 887-891. W.B. Saunders. Philadelphia, Pa., U.S.A. 1986.

Ward, S.J. and Williams, H.L.: Out-of-season breeding in adult Suffolk ewes following light and melatonin treatment. Anim. Prod., 44: 485-489 (1988).

Wayne, N.L., Malpoux, B. and Karsch, F.J.: How does melatonin code for daylength in the ewe: Duration of nocturnal melatonin release or coincidence of melatonin with a light-entrained sensitive period. Biol. Reprod., 39: 66-75 (1988a).

Wayne, N.L., Malpoux, B. and Karsch, F.J.: Photoperiodic requirements for timing the onset and duration of the breeding season in the ewe. Biol. Reprod., 38 (Suppl. 1): 408 (Abstr.) (1988b).

Wayne, N.L., Malpoux, B. and Karsch, F.J.: Photoperiodic requirements for timing the onset and duration of the breeding season of the ewe: Synchronization of an endogenous rhythm of reproduction. J. Comparative Physiol., A, 166: 835-842 (1990).

Wheeter, A.G. and Land, R.B.: Seasonal variation in oestrous and ovarian activity of Finnish Landrace, Tasmanian Merino and Scottish Black-face ewes. Anim. Prod., 24: 363-376 (1977).

Whisnant, C.S. and Goodman, R.L. : Effect of anterior Hypothalamic deafferentation on the negative feedback of gonadal steroids on luteinizing hormone pulse frequency in the ewe. Domestic Anim. Endocrinol., 11: 151-159 (1994).

White, R.M., Alvarez, L.J.A. y Zarco, Q.L.: Centro de Investigación, Enseñanza y Extensión en Ganadería Tropical. Boletín Informativo 1987/88. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1987/88.

Wigzell, S., Robinson, J.J., Aitken, R.P. and McKelvey, W.A.C.: Effect of the oral administration of melatonin at two times of the year on ovarian activity in ewes. Anim. Prod., 42:448-449 (Abstr.) (1986).

Williams, H.: The photoperiodicity of British ewes. Span., 13: 1-4 (1970).

Williams, H. and Ward, S.: Melatonin and light treatment of ewes for autumn lambing. Reprod. Nutr. Dév., 28 (2B): 423-429 (1988).

Williams, A.H., McPhee, S.R., Reeve, J.L. and Staples, L.D.: Optimum use of subcutaneous melatonin implants to enhance the reproductive performance of seasonal and non-seasonal sheep joined in spring and early summer. Anim. Reprod. Sci., 30: 225-258 (1992).

Wood, R.I., Claypool, L.E., Ebling, F.J.P. and Foster, D.L.: Entrainment of the melatonin rhythms in early postnatal lambs and their mothers. J. Biol. Rhythms, 4: 457-465 (1989).

Woodfill, C.J.I., Robinson, J.E., Malpoux, B. and Karsch, F.J.: Synchronization of the circannual reproductive rhythm of the ewe by discrete photoperiodic signals. Biol. Reprod., 45: 110-121 (1991).

Woody, C.D., Beauchene, S.L., Feccia, R.C., Sepe, P.A., Higgins, F.M., Cowan, W.A. and Riesen, J.W.: Regulation of the estrous cycle in ewes with progestin containing implants: influence of dose and day of cycle at treatment. Theriogenology, 19: 677-684 (1983).

Worthy, K. and Haresign, W.: Evidence that the onset of seasonal anoestrus in the ewe may be independent of increasing prolactin concentrations and daylength. J. Reprod. Fertil., 69: 41-48 (1983).

Yeates, N.T.M.: The breeding season of the sheep with particular reference to its modification by artificial light. J. Agric. Sci., Cambridge, 39: 1-43 (1949).

Yellon, S.M. and Foster, D.L.: Photoperiod mediated melatonin patterns in the lamb before and after puberty and in delayed puberty. Endocrinology, 110 (Suppl. 1): 117 (Abstr.) (1982).

Yellon, S.M. and Foster, D.L.: Melatonin rhythms mediate photoperiodic timing of puberty in the female lamb. Biol. Reprod. 30 (Suppl., 1): 107 (Abstr.) (1984).

Yellon, S.M. and Foster, D.L.: Alternated photoperiods time puberty in the female lamb. Endocrinology, 116: 2090-2097 (1985).

Yellon, S.M. and Foster, D.L.: Melatonin rhythms time photoperiod-induced puberty in the female lamb. Endocrinology, 119: 44-49 (1986).

Yellon, S.M. and Goldman, B.D.: Influence of short days on diurnal patterns of serum gonadotrophins and prolactin concentrations in the male Djungarian hamster. *Phodopus sungorus*. J. Reprod. Fertil., 80: 167-174 (1987).

Yellon, S.M. and Longo, L.D.: Melatonin rhythms in fetal and maternal circulation during pregnancy in sheep. Am. J. Physiol., 252: E799-E802 (1987).

Yellon, S.M. and Longo, L.D.: Effect of maternal pinealectomy and reverse photoperiod on the circadian melatonin rhythm in the sheep and fetus during the last trimester of pregnancy. Biol. Reprod., 39: 1093-1099 (1988).

Yellon, S.M., Bittman, E.L., Lehman, M.N., Olster, D.H., Robinson, J.E. and Karsch, F.J.: importance of duration of nocturnal melatonin secretion in determining the reproductive response to inductive photoperiod in the ewe. Biol. Reprod., 32: 523-529 (1985).

Yellon, S.M., Foster, D.L., Longo, L.D. and Suttie, J.M.: Ontogenie of pineal melatonin rhythm and implications for reproductive development in domestic ruminants. Anim. Reprod. Sci., 30: 91-112 (1992).

Yu, H.S., Tsin, A.T.C. and Reiter, R.J.: Melatonin: History, Biosynthesis, and Assay Methodology. In: *Biosynthesis, Physiological Effects, and Clinical Applications*. Edited by Yu, H.S. and Reiter, R.J. 21-16. CRC Press. Boca Raton, Florida, U.S.A. 1993.

Zarco, Q.L., Stabenfeldt, G.H., Quirke, F.J., Kindahl, H. and Bradford, G.E.: Release of prostaglandin F2a and the timing of events associated with luteolysis in ewes with oestrus cycles of different lengths. J. Reprod. Fert., 83: 517-526 (1988).

Zemdegs, I.Z., McMillen, I.C., Walker, D.W., Thorburn, G.D. and Nowak, R.: Diurnal rhythm in plasma melatonin concentrations in the fetal sheep and pregnant ewe during the late gestation. Endocrinology, 123: 284-289 (1988).

III. EXPERIMENTO I

Comparación de Tres Métodos Hormonales de Inducción de la Pubertad en el Mes de Febrero en Corderas Pelibuey Nacidas en el Verano y Suplementadas con Concentrado a Partir del Destete.

III.1. Resumen

Se utilizaron 76 corderas Pelibuey nacidas durante julio y agosto de 1991 y destetadas a los 90 días de edad, para recibir a partir de ese momento suplementación con concentrado (15% PC y 3500 Kcal/kg) equivalente al 2.0% de su peso corporal. A los 6.5 meses de edad los animales fueron asignados a uno de los siguientes tratamientos para la inducción de actividad ovárica: grupo FGA (n = 18), tratadas con esponjas intravaginales con 40 mg de acetato de flurogestona (FGA) durante 14 días, más 330 UI de PMSG intramuscular al retirar las esponjas; grupo SMB (n = 19), implante subcutáneo de norgestomet (3 mg) durante 9 días, más una inyección IM de 2.5 mg de valerato de estradiol y 1.5 mg de Norgestomet al colocar el implante, además de 330 UI de PMSG al momento de removerlo; grupo MGA (n = 19), recibieron 0.22 mg de acetato de melengestrol (MGA) por animal por día mezclado en el alimento durante 9 días, más 330 UI de PMSG al retirar el tratamiento; y grupo Testigo (n = 20). Se detectaron estros con machos vasectomizados dos veces y día y se tomaron muestras de sangre para determinación de progesterona dos veces por semana.

Durante la primer semana después de retirados los tratamientos el porcentaje de hembras en estro en el grupo MGA (21.1%) fue significativamente menor ($P < 0.05$) que en los grupos FGA (88.9%) y SMB (63.2%), mientras que el porcentaje de animales en estro en el grupo Testigo (0.0%) fue significativamente menor ($P < 0.05$) al de todos los grupos tratados. El porcentaje de ovulaciones fue mayor ($P < 0.05$) en el grupo FGA (94.4%) que en los grupos restantes (SMB = 37.8%; MGA = 26.3% y Testigo = 5.0%); en tanto que el intervalo del retiro del tratamiento al primer estro fue menor ($P < 0.05$) en el grupo FGA (43.5 ± 5.0 h), comparado con los grupos SMB (76.8 ± 11.4 h) y MGA (99.8 ± 22.5 h).

Al final del empadre de 35 días, los porcentajes de hembras que presentaron estro en los grupos FGA (88.9%) y SMB (73.7%) fueron estadísticamente mayores a los restantes grupos ($P < 0.05$). El mayor porcentaje ($P < 0.05$) de corderas que ovularon durante el empadre fue en el grupo FGA (94.4%) comparado con los demás grupos (SMB = 42.1%; MGA = 36.8% y Testigo = 30.0%).

concentrado con 15% de PC y 3500 kcal/kg, el cual fue ofrecido en una cantidad equivalente al 2.0% de su peso corporal, de acuerdo a lo recomendado por Rodríguez (1991). Todas las ovejas tuvieron libre acceso a agua y sales minerales permanentemente. Las corderas fueron pesadas cada 14 días para registrar sus ganancias de peso y ajustar las cantidades de concentrado ofrecido, además de ser tratadas contra endoparásitos dos veces por mes y de recibir mensualmente pediluvios con sulfato de cobre al 20% para evitar reblandecimiento de pezuñas.

En el mes de febrero, cuando las ovejas llegaron a una edad promedio de 6.5 meses, todas las ovejas fueron estabuladas y alimentadas a base de zacate Taiwán más concentrado, y fueron asignadas a diferentes tratamientos mediante un diseño de bloques al azar, utilizando el peso corporal como bloque. Es decir, las cuatro ovejas más pesadas fueron asignadas al azar a cada uno de los tratamientos, después las cuatro siguientes corderas más pesadas y así sucesivamente, distribuyéndose en los siguientes tratamientos:

Grupo FGA (n = 18). Tratadas durante 14 días con esponjas intravaginales conteniendo 40 mg de acetato de fluorogestona, más 330 UI de PMSG intramuscular al retirar las esponjas.

Grupo SMB (n = 19). Tratadas durante 9 días con medio implante subcutáneo equivalente a 3 mg de norgestomet, más una inyección intramuscular de 2.5 mg de valerato de estradiol y 1.5 mg de norgestomet al colocar el implante, además de 330 UI de PMSG intramuscular al momento de removerlo.

Grupo MGA (n = 19). Recibieron durante 9 días 0.22 mg de acetato de melengestrol por animal por día mezclado en el concentrado, más 330 UI de PMSG intramuscular al retirar el tratamiento.

Grupo Testigo (n = 20). No recibió tratamiento con progestágenos.

Inicialmente fueron asignadas 20 corderas a cada uno de los grupos experimentales; sin embargo, dos corderas del grupo FGA perdieron la esponja y a una cordera del grupo SMB se le desprendió el implante antes de que finalizara el tratamiento, en tanto que otra cordera del grupo MGA murió durante la administración del tratamiento por causas ajenas al mismo. Por esta razón, los resultados observados en los cuadros y figuras presentan únicamente datos de 18 animales para el grupo FGA, y de 19 para los grupos SMB y MGA.

A partir de los cinco meses de edad, las corderas fueron sometidas a detección de estro dos veces por día con machos vasectomizados (proporción un macho por 40 hembras). Los animales también fueron sangrados dos veces por semana para determinar concentraciones de progesterona plasmática. Tanto los muestreos como la detección de calores continuaron durante los tratamientos y hasta 35 días después de finalizados los

mismos.

A partir del momento en que se retiraron los progestágenos, las corderas fueron servidas con un macho fertilidad comprobada den empadres anteriores inmediatamente después de ser detectadas en estro por primera vez (dos servicios consecutivos/hembra). La suplementación con concentrado le fue retirada a los grupos en estudio una vez finalizado el período de 35 días de empadre, y las corderas que no concibieron durante el ensayo fueron integradas al resto del rebaño del módulo ovino del CIEEGT para ser servidas durante el empadre de verano (junio-julio), que consistió en un empadre de 35 días similar al descrito anteriormente(monta dirigida con previa detección de estro).

Las muestras de sangre fueron obtenidas por punción yugular en tubos heparinizados, los cuales fueron almacenados en una caja con hielo y centrifugados durante la primera hora después de su extracción para la separación del plasma, el cual fue congelado a -20 °C hasta que fue analizado para determinación de progesterona mediante el método de radioinmunoanálisis (RIA) en fase sólida descrito por Srikandakumar *et al.* (1986).

Se consideró como indicativo de la presencia de un cuerpo lúteo funcional (ovulación) cuando se encontraron al menos dos determinaciones consecutivas con concentraciones de progesterona mayores o iguales a 1 ng/ml (Rodríguez, 1991).

Los parámetros evaluados fueron: tiempo transcurrido a la presentación del primer estro (horas) y a la primera elevación de progesterona indicativa de ovulación (días) después de retirados los tratamientos, porcentajes de estros y ovulaciones inducidas durante la primera semana y durante todo el primer empadre de 35 días; edad (días) y peso (kg) a la primera ovulación, porcentaje de ovulaciones sin estro y de estros sin ovulación, y porcentajes de fertilidad de los estros inducidos. También se evaluaron las diferencias en los niveles de progesterona plasmática (ng/ml) entre los tratamientos durante los muestreos. Los parámetros evaluados durante el segundo empadre fueron porcentaje de ovejas que mostraron estro, edad (días) y peso (kg) a la presentación del estro y tasa de fertilidad (%). Los resultados de las variables continuas se evaluaron mediante análisis de varianza y comparaciones múltiples de medias utilizando la prueba de Tukey (Steel y Torrie, 1985). Las diferencias entre proporciones fueron analizadas por pruebas de Ji-Cuadrada (Hoel, 1979; Steel y Torrie, 1985).

III.4. Resultados

III.4.1. Peso y Edad de los Animales Experimentales

El cuadro 3.1 muestra que hasta una edad promedio de 5.5 meses las corderas provenientes de partos sencillos y mantenidas en pastoreo más suplementación fueron más pesadas ($P < 0.05$) que las corderas que provenían ya sea de parto sencillo o doble, y que fueron estabuladas y suplementadas después del destete. Sin embargo, la

alimentación diferencial fue efectiva, y al momento en que los tratamientos con progestágenos fueron administrados (6.5 meses de edad) la diferencia se había reducido y solo las corderas nacidas de partos gemelares eran significativamente más livianas que las otras ($P < 0.05$). No obstante, debido a la asignación por bloques, las ovejas de todos los grupos tenían un peso promedio similar ($P > 0.05$), y cercano a los 23 kg fijados como meta al momento de comenzar los tratamientos (cuadro 3.2). Además, los animales nacidos de partos dobles o sencillos, y mantenidos en pastoreo o estabulación quedaron distribuidos en proporciones estadísticamente iguales ($P > 0.05$) en los diferentes tratamientos (cuadro 3.3). Las edades promedio al momento de iniciar los tratamientos no difirieron entre los grupos, siendo de 200 ± 1.69 , 199.3 ± 1.91 ; 196.9 ± 1.68 y 200.9 ± 1.84 días de edad en los grupos FGA, SMB, MGA y Testigo, respectivamente. El cuadro 3.3 muestra que, desde el destete hasta el final del experimento no existieron diferencias estadísticas ($P > 0.05$) en peso entre las corderas que conformaron los distintos grupos.

Cuadro 3.1. Pesos promedio (kg) \pm error estandar a diferentes edades después del destete (90 días) de corderas Pelibuey nacidas en el verano provenientes de nacimientos sencillos o dobles y mantenidas ya sea en estabulación más suplementación o en pastoreo más suplementación

Fecha de pesaje	Edad (meses)	D + E ¹	S + E ²	S + P ³
		X \pm EE	X \pm EE	X \pm EE
Dic 4	4.5	14.04 \pm 0.30 ^a (22)	15.25 \pm 0.31 ^b (20)	19.27 \pm 0.24 ^c (33)
Dic 18	5.0	15.77 \pm 0.29 ^a (22)	17.60 \pm 0.30 ^b (20)	20.60 \pm 0.24 ^c (33)
Ene 8	5.5	17.66 \pm 0.31 ^a (22)	19.00 \pm 0.33 ^b (20)	21.78 \pm 0.26 ^c (32)
Ene 22	6.0	20.86 \pm 0.28 ^a (22)	22.42 \pm 0.30 ^b (20)	22.88 \pm 0.23 ^b (33)
Feb 11*	6.5	21.90 \pm 0.38 ^b (20)	23.71 \pm 0.38 ^b (19)	23.40 \pm 0.29 ^b (33)
Feb 26	7.0	22.82 \pm 0.38 ^a (20)	24.60 \pm 0.38 ^b (20)	25.13 \pm 0.30 ^b (33)
Mar 5	7.5	23.57 \pm 0.31 ^a (22)	24.90 \pm 0.33 ^b (20)	25.61 \pm 0.26 ^b (32)

¹ Nacimiento doble + estabulación = recibieron a partir del destete pasto Taiwán picado *ad libitum* más concentrado con 15% de PC y 3500 kcal/kg, ofrecido en una cantidad equivalente al 2.0% de su peso corporal.

² Nacimiento sencillo + estabulación, recibieron la misma dieta del apartado anterior.

³ Nacimiento sencillo + pastoreo = pastoreo en praderas con zacate Estrella de Sto. Domingo, más el concentrado en la misma cantidad que los otros grupos.

* Fecha en que se aplicaron los progestágenos.

() = Número de observaciones.

a,b Para una determinada fecha, valores que no comparten literal son estadísticamente diferentes ($P < 0.05$).

Cuadro 3.2. Pesos a diferentes edades de corderas Pelibuey nacidas en el verano e inducidas a la pubertad con progestágenos a finales del invierno

edad (meses)	Peso en kg(promedio ± e.e.)			
	FGA ¹	SMB ²	MGA ³	Testigo
6.0	22.1±0.34 (18)	21.9±0.36 (19)	22.0±0.38 (19)	21.9±0.36 (20)
6.5*	22.8±0.44 (17)	23.0±0.35 (19)	23.3±0.47 (17)	22.9±0.40 (20)
7.0	24.3±0.43 (18)	24.5±0.42 (19)	24.5±0.55 (18)	23.7±0.45 (19)
7.5	24.6±0.37 (17)	24.4±0.45 (19)	24.7±0.41 (19)	24.7±0.36 (20)

* Inicio de los tratamientos.

() = Número de observaciones.

A ninguna edad se presentaron diferencias significativas entre los pesos de los distintos grupos ($P > 0.05$).

¹FGA = esponjas intravaginales con 40 mg de acetato de fluorogestona durante 14 días, más 330 UI de PMSG intramuscular al retirar las esponjas.

²SMB = medio implante subcutáneo de norgestomet (3 mg) durante 9 días, más 2.5 mg de valerato de estradiol y 1.5 mg de norgestomet por vía intramuscular al colocar el implante y 330 UI de PMSG al momento de removerlo.

³MGA = acetato de melengestrol en el alimento (0.22 mg/animal/día) durante 9 días más 330 UI de PMSG al retirar el tratamiento.

Cuadro 3.3 Clasificación de las corderas de los diferentes tratamientos de acuerdo al tipo de nacimiento y tipo de alimentación

Tratamiento	n	Tipo de nacimiento		Alimentación posdestete	
		Doble	sencillo	Estabulado	Pastoreo
¹ FGA	18	4(22.2) ^a	14(77.8) ^a	9(50.0) ^a	9(50.0) ^a
² SMB	19	6(31.6) ^a	13(68.4) ^a	12(63.2) ^a	7(36.8) ^a
³ MGA	19	5(26.3) ^a	14(73.7) ^a	9(47.4) ^a	10(52.6) ^a
Testigo	20	8(40.0) ^a	12(60.0) ^a	12(60.0) ^a	8(40.0) ^a

^aFrecuencias estadísticamente iguales entre tratamientos ($P > 0.05$).

() Números dentro de paréntesis indican porcentajes.

¹FGA = esponjas intravaginales con 40 mg de acetato de flurogestona durante 14 días, más 330 UI de PMSG intramuscular al retirar las esponjas

²SMB = medio implante subcutáneo de norgestomet (3 mg) durante 9 días, más 2.5 mg de valerato de estradiol y 1.5 de norgestomet por vía intramuscular al colocar el implante y 330 UI de PMSG al momento de removerlo.

³MGA = acetato de melengestrol en el alimento (0.22 mg/animal/día) durante 9 días, más 330 UI de PMSG al retirar el tratamiento

III.4.2. Inducción de la Actividad Ovárica

La figura 3.1 muestra que el porcentaje acumulado de corderas inducidas al estro durante las primeras 72 horas después de ser retirados los tratamientos fue mayor ($P < 0.05$) en el grupo FGA (88.9%), que en los grupos SMB (47.4%), MGA (10.5%) y Testigo (0.0%). Las frecuencias también difirieron estadísticamente ($P < 0.05$) entre el grupo SMB, y los grupos MGA y Testigo. Al tomar en cuenta los estros acumulados durante la primer semana (134 horas postratamiento), no se encontraron diferencias significativas ($P > 0.05$) entre los grupos FGA y SMB (88.9% vs 63.2%); sin embargo, los porcentajes en estos dos tratamientos fueron superiores ($P < 0.05$) a los observados en los grupos MGA (21.0%) y Testigo (0.0%) (figura 3.1)

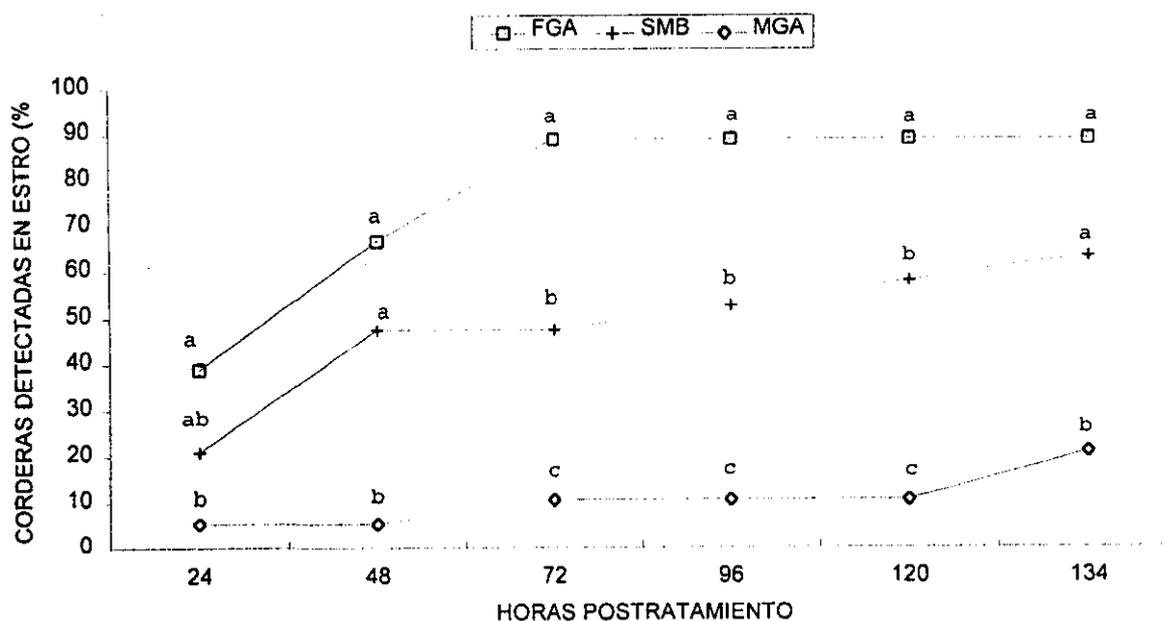


Figura 3.1. Porcentaje acumulado de estros a diferentes intervalos después del retiro de los tratamientos con progestágenos a finales del invierno en ovejas Pelibuey nacidas en el verano

a,b,c, Para un determinado intervalo, valores que no comparten por lo menos una literal son estadísticamente diferentes ($P < 0.05$).

FGA = esponjas intravaginales con 40 mg de acetato de flurogestona, más 330 UI de PMSG intramuscular al retirar las esponjas.

SMB = medio implante subcutáneo de norgestomet (3 mg) durante 9 días, más 2.5 mg de valerato de estradiol y 1.5 mg de norgestomet por vía intramuscular al colocar el implante y 330 UI de PMSG al momento de removerlo.

MGA = acetato de melengestrol en el alimento (0.22 mg/animal/día) durante 9 días más 330 UI de PMSG al retirar el tratamiento.

* Ninguna cordera del grupo testigo fué detectada en estro dentro de la primer semana (234 h) después de retirados los tratamientos

En el grupo FGA, el porcentaje de corderas observadas en estro se incrementó rápidamente, de tal forma que todos los animales que presentaron estro (88.9%) lo hicieron dentro de las primeras 72 horas posteriores a la remoción de las esponjas. Esta respuesta tan sincronizada no se observó en ninguno de los otros grupos, ya que tanto en el grupo SMB como en el grupo MGA se llegaron a presentar estros hasta 134 horas después del retiro de los tratamientos. Como resultado de lo anterior, el intervalo promedio entre el retiro de los progestágenos y el primer estro postratamiento fue menor ($P < 0.05$) en el grupo FGA (43.5 ± 5.0 horas) que en los grupos SMB (76.8 ± 1.4 horas) y MGA (99.8 ± 22.5 horas) (cuadro 3.4). En el grupo Testigo no se presentaron estros durante la primera

semana del empadre.

El cuadro 3.4 muestra que dentro de la primer semana postratamiento, se logró la inducción de más ovulaciones ($P < 0.05$) en el grupo FGA (94.4%) que en los demás grupos (SMB = 37.8%; MGA = 26.3% y Testigo = 5.0%). También se puede observar que en los grupos FGA, MGA y Testigo se registraron más ovulaciones que estros debido a la presencia de ovulaciones silenciosas. En cambio, en el grupo SMB hubo estros anovulatorios, por lo que se registraron más estros que ovulaciones.

En el mismo cuadro también puede observarse que al final del empadre el número acumulado de ovejas que presentaron estro fue significativamente mayor ($P < 0.05$) en los grupos FGA (88.9%) y SMB (73.7%) que en los grupos MGA (26.3%) y Testigo (10.0%). Los porcentajes de corderas que ovularon durante el empadre fueron de 94.4%, 42.1%, 36.8% y 30.0% para los grupos FGA, SMB, MGA y Testigo, respectivamente. Estos porcentajes fueron significativamente mayores ($P < 0.05$) en el grupo tratado con esponjas de FGA que en los otros grupos (cuadro 3.4).

Cuadro 3.4. Intervalo promedio \pm error estandar (h) al primer estro después del tratamiento y frecuencias acumuladas de estros y ovulaciones durante la primer semana y durante el empadre en corderas Pelibuey nacidas en el verano inducidas a la pubertad con progestágenos a finales del invierno

Parámetro	FGA (n=18)	SMB (n=19)	MGA (n=19)	Testigo (n=20)
Intervalo al primer estro (h)	43.5 \pm 5.0 ^a (16)	76.8 \pm 11.4 ^{ab} (14)	99.8 \pm 22.5 ^b (5)	*
Primer semana:¹				
Estros (%)	88.9 ^a (16)	63.2 ^{ab} (12)	21.1 ^b (4)	0.0 ^b (0)
Ovulaciones ² (%)	94.4 ^a (17)	37.8 ^b (6)	26.3 ^b (5)	5.0 ^b (1)
Durante el empadre:³				
Estros (%)	88.9 ^a (16)	73.7 ^a (14)	26.3 ^b (5)	10.0 ^b (2)
Ovulaciones (%)	94.4 ^a (17)	42.1 ^b (8)	36.8 ^b (7)	30.0 ^b (6)

a,b Para una determinada variable (renglón), valores que no comparten al menos una literal son significativamente diferentes (P< 0.05).

* Solo dos ovejas de este grupo presentaron estro y lo hicieron hasta el final del empadre.

¹ Eventos registrados durante la primera semana después de ser retirados los tratamientos.

² Se consideraron como ovulaciones durante la primer semana los animales en los que las concentraciones de progesterona se elevaron a más de 1 ng/ml durante los primeros 11 días después de retirados los tratamientos y permanecieron elevadas durante dos o más muestreos.

³ Eventos registrados durante el empadre de 35 días.

() = número de observaciones.

Al comparar el porcentaje de primeras ovulaciones con el porcentaje de estros registrados durante el empadre en cada grupo, se observa que la frecuencia de ovulaciones silenciosas fue mayor ($P < 0.05$) en el grupo Testigo (66.7%) que en los grupos FGA (5.9%), SMB (25.0%) y MGA (28.6%) (cuadro 3.5). En contraste, el 57.1% de las ovejas que presentaron estro conductual en el grupo SMB no ovularon; esta situación no se presentó en los otros grupos (cuadro 3.5).

Cuadro 3.5. Porcentaje de ovulaciones silenciosas y porcentaje de estros sin ovulación durante el empadre de 35 días en corderas Pelibuey nacidas en el verano e inducidas a la pubertad con progestágenos a finales del invierno

Parámetro	Tratamientos			
	FGA ¹	SMB ²	MGA ³	Testigo
Ovulaciones:				
Con estro	16 (94.1) ^a	6 (75.0) ^a	5 (71.4) ^{ab}	2 (33.3) ^b
Sin estro	1 (5.9)	2 (25.0)	2 (28.6)	4 (66.7)
Totales	17 (100.0)	8 (100.0)	7 (100.0)	6 (100.0)
Estros:				
Con ovulación	16 (100.0) ^a	6 (42.9) ^b	5 (100.0) ^a	2 (100.0) ^a
Sin ovulación	0 (0.0)	8 (57.1)	0 (0.0)	0 (0.0)
Totales	16 (100.0)	14 (100.0)	5 (100.0)	2 (100.0)

a,b Para una determinada variable, valores que no comparten por lo menos una literal son estadísticamente diferentes ($P < 0.05$).

¹FGA = esponjas intravaginales con 40 mg de acetato de flurogestona durante 14 días, más 330 UI de PMSG intramuscular al retirar las esponjas.

²SMB = medio implante subcutáneo de norgestomet (3 mg) durante 9 días, más 2.5 mg de valerato de estradiol y 1.5 mg de norgestomet por vía intramuscular al colocar el implante y 330 UI de PMSG al momento de removerlo.

³MGA = acetato de melengestrol en el alimento (0.22 mg/animal/día) durante 9 días más 330 UI de PMSG al retirar el tratamiento.

En la figura 3.2 se muestran los porcentajes de ovulaciones acumuladas en cada grupo en diferentes momentos del empadre.

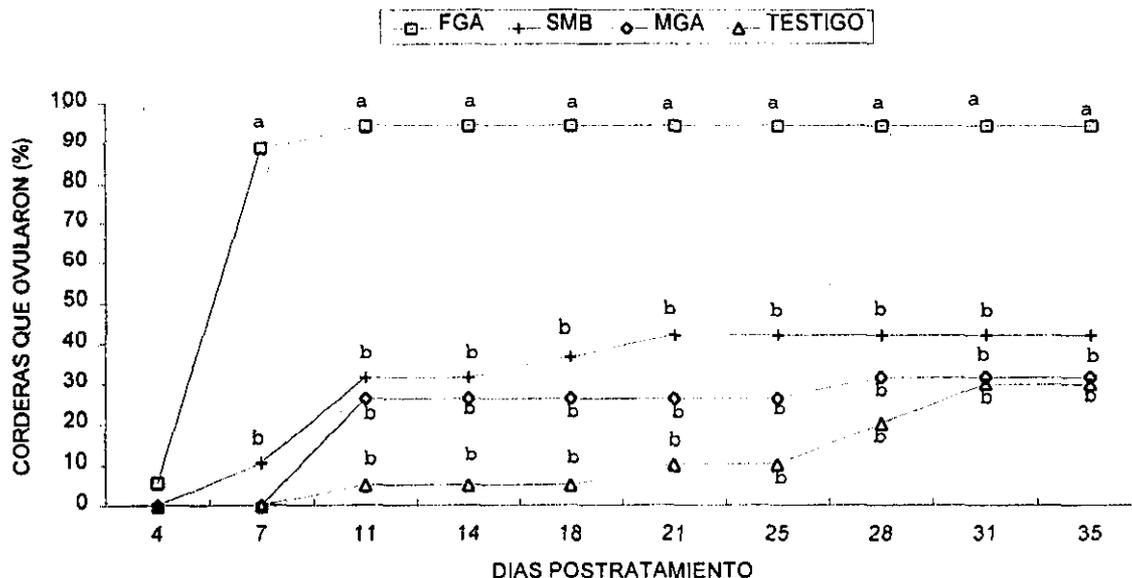


Figura 3.2. Porcentaje acumulado de corderas que presentaron su primera ovulación a diferentes intervalos después del retiro de los tratamientos.

a,b, Para un determinado intervalo, valores que no comparten por lo menos una literal son estadísticamente diferentes ($P < 0.05$).

FGA = esponjas intravaginales con 40 mg de acetato de flurogestona, más 330 UI de PMSG intramuscular al retirar las esponjas.

SMB = medio implante subcutáneo de norgestomet (3 mg) durante 9 días, más 2.5 mg de valerato de estradiol y 1.5 mg de norgestomet por vía intramuscular al colocar el implante y 330 UI de PMSG al momento de removerlo.

MGA = acetato de melengestrol en el alimento (0.22 mg/animal/día) durante 9 días más 330 UI de PMSG al retirar el tratamiento.

Cuando se consideraron los pesos al momento de retirar los progestágenos de las corderas que fueron tratadas con este tipo de hormonas más PMSG, se encontró que la diferencia entre los pesos promedio de los animales que ovularon y los que permanecieron sin ciclar (24.83 ± 0.34 kg vs 24.11 ± 0.40 kg, respectivamente) no fue estadísticamente significativa ($P > 0.05$), tal como se aprecia en el cuadro 3.6.

Cuadro 3.6. Pesos promedio de corderas Pelibuey nacidas en el verano que ovularon o no en respuesta a la inducción con progestágenos más PMSG a finales del invierno¹

Parámetro	Número	Peso (kg) ²
		Promedio ± error estándar
Ovularon	32	24.83 ± 0.34 ^a
No ovularon	24	24.11 ± 0.40 ^a

^a Promedios estadísticamente iguales ($P > 0.05$).

¹ Incluye 56 corderas que recibieron los siguientes tratamientos con progestágenos más PMSG: FGA (n = 18), esponjas intravaginales con 40 mg de acetato de flurogestona durante 14 días, más 330 UI de PMSG intramuscular al retirar las esponjas; SMB (n = 19), 1/2 implante subcutáneo de norgestomet (3 mg) durante 9 días, más 2.5 mg de valerato de estradiol y 1.5 mg de norgestomet por vía intramuscular al colocar el implante y 330 UI de PMSG al momento de removerlo; MGA (n = 19), acetato de melengestrol en el alimento (0.22 mg/animal/día) durante 9 días, más 330 UI de PMSG al retirar el tratamiento.

² Pesos promedio al momento de retirar los tratamientos con progestágenos.

III.4.3. Fertilidad de los Estros Inducidos

La fertilidad observada en las corderas Pelibuey inducidas a ciclar con progestágenos durante la primavera fue baja en todos los grupos (cuadro 3.7). Los mayores porcentajes de pariciones fueron obtenidos en los grupos FGA (31.2%) y SMB (21.4%), entre los que no se encontró diferencia estadística ($P > 0.05$). La fertilidad en los grupos MGA y Testigo fue nula (0.0%).

Cuadro 3.7. Porcentaje de pariciones y de fertilidad de los estros inducidos con progestágenos a finales del invierno en corderas Pelibuey nacidas en el verano

Tratamiento.	Ovejas tratadas	Ovejas servidas	ovejas paridas	Porcentaje ⁴ de pariciones	Porcentaje ⁵ de fertilidad
¹ FGA	18	16	5	31.2 ^a	27.7 ^a
² SMB	19	14	3	21.4 ^a	15.8 ^a
³ MGA	19	5	0	0.0 ^b	0.0 ^b
Testigo	20	2	0	0.0 ^b	0.0 ^b

a,b Para una determinada variable (columna) los valores con diferente literal son estadísticamente diferentes (P < 0.05).

¹FGA = esponjas intravaginales con 40 mg de acetato de flurogestona durante 14 días, más 330 UI de PMSG intramuscular al retirar las esponjas.

²SMB = medio implante subcutáneo de norgestomet (3 mg) durante 9 días, más 2.5 mg de valerato de estradiol y 1.5 mg de norgestomet por vía intramuscular al colocar el implante y 330 UI de PMSG al momento de removerlo.

³MGA = acetato de melengestrol en el alimento (0.22 mg/animal/día) durante 9 días, más 330 UI de PMSG al retirar el tratamiento.

⁴ Porcentaje de pariciones= porcentaje de ovejas que parieron en relación al número de ovejas servidas.

⁵ Porcentaje de fertilidad = porcentaje de ovejas que parieron en relación al número de ovejas incluidas en el grupo.

Al considerarse el total de corderas que recibieron servicio, se encontró que al momento de ser montadas por el carnero la diferencia entre el peso (23.4 ± 1.19 vs 22.9 ± 1.86 kg) y la edad promedio (201.0 ± 5.95 vs 199.9 ± 8.64 días) de las hembras que quedaron gestantes y las que no concibieron, respectivamente, no fue estadísticamente

significativa ($P > 0.05$; cuadro 3.8). Es importante mencionar que en todos los grupos los animales que no quedaron gestantes en el primer servicio dejaron de ciclar, por lo que en ningún caso se registró una segunda ovulación ni un segundo estro.

Cuadro 3.8. Pesos (kg) y edades (días) promedio \pm desviación estándar al momento del servicio de corderas Pelibuey nacidas en el verano que quedaron gestantes o no al ser inducidas en estro con progestágenos más PMSG a finales del invierno

Parámetro	Número ¹	Peso	Edad
Gestantes	8	23.4 \pm 1.19 ^a	201.0 \pm 5.95 ^a
No gestantes	68	22.9 \pm 1.86 ^a	199.9 \pm 8.64 ^a

^a Promedios estadísticamente iguales entre columnas ($P > 0.05$).

¹ Incluye tanto las corderas del grupo testigo ($n = 20$) como las que recibieron los siguientes tratamientos con progestágenos más PMSG: FGA ($n = 18$), esponjas intravaginales con 40 mg de acetato de flurogestona durante 14 días, más 330 UI de PMSG intramuscular al retirar las esponjas; SMB ($n = 19$), 1/2 implante subcutáneo de norgestomet (3 mg) durante 9 días, más 2.5 mg de valerato de estradiol y 1.5 mg de norgestomet intramuscular al colocar el implante y 330 UI de PMSG al momento de removerlo; MGA ($n = 19$), acetato de melengestrol en el alimento (0.22 mg/animal/día) durante 9 días, más 330 UI de PMSG al retirar el tratamiento.

III.4.4. Niveles de Progesterona Plasmática

Como se aprecia en el cuadro 3.9, los niveles promedio de progesterona plasmática (ng/ml) durante los diferentes muestreos se mantuvieron bajos en todos los grupos tratados antes y durante los tratamientos con progestágenos (rango de 0.01 ± 0.43 a 0.47 ± 0.43 ng/ml), indicando que los animales aún no habían alcanzado la pubertad. En general, en los grupos tratados con progestágenos, los niveles de progesterona plasmática se incrementaron significativamente durante los muestreos realizados en los días 7, 11 y 14 después de que los tratamientos fueron retirados, para posteriormente volver a niveles bajos durante el resto del experimento; lo cual indica que las corderas solamente ovularon una vez luego de que los progestágenos fueron removidos. Los niveles de progesterona plasmática de 2.20 ± 0.27 , 3.90 ± 0.27 y 4.59 ± 0.27 ng/ml registrados en los muestreos realizados en los días 7, 11 y 14 postratamiento para corderas del grupo FGA, fueron significativamente mayores ($P < .05$) a los niveles encontrados en los demás grupos tratados. Por el contrario, en las corderas del grupo Testigo los niveles de progesterona plasmática alcanzaron sus niveles más altos en los muestreos realizados

durante los días 28 (1.79 ± 0.46 mg/ml), 31 (2.60 ± 0.46 ng/ml) y 35 (2.14 ± 0.46 ng/ml) después de iniciado el período de empadre experimental.

Cuadro 3.9. Niveles de progesterona plasmática (ng/ml) en corderas Pelibuey nacidas durante el verano inducidas a ciclar con progestágenos en a finales del invierno

Número de muestreo	Tratamiento (X ± EE)			
	FGA	SMB	MGA	Testigo
1	0.19±0.27 ^c	0.02±0.40 ^c	0.47±0.43 ^c	0.04±0.46 ^c
2	0.03±0.27 ^c	0.06±0.04 ^c	0.05±0.43 ^c	0.02±0.46 ^c
3	0.02±0.27 ^c	0.06±0.40 ^c	0.04±0.43 ^c	0.05±0.46 ^c
4	0.01±0.27 ^c	0.00±0.40 ^c	0.00±0.43 ^c	0.00±0.46 ^c
5	0.02±0.27 ^c	0.04±0.40 ^c	0.04±0.43 ^c	0.01±0.46 ^c
6 (0)*	0.01±0.27 ^c	0.09±0.40 ^c	0.01±0.43 ^c	0.02±0.46 ^c
7 (4)	0.43±0.27 ^c	0.24±0.40 ^c	0.03±0.43 ^c	0.02±0.46 ^c
8 (7)	2.20±0.27 ^a	1.31±0.40 ^{ab}	0.30±0.43 ^b	0.11±0.46 ^b
9 (11)	3.90±0.27 ^a	1.92±0.40 ^b	1.55±0.43 ^b	0.40±0.46 ^b
10 (14)	4.59±0.27 ^a	2.46±0.40 ^b	1.96±0.43 ^{bc}	0.62±0.46 ^c
11 (18)	1.79±0.28 ^{bc}	0.99±0.40 ^c	2.37±0.43 ^b	0.35±0.46 ^c
12 (21)	1.29±0.27 ^c	0.98±0.40 ^c	1.20±0.43 ^c	0.28±0.46 ^c
13 (25)	1.33±0.27 ^c	1.50±0.40 ^c	0.39±0.43 ^c	0.38±0.46 ^c
14 (28)	1.38±0.27 ^c	1.32±0.40 ^c	0.92±0.43 ^c	1.79±0.46 ^c
15 (31)	1.70±0.27 ^c	1.36±0.40 ^c	1.21±0.43 ^c	2.60±0.46 ^c
16 (35)	1.27±0.27 ^c	0.88±0.40 ^c	1.10±0.43 ^c	2.14±0.46 ^c

a,b,c Diferencia estadística entre tratamientos (P< 0.05).

† Muestras realizadas dos veces por semana (martes y viernes).

FGA = esponjas intravaginales con 40 mg durante 14 días más PMSG.

SMB = medio implante subcutáneo de norgestomet (3 mg) durante 9 días.

MGA = 0.22 mg/animal/día durante 9 días, más 330 UI de PMSG tratamiento.

* () = días después de retirados los tratamientos.

La figura 3.3 muestra ejemplos de tres ovejas que quedaron gestantes en la primera ovulación inducida por progestágenos. La figura 3.4 muestra tres ejemplos de ovejas que ovularon y no quedaron gestantes, dejando de ciclar. La figura 3.5 muestra un ejemplo de una oveja que continuó ciclando después del ciclo inducido por progestágenos y otra oveja que no cicló después del tratamiento. La figura 3.6 muestra un ejemplo de una cordera que ovuló sin presentar estro y otra oveja que presentó estro sin ovular.

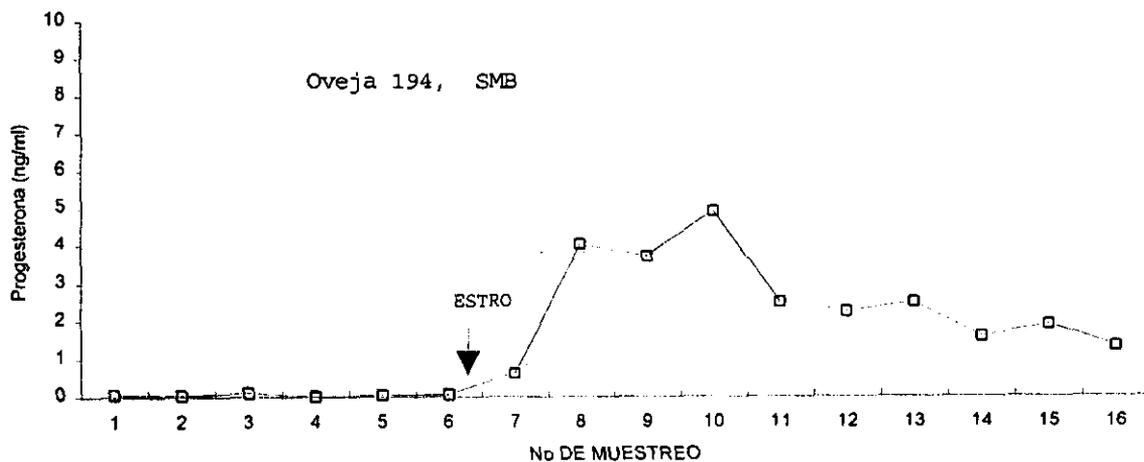
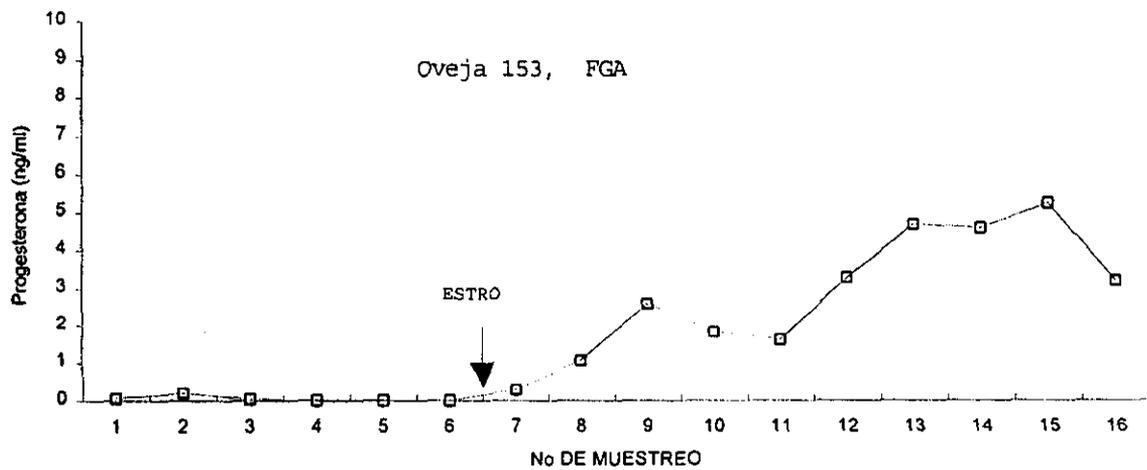
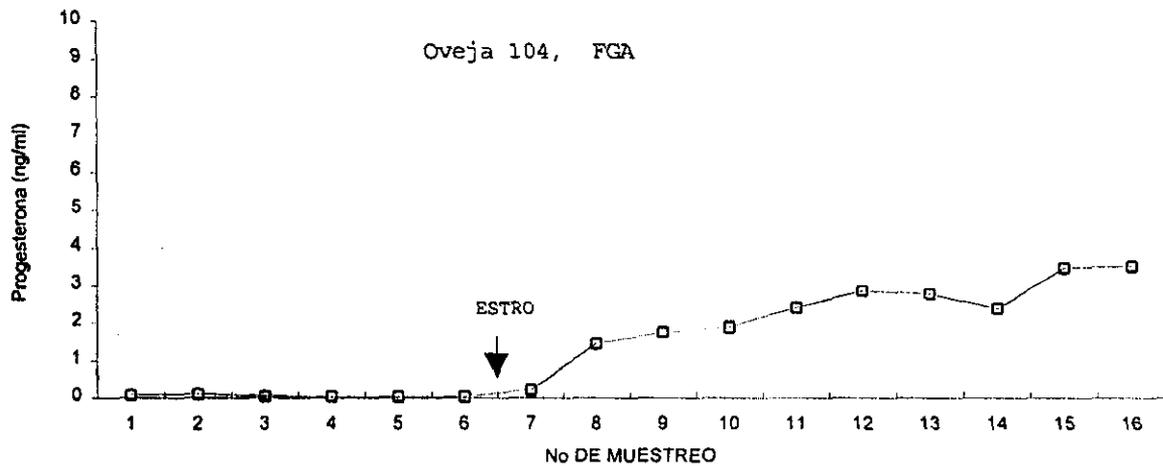


Figura 3.3. Concentraciones de progesterona (ng/ml) en diferentes muestreos en 3 corderas que quedaron gestantes durante el estro inducido con progestágenos.

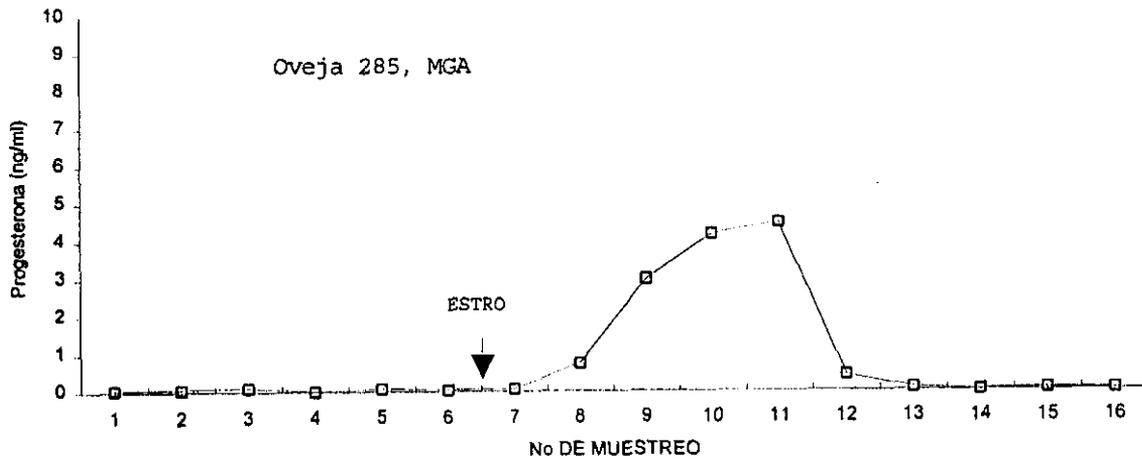
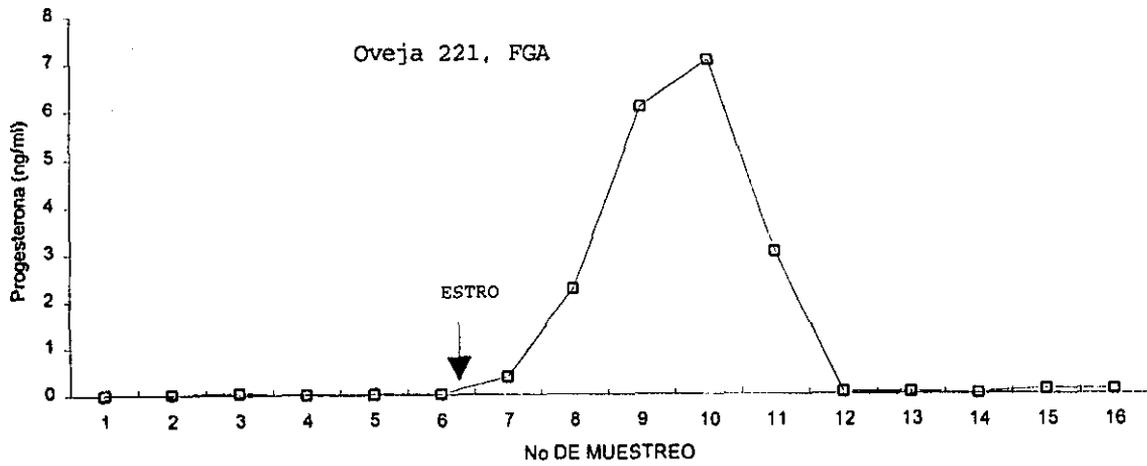
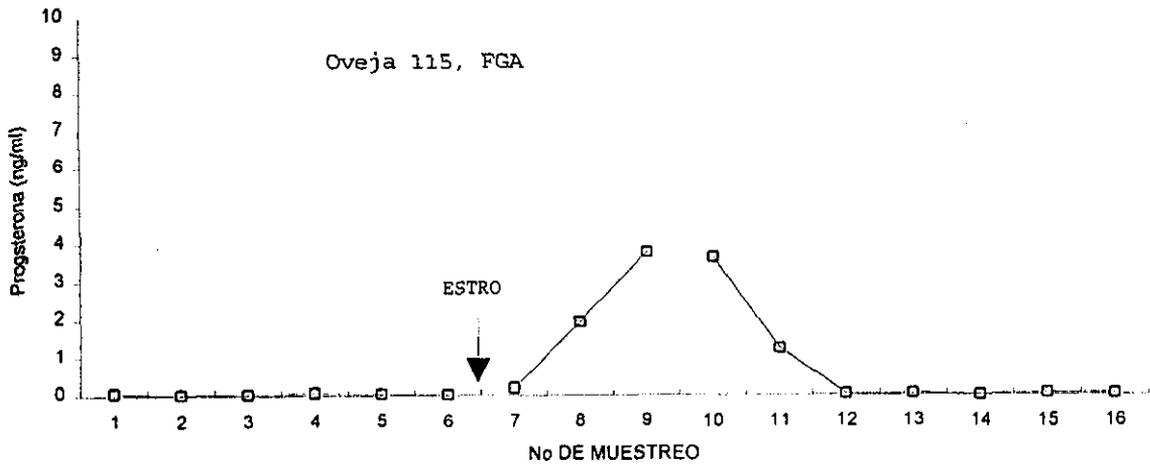


Figura 3.4. Concentraciones de progesterona en corderas que presentaron estro y ovularon, pero no quedaron gestantes. Las tres ovejas dejaron de ciclar al terminar el ciclo inducido por el progestágeno.

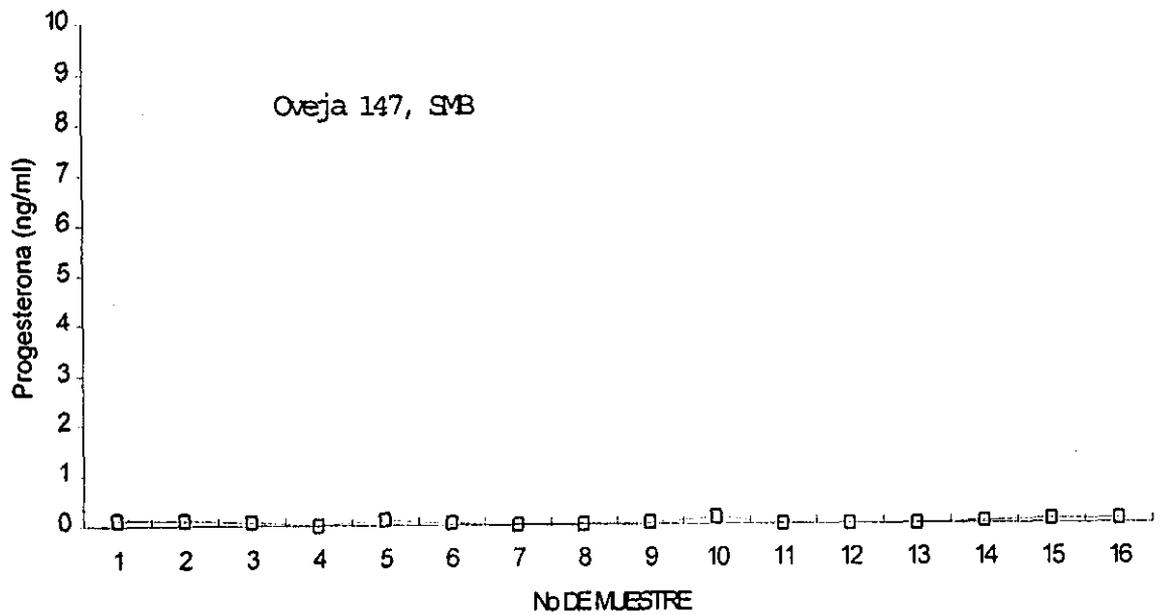
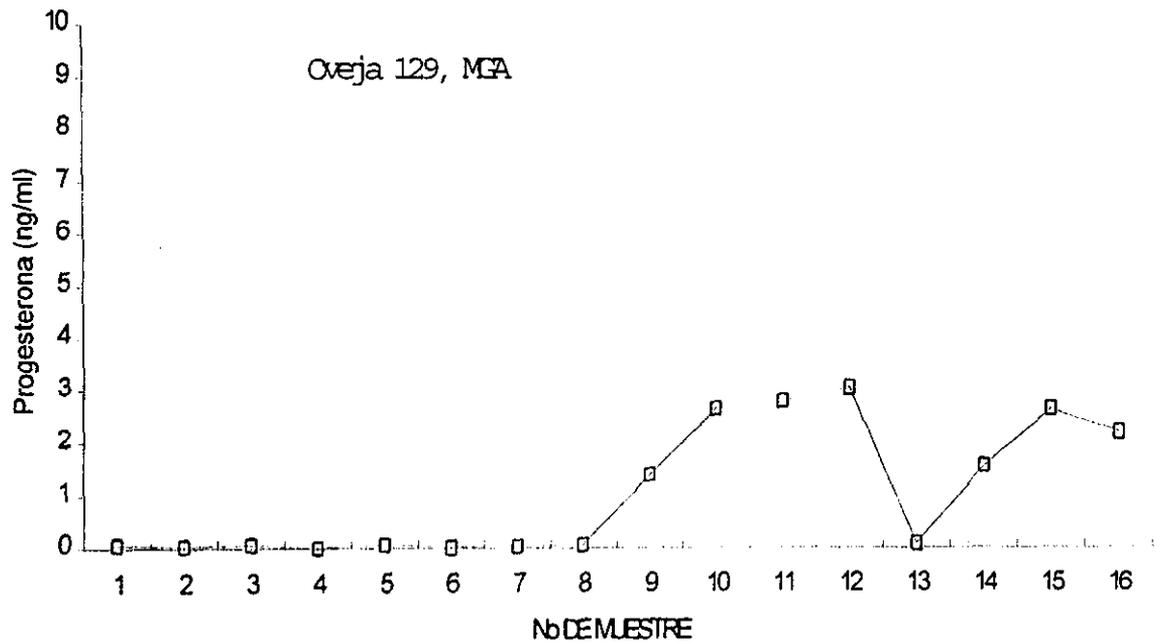


Figura 3.5. Concentraciones de progesterona en una oveja (129) que ovuló después del tratamiento con progestágeno y continuó ciclando al terminar el ciclo inducido, y de una oveja (147) que no ovuló en respuesta al tratamiento con progestágeno.

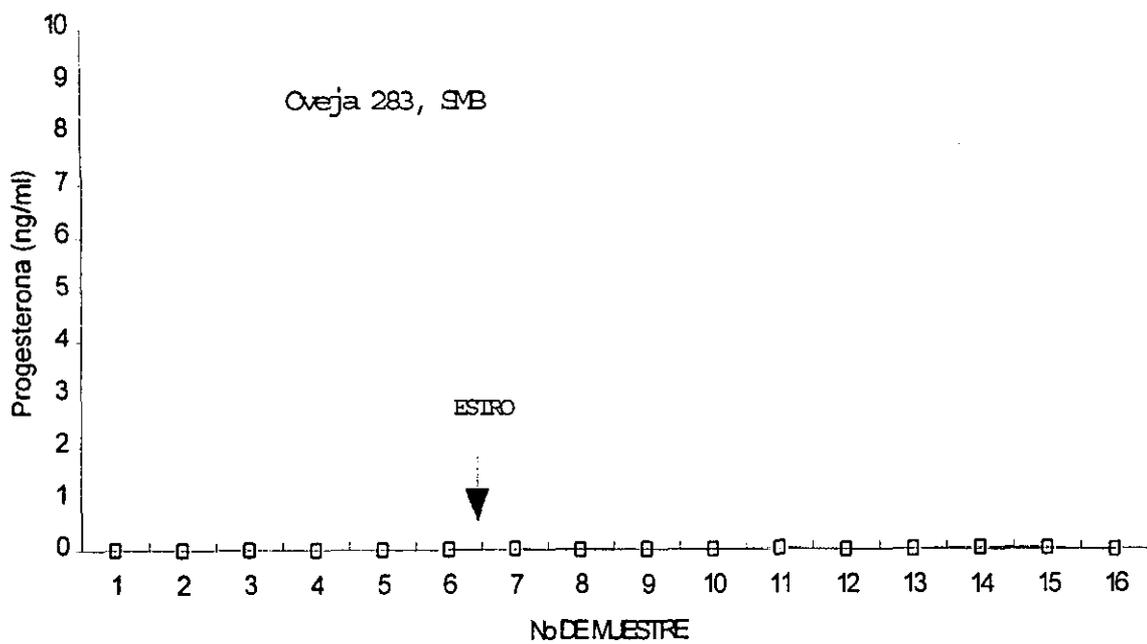
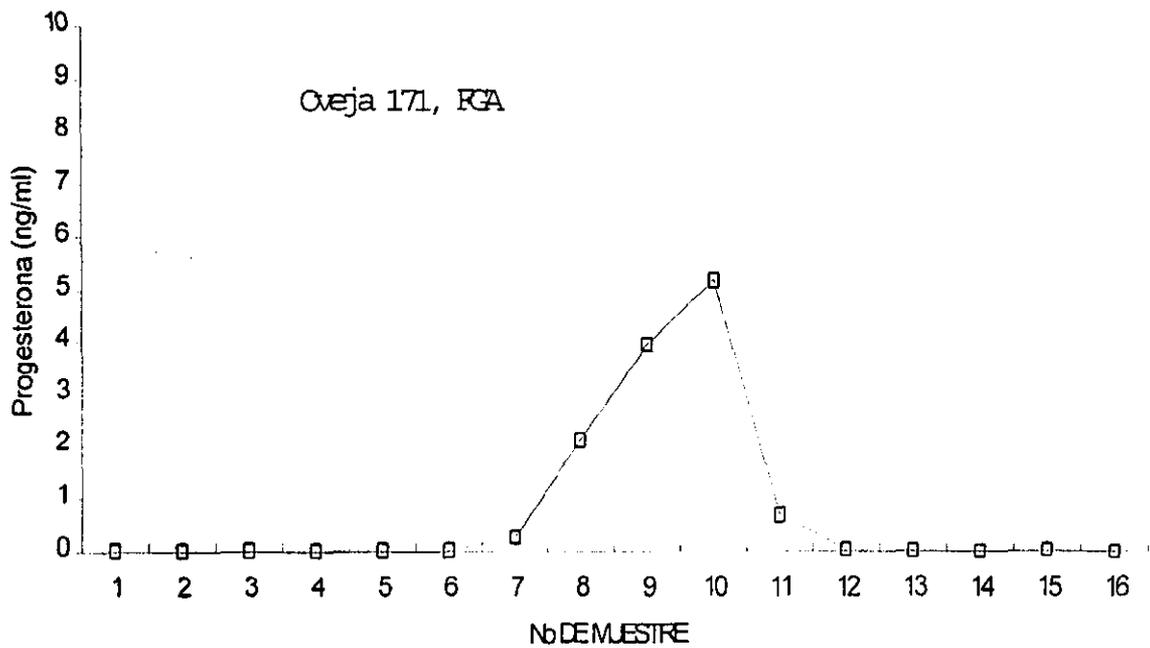


Figura 3.6. Concentraciones de progesterona en una oveja que ovuló pero no presentó estro (171) y otra oveja que presentó estro sin ovulación (283) después del tratamiento con progestágenos.

III.4.5. Datos Reproductivos del Segundo Empadre

Las corderas que no concibieron al ser inducidas a ciclar con progestágenos durante el empadre experimental de la primavera fueron incorporadas al resto del rebaño para ser servidas en el período de montas del verano (junio-julio), cuando tenían 10 a 11 meses de edad. Como se observa en el cuadro 3.10, de un total de 13, 16, 19 y 20 corderas que ingresaron al segundo empadre para los grupos FGA, SMB, MGA y Testigo, respectivamente, el 84.6% (FGA), 75.0% (SMB), 89.4% (MGA) y 85.0% (Testigo) presentaron estro y fueron servidas. Estos porcentajes fueron iguales entre grupos ($P > 0.05$). De igual manera, tampoco se encontró diferencia ($P < 0.05$) en la edad y el peso al servicio entre las corderas de los grupos FGA (336.6 ± 3.3 días y 26.5 ± 0.6 kg), SMB (336.0 ± 1.1 días y 26.4 ± 0.7 kg), MGA (334.2 ± 2.1 días y 26.2 ± 0.6 kg) y Testigo (337.5 ± 2.4 días y 26.3 ± 0.5 kg), ni en la tasa de fertilidad de los grupos en estudio (FGA = 46.1%; SMB = 43.7%; MGA = 47.3% y Testigo = 30%).

Cuadro 3.10. Datos reproductivos del segundo empadre (junio-julio) de ovejas Pelibuey nacidas en el verano e inducidas a la pubertad con progestágenos a finales del invierno

Tratamiento	n	Ovejas en estro n (%)	Edad X±EE	Peso X±EE	Tasa de fertilidad n (%)
FGA	13	11(84.6) ^a	336.6±3.3 ^a	26.5±0.6 ^a	6 (46.1) ^a
SMB	16	12(75.0) ^a	336.0±1.1 ^a	26.4±0.7 ^a	7 (43.7) ^a
MGA	19	17(89.4) ^a	334.2±2.1 ^a	26.2±0.6 ^a	9 (47.3) ^a
Testigo	20	17(85.0) ^a	337.5±2.4 ^a	26.3±0.5 ^a	6 (30.0) ^a

^a No existió diferencia estadística entre tratamientos ($P > .05$).

FGA = esponjas intravaginales con 40 mg de acetato de flurogestona durante 14 días, más 330 UI de PMSG intramuscular al retirar las esponjas.

SMB = medio implante subcutáneo de norgestomet (3 mg) durante 9 días, más 2.5 mg de valerato de estradiol y 1.5 mg de norgestomet por vía intramuscular al colocar el implante y 330 UI de PMSG al momento de removerlo.

MGA = acetato de melengestrol en el alimento (0.22 mg/animal/día) durante 9 días, más 330 UI de PMSG al retirar el tratamiento.

III.5. Discusión

III.5.1. Peso y Edad de los Animales Experimentales

Como era de esperarse, las corderas nacidas en parto sencillo tuvieron consistentemente mayores pesos corporales durante el estudio que las corderas provenientes de partos gemelares. Sin embargo, debido al manejo controlado de la alimentación, la diferencia en peso disminuyó notablemente de 3.5 kg a los de 4.0 meses de edad, a 1.5 kg al momento de iniciar el experimento (6.5 meses de edad). De igual manera, después de los 6.0 meses de edad, las diferencias en peso entre corderas nacidas de partos sencillos mantenidas en estabulación o en pastoreo, no fueron significativas, lo cual es cierta evidencia de crecimiento compensatorio o de la poca relación que tiene el peso al nacer con el crecimiento posterior. De esta manera se logró que todas las ovejas tuvieran pesos adecuados para realizar la inducción de pubertad al final del invierno.

Debido a que las corderas que se utilizaron en el estudio fueron asignadas al azar a los diferentes grupos experimentales bloqueando por peso corporal, siempre existieron diferencias individuales en el peso corporal dentro de cada grupo, pero no existieron diferencias estadísticas en la edad y el peso promedio entre los grupos.

Los pesos promedio a diferentes edades de las corderas nacidas en el verano y suplementadas con concentrado después del destete fueron parecidos a los encontrados en este mismo Centro de Investigación por Balcázar (1992), Velázquez *et al.* (1989/90) y Rodríguez-Maltos *et al.* (1992) en corderas Pelibuey nacidas en la primavera, el verano y el otoño, respectivamente, y que fueron suplementadas de igual manera a las de este estudio. Esto sugiere que las corderas Pelibuey del trópico húmedo mexicano que son suplementadas con 2% de concentrado, siguen un mismo patrón de crecimiento independientemente del período del año en que hayan nacido, lo que indica que este tipo de suplementación es adecuada para subsanar las deficiencias nutricionales que podrían presentarse en algunas épocas del año.

En el presente estudio las corderas recibieron los tratamientos con progestágenos a una edad promedio de 200 días (6.5 meses), con un peso promedio de 23 kg (aproximadamente el 60% del peso adulto). Se ha documentado que las corderas Pelibuey pueden llegar a la pubertad a edades sumamente variables de entre 5 a 12 meses, con un amplio rango de peso que va desde los 18 a los 29 kg (Velázquez, 1990; González *et al.*, 1991; Perón *et al.*, 1991; Balcázar 1992; Rodríguez-Maltos *et al.*, 1992). De cualquier manera, las ovejas de este estudio habían superado tanto el peso mínimo como la edad mínima a los que puede presentarse la pubertad en forma natural (Balcázar, 1992), por lo que la inducción con progestágenos se realizó en ovejas que en teoría deberían ser capaces de responder al estímulo.

III.5.2. Inducción de la Actividad Ovárica

Los tratamientos con progestágenos más PMSG ensayados en este estudio permitieron inducir el estro y la ovulación en el mes de febrero en algunas corderas Pelibuey nacidas durante el verano que fueron suplementadas con concentrado después del destete. Sin embargo, la respuesta varió significativamente entre los grupos tratados. En este sentido, las corderas del grupo FGA mostraron estro más rápidamente, mejor agrupado y en mayor proporción que los demás grupos tratados con progestágenos. Además, el porcentaje de animales que ovularon y formaron un cuerpo lúteo capaz de producir concentraciones significativas de progesterona también fue mayor en el grupo FGA que en los otros grupos.

La información que existe en la literatura con respecto a la inducción de la actividad ovárica en corderas prepúberes utilizando progestágenos es escasa, especialmente para la oveja Pelibuey. McDonald (1986) informó que el primer empadre en las razas ovinas de lana puede ser adelantado dos o tres meses si las corderas son tratadas con progestágenos durante 10 a 14 días seguidos por una inyección de 400 a 600 UI de PMSG. El señala que de un 70 a 100% de las hembras podrían ciclar con este tratamiento. Estos resultados son comparables a los del grupo FGA del presente estudio, en el que el 88.9% de las corderas presentaron estro dentro de las primeras 72 horas después de retirados los tratamientos, con un 38.9 y un 66.7% de hembras en celo a las 24 y 48 horas, respectivamente. Las corderas de este grupo mostraron su primer estro a las 43.5 ± 5.0 horas postratamiento, con un 94% de ellas ovulando dentro de la primer semana después de ser removida la esponja.

Como se mencionó, en la literatura no existe información sobre el uso de FGA más PMSG para la inducción de la pubertad en ovejas Pelibuey. Sin embargo, la mayor parte de los programas de control de estro que se han utilizado en ovejas de lana adultas están basados en el uso de esponjas intravaginales impregnadas con FGA (30-40 mg) administradas durante 14 días, más la adición de PMSG (200-1500 UI) al momento de retirarlas. Este tratamiento ha mostrado ser satisfactorio para sincronizar o inducir el estro en la oveja adulta desde hace más de dos décadas, tanto bajo condiciones experimentales como de campo (Robinson, 1965; Robinson y Smith, 1967; Robinson, 1971; McDonald, 1986; Crosby et al., 1991; Mutiga y Mukasa-Mugerwa, 1992). Los resultados encontrados en el presente estudio con respecto a inducción de estro y ovulación en corderas Pelibuey con FGA más PMSG son comparables a los informados en la literatura para ovejas adultas. Así, Mutiga y Mukasa-Mugerwa (1992) encontraron que ovejas que recibieron esponjas intravaginales con FGA mostraron estro a las 50.0 ± 1.7 horas después de ser retirado el tratamiento, mientras que diversos autores han encontrado alrededor de 85% de ovejas en estro a las 72 horas después de ser retiradas

las esponjas (Holst y Moore, 1970; Robinson, 1971; Hernández *et al.*, 1982). En general, se ha observado que las ovejas pueden comenzar a exhibir estro 24-36 horas después de la remoción de las esponjas con FGA; y la mayoría de las hembras (85 a 100 %) presentan estro entre las 60 y 72 horas postratamiento (Alifakiotis *et al.*, 1982; Hernández *et al.*, 1982; Ainsworth y Shrestha, 1983; Killen, 1983; Crosby *et al.*, 1991).

En el caso de las corderas del grupo SMB, el tiempo promedio a la presentación del estro después de la remoción del implante fue de 76.8 ± 11.4 horas, con porcentajes acumulados de estros inducidos de 21.1, 52.6 y 63.2% a las 48, 96 y 134 horas postratamiento, respectivamente. Sin embargo, el problema de este progestágeno fue la tasa de ovulación demasiado baja registrada en las corderas, tanto dentro de la primer semana (21.1%) como al final del empadre (42.1%). En este grupo se presentó un porcentaje muy alto (57%) de ovejas que mostraron estro pero no ovularon, o por lo menos no formaron un cuerpo lúteo capaz de producir concentraciones elevadas de progesterona. No se conoce la causa de estos estros sin ovulación, sin embargo, el hecho de que solo se presentara en el grupo SMB, que fue el único que recibió estrógenos como parte del tratamiento, podría sugerir la presencia de un efecto residual de los estrógenos al retirarse el progestágeno, haciendo que se presentara un estro conductual debido al efecto directo de los estrógenos exógenos sobre el sistema nervioso de las hembras (Scaramuzzi *et al.*, 1971). En bovinos se ha demostrado que el tratamiento con Syncromate B induce conducta estral aún en animales ovariectomizados (McGuire *et al.*, 1990) y este estro conductual es dependiente de la inyección de valerato de estradiol que forma parte del tratamiento de SMB (Larsen y Kiracofe, 1995). Quispe *et al.* (1995) encontró que la inclusión de cipionato de estradiol en un programa de sincronización de estro en ovejas con MGA resultó en una reducción de la fertilidad durante el estro sincronizado, lo que podría ser el resultado de inseminaciones durante un estro conductual sin ovulación.

No existen informes previos sobre inducción de actividad ovárica en corderas pre-púberes con implantes de norgestomet. No obstante, los resultados encontrados en este experimento sugieren que el tratamiento SMB, por lo menos en media dosis, es poco efectivo para inducir la pubertad en corderas Pelibuey, aún cuando hayan alcanzado un peso adecuado para comenzar a ciclar. En ovejas Pelibuey adultas se ha encontrado una mejor respuesta al utilizar este progestágeno durante la época reproductiva, con 35.1 ± 9.7 horas al primer estro postratamiento y un 100% de hembras presentando estro a las 60 horas después de retirado el implante (Cuevas *et al.*, 1993). Sin embargo, se debe tomar en cuenta que en este último caso el SMB se utilizó solamente como sincronizador, no como inductor de la actividad ovárica. Se ha informado sobre resultados parecidos en ovejas de lana tratadas con 1.3, 2 ó 3 mg de norgestomet (Carpenter y Spitzer, 1981; Ainsworth y Wolynetz, 1982; Keisler, 1992) o con implantes reciclados previamente utilizados en el ganado (Hernández *et al.*, 1982; Cuevas *et al.* 1993). Estudios realizados por Spitzer y Carpenter (1981) y Woody *et al.* (1983) sugieren que las dosis más altas de

norgestomet (4.5 a 6 mg) son más efectivas para sincronización del estro en ovejas, mientras que dosis más bajas (1.3 a 2 mg) son efectivas para inducirlo (Spitzer y Carpenter, 1981; Tritschler *et al.*, 1991).

En el presente estudio fue evidente que el FGA indujo mejor el estro y la ovulación que el SMB, lo cual puede ser un reflejo de lo siguiente; mientras que las esponjas intravaginales con FGA han sido evaluadas y optimizadas para inducir la actividad ovárica en la oveja (Killen, 1983; McDonald, 1986; Keisler, 1992), el tratamiento SMB fue inicialmente desarrollado para sincronizar el estro en el ganado bovino (Ramírez-Godínez *et al.*, 1982; Brown *et al.*, 1988; Porras *et al.*, 1990), y solo se ha utilizado experimentalmente para controlar el estro en la borrega adulta con cierto éxito, sin ser aún evaluada su eficacia en las corderas. Ni la dosis ni la presentación han sido optimizadas para su uso en ovejas. Previamente ya se ha encontrado que el norgestomet provocó una menor respuesta de estro y ovulación en ovejas ciclando que el FGA (Boland *et al.*, 1978/1979; Spitzer y Carpenter, 1981).

Bajo las condiciones en las que se desarrolló este estudio, el MGA mostró ser el progestágeno menos efectivo para inducir la actividad ovárica en la cordera Pelibuey. En promedio, en las hembras del grupo MGA el primer estro postratamiento ocurrió más tardíamente (99.8 ± 22.5 horas) que en los demás grupos tratados con progestágenos, mientras que la frecuencia acumulada de corderas que mostraron estro y que ovularon durante la primer semana postratamiento (21.1%) solo fue superior a la frecuencia observada en el grupo Testigo (0.0%). Al final del empadre experimental (35 días), las diferencias entre los porcentajes de estros y de ovulaciones entre los grupos MGA y Testigo no fueron significativas (26.3 y 36.8% vs 10.0 y 30.0%, respectivamente). En un estudio previo realizado en el mismo Centro Experimental (CIEEGT), Balcázar (1992) concluyó que el MGA administrado durante el otoño a los 7 meses de edad a corderas Pelibuey nacidas en marzo, tuvo un claro efecto inductor de la actividad ovárica. Sin embargo, debe tomarse en cuenta que el experimento de Balcázar se realizó durante la época reproductiva plena, por lo que el tratamiento solamente ayudó a adelantar la edad a la pubertad, mientras que en el presente trabajo se trató de inducir la pubertad durante la época de menor actividad reproductiva, por esta razón era necesario sobrepasar simultáneamente la inhibición prepuberal y estacional de la actividad ovárica. En este sentido, se ha informado que los progestágenos son más efectivos para controlar el estro y la ovulación en ovejas ciclando que en ovejas en anestro (Keisler, 1992). Los estudios previos realizados por Balcázar (1992) y Rodríguez-Maltos *et al.*, (1992) han proporcionado evidencia de que la época reproductiva influye sobre el inicio de la pubertad en la cordera Pelibuey.

En el experimento de Balcázar (1992) las corderas que recibieron suplementación con concentrado a partir del destete, mostraron estro mejor agrupado y en una mayor proporción (90%) durante la primer semana postratamiento que las que no fueron

suplementadas (70%). Balcázar (1992) sugirió que esta diferencia fue probablemente debida a que las ovejas suplementadas ya se encontraban ciclando y el MGA actuó como sincronizador del estro, mientras que en las corderas no suplementadas tuvo un efecto inductor de la actividad ovárica. De cualquier manera, el 70% de las corderas probablemente inducidas al estro dentro de la primer semana postratamiento encontrado por Balcázar (1992) es mayor al 21.1% registrado en este estudio, no obstante que recibieron 330 UI de PMSG, para estimular el desarrollo de folículos ováricos. Estos pobres resultados pueden deberse a que el presente experimento se desarrolló en la época de anestro.

Otra posible causa de la falla del MGA para inducir la actividad ovárica en este ensayo, puede ser la manera en que se le proporcionó el progestágeno en el alimento a las corderas. Aunque la hormona se homogeneizó perfectamente con el concentrado, la estructura de este (concentrado "casero" con trozos de pollinaza y cascarilla de naranja) hizo que pequeñas cantidades del polvo de MGA se cernieran y se depositaran en el fondo de los comederos, lo que impidió su consumo total por los animales. Esto podría haber evitado la correcta dosificación de la hormona a las corderas. Sin embargo, el mismo sistema de administración de MGA fue utilizado exitosamente por Balcázar (1992).

El método por el cual se administra el progestágeno puede afectar su efectividad para controlar el estro (Killen, 1983; McDonald, 1986; Keisler, 1992). Se han encontrado resultados variables al administrar progestágenos en la borrega por vía oral. Este método no permite retirar de manera rápida y uniforme la hormona de la oveja, tal como sucede en el caso de las esponjas o de los implantes, afectándose por esta razón la sincronización o la inducción del estro. Además, la absorción del progestágeno se ve afectada por la actividad del sistema digestivo en el animal (Keisler, 1992).

Por otra parte, en el caso de las hembras que recibieron hormonas, el hecho de que no se encontrara diferencia significativa entre los pesos promedio de los animales que ovularon y los que no lo hicieron (24.83 ± 0.34 vs 24.11 ± 0.40 kg, respectivamente) demuestra que el peso corporal no fue un factor determinante en el inicio de la actividad ovárica de las corderas que fueron tratadas con progestágenos. El hecho de que el 94% de las ovejas del grupo FGA ovularon demuestra que los animales tenían la suficiente madurez y desarrollo para responder a una dosis efectiva de progestágenos, por lo que las fallas en los grupos SMB y MGA probablemente se deban a una dosis y/o regimen de administración inadecuados, más que a problemas intrínsecos de los animales.

En relación con los datos analizados en el grupo Testigo, se encontró que las corderas de este grupo no mostraron estro ni ovularon durante la primer semana después de que fueron retirados los progestágenos en los grupos tratados, aunque al final del empadre experimental (28-35 días) mostraron baja actividad ovárica (10.0% de estros y 30.0% de ovulaciones), que fue menor a la registrada en los grupos FGA y SMB. Estos

resultados guardan cierta semejanza con lo observado por Rodríguez-Maltos *et al.* (1992) en corderas Pelibuey suplementadas nacidas durante el otoño; es decir, al igual que en el estudio citado, las hembras del grupo Testigo no presentaron actividad ovárica de manera clara durante la primavera, no obstante que tenían el peso y la edad suficiente para comenzar a ciclar. Sin embargo, a diferencia de lo encontrado por Rodríguez-Maltos *et al.* (1992) una baja proporción de las corderas del presente experimento ovularon y mostraron estro, cuando tenían una edad aproximada de 7.5 meses; pero debido a que no se siguió la actividad ovárica de las corderas más allá del período de empadre experimental, no fue posible determinar si esto pudiese haber sido el inicio de la pubertad en las corderas, o bien, si solo fue una manifestación aislada o transitoria de actividad reproductiva.

3.5.III. Incidencia de Ovulaciones sin Estro

En este estudio el grupo Testigo mostró un mayor porcentaje de primeras ovulaciones sin estro (66.7%) al inicio de la pubertad, que los grupos tratados con progestágenos más PMSG (FGA = 5.9%; SMB = 25.0% y MGA = 28.6%). El porcentaje de ovulaciones silenciosas al inicio de la pubertad encontrado en este estudio para el grupo Testigo, es menor a las frecuencias de 87.5% y 94.0 a 100.0% de ovulaciones sin estro encontradas por Rodríguez (1991) y Balcázar (1992) respectivamente, en corderas Pelibuey. El hecho de que la primera ovulación en la cordera no sea acompañada por signos de estro es considerado como un evento normal (Ryan y Foster, 1980; Linda *et al.*, 1987); informándose que, por lo general, al inicio de la pubertad ocurren ovulaciones silenciosas en una frecuencia alta, con la mayoría de las corderas ovulando una o dos veces antes de mostrar su primer estro (Hare y Bryant, 1982; Sebastian *et al.*, 1984; Linda *et al.*, 1987; Ward, 1986; Quirke *et al.*, 1988; Bizelis *et al.*, 1990). Esto se debe a que es necesario que exista un efecto de sensibilización previa de la progesterona sobre el sistema nervioso central para que los estrógenos puedan inducir conducta estral en la oveja (Ryan y Foster, 1980; McLeod y Haresing, 1984; Quirke *et al.*, 1985). Esta necesidad de pre-sensibilización con progesterona puede explicar el porque en este experimento los grupos tratados con progestágenos mostraron una cantidad significativamente menor de primeras ovulaciones sin estro que el Testigo; tal como lo sugirió Balcázar (1992) al observar también una menor frecuencia de ovulaciones silenciosas en corderas que recibieron MGA (65-70%) que en las del grupo Testigo (100%). Asimismo, las incidencias de ovulaciones silenciosas encontradas en este estudio para los grupos tratados con progestágenos más PMSG (5.9-28.6%) fueron notablemente menores a los observados por Balcázar (1992) en corderas Pelibuey inducidas a ciclar con MGA. Esto probablemente sea debido al efecto de la PMSG incluida en el presente trabajo, a diferencia del de Balcázar (1992). Se ha documentado que en la oveja prepúber la administración de PMSG puede estimular el desarrollo de folículos ováricos, con el subsecuente incremento en la producción de estradiol que conduce al estro (McDonald, 1986; Keisler, 1992). Sin embargo, no todas las ovulaciones que son inducidas por la

administración de progestágenos más gonadotropinas son acompañadas de estro, además de que frecuentemente se forman cuerpos lúteos anormales (Pearce *et al.*, 1985; Southee *et al.*, 1988).

Una situación contraria a la ocurrencia de ovulaciones silenciosas fue observada en este estudio en el grupo SMB. Más de la mitad de las corderas que recibieron el tratamiento SMB (57.1%) manifestaron signos de estro sin que ocurriera ovulación. Este hecho puede ser atribuible al efecto del valerato de estradiol que les fue administrado a las hembras de este grupo al momento de recibir el implante subcutáneo de norgestomet. McGuire *et al.* (1990), trabajando con bovinos señalan que el tratamiento de SMB puede inducir estro que es independiente de los ovarios, o conducir a una asincronía entre el estro y la ovulación.

Durante este experimento, todas las corderas que mostraron estro y/o que ovularon solo lo hicieron una vez, para luego volver al anestro en caso de no haber quedado gestantes; por consiguiente, permitieron únicamente una oportunidad para ser apareadas. Previamente se ha informado que las corderas que son inducidas a ovular con progestágenos generalmente no muestran actividad cíclica continua, lo cual está directamente relacionado con la edad y con el período del año en el que fueron tratadas (McDonald, 1986). Asimismo, se ha encontrado que durante la época de anestro puede ser inducido en las ovejas un segundo ciclo con una administración adicional de PMSG, 16 días después de que se retiraron los progestágenos (Killen, 1983). El presente trabajo se realizó durante el mes de febrero, que aparentemente coincide con el inicio de la estación no reproductiva de la oveja Pelibuey (Cortés, 1993). De ser así el experimento se realizó en la época de anestro más profundo, lo que podría haber influido negativamente sobre la continuidad de la actividad ovárica.

III.5.4. Fertilidad de Estros Inducidos

Lo publicado en la literatura puede explicar hasta cierto punto las bajas tasas de fertilidad encontradas en este estudio para los grupos tratados (FGA = 31.2%, SMB = 25.0% y MGA = 0.0%). Se ha informado que todos los métodos hormonales de control de estro en la oveja presentan problemas de infertilidad. Esto parece ser resultado de un transporte defectuoso de los espermatozoides a través del tracto reproductor de la hembra después de un tratamiento con progestágenos (Quinlivan y Robinson, 1969; Robinson, 1973; McDonald, 1986). Se ha postulado que la rápida disminución en las concentraciones de progesterona que ocurre después de la remoción de las esponjas o de los implantes que liberan progestágenos, dañan el transporte y la sobrevivencia intrauterina de los espermatozoides (Haresign, 1985; Pearce y Robinson, 1985). Bajo estas circunstancias, debe ser considerado el hecho de que la fertilidad del primer estro que sigue al tratamiento con progestágenos generalmente es menor, no obstante que esta regrese a niveles normales en el segundo ciclo (Killen, 1983; Keisler, 1992; Quispe *et al.*, 1994). Así, durante la estación reproductiva las ovejas exhiben un segundo estro

sincronizado que comúnmente es fértil, 17 a 22 días después del tratamiento con progestágeno (Killen, 1983; McDonald, 1986; Quispe *et al.*, 1994); pero esta segunda oportunidad para ser servidas frecuentemente no se presenta cuando el progestágeno se administra durante la época de anestro reproductivo, tal como ocurrió en este estudio, a menos que se aplique PMSG 16 días después del primer estro (Killen, 1983).

Varios autores han encontrado tasas de concepción de entre 22 y 70% en ovejas inducidas a ciclar con progestágenos más PMSG (Gordon, 1963; Hulet y Stormshak, 1972; Laster y Glimp, 1974; Alifakiotis *et al.*, 1982; Tritschler *et al.*, 1991).

Desde hace tiempo se ha demostrado que la habilidad de las gonadotropinas exógenas para inducir la ovulación en la oveja durante el anestro estacional (Dutt, 1953) frecuentemente se asocia con una función luteal inadecuada (Balcázar, 1995), la cual puede ser corregida si las hembras reciben un pretratamiento con progestágeno que asegure un cuerpo lúteo inducido de duración normal (McLeod *et al.*, 1982; Pearce *et al.*, 1985; Southee *et al.*, 1988). McKelvey *et al.* (1989) y Wallace *et al.* (1989) observaron una alta incidencia de cuerpos lúteos anormales de corta duración asociados con bajas tasas de fertilidad en ovejas inducidas a ciclar con progestágenos más PMSG. En dichos estudios el pre-tratamiento con progestágenos no pudo asegurar una función luteal óptima que asegurara una fertilidad aceptable. Los perfiles de progesterona de las ovejas inducidas a ciclar en el presente estudio parecen indicar que la función del cuerpo lúteo en la mayoría de los animales que no quedaron gestantes fue normal, tanto en duración como en producción de progesterona, por lo que es poco probable que los bajos índices de concepción encontrados en el estudio se deban a la presencia de cuerpos lúteos defectuosos o regresión prematura del cuerpo lúteo.

Por otra parte, el hecho de que las corderas Pelibuey suplementadas nacidas en el verano puedan ser inducidas a ciclar con progestágenos a los 6.5 meses de edad y 23 kg de peso, no necesariamente significa que estén aptas para servirse. Investigaciones realizadas en el trópico húmedo de México sugieren que el peso mínimo óptimo al primer servicio de la oveja Pelibuey es de 25 kg, al cual las corderas deben de llegar para tener una concepción exitosa que garantice la viabilidad de su crías (CIEEGT, 1982; Balcázar, datos no publicados; Pérez, 1995).

III.5.5. Edad y Peso al inicio de la Actividad Ovárica

Comparadas con las corderas de los grupos tratados con progestágenos, en el grupo Testigo algunas ovejas presentaron estro aproximadamente un mes después (232 días de edad) y con un peso relativamente mayor al de estos grupos tratados (25.5 kg vs FGA = 23 kg; SMB = 23 kg y MGA = 25 kg). Asimismo, algunas ovejas del grupo Testigo ovularon a una edad promedio de 231 días, que fue 18 a 20 días mayor a la de los demás grupos (FGA = 212 días; SMB = 213 días y MGA 214 días) pero con un peso promedio similar (alrededor de 25 kg).

No obstante que las corderas del grupo Testigo tenían el peso y la edad suficiente para comenzar a ciclar durante el mes de febrero, solo una baja proporción de ellas lo hizo, a una edad promedio de 232 días (7.5 meses) y con un peso promedio de 25 kg, que son mayores a la edad (179 días) y el peso (21 kg) promedio a la que ovularon las corderas Pelibuey suplementadas nacidas en la primavera (Balcázar, 1992), pero menores a la edad y el peso encontrados a la primera ovulación en ovejas Pelibuey suplementadas nacidas durante el otoño, que fue de 255 días y de 28.4 kg, respectivamente (Rodríguez-Maltos *et al.*, 1992) y el verano (303 días y 24 kg; Velázquez, 1990). En los estudios previamente citados, realizados en la misma estación experimental en la que se hizo este ensayo, las corderas fueron suplementadas con concentrado de manera similar a las corderas de este experimento (concentrado con 15% de PC y 3500 Kcal/kg por día, ofrecido en una cantidad equivalente al 2.0% de su peso corporal); difiriendo únicamente de la época de nacimiento de las hembras. Es decir, mientras que a las corderas Pelibuey nacidas en la primavera la suplementación con concentrado les adelantó la pubertad, induciéndolas a ciclar a una menor edad y con un menor peso, en las nacidas en el verano y en el otoño, la suplementación no logró adelantarles la pubertad; las ovejas ciclaron a edades más tardías y con pesos significativamente mayores.

La actividad ovárica observada en el grupo Testigo (10% de estro y 30% de ovulaciones) durante el período de empadre experimental realizado en febrero, pudo ser debido a que en este mes aún no se manifiesta un efecto claro de anestro estacional en las ovejas. También debe mencionarse que en el presente estudio las corderas estuvieron en contacto con hembras que fueron inducidas a ciclar con progestágenos más PMSG, lo cual pudo causar un efecto de bioestimulación hembra-hembra, como el que fue descrito por Zarco *et al.* (1995).

En suma, los resultados encontrados en este estudio fortalecen las suposiciones hechas por Balcázar (1992) y Rodríguez-Maltos *et al.* (1992), en el sentido de que en la oveja Pelibuey el inicio de la pubertad está regulado por una interacción entre edad, peso y época de nacimiento, tal como sucede en las razas ovinas de lana explotadas en regiones templadas (Foster *et al.*, 1985; 1986; Ward, 1986; Jainudeen y Hafez, 1989; López, 1989; Bizelis *et al.*, 1990; Pineda, 1991), y ello podría explicar el porque han sido informadas grandes variaciones en la literatura tanto en la edad (5-12 meses) como en el peso (18-29 kg) a la que alcanzan la pubertad las corderas Pelibuey (Castillo *et al.*, 1977; Valencia y González, 1983; Velázquez, 1990; González *et al.*, 1991; Perón *et al.*, 1991; Balcázar, 1992; Rodríguez-Maltos *et al.*, 1992).

III.5.6. Niveles de Progesterona Plasmática

Con excepción del grupo Testigo, en los grupos tratados con progestágenos no se registraron las elevaciones transitorias de progesterona mayores o iguales a 0.5 ng/ml que fueron observadas antes de la pubertad en corderas Pelibuey por Rodríguez (1991) y por

Balcázar (1992); quien informa que estas elevaciones de progesterona generalmente se registraron antes de que ocurriera una primera ovulación acompañada por estro. Al respecto, se ha informado en la literatura que la progesterona prepuberal puede ser de origen ovárico (Sutama *et al.*, 1988), uterina (Keisler *et al.*, 1983) y adrenal (Ramaley y Bunn, 1972), pero aún no es clara cual es su función.

El hecho de que en los grupos tratados con progestágenos en este estudio, los niveles de progesterona plasmática se incrementaran más rápidamente de manera significativa durante los muestreos realizados en los días 7, 11 y 14 después de que los tratamientos fueron retirados, a diferencia del grupo Testigo en el que la progesterona plasmática alcanzó sus niveles más altos en los días 28, 31 y 35 del empadre, refleja el efecto de los tratamientos con progestágenos más PMSG sobre la inducción de la actividad ovárica de las corderas.

Por otra parte, la causa de los mayores niveles de progesterona plasmática exhibidos por el grupo FGA (2.20 a 4.59 ng/ml) comparados con SMB = 1.31 a 2.46 ng/ml y MGA = 1.55 a 2.37 ng/ml) durante los muestreos realizados en los días 7, 11 y 14 postratamiento; se debe a la existencia de un mayor número de animales con cuerpo lúteo en el grupo FGA que en los otros grupos, como resultado de la mejor inducción de ovulación presente en el grupo FGA.

Finalmente, los niveles de progesterona plasmática registrados durante los muestreos, indican que las corderas inducidas a ciclar con progestágenos solamente ovularon en una ocasión. Este es un fenómeno normal que generalmente ocurre cuando se utilizan progestágenos para inducir actividad ovárica en la oveja durante el período de anestro, o al inducir la ovulación en las corderas prepúberes (Killen, 1983; McDonald, 1986). Esta situación ha sido discutida previamente en este trabajo.

III.5.7. Datos reproductivos del Segundo Empadre

Una vez finalizado el empadre experimental realizado en febrero, las corderas dejaron de ser sangradas y de ser detectadas en estro, así como de recibir suplementación con concentrado. Los animales que no concibieron durante este empadre de primavera fueron incorporados al resto del rebaño para ingresar a un segundo empadre en el verano a finales de julio. Comparado con lo observado en el empadre inducido en la primavera, las ovejas mostraron estro en una mayor proporción durante este empadre de verano (rango de 75.0 a 89.4%, sin diferencias significativas entre grupos experimentales), a una edad y peso promedio que fue similar entre grupos (336 días y 26 kg). Estos resultados indican que las corderas lograron ciclar durante el verano a una edad de 11 meses, no obstante que su peso corporal promedio (26.2 kg) no fue mayor de dos kg al que tenían durante la primavera (24.5 kg) a una edad de 7.5 meses, lo cual sugiere que el grado de desarrollo no es un factor determinante que controle el inicio de la actividad ovárica en la cordera Pelibuey.

Por otra parte, el hecho de que durante este segundo empadre las diferencias en la edad y el peso promedios al primer estro no fueran significativas entre las corderas de los grupos experimentales (FGA = 336.6 días y 26.5 kg; SMB = 336.0 días y 26.4 kg; MGA = 334.2 días y 26.2 kg y Control = 337.5 días y 26.3 kg), es un reflejo de lo observado durante el experimento en donde no existieron diferencias estadísticas en edad y peso entre las corderas que conformaron los grupos en estudio, lo cual indica que las hembras se distribuyeron aleatoriamente entre tratamientos.

Es importante señalar que aún cuando las corderas mostraron estro en una mayor proporción durante el empadre de verano y de que en este momento tenían el peso y la edad requerida para comenzar a reproducirse, la tasa de fertilidad en este empadre fue baja (menor del 50 %) en todos los grupos experimentales.

III.5.8. Conclusiones

El tratamiento con FGA más PMSG permitió inducir el estro y la ovulación a finales del invierno en corderas Pelibuey suplementadas con concentrado, nacidas en el verano, a una edad aproximada de 7 meses y con un peso promedio de 24 kg. Este tratamiento indujo la ovulación y el estro en las corderas más rápidamente, de manera más agrupada y en mayor proporción que el MGA y el SMB.

El MGA y el SMB fueron poco efectivos para inducir la actividad ovárica en las corderas; sin embargo, el SMB provocó la ocurrencia de una alta frecuencia de estros sin ovulación en las hembras.

El análisis de la información de las corderas que ovularon y las que no lo hicieron, mostró que el peso corporal no fue un factor limitante para la inducción de actividad reproductiva con progestágenos.

Bajo las condiciones en las que se llevó a cabo este estudio, las corderas inducidas a ciclar con progestágenos solo mostraron estro y/u ovulación en una ocasión y su tasa de fertilidad fue baja.

Las corderas del grupo Testigo mostraron actividad ovárica reducida un mes después que las hembras de los grupos tratados con progestágenos. No obstante que contaban con el peso y la edad suficiente para comenzar a ciclar, no lo hicieron posiblemente por que se encontraban en el inicio de la época no reproductiva del año. Esto fortalece la hipótesis de que en la oveja Pelibuey el inicio de la pubertad esta regulado por una interacción entre edad, peso y época de nacimiento, tal como ocurre en las razas ovinas de lana.

Aunque este estudio demuestra que es posible inducir la actividad ovárica en la cordera Pelibuey con progestágenos a finales del invierno, esto no garantiza una

concepción exitosa. Por consiguiente, esta práctica podría no ser recomendable en corderas de menor peso o edad.

III.6. Literatura Citada

Ainsworth, L. and Wolynetz, M.S.: Synchronization of estrus and reproductive performance of ewes treated with synthetic progestagens administered by subcutaneous ear implant or by intravaginal sponge pessary. J. Anim. Sci., 54: 1120-1127 (1982).

Ainsworth, L. and Shrestha, J.N.B.: Effect of type of intravaginal progestagen treatment on estrus response and reproductive performance of ewes. Theriogenology, 19: 869-875 (1983).

Alifakiotis, T., Michailidis, I. and Gavrilidis, G.: Induced breeding in anestrus milking ewes of dairy breeds: comparison of norgestomet, medroxyprogesterone and flurogestone in two regimenes of PMSG. Theriogenology, 17: 602-610 (1982).

Balcázar, S.J.A.: Efecto de la suplementación alimenticia sobre la eficiencia reproductiva de corderas Pelibuey inducidas a la pubertad con Acetato de Melengestrol. Tesis de Licenciatura. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1992.

Bizelis, J.A., Deligeorgis, S.G. and Rogdakis, E.: Puberty attainment and reproductive characteristics in ewe lambs of Chios and Karagouniki breeds raised on two planes of nutrition. Anim. Reprod. Sci., 23: 197-212 (1990).

Boland, M.P., Kelleher, D. and Gordon, I.: Comparison of control of oestrus and ovulation in sheep by implant (SC-21009) or by intravaginal sponge (Cronolone or MAP). Anim. Reprod. Sci., 1: 275-281 (1978/1979).

Brown, L.N., Odde, K.G., King, M.E. and LeFever, D.G.: Comparison of Melengestrol Acetate-prostaglandin F₂α to Synchro-Mate B for estrus synchronization in beef heifers. Theriogenology, 30: 1-12 (1988).

Castillo, H., Hernández, J.J., Berruecos, J.M. y López, J.J.: Comportamiento reproductivo del borrego Tabasco mantenido en clima tropical. III. Pubertad y duración del estro. Téc. Pecu. Méx., 32: 32-35 (1977).

Carpenter, R.H. and Spitzer, J.C.: Response of anestrus ewes to Norgestomet and PMSG. Theriogenology, 15: 389-393 (1981).

Centro de Investigación , Enseñanza y Extensión en Ganadería Tropical: Boletín Informativo 1982. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1982.

Centro de Investigación, Enseñanza y Extensión en Ganadería Tropical: Boletín Informativo 1985/86. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1989-1990.

Cortés, Z.J.: Reinicio de la actividad ovárica posparto en ovejas Pelibuey paridas en diferentes épocas del año. Tesis de Doctorado en Producción Animal. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. 1993.

Crosby, T.F., Boland, M.P. and Gordon, I.: Effect of progestagen treatments on the incidence of oestrus and pregnancy rates in ewes. Anim. Reprod. Sci., 24: 109-118 (1991).

Cuevas, E.A., Rodríguez, H.V., Gutiérrez, V.R., Soto-Camargo, R. y Martínez, R.R.D.: Sincronización de estro en ovejas Pelibuey con implantes nuevos y reciclados de Norgestomet. Vet. Méx., 24: 327-330 (1993).

Dutt, R.H.: Induction of estrus and ovulation in anestrual ewes by use of progesterone and pregnant mare serum. J. Anim. Sci., 12: 515 (1953).

Dyrmundsson , O.R.: Puberty and early reproductive performance in sheep.I. Ewe lambs. Anim. Breed. Abstr., 41: 273-289 (1973).

Foster, D.L., Yellon, S.M. and Olster, D.H.: Internal and external determinants of the timing of puberty in the female. J. Reprod. Sci., 75: 327-344 (1985).

Foster, D.L., Karsch, F.J., Ryan, K.D. and Yellon, S.M.: Determinants of puberty in a seasonal breeder. Recent Progress in Hormone Research, 42: 331-348 (1986).

González-Reyna, A., Murphy, B.D. and Ortega-Rivas, E.: Factors determining the reproductive potential of Pelibuey sheeps: Effects of season and parturition on reproductive performance. Proc. Final Research Co-ordination Meeting. Bogotá, Colombia. 1990. 335-350. Livestock Reproduction in Latin America. Bogotá, Colombia. 1990.

González, R.A., Valencia. M.J., Foote, W.C. and Murphy, B.D.: Hair sheep in Mexico: Reproduction in the Pelibuey sheep. Anim. Breed. Abstr., 59: 511-524 (1991).

González, A., Murphy, B.D., Foote, W.C. and Ortega, E.: Circannual estrous variations and ovulation rate in Pelibuey ewes. Small Ruminant Research, 8: 225-232 (1992).

Gordon, I.: The induction of pregnancy in the anoestrous ewe by hormonal therapy. II. Progesterone-pregnant mare's serum applications in anoestrus ewe. J. Agric. Sci., 60: 43-66 (1963).

Hare, L. and Bryant, M.J.: Characteristics of estrous cycle and plasma progesterone profiles of young female sheeps during their first breeding season. Anim. Prod., 35: 1-7 (1982).

Hansen, P.J.: Photoperiodic regulation of reproduction in mammals breeding during short days. Anim. Reprod. Sci., 9: 301-315 (1985).

Haresign, W.: Comparison of the rate of decline in plasma progesterone concentrations at a natural and progesterone-synchronized oestrus and its effects on tonic LH secretion in the ewe. J. Reprod. Fert., 75: 231-236 (1985).

Hernández, L.J.J., Hernández, H.C. y Ruiz, D.R.: Sincronización del estro en borregas mediante la utilización de esponjas vaginales impregnadas de acetato de flurogestona e implantes subcutáneos usados del progestágeno SC21009. Téc. Pecu. Méx., 43: 9-11 (1982).

Hoel, P.G.: Distribución Ji-Cuadrada. En: Estadística Elemental. Editada por Hoel, P.G., 221. CECSA. México, D.F. 1979.

Holst, P.J. and Moore, N.W.: Control of oestrus and ovulation by progesterone and cronolone administered either intramuscularly or intravaginally and subsequent fertility. Aust. J. Res. Agr., 21: 371 (1970).

Hulet, C.V. and Stormshak, F.: Some factors affecting response of anoestrous ewes to hormone treatment. J. Anim. Sci., 34: 1011-1019 (1972).

Jainudeen, M.R. y Hafez, E.S.E.: Ovejas y Cabras. En: Reproducción e Inseminación Artificial en Animales. Editado por Hafez, E.S.E. 341-373. Interamericana McGraw-Hill. México, D.F. 1989.

Keisler, D.H., Inskeep, E.K. and Dailey, R.A.: First luteal tissue in ewe lambs: Influence on subsequent ovarian activity and response to hysterectomy. J. Anim. Sci., 57: 150-156 (1983).

Keisler, D.H.: Manipulación hormonal de la reproducción en ovejas. Memorias del Seminario Internacional Avances Recientes en la Producción Ovina. Montecillo, Edo. de México. 1992. 73-88. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Edo. de México, México (1992).

Killen, I.D.: Artificial insemination and synchronisation of oestrus. Proceedings No 67. Sheep Production and Preventive Medicine. The Post-Graduate Committee in Veterinary Science. 67: 302-314. University of Sydney Australia. 1983.

Larsen, R.L. and Kiracofe, G.H.: Estrus after treatment with Syncro-mate B in ovariectomized heifers is dependent on the injected estradiol valerate. Theriogenology, 44: 177-187 (1975).

Laster, D.B. and Glimp, H.A.: Influence of breed on response to exogenous hormones in estrous and anoestrous ewes. J. Anim. Sci., 39: 1129 (1974).

Linda, J.H., Keith, I.E. and Goodman, L.R.: Changes in episodic luteinizing hormone secretion leading to puberty in the lamb. Biol. Reprod., 37: 755-761 (1987).

McGuire, W.J., Larson, R.L. and Kiracofe, G.H.: Syncro-Mate B induces estrus in ovariectomized cows and heifers. Theriogenology, 34: 33-37 (1990).

McDonald, M.F.: Estrous Synchronization and Control of the Estrous Cycle. In: Current Therapy in Theriogenology. Edited by Morrow, D.A., 887-891. W.B. Saunders. Philadelphia, 1986.

McKelvey, W.A.C., Wallace, J.M., Robinson, J.J. and Siken, R.P.: Studies on increasing breeding frequency in the ewe. I. The fertilization of ova during the early post-partum period. Anim. Reprod. Sci., 18: 1-12 (1989).

McLeod, B.J., Haresign, W. and Lamming, G.E.: Response of seasonally anoestrous ewes to small dose multiple injections of Gn-RH with and without progesterone pretreatment. J. Reprod. Fertil., 65: 223-230 (1982).

McLeod, B.J. and Haresign, W.: Evidence that progesterone may influence subsequent luteal function in the ewe by modulating preovulatory follicle development. J. Reprod. Fert., 71: 381-386 (1984).

Mutiga, E.R. and Mukasa-Mugerwa, E.: Effect of the method of estrus synchronization and PMSG dosage on estrus and twinning in Ethiopian Menze sheep. Theriogenology, 38: 727-734 (1992).

Pearce, D.T. and Robinson, J.: Plasma progesterone concentrations, ovarian and endocrinological responses and sperm transport in ewes with synchronized oestrus. J. Reprod. Fertil., 75: 49-62 (1985).

Pearce, D.T., Martin, G.B. and Oldham, C.M.: Corpora lutea with a short life-span induced by rams in seasonally anovulatory ewes are prevented by progesterone delaying the preovulatory surge of LH. J. Reprod. Fertil., 75: 79-84(1985).

Perón, N., Limas, T. y Fuentes, J.L.: El ovino Pelibuey de Cuba. Revisión bibliográfica de algunas características reproductivas. Ann. Zootech., 66: 32-39 (1991).

Pérez, R.H.: Influencia de factores ambientales y parámetros genéticos del comportamiento predestete en ovinos Tabasco bajo pastoreo en el trópico húmedo. Tesis de Maestría en Producción Animal Tropical. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Autónoma de Yucatán. Yucatán, México. 1995.

Pineda, M.H.: Patrones Reproductivos de la Oveja y la Cabra. En: Endocrinología Veterinaria y Reproducción. Editado por McDonald, L.E. y Pineda, M.H. 416-435. Interamericana McGraw-Hill. México, D.F. 1991.

Porras, A.A., Galina, H.C. y Zarco, Q.L.: Inducción y sincronización de estros utilizando progestágenos. Memorias del Curso Internacional de Reproducción Bovina. México, D.F. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. (1990).

Quinlivan, T.D. and Robinson, T.J.: Number of spermatozoa in the genital tract after AI of progesterone -treated ewes. J. Reprod. Fertil., 19: 73-86 (1969).

Quirke, J.F., Stabenfeldt, G.H. and Bradford, G.E.: Onset of Puberty and duration of the breeding season in Suffolk, Rambouillet, Finnish Landrace, Dorset and Finn-Dorset ewe lambs. J. Anim. Sci., 60: 1463-1471 (1985).

Quirke, J.F., Stabenfeldt, G.H. and Bradford, G.E.: Year and season effects on oestrus and ovarian activity in ewes of different breeds and crosses. Anim. Reprod. Sci., 16: 39-52 (1988).

Quispe, T.L.: Estudios sobre el uso del acetato de melengestrol para la sincronización e inducción de estros en ovejas. Tesis de Doctorado en Producción Animal. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1989.

Quispe, T., Zarco, L., Valencia, J. and Ortiz, O.: Estrus synchronization with melengestrol acetate in cyclic ewes. Insemination with fresh or frozen semen during the first or second estrus post treatment. Theriogenology, 41:1385-1392 (1994).

Quispe, Q.T., Zarco, Q.L., Ortiz, H.A. y Valencia, M.J.: Sincronización de estros en ovejas mediante un tratamiento corto con acetato de melengestrol (MGA) combinado con

cipionato de estradiol (ECP). Vet. Méx., 26 : 23-29 (1995).

Ramaley, J. and Bunn, E.L.: Seasonal variations in the onset of puberty in rats. Endocrinology, 91: 611-613 (1972).

Ramírez-Godínez, J.A., Kiracofe, G.H. and McKee, R.M.M.: Conception rates and interval to estrus after administering PGF 2α , estradiol valerate and norgestomet to cycling beef cows. Joint Ann. Meet. Am. Soc. Anim. Sci., 21: 158 (1982)(Abstr.).

Robinson, T.J.: Use of progestagen impregnated sponges inserted intravaginally or subcutaneously for the control of the oestrus cycle in the sheep. Nature, 206: 39-41 (1965).

Robinson, T.J.: The seasonal nature of reproduction phenomena in fertility following synchronization of oestrus. J. Reprod. Fert., 24: 19-27 (1971).

Robinson, T.J.: Factors involved in the failure of sperm transport and survival in the female reproductive tract. J. Reprod. Fert., (Suppl.) 18: 103-109 (1973).

Robinson, T.J. and Smith, J.F.: The Evaluation of SC-9880 Impregnated Intravaginal Sponges Used with and Without PMSG for the Advancement of the Breeding Season of British Ewes. In: The Control of the Ovarian Cycle in Sheep. Edited by Robinson, T.J. 149-157. Sydney University Press. Sydney, Australia. 1967.

Rodríguez, M.R.: Efecto de la suplementación sobre el inicio de la actividad reproductiva de la oveja Tabasco o Pelibuey. Tesis de Doctorado en Producción Animal. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1991.

Rodríguez-Maltos, R., Zarco, Q. and Cruz, C.: Effects of different levels of supplementation on age and weight at puberty onset in Pelibuey ewes born during the autumn. 12 th International Congress on Animal Reproduction. Congress Proceedings Volume 4. Free Communication Numbers. Serie 616. 2096-2098. The Hague, The Netherlands. 1992.

Ryan, K.D. and Foster, D.L.: Neuroendocrine mechanisms involved in onset of puberty in the female: Concepts derived from the lamb. Federation Proceedings, 39: 2372-2377 (1980).

Scaramuzzi, R.J., Lindsay, D.R. and Shelton, J.N.: The effect of oestradiol benzoate on the duration of oestrus behaviour in the ovariectomized ewe. J. Endocrinol., 50: 345-346 (1971).

Sebastian, A.L., De Miguel, M.A., Brunet, A.G. and García, T.P.: Attainment of puberty in

Manchega ewe lambs born in the fall and stimulated by rams. Anim. Bred. Abstr., 52: 232 (1984).

Southee, J.A., Hunter, M.G. and Haresign, W.: Function of abnormal corpora lutea in vivo after GnRH-induced ovulation in the anoestrus ewe. J. Reprod. Fertil., 84: 131 (1988).

Spitzer, J.C. and Carpenter, R.H.: Estrus and pregnancy rates following synchronization with cronolone intravaginal sponge or Norgestomet ear implant in cycling ewes. Theriogenology, 16: 287-294 (1981).

Srikandakumar, A., Ingraham, R.H., Ellsworth, M., Archbald, L.F., Liao, A. and Godke, R.A.: Comparison of a solid-phase, no-extraction radioimmunoassay for progesterone with and extraction assay for monitoring luteal function in the mare, bitch and cow. Theriogenology, 26: 779-793 (1986).

Steel, R.G.D. y Torrie, J.H.: Bioestadística. Principios y Procedimientos. Editado por Steel, R.G.D. y Torrie, J.H. 132-165. McGraw-Hill. México, D.F. 1985.

Sutama, I.K., Edey, T.N. and Fletcher, L.C.: Peri-pubertal ovulatory events and progesterone profiles of Javanese Thin-Tail sheep. Anim. Reprod. Sci., 16: 53-60 (1988).

Tritschler II, J.P., Duby, R.T., Parsons, E.M., Parsons, M.J. and Giordano, D.J.: Comparison of two progestogens during out-of-season breeding in a commercial ewe flock. Theriogenology, 35: 943-952 (1991).

Valencia, Z.M., Castillo, R.H. y Berruecos, V.J.M.: Reproducción y manejo del borrego Tabasco Pelibuey. Téc. Pecu. Méx., 29: 66-72 (1975).

Valencia, Z.M. and González, P.E.: Pelibuey sheep in Mexico. Hair Sheep of Western Africa and Americas. A Genetic Resource for the Tropics. Edited by Fitzhugh, H.A. and Bradford, G.E. Chap. 2.1, 55-73. A Winrock International Study Published by Westview Press, Boulder, Co. U.S.A. (1983).

Velázquez, J.I.A., Cruz, L.C. y Alvarez, J.: Centro de Investigación, Enseñanza y Extensión en Ganadería Tropical: Boletín Informativo 1989/90. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1989-1990.

Velázquez, J.I.A.: Efecto del nivel de suplementación sobre la presentación del primer estro en ovejas Tabasco. Tesis de Licenciatura. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1990.

Wallace, J.M., McNelly, A.S. and Baird, D.T.: Induction of ovulation during anoestrus in two breeds of sheep with multiple injections of LH alone or in combination with FSH. J. Endocr., 111: 181-190 (1986).

Ward, W.R.: Development of the Female Reproductive Tract, Oogenesis and Puberty. In: Current Therapy in Theriogenology. Edited by Morrow, D.A. 887-891. W.B. Saunders, Philadelphia, Pa. U.S.E.1 1986.

Woody, C.O., Beauchene, S.L., Feccia, R.C., Sepe, P.A., Higgins, F.M., Cowan, W.A. and Riesen, J.W.: Regulation of the estrous in ewes with progestin containing implants: influence of dose and day of cycle at treatment. Theriogenology, 19: 677-684 (1983).

Wallace, J.M., Robinson, J.J., McKelvey, W.A.C. and Aitken, R.P.: Studies on increasing breeding frequency in the ewe. 2. The endocrine status of lactating ewes induced to ovulate 28, 35 or 42 days post-partum. Anim. Reprod. Sci., 18: 271-283 (1989).

Zarco, L., Rodríguez, E.F., Angulo, M.R.B. and Valencia, J.: Female to female stimulation of ovarian activity in the ewe. Anim. Reprod. Sci., 39: 251-258 (1995).

IV. EXPERIMENTO II

La Estacionalidad Ovárica en la Oveja Pelibuey es Independiente de Variaciones en el Peso y la Condición Corporal de los Animales

IV.1. Resumen

El objetivo de este trabajo fue evaluar el efecto de las variaciones estacionales que ocurren en el peso y la condición corporal, sobre la actividad ovárica de la oveja Pelibuey explotada bajo condiciones de pastoreo en el trópico húmedo de México. El estudio duró 12 meses (julio de 1992 a junio de 1993) y se realizó en el Centro de Investigación, Enseñanza y Extensión en Ganadería Tropical (CIEEGT), ubicado a 20° 04' latitud norte. Se utilizaron 16 ovejas Pelibuey adultas, que se encontraban ciclando normalmente al iniciar el experimento y que se mantuvieron sin gestar durante todo el estudio. Los animales experimentales fueron mantenidos en pastoreo rotativo junto al resto del rebaño. Para no anular el "efecto macho" sobre la reproducción de las hembras, se incluyeron permanentemente dentro del rebaño a carneros vasectomizados. La actividad ovárica de las ovejas del grupo experimental fue seguida durante un año por determinación de las concentraciones de progesterona en muestras de plasma obtenidas dos veces por semana. Además, mensualmente las ovejas fueron pesadas y clasificadas de acuerdo a su condición corporal (CC) en una escala de 0 a 5. Los porcentajes mensuales de ovejas que ovularon fueron estadísticamente menores ($P < 0.05$) durante abril (75%) y mayo (50%), que correspondieron justamente a los meses en que tanto los pesos como condiciones corporales fueron máximos. Durante el mes de mayo, cuando el 50.0% de las ovejas dejaron de ciclar, no se encontraron diferencias ($P < 0.05$) ni en el peso ni en la CC entre las hembras que ovularon (35.7 ± 0.7 kg y 2.81 ± 0.09) y las que no lo hicieron (35.0 ± 1.3 kg y 2.80 ± 0.8). Se concluye que la oveja Pelibuey disminuye su actividad ovárica durante la primavera a pesar de que justamente es en ese periodo cuando se registraron mejores pesos y mejor condición corporal, lo que sugiere que la disminución en la actividad ovárica no es mediada por deficiencias nutricionales, por lo que podría ser regulada por el fotoperíodo.

IV.2. Introducción

Aunque en un principio se consideró que las ovejas de pelo que se explotan en las regiones tropicales de México no presentaban patrones estacionales para reproducirse (Ruíz, 1966; Castillo *et al.*, 1972; Valencia *et al.*, 1975), las investigaciones realizadas en la última década han proporcionado evidencia de que la época del año sí afecta la actividad ovárica de la oveja Pelibuey; y actualmente parece haber consenso en el sentido de que presenta periodos de actividad reproductiva reducida durante los meses de marzo a junio (Valencia *et al.*, 1981; Cruz *et al.*, 1983; Alvarez *et al.*, 1989/90; González-Reyna *et al.*, 1990; Heredia *et al.*, 1991a; 1991b; González *et al.*, 1992; Cruz *et al.*, 1994). Generalmente se ha considerado que estas restricciones en la reproducción son ocasionadas principalmente por cambios estacionales en la disponibilidad y calidad del forraje (Cruz *et al.*, 1983; González-Reyna *et al.*, 1990; Cruz *et al.*, 1994), o por factores medioambientales tales como la temperatura y la humedad (González *et al.*, 1992). Sin embargo, varios autores han informado que la actividad

ovárica de la oveja Pelibuey se reduce durante la primavera aún bajo condiciones de alimentación constante (Valencia *et al.*, 1981; González-Reyna *et al.*, 1990; Heredia *et al.*, 1991a; 1991b; Rojas *et al.*, 1991; Cortés., 1993).

Si la reducción en la actividad ovárica que se produce durante la primavera en la borrega Pelibuey fuese debida a una menor disponibilidad y calidad del forraje durante esta época, debería registrarse una disminución en el peso y/o la condición corporal de los animales que dejan de ciclar durante dicho período. Por lo tanto, el objetivo del presente trabajo fue evaluar las variaciones estacionales que ocurren en el peso y la condición corporal y estudiar su relación con la actividad ovárica de la oveja Pelibuey explotada bajo condiciones de pastoreo en el trópico húmedo mexicano.

IV.3. Material y Métodos

El estudio tuvo una duración de 12 meses (julio de 1992 a junio de 1993) y se realizó en el Centro de Investigación, Enseñanza y Extensión en Ganadería Tropical (CIEEGT), dependiente de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia de la Universidad Nacional Autónoma de México, ubicado a 20° 04' latitud norte y 97° 03' longitud oeste, con una altitud de 151 m.s.n.m, una temperatura media anual de 23.8 °C y una precipitación pluvial de 1980 ± 431.5 mm anuales (CIEEGT, 1985/86).

Inicialmente se utilizaron 22 ovejas Pelibuey adultas sin gestar de entre 2 y 3 años de edad previamente detectadas en estro con carneros vasectomizados para comprobar que se encontraban ciclando normalmente al iniciar el ensayo (julio de 1992). Sin embargo, 6 hembras fueron eliminadas del estudio debido a que fueron servidas accidentalmente por carneros fértiles a mitad del experimento (diciembre de 1992-enero de 1993), por lo que solamente se analizó la información de 16 ovejas. Los animales experimentales fueron mantenidos bajo un sistema de pastoreo rotativo en potreros con pasto Estrella de Santo Domingo (*Cynodon nlemfuencis*) junto con el resto del rebaño con el objetivo de que estuvieran sometidos a las condiciones naturales de alimentación, temperatura, interacciones sociales, etc. Para no anular el "efecto macho" sobre la reproducción de las hembras se incluyeron permanentemente dentro del rebaño a carneros vasectomizados (relación macho-hembra 1:50). Las ovejas que no formaban parte del grupo experimental fueron servidas por monta dirigida con machos intactos después de haberse detectado en estro con la ayuda de machos vasectomizados, conforme al programa de empadres establecido por el módulo ovino del CIEEGT.

La actividad ovárica en las ovejas del grupo experimental (n = 16) fue seguida durante un año mediante determinación de las concentraciones de progesterona en muestras de plasma obtenidas dos veces por semana. Además, mensualmente las ovejas fueron pesadas y se les clasificó de acuerdo con su condición corporal en una escala de 0 a 5, según el método descrito por Russel *et al.* (1969).

Las muestras de sangre fueron obtenidas por punción yugular en tubos heparinizados, los cuales fueron almacenados en una caja con hielo y centrifugados dentro de la primera hora

después de su extracción para la separación del plasma, el cual fue congelado a una temperatura de -20 °C hasta que fue analizado para determinación de progesterona (Pulido *et al.*, 1991), en el Laboratorio de Endocrinología del Departamento de Reproducción e Inseminación Artificial de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia (UNAM).

Las concentraciones de progesterona superiores a 1 ng/ml fueron consideradas indicativas de la presencia de un cuerpo lúteo funcional, y por lo tanto de actividad ovárica en la oveja (Rodríguez, 1991).

Los porcentajes de ovejas mostrando actividad ovárica cada mes, así como los valores promedio de peso y condición corporal fueron calculados mensualmente. Los datos se analizaron estadísticamente mediante pruebas de Z para proporciones y análisis de varianza con comparación múltiple de medias utilizando la prueba de Tukey (Steel y Torrie, 1985).

IV.4. Resultados

El cuadro 4.1 muestra que los porcentajes mensuales de ovejas Pelibuey que ovularon, fueron estadísticamente menores ($P < 0.05$) durante abril (75.0%) y mayo (50.0%) comparados con los porcentajes de hembras ovulando en los demás meses del año (93.7 a 100%). El cuadro 11 también muestra que los más altos promedios mensuales ($P < 0.05$) tanto en peso como en condición corporal (CC) fueron registrados en los meses de abril (35.56 ± 0.76 kg y CC = 2.72 ± 0.09), mayo (35.37 ± 0.76 kg y CC = 2.81 ± 0.09) y junio (36.00 ± 0.76 kg y CC = 2.91 ± 0.09). Los menores pesos y condiciones corporales ($P < 0.05$) se registraron durante los meses de septiembre y octubre, con promedios para peso y CC de 31.50 ± 0.76 kg y 2.00 ± 0.09 en septiembre, y 31.50 ± 0.76 kg y 2.28 ± 0.09 en octubre.

Cuadro 4.1. Peso, condición corporal y actividad ovárica mensual a lo largo del año en ovejas Pelibuey mantenidas sin concebir bajo condiciones de pastoreo en el trópico húmedo

Mes	Número	Peso (kg) X ± EE	Condición corporal ¹ X ± EE	Ovejas ciclando (%)
Julio	16	33.25±0.76 ^{ab}	1.78±0.09 ^c	100.0 ^a
Agosto	16	32.94±0.76 ^{ab}	2.12±0.09 ^{cd}	100.0 ^a
Septiembre	16	31.50±0.76 ^b	2.00±0.09 ^{cd}	100.0 ^a
Octubre	16	31.50±0.76 ^b	2.28±0.09 ^{dc}	100.0 ^a
Noviembre	16	33.12±0.76 ^{ab}	2.62±0.09 ^{abc}	100.0 ^a
Diciembre	16	34.12±0.76 ^{ab}	2.66±0.09 ^{abc}	100.0 ^a
Enero	16	33.94±0.76 ^{ab}	2.44±0.09 ^{bcd}	100.0 ^a
Febrero	16	34.19±0.76 ^{ab}	2.69±0.09 ^{abc}	100.0 ^a
Marzo	16	33.00±0.76 ^{ab}	2.68±0.09 ^{abc}	100.0 ^a
Abril	16	35.56±0.76 ^a	2.72±0.09 ^{abc}	75.0 ^b
Mayo	16	35.37±0.76 ^a	2.81±0.09 ^{ab}	50.0 ^b
Junio	16	36.00±0.76 ^a	2.91±0.09 ^a	93.7 ^a

^{a,b,c,d} Valores con literal diferente entre meses difieren estadísticamente (P < 0.05)

¹ Escala de 0 a 5, según el método descrito por Russel *et al.* (1969)

El cuadro 4.2 muestra que durante el mes de mayo, cuando un 50% de las ovejas

dejaron de ciclar, no se encontró diferencia ($P > 0.05$) en el peso y la CC de las hembras que ovularon (35.7 ± 0.7 kg y 2.81 ± 0.9) comparadas con las que no ovularon (35.0 ± 1.3 kg y 2.80 ± 0.8). En el anexo 1 se muestran los perfiles individuales de progesterona a lo largo del año.

Cuadro 4.2. Peso y condición corporal de ovejas Pelibuey que presentaron o no actividad ovárica en el mes de mayo bajo condiciones de pastoreo en el trópico húmedo

Parámetro	Número	Peso (kg) $X \pm EE$	Condición corporal ¹ $X \pm EE$
Ovularon	8	35.7 ± 0.7	2.81 ± 0.9
No ovularon	8	35.0 ± 1.3	2.80 ± 0.8

Promedios estadísticamente iguales ($P > 0.05$)

¹ Escala de 0 a 5, según el método descrito por Russel *et al.* (1969)

En la figura 4.1 se muestra gráficamente la relación entre cambios de peso, condición corporal y actividad ovárica a lo largo del año, observándose que la actividad ovárica se reduce justo cuando los animales tienen mejor condición corporal y mejor peso.

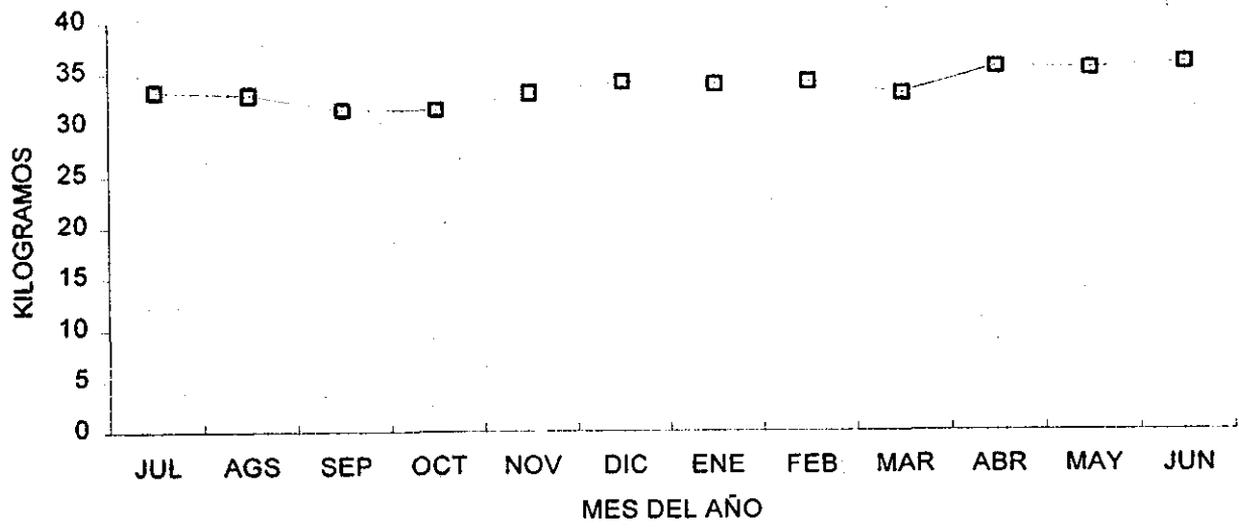
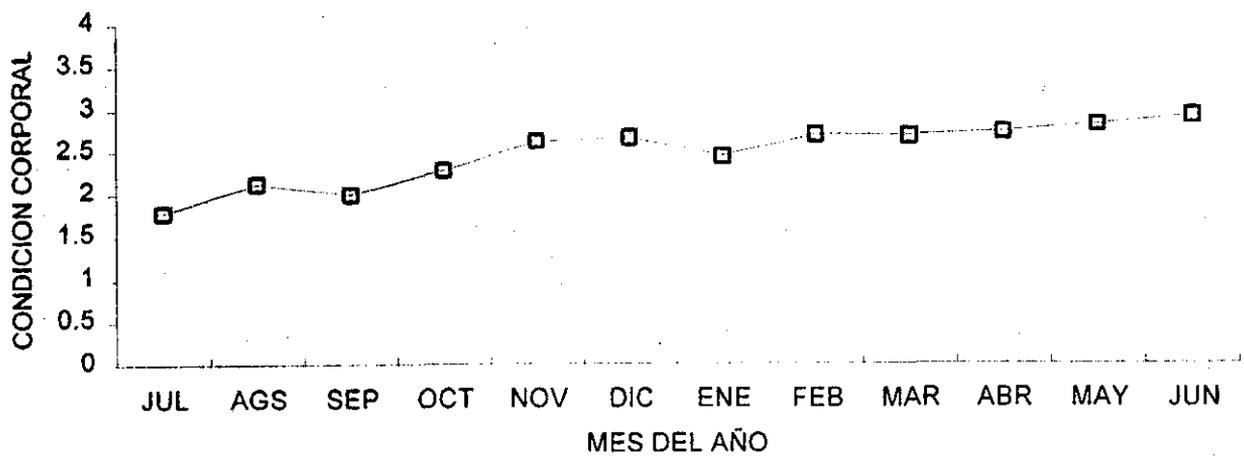
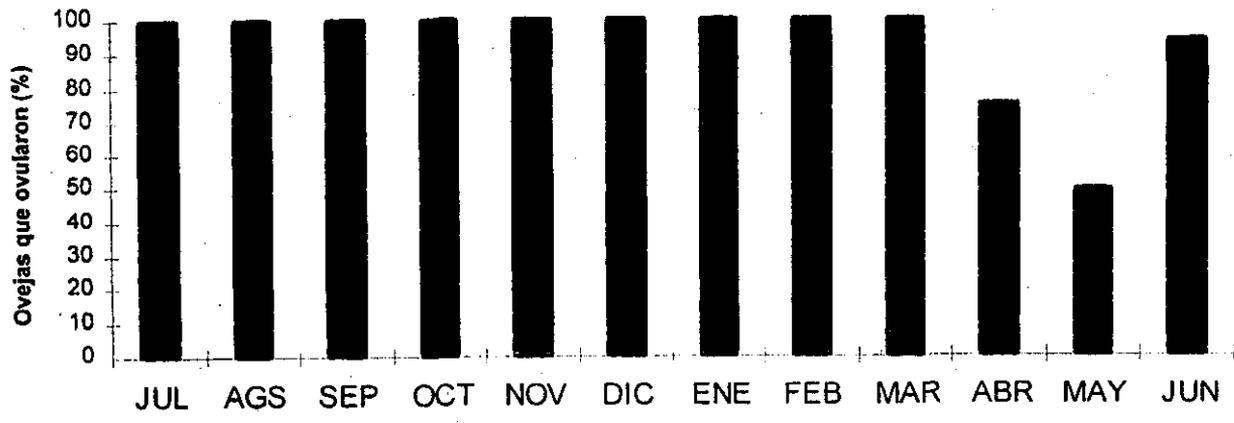


Figura 4.1. Relación entre actividad ovárica, condición corporal y peso a lo largo del año.

IV. 5. Discusión

Los resultados encontrados en este trabajo muestran que bajo condiciones de pastoreo, las ovejas Pelibuey disminuyeron significativamente su actividad ovárica en la primavera (abril y mayo), a pesar de que fue precisamente durante esa época del año cuando se registraron los promedios mensuales más altos tanto en peso como en condición corporal en el grupo experimental. Más aún, el peso y la CC promedio de las ovejas que dejaron de ciclar no fueron significativamente menores que los registrados en las hembras que continuaron ciclando. Lo anterior demuestra que las variaciones estacionales en la actividad ovárica no se deben a deficiencias nutricionales durante los meses en que muchas ovejas dejan de ciclar. Estos resultados son consistentes con lo informado por varios investigadores, en el sentido de que la oveja Pelibuey disminuye su actividad reproductiva durante los meses de marzo a junio aún bajo condiciones de buena nutrición (Valencia *et al.*, 1981; González-Reyna *et al.*, 1990; Heredia *et al.*, 1991a; 1991b; Rojas *et al.*, 1991; González *et al.*, 1992), y coincide con la reducción de la actividad ovárica observada en los rebaños durante la primavera por otros autores (Cruz *et al.*, 1983; González-Reyna *et al.*, 1990; Cruz *et al.*, 1994) que en su momento la atribuyeron a deficiencias nutricionales estacionales, o a factores medioambientales tales como la temperatura y la humedad (González *et al.*, 1992).

Por otra parte, el período de anestro mostrado por la oveja Pelibuey en este ensayo ocurrió durante la época en la que el fotoperíodo se incrementa (Ortíz, 1984); lo que coincide con el período de anestro estacional observado en las razas ovinas de lana desarrolladas en regiones templadas (Hafez, 1989; Jainudeen y Hafez, 1989; Pineda, 1991). Esto sugiere una participación del fotoperíodo en la regulación de la actividad reproductiva de la oveja Pelibuey, lo que es apoyado por los resultados de algunos trabajos. Así, se ha informado que las borregas Pelibuey que paren durante los primeros meses del año tienden a presentar períodos de anestro posparto e intervalos entre partos más prolongados que las que nacen durante el verano y el otoño (Valencia *et al.*, 1975; 1982; González-Reyna, 1983; Cortés, 1993), posiblemente por encontrarse más alejadas de la estación reproductiva natural determinada por la reducción en el fotoperíodo. En forma similar, las corderas que nacen durante la primavera alcanzan la pubertad a una edad más temprana que las que nacen en el verano o el otoño, independientemente de la nutrición y de su peso corporal (Velázquez, 1990; Balcázar, 1992; Rodríguez-Maltos *et al.*, 1992). Sin embargo, hasta ahora no se han realizado estudios encaminados a evaluar directamente el papel que juega el fotoperíodo sobre la actividad ovárica de la oveja Pelibuey en el trópico húmedo de México.

Tal vez la razón por la cual se ha considerado que la oveja Pelibuey no muestra patrones estacionales para reproducirse, se deba al hecho de que presenta períodos de anestro poco profundos, caracterizados por su corta duración, y porque durante los mismos la actividad reproductiva del rebaño no cesa por completo. Sin embargo, el hecho de que algunos animales dejen de ciclar aún en condiciones de buena alimentación, impone una limitante a la capacidad reproductiva de los ovinos de pelo cuando los períodos de empadre se programen durante la primavera. Adicionalmente, si bien no todas las ovejas que se encuentran ciclando dejan de hacerlo durante la primavera, si es casi imposible que las ovejas que no están ciclando comiencen a hacerlo durante esa época del año. Esto ha sido demostrado tanto durante el

postparto de la oveja Pelibuey (Cortés, 1993) como en ovejas Pelibuey prepúberes (Rodríguez-Maltos *et al.*, 1992). En condiciones normales los rebaños no se mantienen sin reproducirse durante períodos tan largos como en el presente estudio, por lo que una situación más normal es aquella en la que las ovejas tienen que reiniciar su actividad ovárica después de haber parido. En esta situación, la inhibición reproductiva primaveral puede representar un obstáculo para programar más de un parto por año.

IV.5.1. Conclusión

Bajo las condiciones en las que se llevó a cabo el presente estudio, se concluye que la oveja Pelibuey disminuye su actividad ovárica durante la primavera, independientemente de las variaciones estacionales que ocurren en el peso y la condición corporal, mostrando un período de anestro estacional corto y poco profundo.

IV.6. Literatura Citada

Alvarez, J., Rubio, G.I. y Cruz, L.C.: Centro de Investigación, Enseñanza y Extensión en Ganadería Tropical: Boletín Informativo 1989/90. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1990.

Balcázar, S.J.A.: Efecto de la suplementación alimenticia sobre la eficiencia reproductiva de corderas Pelibuey inducidas a la pubertad con Acetato de Melengestrol. Tesis de Licenciatura. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1992.

Castillo, R.H., Valencia, O.M. y Berruecos, J.M.: Comportamiento reproductivo del borrego Tabasco mantenido en clima tropical y subtropical. I. Índices de fertilidad. Téc. Pecu. Méx., 20: 52-56 (1972).

Centro de Investigación, Enseñanza y Extensión en Ganadería Tropical: Boletín Informativo 1985/86. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1990.

Cortés, Z.J.: Reinicio de la actividad ovárica posparto en ovejas Pelibuey paridas en diferentes épocas del año. Tesis de Doctorado en Producción Animal. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1993.

Cruz, L.C., Fernández-Baca, S., Escobar, M.F.J. y Quintana, F.: Edad al primer parto e intervalo entre partos en ovejas Pelibuey en el trópico húmedo. Vet. Méx., 14: 1-5 (1983).

Cruz, L.C., Fernández-Baca, S., Alvarez, L.J.A. y Pérez, R.H.: Variaciones estacionales en la presentación de ovulación, fertilización y sobrevivencia embrionaria de ovejas Tabasco en el trópico húmedo. Vet. Méx. 25 : 23-27 (1994).

González-Reyna, A.: The postpartum period in the Peligüey ewe. Ph. D. Thesis. University of Saskatchewan, Saskatoon, Saskatchewan, Canada. 1983.

González-Reyna, A., Murphy, B.D., de Alba, J. and Ortega-Rivas, E.: Factors determining the reproductive potential of Pelibuey sheeps: Effects of season and parturition on reproductive performance. Livestock Reproduction in Latin America. 335-350. International Atomic Energy Agency, Viena, Austria. (1990).

González, A., Murphy, B.D., Foote, W.C. and Ortega, E.: Circannual estrous variations and ovulation rate in Pelibuey ewes. Small Ruminant Research, 8: 225-232 (1992).

Hafez, E.S.E.: Ciclos Reproductivos. En: Reproducción e Inseminación Artificial en Animales. Editado por: Hafez, E.S.E., 116-141. Interamericana McGraw-Hill, México, D.F. 1989.

Heredia, A.M., Velázquez, M.P.A., Quintal, F.J., Mex, R. y Aragón, G.A.: Efecto de dos fuentes de alimentación sobre la estacionalidad reproductiva de la oveja Pelibuey. Memorias de la Reunión Nacional de Investigación Pecuaria Tamaulipas 1991. Cd. Victoria, Tamaulipas, México. 1991. pp 96. Universidad Autónoma de Tamaulipas. Cd. Victoria, Tamaulipas, México. (1991a).

Heredia, A.M., Menéndez, T.M. y Velázquez, M.P.A.: Factores que influyen en al estacionalidad reproductiva de la oveja Pelibuey. Memorias de la Reunión Nacional de Investigación Pecuaria Tamaulipas 1991. Cd. Victoria, Tamaulipas, México. 1991. pp 115. Universidad Autónoma de Tamaulipas. Cd. Victoria, Tamaulipas, México. (1991b).

Jainudeen, M.R. y Hafez, E.S.E.: Ovejas y Cabras. En: Reproducción e Inseminación Artificial en Animales. Editado por Hafez, E.S.E., 341-373. Interamericana McGraw-Hill, México, D.F. 1989.

Ortiz, S.C.A.: Elementos de Agronomía Cuantitativa con Aplicaciones a la República Mexicana. Departamento de Suelos. Universidad Autónoma de Chapingo. Chapingo, Edo. de México. México. 1984.

Pineda, M.H.: Patrones Reproductivos en la Oveja y la Cabra. En: Endocrinología Veterinaria y Reproducción. Editado por McDonald, L.E. y Pineda, M.H. 416-435. Interamericana McGraw-Hill. México, D.F. 1991.

Pulido, A., Zarco, L., Galina, C.S., Murcia, C., Flores, G. and Posadas, E.: Progesterone Metabolism during storage of blood samples from Gyr cattle: Effects of anticoagulant, time and temperature of incubation. Theriogenology, 35: 965-975 (1991).

Rodríguez, M.R.: Efecto de la suplementación sobre el inicio de la actividad reproductiva de la

oveja Tabasco o Pelibuey. Tesis de Doctorado en Producción Animal. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1991.

Rodríguez-Maltos, R., Zarco, Q.L. and Cruz, C.: Effects of different levels of supplementation on age and weight at puberty onset in Pelibuey ewes born during the autumn. 12th International Congress on Animal Reproduction. Congress Proceedings Volume 4. Free Communication Numbers. Serie 616. 2096-2098. The Hague, The Netherlands. 1992.

Rojas, R.O., Bares, Q.R. y Murguía, O.M.L.: Efecto de la sobrealimentación sobre la tasa ovulatoria en borregas Pelibuey en condiciones tropicales. Memorias de la Reunión Nacional de Investigación Pecuaria Tamaulipas 1991. Cd. Victoria, Tamaulipas, México. 1991. pp 100. Universidad Autónoma de Tamaulipas. Cd. Victoria, Tamaulipas, México. (1991).

Ruíz, J.G.: Estudio del ovino tropical "Pedigüey" del sureste de México y sus cruizas con el ovino Merino. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1966.

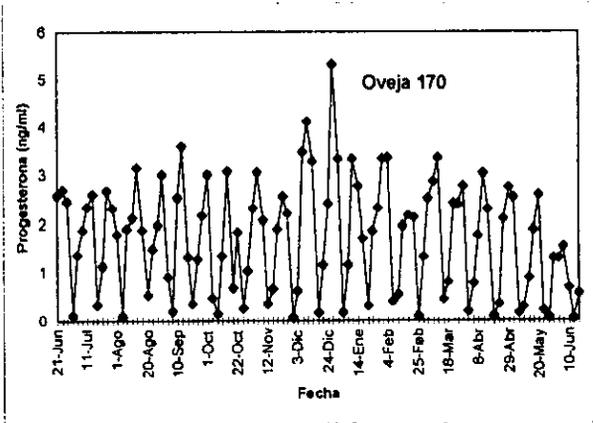
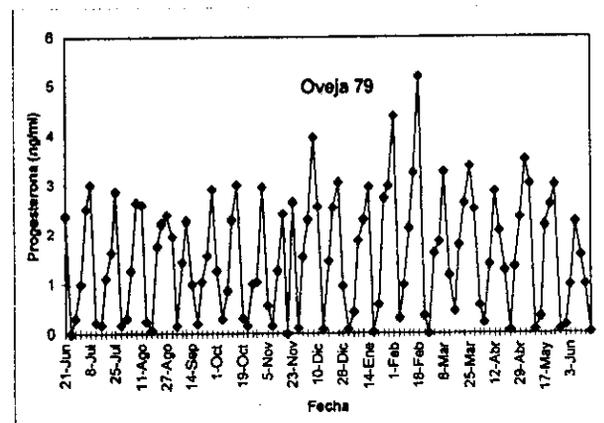
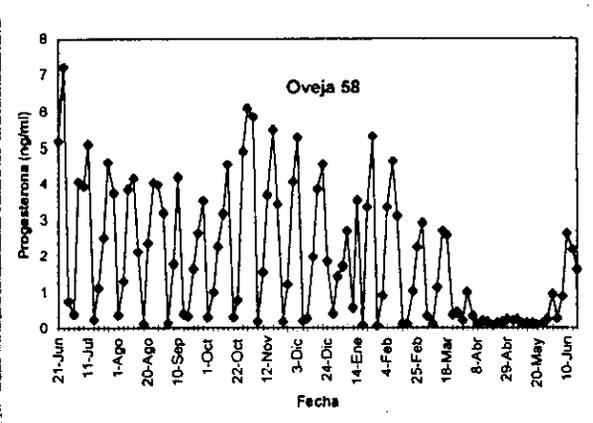
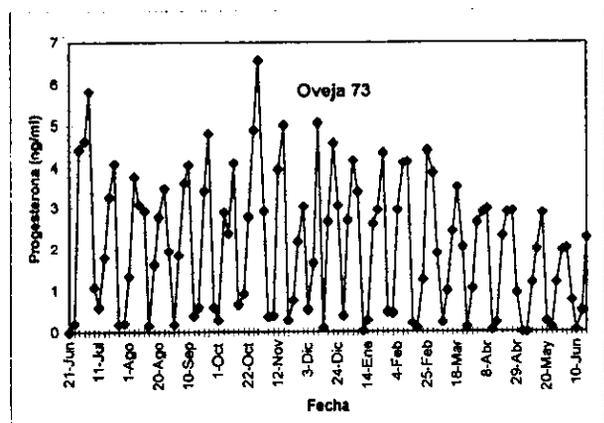
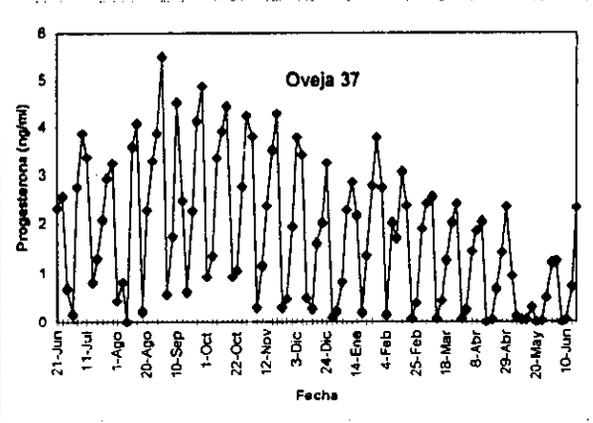
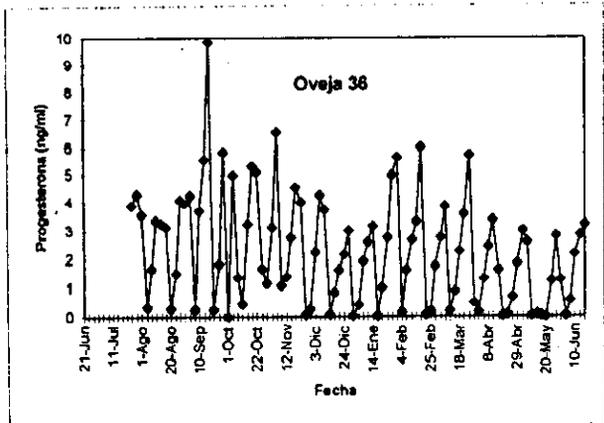
Russel, A.J.F., Doney, J.M. and Gunn, R.G.: Subjective assessment of body fat in live sheep. J. Agric. Camb., 72: 451-454 (1969).

Steel, R.G.D. y Torrie, J.H.: Bioestadística, Principios y Procedimientos. Editado por Steel, R.G.D. y Torrie, J.D., 132-165. McGraw-Hill, México, D.F., 1985.

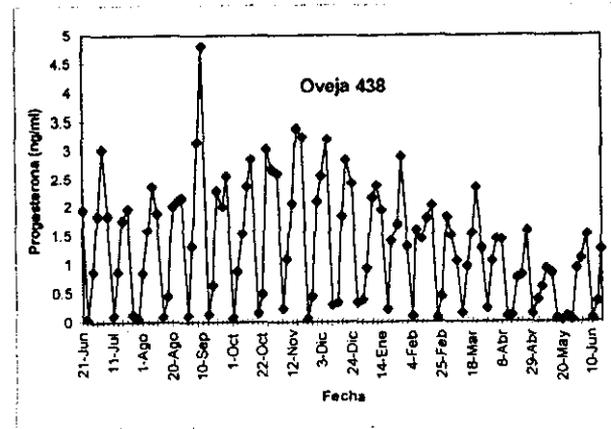
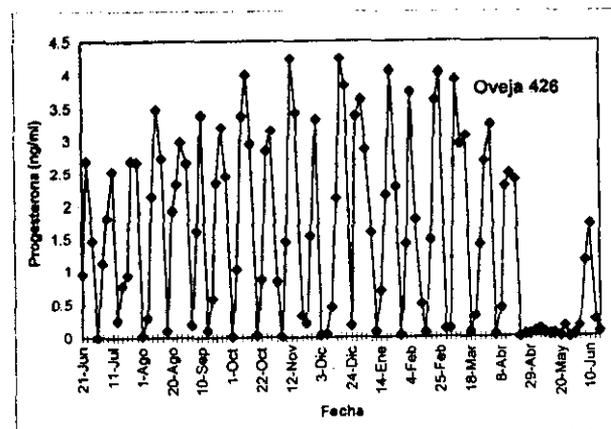
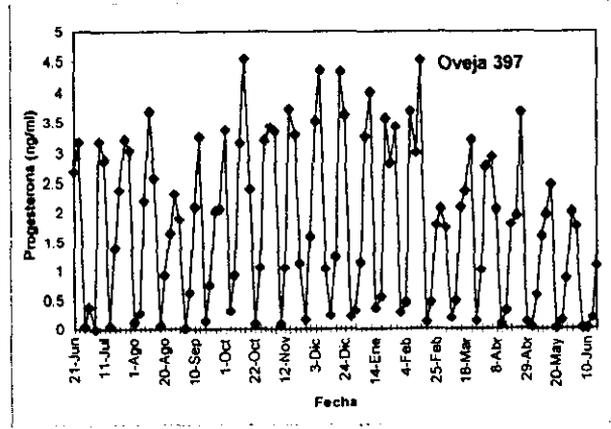
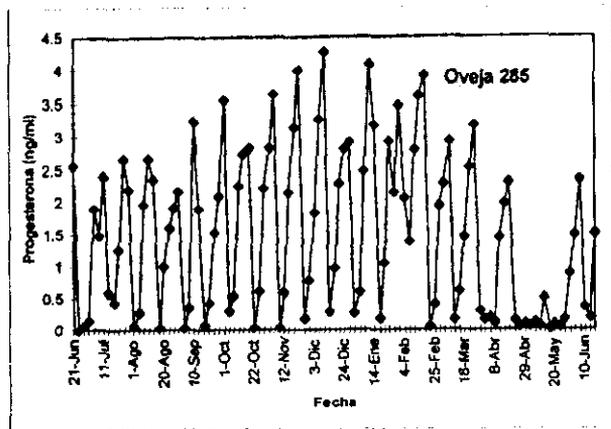
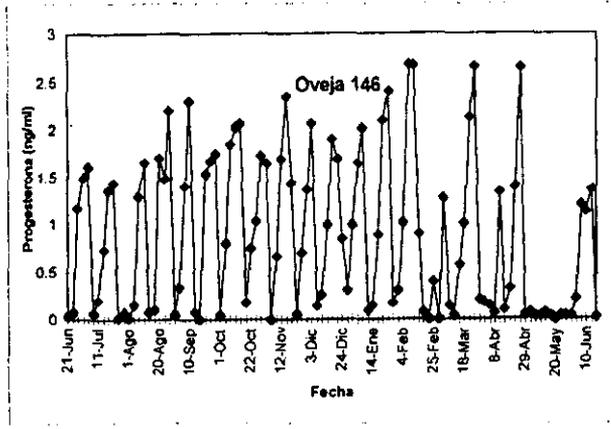
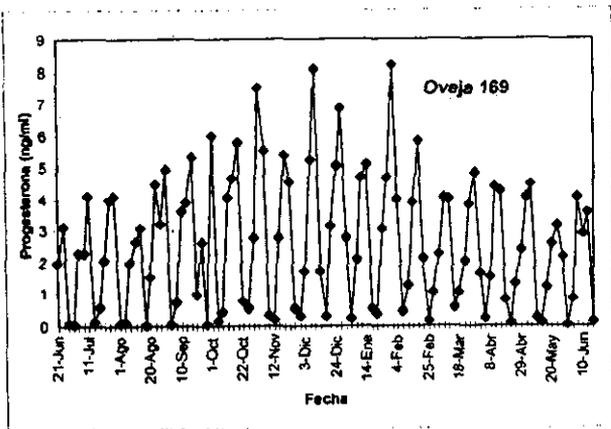
Valencia, Z.M., Castillo, R.H. y Berruecos, V.J.M.: Reproducción y manejo del borrego Tabasco Pelibuey. Téc. Pec. Méx. 29: 66-72 (1975).

Valencia, M., Heredia, M. y González, E.: Estacionalidad reproductiva en ovejas Pelibuey. ALPA, 16: 137 (1981).

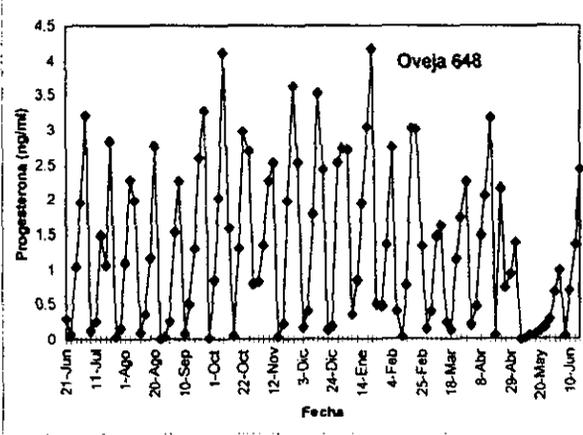
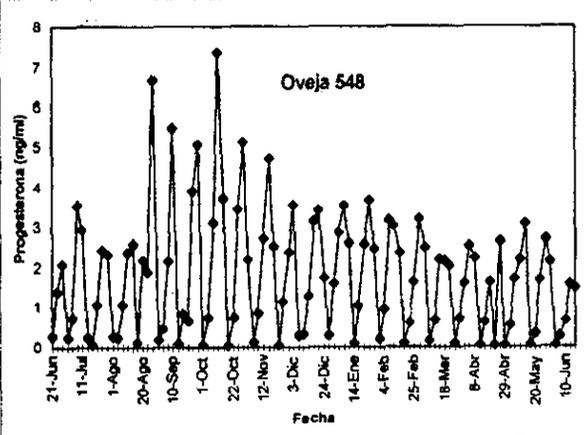
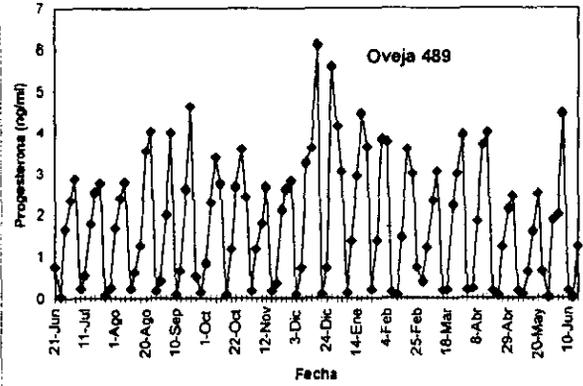
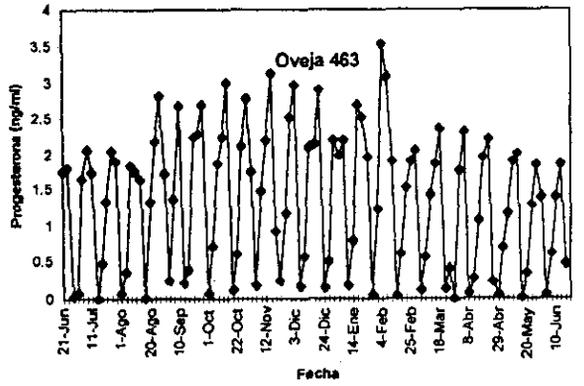
Velázquez, J.I.A.: Efecto del nivel de suplementación sobre la presentación del primer estro en ovejas Tabasco. Tesis de Licenciatura. Facultad de Medicina veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1990.



Anexo 1-1. Concentraciones de progesterona a lo largo del año en 6 ovejas Pelibuey mantenidas sin gestar bajo condiciones de pastoreo en el trópico húmedo.



Anexo 1-2. Concentraciones de progesterona a lo largo del año en 6 ovejas Pelibuey mantenidas sin gestar bajo condiciones de pastoreo en el trópico húmedo.



Anexo 1-3. Concentraciones de progesterona a lo largo del año en 4 ovejas Pelibuey mantenidas sin gestar bajo condiciones de pastoreo en el trópico húmedo.

V. EXPERIMENTO III

Efecto de los Implantes Subcutáneos de Melatonina y la Suplementación Alimenticia Sobre la Inducción de la Actividad Ovárica en Ovejas Pelibuey Durante la Época de Anestro

V.I. Resumen

Se evaluó el efecto de los implantes subcutáneos de melatonina sobre la inducción de la actividad ovárica en ovejas Pelibuey suplementadas y sin suplementar durante la época de anestro. El estudio tuvo una duración de 10 meses (febrero a noviembre de 1993) y se realizó en el municipio de Tlapacoyan, Veracruz, a 20° 4' latitud norte. Se utilizaron ovejas Pelibuey que parieron a finales del otoño de 1992 (noviembre-diciembre) y que fueron sometidas a mediados del mes de febrero a tres sangrados consecutivos con diferencia de una semana entre uno y otro, para determinar concentraciones de progesterona plasmática indicativos de actividad ovárica. Para el estudio se seleccionaron 90 ovejas que durante el mes de febrero se encontraban en anestro. Estos animales fueron mantenidos con el resto del rebaño en potreros con pasto Estrella de Santo Domingo (*Cynodon nlemfuencis*). La mitad de las ovejas del grupo experimental se suplementaron de febrero a julio con concentrado conteniendo 14% PC y 3500 Kcal/kg (200 g/oveja/día) con la finalidad de que la actividad ovárica en las ovejas no fuese bloqueada por posibles restricciones estacionales en la alimentación. Posteriormente, los grupos suplementados y no suplementados fueron sub-divididos a mediados de marzo para recibir o no un implante subcutáneo conteniendo 18 mg de melatonina, formándose de esta manera los siguientes cuatro grupos: Grupo M+S (suplementado, tratado con melatonina; n=24), Grupo M+P (en pastoreo tratado con melatonina; n=23); Grupo S (suplementado; n=22) y Grupo Testigo (en pastoreo; n=21). La actividad ovárica en las ovejas fue seguida durante cinco meses (marzo a julio) por determinación de niveles de progesterona plasmática dos veces por semana, y por detección diaria de estros utilizando carneros vasectomizados. Las ovejas que exhibieron estro fueron servidas por monta dirigida con carneros fértiles. Los partos fueron registrados de agosto a noviembre. Del total del rebaño experimental (n=90) solo el 53.8% presentó estro durante el estudio (marzo a junio). No se encontraron diferencias ($P > 0.05$) en el porcentajes de ovejas que ovularon (M+S = 84.4%; M+P = 72.2%; S = 80.0% y Testigo = 55.5%) y que mostraron estro (M+S = 70.8%; M+P = 47.8%; S = 45.4% y Testigo = 52.4%) entre marzo y junio en de cada grupo. No se encontraron diferencias ($P > 0.05$) en el intervalo entre el inicio del tratamiento y la primera elevación de progesterona (11.6 ± 10.5 días; 16.5 ± 10.9 días; 12.2 ± 4.3 días y 8.0 ± 10.9 días para los grupos M+S, M+P, S y Testigo respectivamente) ni en el intervalo entre el tratamiento y el primer estro (M+S 18.8 ± 13.9 días; M+P 14.0 ± 9.6 días; S 10.4 ± 6.9 días; Testigo 11.5 ± 8.9 días). Se concluye que el inicio tan rápido de la estación reproductiva en ovejas Pelibuey no fue producida por la melatonina exógena. Es posible que las hembras comenzaron a ciclar al inicio el experimento debido a un "efecto macho".

V.2. Introducción

La oveja es una especie poliéstrica estacional que tiene un ritmo anual de actividad reproductiva regulado por cambios en el fotoperíodo (Yeates, 1949; Hafez, 1952; Thwaites, 1965; Vasely, 1975; Hansen, 1985; Staples *et al.*, 1992). Las razas originarias de latitudes en las que la variación anual en la longitud del día es grande exhiben una marcada estacionalidad reproductiva (Ortavant *et al.*, 1985; López, 1989). Generalmente el pico de la actividad ovárica ocurre durante el otoño, pero la duración de la época reproductiva varía ampliamente dependiendo del origen de la raza (López, 1989; Chemineau *et al.*, 1992; Staples *et al.*, 1992). Las razas ovinas de origen mediterráneo, tales como la Merino, pueden aparearse durante la mayor parte del año, aunque la mayor fertilidad y prolificidad se obtienen durante el otoño (Morley, 1948). En cambio, para las razas ovinas británicas la época reproductiva natural es más restringida, y la actividad ovárica ocurre únicamente alrededor del equinoccio del otoño (Staples *et al.*, 1992).

En regiones cercanas al Ecuador la duración del fotoperíodo varía menos durante el año, por lo que algunos autores han sugerido que los ovinos tropicales pueden reproducirse sin restricciones estacionales a lo largo del año (López, 1989b; McDonald, 1991). Sin embargo, en México se ha documentado que la actividad reproductiva de la oveja Pelibuey puede disminuir en ciertas épocas del año (Castillo *et al.*, 1972; Heredia *et al.*, 1991, a,b; González *et al.*, 1992).

Algunos autores han sugerido que la reducción estacional en la actividad reproductiva de la oveja Pelibuey puede deberse a la variación estacional en la cantidad y calidad de los pastos (Castillo *et al.*, 1972; Cruz *et al.*, 1983; Corral *et al.*, 1991). No obstante, en estudios recientes se ha demostrado que, aún cuando se mantenga en condiciones de buena alimentación a lo largo del año, la oveja Pelibuey presenta períodos de disminución en su actividad ovárica que coinciden con los patrones estacionales observados en las razas ovinas de lana, lo que sugiere que existe un efecto directo del fotoperíodo sobre la actividad ovárica de la hembra (Acuña, 1991; Heredia *et al.*, 1991a,b; Rojas *et al.*, 1991; Balcazar, 1992; Rodríguez, 1991; Cortés, 1993). Hasta ahora no se han realizado estudios encaminados a evaluar el papel que juega el fotoperíodo sobre la actividad ovárica de la oveja Pelibuey en el trópico húmedo a lo largo del año.

En los animales estacionales el comienzo de la actividad sexual es regulado principalmente por la longitud del día (Yeates, 1949; Hafez, 1952; Hansen, 1985). La información acerca de la longitud del día es transferida al sistema reproductivo mediante la secreción de melatonina por la glándula pineal (Lincoln y Short, 1980; Bittman *et al.*, 1983). En la oveja el perfil de secreción de melatonina determina la transición del estado de anestro al período de actividad reproductiva (Bittman *et al.*, 1983). En ovejas de lana se ha demostrado que es posible adelantar el inicio de la actividad ovárica mediante la administración de melatonina en el momento apropiado del año (Staples *et al.*, 1992; Williams *et al.*, 1992). Por lo tanto, si la estacionalidad en la oveja Pelibuey es regulada por el fotoperíodo, debe de ser posible inducirle la actividad ovárica durante la época

pasto Estrella de Santo Domingo (*Cynodon nlemfuensis*). Los animales de los grupos suplementados eran separados durante una hora al día para ofrecerles 200 g/oveja/día de un concentrado que contenía 14% de PC y 3500 Kcal/kg. El concentrado fue elaborado con pulpa de cítricos (54%), sorgo (25%), soya (20%) y minerales (1%). Los animales suplementados recibieron este concentrado desde marzo hasta junio.

El día en que se colocaron los implantes de melatonina (12 de marzo) a los grupos tratados se consideró como el día 0 para todos los grupos. A partir de esta fecha la actividad ovárica en las ovejas fue seguida durante cinco meses (marzo a julio) mediante la determinación de los niveles de progesterona plasmática dos veces por semana. Asimismo, durante este período se detectaron calores dos veces por día utilizando machos vasectomizados (dos horas por la mañana y dos por la tarde). Al detectarse el estro las ovejas fueron servidas inmediatamente por monta natural con carneros de fertilidad probada en empadres anteriores (dos montas consecutivas por hembra).

Las muestras de sangre fueron obtenidas por punción yugular en tubos heparinizados, los cuales fueron almacenados en una caja con hielo y centrifugados dentro de la primera hora después de su obtención para la separación del plasma, el cual fue congelado a -20° C hasta ser analizado para determinación de progesterona (Pulido *et al.*, 1991), en el Laboratorio de Endocrinología del Departamento de Reproducción e Inseminación Artificial de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia (UNAM). Las concentraciones de progesterona superiores a 1 ng/ml fueron consideradas indicativas de la presencia de un cuerpo lúteo funcional (Rodríguez, 1991).

Con el propósito de evaluar la fertilidad y prolificidad entre los grupos experimentales, de agosto a noviembre se registraron los partos que ocurrieron en el rebaño en estudio.

Para estimar el estado nutricional de los animales, las ovejas fueron pesadas mensualmente. Además, cada mes se clasificó a los animales de acuerdo con su condición corporal en una escala de 0 a 5, según el método descrito por Russel *et al.* (1969).

Las variables evaluadas fueron: porcentajes de hembras ciclando después de administrados los implantes, intervalo entre el momento de la implantación y la primera ovulación (días), intervalo entre el momento de la implantación y el primer estro (días), promedio mensual de peso (kg) y condición corporal (escala de 0 a 5), porcentaje de pariciones e índice de prolificidad. Los datos fueron analizados estadísticamente utilizando pruebas de Ji-Cuadrada para proporciones y análisis de varianza de dos factores (Steel y Torrie, 1985).

V.4. Resultados

De el total de ovejas del rebaño experimental (n = 90) solo el 53.8% presentaron estro a lo largo de los cuatro meses que duró el estudio (marzo a junio). De estas, un alto porcentaje (42.0%) presentaron estro entre 1 y 3 días después del día 0 (23 a 25 días después de que

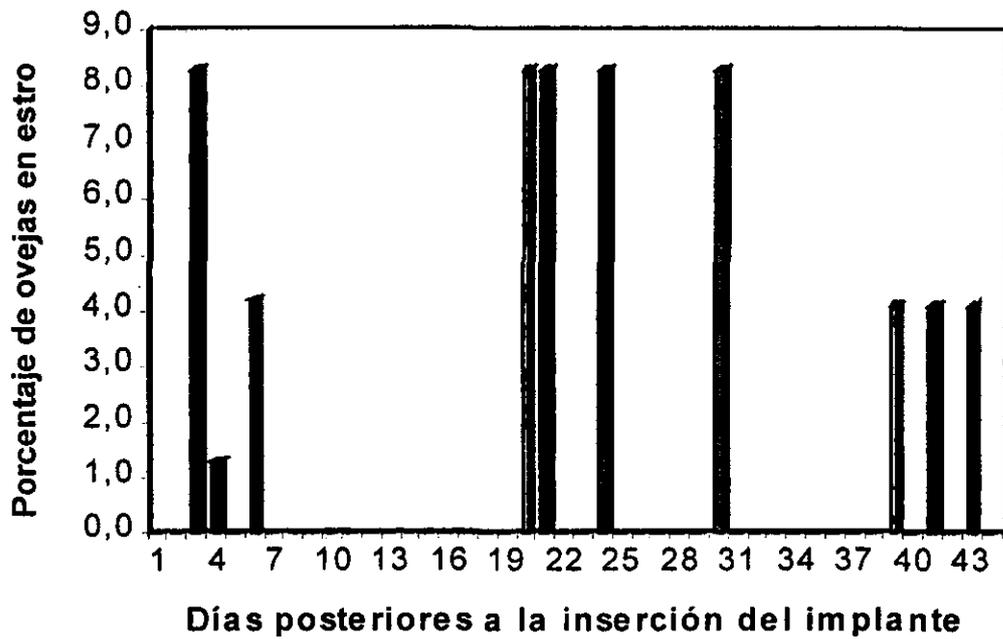


Figura 5.2. Porcentaje de ovejas en estro en cada uno de los días posteriores a la inserción del implante en el grupo suplementado y tratado con melatonina.

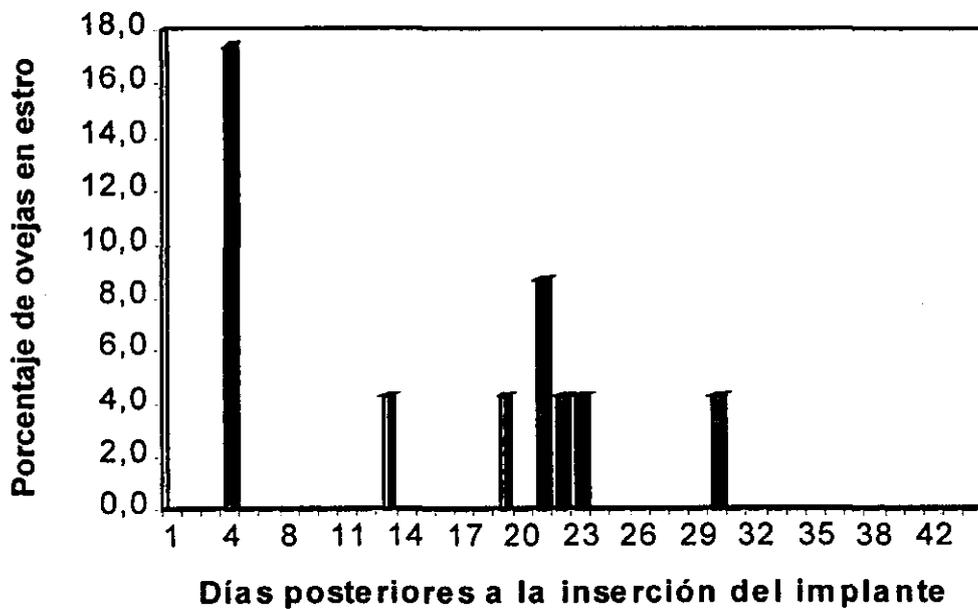


Figura 5.3. Porcentaje de ovejas en estro en cada uno de los días posteriores a la inserción del implante en el grupo tratado con melatonina.

Cuadro 5.1. Intervalo (días) al primer estro después de comenzar la utilización de los machos celadores o de la administración de los tratamientos y frecuencia de estros en ovejas Pelibuey tratadas con implantes conteniendo melatonina y/o suplementadas con concentrado a finales del invierno

Parámetro	Tratamiento			
	M+S ¹	M+P ²	S ³	Testigo
Número de ovejas	24	23	22	21
Intervalo (días):				
Inicio de recelado a primer estro	40.8±13.9	36.0±9.5	32.4±6.9	33.5±8.9
Tratamiento a estro	18.8±13.9	14.0±9.6	10.4±6.9	11.5±8.9
Ovejas en estro (%)	17 (71%)	11 (48 %)	10 (45 %)	11 (52 %)

No existieron diferencias estadística entre tratamientos en ninguna de las variables ($P > 0.05$).

¹M+S=grupo en pastoreo recibiendo suplementación con concentrado conteniendo 14% de P.C. y 3500 kcal/kg (200 gr/oveja/día) y un implante subcutáneo conteniendo 18 mg de melatonina.

²M+P= grupo en pastoreo tratado con el implante de melatonina.

³S = grupo en pastoreo recibiendo la suplementación con concentrado.

El intervalo promedio entre el inicio del tratamiento y la primera elevación de progesterona fue similar ($P > 0.05$) en los diferentes tratamientos (cuadro 5.2).

Cuadro 5.2. Intervalo (días) a la primera elevación de progesterona después del tratamiento en ovejas Pelibuey que recibieron implantes de melatonina y/o que fueron suplementadas con concentrado.

Tratamiento	n ¹	Intervalo del tratamiento a primera elevación de progesterona	Ovejas que ovularon
M+S ²	13	11.6 ± 10.5 ^a	11 (84.6%) ^a
P+M ³	11	16.5 ± 10.9 ^a	8 (72.9%) ^a
S ⁴	10	12.2 ± 4.3 ^a	8 (80.0) ^a
Testigo	9	8.0 ± 10.9 ^a	5 (55.5) ^a

^a No existió diferencia estadística entre tratamientos (P > 0.05)

¹ Ovejas sangradas dos veces por semana para determinar niveles de progesterona plasmática.

²M+S = grupo en pastoreo recibiendo suplementación con concentrado conteniendo 14% de PC y 3500 Kcal/kg (200 gr/oveja/día), más un implante subcutáneo conteniendo 18 mg de melatonina.

³P+M = grupo en pastoreo tratado con el implante de melatonina.

⁴S = grupo en pastoreo recibiendo suplementación con concentrado.

Considerando a los animales de todos los grupos, el peso y la condición corporal (CC) fue igual (P > 0.05) entre ovejas que mostraron estro (peso = 30.75 ± 2.93 kg; CC = 1.68 ± 3.1) y las que permanecieron sin ciclar (peso = 29.4 ± 3.1 kg; CC = 1.92 ± 0.29), tal como se puede apreciar en el cuadro 5.3.

Cuadro 5.3. Peso (kg) y condición corporal (escala de 0-5) de ovejas Pelibuey que manifestaron o no estro durante el estudio.

Parámetro	Peso	Condición corporal
Presentaron estro	30.7 ± 2.9 ^a (49)	1.7 ± 0.4 ^a (49)
No presentaron estro	29.4 ± 3.1 ^a (40)	1.9 ± 0.3 ^a (40)

^aNo existe diferencia estadística entre tratamientos ($P > 0.05$).

() = número de observaciones.

¹Incluye el total de ovejas que integraron el experimento: Grupo M+S = grupo en pastoreo recibiendo suplementación con concentrado conteniendo 14% de P.C. y 3500 Kcal/kg (200 gr/oveja/día) y un implante subcutáneo conteniendo 18 mg de melatonina (n = 24); Grupo P+M = grupo en pastoreo tratado con el implante de melatonina (n = 23); Grupo S = grupo en pastoreo recibiendo la suplementación con concentrado (n = 22) y Grupo Testigo (n = 21).

El cuadro 5.4 muestra pesos y CC de los grupos experimentales a diferentes meses después de haber sido administrados los tratamientos en las ovejas.

Cuadro 5.4. Pesos (kg) y condición corporal (escala de 0-5) promedio \pm desviación estandar a diferentes meses en ovejas Pelibuey que recibieron implantes conteniendo melatonina y/o suplemento con concentrado a finales del invierno.

Tratamiento	Fecha de pesaje			
	Marzo	Abril	Mayo	Junio
M+S ¹ (n=24):				
Peso	28.5 \pm 3.6	29.5 \pm 3.3	31.2 \pm 3.6	31.5 \pm 3.6
CC	1.4 \pm 0.2	1.9 \pm 0.3	2.1 \pm 0.3	2.2 \pm 0.2
M+P ² (n=23):				
Peso	30.0 \pm 3.4	31.1 \pm 3.2	32.1 \pm 3.3	30.8 \pm 3.7
CC	1.5 \pm 0.3	1.9 \pm 0.9	2.1 \pm 0.3	1.8 \pm 0.2
S ³ (n=21):				
Peso	28.8 \pm 3.3	29.9 \pm 2.8	31.7 \pm 2.9	31.9 \pm 3.3
CC	1.4 \pm 0.3	1.7 \pm 0.3	1.9 \pm 0.3	2.1 \pm 0.3
Testigo (n=21):				
Peso	29.4 \pm 3.1	29.8 \pm 2.6	30.7 \pm 3.3	30.5 \pm 3.2
CC	1.7 \pm 0.2	1.9 \pm 0.3	1.9 \pm 0.3	1.9 \pm 0.1

¹M+S = grupo en pastoreo recibiendo suplementación con concentrado conteniendo 14% de P.C. y 3500 kcal/kg (200 gr/oveja/día) y un implante subcutáneo conteniendo 18 mg de melatonina.

²P+M = grupo en pastoreo tratado con el implante de melatonina.

³S = grupo en pastoreo recibiendo suplementación con concentrado.

El cuadro 5.5 muestra que no existieron diferencias ($P > 0.05$) entre tratamientos para la tasa de fertilidad (M+S = 62.5%; P+M = 47.8%; S = 36.4% y Testigo = 52.4%), la tasa de pariciones (M+S = 82.2%; P + M = 100.0%; S = 80.0% y Testigo = 100%) e índice de prolificidad (M+S = 1.46 \pm 0.05 crías; P+M = 1.63 \pm 0.6 crías; S = 1.62 \pm 0.7 crías y Testigo = 1.54 \pm 0.5 crías).

Cuadro 5.5. Parámetros reproductivos de ovejas Pelibuey tratadas con implantes conteniendo melatonina y/o suplementadas con concentrado a finales de invierno.

Parámetro	Tratamientos				
	M+S ¹	P+M ²	S ³	Testigo	Total
No. de ovejas expuestas al macho	24	23	22	21	90
No. de ovejas servidas	17	11	10	11	49
No. de Ovejas que parieron	15	11	8	11	45
Fertilidad ⁴	62.5%	47.8%	36.4%	52.2%	53.8%
Pariciones ⁵	88.2%	100.0%	80.0%	100.0%	91.8%
Prolificidad ⁶ (X ± DE)	1.46±0.5	1.63±0.6	1.62±0.7	1.54±0.5	1.55±0.6

*No existieron diferencias estadísticas entre tratamientos (P >0.05)

¹M+S = grupo en pastoreo recibiendo suplementación con concentrado conteniendo 14% PC y 3500 Kcal/kg (200 gr/oveja/día) y un implante subcutáneo conteniendo 18 mg de melatonina.

²P+M = grupo en pastoreo tratado con el implante de melatonina.

³S = grupo en pastoreo recibiendo suplementación con concentrado.

⁴Tasa de fertilidad = ovejas paridas/ovejas expuestas al macho.

⁵Tasa de pariciones = ovejas paridas/ovejas servidas.

⁶Índice de prolificidad = número de crías/oveja parida.

V.5. Discusión

Staples *et al.* (1992) indican que, aunque los implantes de melatonina "Regulín" mantienen en la oveja niveles plasmáticos de melatonina continuamente elevados y parecidos a los valores fisiológicos nocturnos (300-1000 pmol/l), para lograr una respuesta inductiva completa en la actividad ovárica de las hembras, el tratamiento de melatonina debe de ser mantenido durante un periodo que exceda de 40 días. Asimismo, se ha informado que el intervalo promedio entre el inicio del tratamiento y el pico de la actividad reproductiva es relativamente constante entre razas (aproximadamente de 60-70 días), cuando los tratamientos comienzan durante el período de receptividad a días cortos (Kennaway *et al.*, 1982; 1983; English *et al.*, 1986; Poulton *et al.*, 1986; Haresign, 1990; Staples *et al.*, 1992). Considerando lo anterior, la respuesta tan rápida observada en el presente estudio para adelantar la estación reproductiva en ovejas Pelibuey que recibieron implantes de melatonina a finales del invierno difiere ampliamente de lo informado en la literatura cuando se utiliza terapia basada en la administración exógena de melatonina para inducir la actividad ovárica temprana en la oveja. Esto sugiere fuertemente que no fue la melatonina exógena la que indujo a ciclar a las ovejas Pelibuey en un período tan corto después de la administración del implante (14-18 días). Aún más, la duración de este período fue similar al observado en las ovejas que no recibieron melatonina (10-12 días) como parte del tratamiento (grupo Suplementado y grupo Testigo). Además, se debe considerar el hecho de que la oveja requiere ser pre-sensibilizada con progesterona proveniente de un ciclo previo para que la ovulación sea acompañada de signos de estro (Linda *et al.*, 1987), por lo que la primera ovulación generalmente es silenciosa (Linda *et al.*, 1987; Foster *et al.*, 1986). El hecho de que en el presente experimento los animales comenzaran a mostrar estro desde los 2 ó 3 días posteriores a la colocación de los implantes, indica que habían tenido por lo menos una ovulación anterior.

Considerando la manera en la cual se llevó a cabo el experimento, los resultados sugieren que el intervalo tan corto observado en el rebaño experimental entre la administración de los tratamientos y el inicio de la actividad ovárica, fue debido a que ocurrió una bioestimulación de las hembras al comenzar a utilizar machos celadores, tres semanas antes del inicio del experimento en ovejas que habían estado previamente aisladas de los carneros. Es decir, probablemente las ovejas del grupo experimental ya habían sido inducidas a ciclar como consecuencia del "efecto macho" (Olham y Martin, 1978; Oldham *et al.*, 1978 ; Oldham, 1980 ; Martin *et al.*, 1980), en el momento en el que se les administró la melatonina en implantes. Esto explicaría la respuesta tan rápida observada en la manifestación de la actividad ovárica y el patrón en la distribución agrupada de estros en el rebaño después de la administración de los tratamientos. La liberación de feromonas por el macho puede provocar una estimulación casi inmediata de la actividad ovárica en la oveja (Pearce *et al.* 1985); sin embargo la manifestación de su primer estro generalmente es precedido por una o más ovulaciones silenciosas (Quirke *et al.*, 1985; Oyendipe *et al.*, 1986 ; Bizelis *et al.*, 1990). La diferencia no significativa encontrada entre grupos tratados, tanto en los intervalos tratamiento a primer estro como tratamiento a primera elevación de progesterona plasmática, como en los porcentajes de ovejas que presentaron estro y que ovularon, también son compatibles con la ocurrencia de un posible bioestimulación provocada por la introducción repentina de los carneros (Oldham *et al.*, 1978 ; Oldham y Martin,

1978 ; Lindsay, 1983).

El patrón en la distribución de los estros y ovulaciones inducidas por el "efecto macho" son bastante distintivos. El tiempo promedio desde la introducción de los carneros a la ovulación es de dos días (Oldham y Martin, 1978; Oldham, 1980; Killen, 1983; Lindsay, 1983). Esta ovulación inducida es anormal por dos razones; primera, es raramente acompañada de estro ("ovulación silenciosa"), y segunda, el cuerpo lúteo formado después de la ovulación es, en el 50% de los casos de corta duración, porque persiste durante pocos días (Lindsay, 1983; Jainudeen y Hafez, 1989). Las ovejas en las que el cuerpo lúteo es de corta duración vuelven a ovular alrededor de seis días después, en lugar de los 16 a 17 días que normalmente dura el ciclo estral (Lindsay *et al.*, 1983; Pearce y Oldham, 1984). Esta ovulación que ocurre después de un "ciclo corto" es también silenciosa, seguida por la formación de un cuerpo lúteo de duración normal, por lo que las ovejas ovulan por tercera vez después de aproximadamente 17 días, con comportamiento estral que permite la monta fértil (Killen, 1983; Lindsay, 1983). Así, las ovejas muestran signos de estro por primera vez alrededor de los 18-19 días después de la introducción de los machos, si no presentaron "ciclo corto", y a los 24-25 días si la primera ovulación fue seguida por un "ciclo corto" (Lindsay, 1983; Holmes, 1986; Jainudeen y Hafez, 1989). En este estudio no se determinaron concentraciones de progesterona plasmática siguiendo a la introducción repentina al rebaño de los carneros al momento de iniciar las detecciones de estro, que permitieran establecer la presencia de las "ovulaciones silenciosa" que normalmente ocurren después de que los machos ingresan súbitamente al rebaño. Sin embargo, las hembras si fueron sometidas diariamente a detección de estro con carneros vasectomizados, durante las tres semanas previas al inicio del experimento. Es decir, para recibir los tratamientos con melatonina y/o suplemento con concentrado, en este estudio se consideraron únicamente a las ovejas que no presentaron actividad estral tres semanas después del iniciada la detección de estros en el mes de febrero. Las ovejas de todos los grupos presentaron estros de manera agrupada, exhibiendo dos picos bien definidos alrededor de los días 24 y 42 después de comenzar la detección de estros (días 2 y 20 después de administrados los tratamientos), con una diferencia entre ambos de 17 días, que equivale a la duración promedio de un ciclo estral. El primer pico (día 24 después de la introducción de los machos) coincide plenamente con el pico de estros que normalmente es observado como consecuencia del "efecto macho", cuando las hembras presentan un "ciclo corto" con "ovulación silenciosa" (Lindsay, 1983; Jainudeen y Hafez, 1989), mientras que el segundo pico observado 17 días después (día 42 después de la introducción de los machos) pudo ocurrir después de dos o tres "ovulaciones silenciosas" previas (Killen, 1983; Lindsay, 1983; Holmes, 1986).

Resultados de varios trabajos sugieren fuertemente que la introducción del carnero tiene un efecto importante sobre el inicio de la actividad ovárica en ovejas tratadas con melatonina exógena. En el caso de los ovinos de lana, Staples *et al.* (1992) señalan que la presencia de carneros, ya sea por la introducción repentina de los mismos ("efecto macho"), o por la exposición continua del rebaño a los machos durante la primavera y el verano, puede influenciar el patrón de inicio de la época reproductiva normal. Esto tiene una consecuencia importante sobre la medición de respuestas exactas y propias a la melatonina, que puedan diferenciarse de la

del efecto de los machos. De forma similar a lo observado en este estudio, Kennaway *et al.* (1987) concluyeron que el implante de melatonina no produjo ningún efecto en las ovejas tratadas con esta hormona porque muchas de las hembras del rebaño ya se encontraban ciclando al inicio del experimento. En ese estudio, las ovejas del grupo Testigo también fueron servidas rápidamente debido al "efecto macho". Estudios realizados por Robinson *et al.* (1992) mostraron que durante el mismo período del año, la administración oral de melatonina en ovejas de lana promovió una respuesta más rápida de la actividad ovárica en las hembras, que lo informado para los implantes de liberación continua. Sin embargo, esta conclusión ignora el hecho de que en los experimentos de administración diaria de melatonina por vía oral, las ovejas fueron expuestas a los estímulos de carneros utilizados como celadores, mientras que en los estudios de liberación continua de la hormona (implantes de melatonina) el macho fue excluido del rebaño tratado y la actividad ovárica en las hembras fue detectada por concentraciones de progesterona plasmática. Finalmente, se ha informado que el tratamiento de melatonina no puede por si solo lograr una sincronización substancial de la actividad reproductiva en el rebaño como la observada en el presente trabajo. Es decir, el tratamiento con melatonina simplemente adelanta la época reproductiva; por consiguiente, el "efecto macho" o la administración de otros tratamientos hormonales sincronizantes son necesarios para alcanzar apareamientos más sincrónicos en el rebaño (Staples *et al.*, 1992).

Aún considerándose la posible ocurrencia de un "efecto macho" sobre el 54.4% de las hembras que mostraron estro en el presente experimento, el hecho de que el resto del rebaño continuara sin ciclar indica que los implantes de melatonina no tuvieron un efecto inductor claro sobre la actividad ovárica de las ovejas, posiblemente por haberseles administrado en el momento en el cual las hembras no eran receptivas a la señal inductiva de "día corto". Las borregas Pelibuey de los grupos que recibieron implantes con la hormona presentaron estro en baja proporción y de manera esporádica solo hasta 45 días después de administrados los tratamientos (finales de abril de 1993). Después de esta fecha el rebaño se mantuvo en anestro hasta el final de la detección de estros y determinación de la actividad ovárica en las hembras del experimento, por progesterona plasmática (junio de 1993). En la oveja, se ha encontrado que el intervalo entre la administración de melatonina exógena y el inicio de la actividad ovárica, varía de acuerdo con la época del año en la que se administra la hormona. En general, los implantes subcutáneos con melatonina adelantaron la estación reproductiva en las hembras cuando la hormona se les administró en los meses de junio y julio (English *et al.*, 1986; Poulton *et al.*, 1986; Haresign, 1990; Staples *et al.*, 1992). El período latente entre el momento de la aplicación del implante y el comienzo de la actividad ovárica, tendió a ser más largo a medida que las ovejas fueron implantadas más temprano durante el año (Durotoye *et al.*, 1991). En varios estudios al ser administrados a mediados de abril y mayo, los implantes de melatonina produjeron una proporción más alta de animales que no respondieron al tratamiento, o que mostraron actividad ovárica solo durante poco tiempo, mientras que cuando los implantes se insertaron en las ovejas aún más temprano durante el año (febrero-marzo), generalmente ocurrió una falla casi total en la respuesta de estas a la melatonina exógena (Nett y Niswender, 1982; Nowak y Rodway, 1985; English *et al.*, 1986). Con base en estos resultados se ha sugerido que la oveja necesita percibir un período crítico de "días largos" antes de que la melatonina exógena

actúe como una señal inductiva simulando una época del año de "día corto", lo cual podría explicar la falla de la melatonina para inducir la actividad ovárica cuando se administra a las ovejas antes o durante la primavera (Deveson *et al.*, 1992). Staples *et al.* (1992) concluyeron que el implante subcutáneo simple de 18 mg de melatonina "Regulín", proporciona cantidades de la hormona que son suficientes para estimular la fase inductiva de "día corto" similar a la del período de empadre de otoño en la oveja, con la condición de que el tratamiento comience en el momento en el cual la hembra sea receptiva a la señal de "día corto".

Haresign (1992) encontró que la fecha óptima para insertar los implantes de melatonina para ovejas Suffolk, es de mediados de mayo a mediados de junio, mientras que para ovejas Mule resultó más efectivo cuando se administra de mediados de junio a mediados de julio. Williams *et al.* (1992) realizaron un amplio estudio con el objeto de definir el momento óptimo de la inserción de los implantes de melatonina "Regulín" (latitud 38.5°), para adelantar la época reproductiva en varias razas ovinas de lana. Las ovejas de razas ovinas británicas respondieron a la hormona exógena administrada de esta manera, solo durante un período relativamente corto del año cercano a la estación reproductiva natural (alrededor del solsticio de verano). De acuerdo con los autores, los tratamientos a razas británicas que comenzaron temprano durante el año fueron inefectivos para adelantarles la estación reproductiva a las hembras, posiblemente debido a una incapacidad de estas razas para interpretar la señal farmacológica de "día corto", antes de haber experimentado un período adecuado de preparación previo con días largos. Coincidiendo con el estudio anterior, Staples *et al.* (1992) informan que el tratamiento de "día corto" en ovejas con implantes de melatonina "Regulín", fue efectivo en razas ovinas británicas estacionales solo si les fue aplicado a las hembras durante el momento de receptividad al estímulo de "día corto" cercano a la estación reproductiva; en tanto que la inserción de implantes "Regulín" durante la primavera y el verano, resultó más efectivo para adelantar la época reproductiva en razas menos estacionales. Así, la oveja Merino es más receptiva al tratamiento de melatonina durante la primavera o en el verano, mientras que la oveja Romney se vuelve receptiva únicamente a finales del verano/principios del otoño. Es decir, el período de receptividad a la melatonina exógena parece ser más amplio en las razas menos estacionales que en las razas más estacionales (Staples *et al.*, 1992 ; Williams *et al.*, 1992).

Como resultado de los estudios previamente citados, en ovejas de lana se recomienda administrar el implante de melatonina en mayo o junio, con lo que se logrará el inicio de la actividad ovárica entre julio y agosto adelantando la época reproductiva que en muchas razas europeas inicia naturalmente hasta septiembre-octubre (Haresign, 1992; Staples *et al.*, 1992; Williams *et al.*, 1992). Sin embargo, en el caso de la oveja Pelibuey la actividad ovárica generalmente inicia entre junio y julio (González-Reyna *et al.*, 1990; Heredia *et al.*, 1991a; 1991b; González *et al.*, 1992; Cruz *et al.*, 1994), por lo que tomando en cuenta que el período latente de la melatonina es de alrededor de 60 días, era necesario colocar los implantes desde marzo con el objeto de poder percibir un efecto de la hormona antes de que se iniciara la época reproductiva natural. Sin embargo, esto obligó a aplicar los implantes muy temprano en el año, provocando que la oveja posiblemente no fuera sensible a la hormona debido a que no había sido previamente expuesta a un período de días largos (Deveson *et al.*, 1992; Staples *et al.*, 1992).

Aunque el tratamiento de melatonina es efectivo para adelantar la época reproductiva en razas ovinas que difieren ampliamente en sus patrones de estacionalidad reproductiva, el momento adecuado para el inicio del tratamiento varía entre razas. El presente estudio se diseñó bajo la hipótesis de que si la estacionalidad reproductiva en la oveja Pelibuey es regulada realmente por el fotoperíodo, debería de ser posible inducirle la actividad ovárica independientemente de la nutrición durante la época que muestra menor actividad reproductiva, mediante la inserción de implantes subcutáneos de melatonina. Considerando que es durante la primavera cuando el fotoperíodo comienza a incrementarse, los tratamientos se administraron a finales del invierno (12 de marzo). Sin embargo los resultados obtenidos demuestran que el tratamiento no fue efectivo para adelantar la estación reproductiva en la oveja Pelibuey, posiblemente por no haberseles administrado a las hembras durante el período de receptividad a la melatonina exógena, ya que los implantes con melatonina fueron insertados a las hembras una semana antes del equinoccio de primavera, lo cual impidió que las ovejas experimentaran un período previo de días largos que le permitieran interpretar la señal farmacológica de "día corto" generado por la melatonina.

Posiblemente en la oveja Pelibuey sería necesario exponer a los animales a un fotoperíodo largo artificial durante los meses de enero y febrero, antes de colocar un implante de melatonina en el mes de marzo. De esta manera se podría tratar a animales sensibles a la melatonina lo suficientemente temprano durante el año para notar su efecto antes de que se inicie la estación reproductiva natural. También es posible que la oveja Pelibuey interprete el fotoperíodo (y por lo tanto la melatonina) en forma diferente a otras razas, ya que en ella la actividad reproductiva puede iniciarse desde finales de mayo o junio (Valencia *et al.*, 1981; González-Reyna *et al.*, 1990; Heredia *et al.*, 1991a; 1991b; Rojas *et al.*, 1991; González *et al.*, 1992; Cruz *et al.*, 1994), cuando el fotoperíodo aún está aumentando.

La administración de suplemento con concentrado a las ovejas Pelibuey durante el experimento no tuvo ningún efecto sobre la actividad ovárica tanto de las hembras que recibieron el implante de melatonina, como en las que únicamente recibieron el concentrado. Tampoco se observó diferencia en el peso o condición corporal entre grupos que recibieron suplementación con concentrado y los que no fueron suplementados durante el experimento. Los resultados indican que el concentrado administrado (200 gr/oveja/día) no produjo ningún efecto significativo sobre la ganancia de peso, la condición corporal o la actividad reproductiva de las hembras suplementadas, tal vez debido a que no se ofreció en la cantidad suficiente, y/o a que se empezó a suministrar el mismo día en que se inició el experimento. Los resultados de un estudio hecho por Robinson *et al.* (1991) muestran que los efectos de la melatonina para adelantar la época reproductiva e incrementar tanto la tasa de ovulación como el tamaño de la camada, fueron más pronunciados en las ovejas que se mantuvieron en un plano de alimentación bajo. Según estos autores, los mecanismos involucrados en esta respuesta no son conocidos. Por otra parte, no obstante que también se ha estudiado poco, parece ser que la buena nutrición por períodos cortos no incrementa la tasa de ovulación en la oveja Pelibuey. Rojas *et al.* (1991) concluyeron que la cantidad de óvulos liberados fue igual entre ovejas Pelibuey mantenidas en

pastoreo y ovejas que fueron suplementadas con concentrado. Igualmente, White *et al.* (1987/88) encontraron que la suplementación alimenticia antes del empadre no incrementó la tasa de ovulación, ni la prolificidad en hembras de pobre o buena condición corporal. Gunn (1983) sugiere que esto es debido a que la suplementación con concentrado por períodos cortos ("flushing") solo incrementa la tasa de ovulación en ovejas que se mantienen en un rango intermedio de condición corporal. En este sentido, la falta de respuesta al "flushing" en ovejas delgadas es atribuible al hecho de que, por su grado de desnutrición, solo un folículo potencialmente ovulatorio esta presente en sus ovarios en cualquier fase del ciclo estral; por esta razón, independientemente de que sean suplementadas poco antes del empadre, es probable que su tasa de ovulación se limite a un solo óvulo. En cambio, en los ovarios de borregas que son mantenidas en una condición corporal intermedia, quizá existen varios folículos potencialmente ovulatorios. Bajo estas circunstancias, el incrementar el nivel de alimentación dos ó tres semanas antes del empadre, no genera un aumento extra en el número de folículos, ya que para ello se requieren alrededor de seis meses (Cahill y Mauleon, 1980); sin embargo, el "flushing" impide la atresia de los que ya existen, redituando en una mayor tasa de ovulación (Gunn, 1983). En este experimento se utilizaron ovejas Pelibuey a las que les fueron removidos sus corderos dos ó tres semanas antes de iniciar el estudio; bajo estas circunstancias las hembras se encontraban en condición corporal pobre al momento de recibir la suplementación con concentrado y/o los implantes de melatonina. Esto es consistente con lo que se ha informado de que independientemente de su estado nutricional, la oveja Pelibuey pasa por un período de actividad sexual reducida durante la primavera (Valencia *et al.*, 1981 ; González-Reyna *et al.*, 1990 ; Heredia *et al.*, 1991a ; 1991b).

A semejanza de lo encontrado en varios trabajos previos realizados en ovejas Pelibuey (CIEEGT, 1980; 1981; Alvarez *et al.*, 1989/90; Cortés, 1993), en este estudio las ovejas que parieron durante el invierno siguieron el mismo patrón reproductivo y mostraron baja actividad ovárica (53.8%) en la primavera, independientemente de recibir tratamiento hormonal con melatonina y/o suplementación, o de la posible ocurrencia de un "efecto macho" en el rebaño. Varios estudios han demostrado que la actividad ovárica en la oveja Pelibuey se reduce durante la primavera aún bajo condiciones de buena alimentación constante (Valencia *et al.*, 1981; González-Reyna *et al.*, 1990; Heredia *et al.*, 1991a; 1991b; Rojas *et al.*, 1991), particularmente aquellas hembras que no están ciclando, como es el caso de las corderas prepúberes o de las ovejas adultas durante el anestro posparto (Cortés, 1993; Rodríguez-Maltos *et al.*, 1992). Asimismo, al igual que lo observado en las corderas del Experimento I inducidas a ciclar con progestágenos a finales del invierno, en este estudio las ovejas presentaron esto una sola vez para posteriormente regresar al anestro de manera similar a lo observado en ovejas de lana que presentan patrones estacionales de reproducción (Jainudeen y Hafez, 1989).

La fertilidad (53.8%) y el índice de prolificidad (1.5 ± 0.5 crías) encontrados en este trabajo, coinciden con los datos informados por Pérez (1996) para estos parámetros (fertilidad = 55.3% y prolificidad = 1.4 crías) en ovejas Pelibuey empadradas durante los meses de primavera. Sin embargo, el hecho de que no existiera diferencia entre tratamientos en el índice de prolificidad, fortalece la suposición de que la respuesta reproductiva observada en el rebaño

experimental no fue producida por los implantes de melatonina, ya que se ha demostrado que los tratamientos con esta hormona se asocian con incrementos en la tasa de ovulación y prolificidad subsecuente de las ovejas (Kennaway *et al.*, 1987 ; Haresign *et al.*, 1990 ; Staples *et al.*, 1992).

V.5.1. Conclusión

Se concluye que la respuesta tan rápida observada para adelantar la estación reproductiva en ovejas Pelibuey no fue producida por la melatonina administrada en implantes subcutáneos a los animales durante finales del invierno; es decir, muchas de las hembras ya se encontraban ciclando en el momento en el cual se les insertaron los implantes con melatonina debido a un posible "efecto macho". Aún considerando la ocurrencia de una bioestimulación de la actividad ovárica por la introducción repentina de los carneros sobre las hembras que ciclaron rápidamente, la melatonina exógena no tuvo un claro efecto inductor sobre el resto de las ovejas del rebaño experimental, las cuales continuaron en anestro durante cuatro meses (marzo a junio) posiblemente por no haberseles administrado la hormona en el momento en el cual las hembras eran receptivas a la señal inductiva de "día corto" proporcionado por la melatonina. No existe información acerca del período durante el cual la oveja Pelibuey es sensible al efecto de la melatonina exógena. Finalmente, la administración de suplemento con concentrado a las ovejas Pelibuey durante el experimento, no tuvo ningún efecto sobre la actividad ovárica tanto de las hembras que recibieron el implante con melatonina, como en las que únicamente recibieron concentrado.

V.6. Literatura Citada

Balcázar, S.J.A.: Efecto de la suplementación alimenticia sobre la eficiencia reproductiva de corderas Pelibuey inducidas a la pubertad con Acetato de Melengestrol. Tesis de Licenciatura. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1992.

Bittman, E.L., Karsch, F.J. and Hopkins, J.W.: Role of the pineal gland in ovine photoperiodism: Regulation of seasonal breeding and negative feedback effects of estradiol upon luteinizing hormone secretion. Endocrinology, 113: 329-336 (1983).

Cahill, L.P. and Mauleon, P.: Influences of season, cycle and breed on the follicular growth rates in sheep. J. Reprod. Fert., 58: 321-328 (1980).

Castillo, R.H., Valencia, O.M. y Berruecos, J.M.: Comportamiento reproductivo del borrego Tabasco mantenido en clima tropical y subtropical. I. Indices de fertilidad. Téc. Pecu. Méx., 20: 52-56 (1972).

Chemineau, P., Malpoux, B., Delgadillo, J.A., Guérin, Y., Ravault, J.P., Thimonier, J. and Pelletier, J.: Control of sheep and goat reproduction: use of light and melatonin. Anim. Reprod. Sci., 30: 157-184 (1992).

Centro de Investigación, Enseñanza y Extensión en Ganadería Tropical: Boletín Informativo 1980. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1980.

Centro de Investigación, Enseñanza y Extensión en Ganadería Tropical: Boletín Informativo 1981. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., 1981.

Centro de Investigación, Enseñanza y Extensión en Ganadería Tropical: Boletín Informativo 1985/86. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1986.

Cortés, Z.J.: Reinicio de la actividad ovárica posparto en ovejas Pelibuey paridas en diferentes épocas del año. Tesis de Doctorado. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1993.

Corral, G.V., Espinoza, J.L., Vázquez, J.A., Cepeda, P.R. y Ramírez, O.J.M.: Comportamiento reproductivo de ovejas Pelibuey en Baja California Sur. Memorias de la XXIII Reunión Anual de la Asociación Mexicana de Producción Animal. Buenavista, Saltillo, Coahuila, México. 1991. 122. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Buenavista, Saltillo, Coahuila, México. (1991).

Cruz, L.C., Fernández-Baca, S., Escobar, M.F.J. y Quintana, F.: Edad al primer parto e intervalo entre partos en ovejas Pelibuey en el trópico húmedo. Vet. Méx., 14: 1-5 (1983).

Cruz, L.C., Fernández-Baca, S., Alvarez, L.J.A. y Pérez, R.H.: Variaciones estacionales en la presentación de ovulación, fertilización y sobrevivencia embrionaria de ovejas Tabasco en el trópico húmedo. Vet. Méx. 25: 23-27 (1994).

Deveson, S.L., Arendt, J. and Forsyth, I.A.: The influence of the pineal gland and melatonin on the reproductive performance of domesticated female ungulates. Anim. Reprod. Sci., 30: 113-134 (1992).

Durotoye, L.A., Rajkumar, R., Argo, C.M., Nowak, R., Webley, G.E., McNeil, M.E., Graham, N.B. and Rodway, R.G.: Effect of constant-release melatonin implants on the onset of oestrus activity and on reproductive performance in the ewe. Anim. Prod., 52: 489-497 (1991).

English, J.E., Poulton, A.L., Arendt, J. and Symons, A.M.: A comparison of the efficiency of melatonin treatments in advancing oestrus in ewes. J. Reprod. Fertil., 77: 321-327 (1986).

Foster, D.L., Karsch, F.J., Olster, D.H., Ryan, R.K. and Yellon, S.M.: Determinants of puberty in a seasonal breeder. Recent. Prog. Horm. Res., 42: 330-384 (1986).

González-Reyna, A., Murphy, B.D. and Ortega-Rivas, E.: Factors determining the reproductive potential of Pelibuey sheep: effects of season and parturition on reproductive performance. Proc. Final Research Co-ordination Meeting. Bogotá, Colombia. 1990. 335-350. Livestock Reproduction in Latin America. Bogotá, Colombia. (1990).

González, A., Murphy, B.D., Foote, W.C. and Ortega, E.: Circannual estrous variations and ovulation rate in Pelibuey ewes. Small Ruminant Research, 8: 225-232 (1992).

Gunn, R.G.: Sheep Production. In: Proceedings of the 35th Easter School in Agricultural Science. Edited by Haresign, W. 99-110. University of Nottingham. London, Butterworths. (1983).

Hafez, E.S.E.: Studies on the breeding season and reproduction of the ewe. J. Agric. Sci., 42:189-265 (1952).

Hansen, P.J.: Photoperiodic regulation of reproduction in mammals breeding during short days. Anim. Reprod. Sci., 9: 301-315 (1985).

Haresign, W., Peters, A.R. and Staples, L.D.: The effect of melatonin implants on breeding activity and litter size in commercial sheep flocks in the UK. Anim. Prod., 50: 111-121 (1990).

Haresign, W.: The effect of implantation of lowland ewes with melatonin on the time of matting and reproductive performance. Anim. Prod., 54: 31-39 (1992)

Heredia, A.M., Velázquez, M.P.A., Quintal, F.J., Mex, R. y Aragón, J.: Efecto de dos fuentes de alimentación sobre la estacionalidad reproductiva de la oveja Pelibuey. Memorias de la Reunión Nacional de Investigación Pecuaria Tamaulipas 1991. Cd. Victoria, Tamaulipas, México. 1991. 96. Universidad Autónoma de Tamaulipas. Cd. Victoria, Tamaulipas, México. (1991a).

Heredia, A.M., Menéndez, T.M. y Velázquez, M.P.A.: Factores que influyen en la estacionalidad reproductiva de la oveja Pelibuey. Memorias de la Reunión Nacional de Investigación Pecuaria Tamaulipas 1991. Cd. Victoria, Tamaulipas, México. 1991. 115. Universidad Autónoma de Tamaulipas. Cd. Victoria, Tamaulipas, México. (1991b).

Holmes, R.J.: Sexual Behaviour of Sheep. Section Ovine. In: Current Therapy in Theriogenology 2. Edited by Morrow, D.A. 870-873. W.B. Saunders Company. Philadelphia, Pa., U.S.A. 1986.

Jainudeen, M.R. y Hafez, E.S.E.: Ovejas y Cabras. En: Reproducción e Inseminación Artificial en Animales. Editado por Hafez, E.S.E. 341-373. Interamericana McGraw-Hill. México, D.F. 1989.

Keisler, D.H.: Manipulación hormonal de la reproducción en ovejas. Memorias del Seminario Internacional Avances Recientes en la Producción Ovina. Montecillo, Edo. de México. 1992. 73-88. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Edo. de México. México. (1992).

Kennaway, D.J., Gilmore, T.A. and Seamark, R.F.: Effects of melatonin implants on the circadian rhythm of plasma melatonin and prolactin in sheep. Endocrinology, 110:2186-2188 (1982).

Kennaway, D.J., Sanford, L.M., Godfrey, B. and Friesen, H.G.: Patterns of progesterone, melatonin and prolactin secretion in ewes maintained in four different photoperiods. J. Endocr. 97: 229-242 (1983).

Kennaway, D.J., Dunstan, E.A. and Staples, L.D.: Photoperiodic control of the onset of breeding activity and fecundity in ewes. J. Reprod. Fertil. (Suppl., 34): 187-189 (1987).

Killen, I.D.: Artificial insemination and synchronization of oestrus. Proceedings No 67. Sheep Production and Preventive Medicine. The Post-Graduate Committee in Veterinary Science. 67: 302-311. University of Sydney Australia. Sidney, Australia. 1983.

Lincoln, G.A. and Short, R.V.: Seasonal breeding: Nature's contraceptive. Recent Prog. Horm. Res., 36: 1-52 (1980).

Linda, J.H., Keiht, I.E. and Goodman, L.R.: Changes in episodic luteinizing hormone secretion leading to puberty in the lamb. Biol. Reprod., 37: 755-761 (1987).

Lindsay, D.R.: Factors in ewe fertility. Proceedings No 67. Sheep Production and Preventive Medicine. The Post-Graduate Committee in Veterinary Science. 67: 523. University of Sydney Australia. Sydney, Australia. 1983.

López, S.A.: Estacionalidad de la Reproducción. Ovis, 1: 59-73 (1989).

Martin, G.B., Oldham, C.M. and Lindsay, D.R.: Increased plasma LH levels in seasonally anovular Merino ewes following the introduction of rams. Anim. Reprod. Sci., 3: 125-132 (1980).

Morley, F.H.W.: Some seasonal factors affecting fertility among Merino ewes in the Trangie district of New South Wales. Aust. Vet. J., 24: 106-111 (1948).

McDonald, L.E.: Patrones de Reproducción. En: Endocrinología Veterinaria y Reproducción. Editado por McDonald, L.E. y Pineda, M.H. 337-387. Interamericana McGraw-Hill. México, D.F. 1991.

Nett, T.M. and Niswender, G.D.: Influence of exogenous melatonin on seasonality of reproduction in sheep. Theriogenology, 17: 645-653 (1982).

Nowak, R. and Rodway, R.G.: Effects of intravaginal implants of melatonin on the onset of ovarian activity in adult and prepubertal ewes. J. Reprod. Fertil., 74: 287-293 (1985).

Oldham, C.M.: Stimulation of ovulation in seasonally or lactationally anovular ewes by rams. Proc. Aust. Soc. Anim. Prod., 13: 73-74 (1980).

Oldham, C.M. and Martin, G.B.: Stimulation of seasonally anovular Merino ewes by rams. II. Premature regression of ram induced corpora lutea. Anim. Reprod. Sci., 1: 291-295 (1978).

Ortvant, R., Pelletier, J.P., Thimonier, J. and Volland-Nail, P.: Photoperiod: Mass-proximal and distal factor of the circannual cycle of reproduction in farm mammals. Oxf. Rev. Reprod. Biol., 7: 305-345 (1985).

Pearce, D.T and Oldham, C.M.: The Ram Effect, its Mechanism and Application to the Management of Sheep. In: Reproduction in Sheep. Edited by Lindsay, D.R. and Pearce, D.T. 26-34. Australian Academy of Science. Cambridge University Press. Camberra, Australia. 1984.

Pérez, R.H.: Investigación en genética de ovinos de pelo en el CEIEGT (1978-1992). Memorias del Curso "Producción de Ovinos de Pelo". 61-71. Martínez de la Torre, Veracruz. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. 1996

Poulton, A.L., English, J., Symons, A.M. and Arendt, J.: Effects of various melatonin treatments on plasma prolactin concentrations in the ewe. J. Endocrinol., 108: 287-293 (1986).

Pulido, A., Zarco, L., Galina, C.S., Murcia, C., Flores, G. and Posadas, E.: Progesterone metabolism during storage of blood samples from Gyr cattle effects of anticoagulant, time and temperature of incubation. Theriogenology, 35: 965-975 (1991).

Robinson, J.J., Wigzell, S., Aitken, R.P., Wallace, J.M., Ireland, S. and Robertson, I.S.: The modifying effects of melatonin, ram exposure and plane of nutrition on the onset of ovarian activity, ovulation rate and the endocrine status of ewes. Anim. Reprod. Sci., 26: 73-91 (1991).

Robinson, J.J., Wigzell, S., Aitken, R.P., Wallace, J.M., Ireland, S. and Robertson, I.S.: Daily oral administration of melatonin from March onwards advances by 4 months the breeding season of ewes maintained under the ambient photoperiod at 57° N. Anim. Reprod. Sci., 27: 141-160 (1992).

Rodríguez, M.R.: Efecto de la suplementación sobre el inicio de la actividad reproductiva de la oveja Tabasco o Pelibuey. Tesis de Doctorado en Producción Animal. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1991.

Rodríguez-Maltos, R., Zarco, L. and Cruz, C.: Effects of different levels of supplementation on age and weight at puberty onset in Pelibuey ewes born during the autumn. 12th International Congress on Animal Reproduction. The Hague, The Netherlands. 1992. Serie 616. 2096-2098. Free Communications Numbers. 1992.

Rojas, R.O., Bares, Q.R. y Murguía, O.M.L.: Efecto de la sobrealimentación sobre la tasa ovulatoria en borregas Pelibuey en condiciones tropicales. Memorias de la Reunión Nacional de Investigación Pecuaria Tamaulipas 1991. Cd. Victoria, Tamaulipas, México. 1991. 100. Universidad Autónoma de Tamaulipas. Cd. Victoria, Tamaulipas, México. (1991).

Russel, A.J.F., Doney, J.M. and Gunn, R.G.: Subjective assessment of body fat in live sheep. J. Agric. Camb., 72: 451-454 (1969).

Staples, L.D., McPhee, S., Kennaway, D.J. and Williams, A.: The influence of exogenous melatonin on the seasonal patterns of ovulation and oestrus in sheep. Anim. Reprod. Sci., 30: 185-223 (1992).

Steel, R.G.D. y Torrie, J.H.: Bioestadística, Principios y Procedimientos. Editado por Steel, R. G. y Torrie, J.H. McGraw-Hill, México, D.F. 1986.

Thwaites, C.J.: Photoperiodic control of breeding activity in the Southdown ewe with particular reference to the effects of an equatorial light regime. J. Agric. Sci., Cambridge, 65: 57-64 (1965).

Valencia, M., Heredia, M. y González, E.: Estacionalidad reproductiva en ovejas Pelibuey. ALPA, 16: 137 (1981).

Vasely, J.A.: Induction of lambing every eight months in two breeds of sheep by light control with or without hormonal treatment. Anim. Prod., 2?: 165-174 (1975).

White, R.M., Alvarez, L.J.A. y Zarco, Q.L.: Centro de Investigación, Enseñanza y Extensión en Ganadería Tropical: Boletín Informativo 1987/1988. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1988.

Williams, A.H., McPhee, S.R., Reeve, J.L. and Staples, L.D.: Optimum use of subcutaneous melatonin implants to enhance the reproductive performance of seasonal and non-seasonal sheep joined in spring and early summer. Anim. Reprod. Sci., 30: 225-258 (1992).

Yeates, N.T.M.: The breeding season of the sheep with particular reference to its modification by artificial light. J. Agric. Sci., Cambridge, 39: 1-43 (1949).

VI. EXPERIMENTO IV

Influencia de la Introducción Repentina del Carnero Durante el Empadre de Verano Sobre la Ocurrencia de Estros en la Oveja Pelibuey

VI.1. Resumen

Con el objetivo de evaluar la influencia de la introducción repentina del carnero durante el empadre de verano sobre la ocurrencia de estros en ovejas Pelibuey del trópico húmedo de México, se analizó la información de registros de borregas expuestas a carneros durante el empadre de verano de 1992. El estudio se realizó en el Centro de Investigación, Enseñanza y Extensión en Ganadería Tropical (CIEEGT) ubicado a 20° 04' latitud norte. Durante el empadre fueron expuestas a los carneros 328 ovejas Pelibuey (corderas y adultas) que hasta ese momento se habían mantenido alrededor de ocho meses alejadas de los machos (25 carneros Pelibuey). Se evaluó la proporción de ovejas que mostraron estro a diferentes intervalos a partir de la introducción de los machos. Los datos fueron analizados estadísticamente mediante pruebas de Ji-cuadrada para homogeneidad de proporciones. Después de iniciado el período de exposición a los machos, los máximos porcentajes diarios de ovejas mostrando estro se observaron en los días 17 (7.4%) y 23 (14.2%), con un 70% de estros en el rebaño ocurriendo dentro de un período comprendido entre los días 15 y 24 del empadre. La ocurrencia de estros en el rebaño fue menor al iniciar y al finalizar el período de empadre. Así, mayores porcentajes ($P < 0.05$) de ovejas en estro fueron observadas en la tercera (37.7%) y cuarta semanas (38.1%) de iniciados los apareamientos. Más de la mitad de las ovejas (66.6%) fueron servidas al terminar la tercera semana de apareamientos. La distribución de estros siguió un patrón similar tanto en las corderas como en las ovejas adultas, con una mayor ocurrencia de celos durante la tercera y cuarta semana después de iniciado el empadre. Un alto porcentaje (90.5%) de las ovejas que entraron al empadre exhibieron estro, con una frecuencia casi nula de hembras que repitieron un segundo celo durante el empadre de 35 días (1.0%). Finalmente, se obtuvieron porcentajes de pariciones y de fertilidad de 74.1 y 67.1% respectivamente. Se concluye que la introducción repentina del carnero en el rebaño al inicio del período de montas del verano, influyó sobre la ocurrencia de estros de las ovejas Pelibuey en el trópico húmedo mexicano.

VI.2. Introducción

Varios autores han informado que la oveja Pelibuey explotada en el trópico húmedo mexicano puede ser apareada sin restricciones a lo largo del año (Castillo *et al.*, 1972; Cruz *et al.*, 1994). Tomando como base lo anterior, en algunas explotaciones ovinas del centro-norte del estado de Veracruz se lleva a cabo un programa reproductivo de tres empadres en un período de dos años (Alvarez y Rubio, 1991). En este sistema cada empadre tiene una duración de 35 días, durante los cuales se utiliza la detección de estros y monta dirigida. Durante el tiempo que transcurre entre un empadre y otro los carneros son separados y mantenidos alejados del resto del rebaño e introducidos repentinamente a este al comenzar el período de montas (Alvarez y Rubio, 1992). Un fenómeno que suele observarse durante los empadres, es que los estros de las ovejas del rebaño tienden a agruparse marcadamente

alrededor de la tercer semana después de iniciado el período de montas. Esto podría deberse al "efecto macho", ya que se ha demostrado que la introducción repentina de carneros en un rebaño que no se encuentre ciclando y que se ha mantenido separado de los machos por al menos un mes, puede estimular la reanudación sincrónica de la actividad ovárica y el comportamiento estral de las hembras expuestas, lo que ocasiona que las ovejas exhiban estro en una mayor proporción entre 17 y 24 días después del ingreso del macho (Oldham y Martin, 1978; Oldham, 1980; Killen, 1983; Pearce y Oldham, 1984; Holmes, 1986; Jainudeen y Hafez, 1989).

Los patrones de estros y ovulaciones inducidas en las ovejas por medio del "efecto macho" son bastante distintivos, ya que el tiempo promedio desde la introducción de los carneros a la ovulación es de dos días, con rango de uno a tres (Oldham y Martin, 1978; Oldham, 1980; Killen, 1983; Lindsay, 1983; Holmes, 1986; Jainudeen y Hafez, 1989). Esta ovulación inducida es anormal por dos razones; primera, es raramente acompañada de estro ("ovulación silenciosa"), y segunda, el cuerpo lúteo formado después de la ovulación es, en el 50% de los casos, de corta duración porque persiste durante pocos días (Lindsay, 1983; Jainudeen y Hafez, 1989). Las ovejas en las que el cuerpo lúteo es de corta duración vuelven a ovular alrededor de seis días después, en lugar de los 16 a 17 días que normalmente dura el ciclo estral (Lindsay, 1983; Pearce y Oldham, 1984). Esta ovulación que ocurre después de un "ciclo corto" es también silenciosa, seguida por la formación de un cuerpo lúteo normal, por lo que las ovejas ovulan por tercera vez después de aproximadamente 17 días, con comportamiento estral que permite la monta fértil (Killen 1983; Lindsay, 1983). Así, las ovejas muestran signos de estro por primera vez alrededor de los 18-19 días después de la introducción de los machos, si no presentaron "ciclo corto", y a los 24-25 días si la primera ovulación fue seguida por un ciclo corto (Lindsay, 1983; Oldham *et al.*, 1985; Holmes, 1986; Jainudeen y Hafez, 1989).

Por lo antes expuesto, es posible que dentro de las explotaciones ovinas de la región centro-norte del Estado de Veracruz esté ocurriendo el "efecto macho" como consecuencia del manejo que comúnmente se realiza en el rebaño durante los empadres.

El objetivo del presente estudio fue evaluar la influencia de la introducción repentina del carnero durante el empadre del verano sobre la ocurrencia de estros en un rebaño de ovejas Pelibuey del trópico húmedo de México.

VI.3. Material y Métodos

Se analizó la información de registros de ovejas expuestas a carneros durante el empadre de verano (junio-julio) de 1992 en el rebaño del CIEEGT, que se encuentra ubicado en el municipio de Tlapacoyan, Veracruz, a 20° 04' latitud norte y 97° 03' longitud oeste, con una altura de 151 msnm y clima Af(m) clasificado como cálido sin estación seca definida (CIEEGT, 1984). Durante el empadre (del 15 de junio al 19 de julio de 1992) fueron expuestas a los carneros 328 ovejas Pelibuey de edades que fluctuaban entre uno y ocho años (62 corderas y 266 ovejas adultas) que hasta ese momento se habían mantenido alejadas de los machos durante ocho meses, pastoreando en potreros con zacate Estrella de Santo Domingo

(*Cynodon nlemfuencis*). Las corderas fueron incluidas por primera vez dentro de un programa de montas, en tanto que las ovejas tenían de 15 a 30 días de haberseles retirado los corderos (aproximadamente tres meses de haber parido) y se desconocía su condición reproductiva (ciclando o en anestro) al momento de ingresar al empadre de verano.

Dentro del programa reproductivo del módulo ovino del CIEEGT se realizan cada 8 meses empadres con monta dirigida, previa detección de estro en las ovejas con carneros vasectomizados. Durante el período que transcurre entre uno y otro empadre los machos son separados totalmente del rebaño confinándose en potreros aislados. En el caso de los datos analizados en este estudio, se utilizaron 21 carneros Pelibuey (17 intactos y 5 vasectomizados) de entre dos a cinco años de edad. Las ovejas fueron expuestas primeramente a los carneros vasectomizados, con el objeto de detectar hembras en estro. Los calores en el rebaño se detectaron dos veces al día (7:00 y 16:00 horas) con los machos celadores durante alrededor de una hora en cada sesión. Las hembras que aceptaban ser montadas por los machos celadores eran separadas a un corral adyacente para posteriormente ser servidas con machos de fertilidad comprobada en empadres anteriores (dos servicios consecutivos/hembra). Asimismo, una vez que ya no se detectaban ovejas en estro, los machos vasectomizados eran encerrados en otro corral adyacente. Dependiendo de la cantidad de ovejas detectadas en estro, cada sesión de montas duraba de una a dos horas. Los datos de fertilidad se recabaron mediante verificación de los partos.

Los porcentajes de hembras observadas en estro durante el período de montas fueron graficados por día, mientras que la distribución de los estros tanto en las corderas como en las ovejas adultas se graficó semanalmente. Además, se calculó el porcentaje de ovejas que mostraron estro durante el empadre, el porcentaje de pariciones (ovejas paridas/ovejas servidas) y el porcentaje de fertilidad (ovejas paridas/ovejas expuestas al macho). Las diferencias entre los porcentajes de estros registrados semanalmente en las hembras servidas a lo largo del período de montas, fueron analizadas estadísticamente mediante la prueba de Ji-cuadrada para homogeneidad de proporciones (Hoel, 1979).

VI.4. Resultados

En la figura 6.1 se observa que, después de iniciado el período de montas, los máximos porcentajes diarios de ovejas mostrando estro se observaron en los días 17 (7.4%) y 23 (14.2%), con un 70% de estros en el rebaño ocurriendo dentro de un período comprendido entre los días 15 y 24 del empadre.

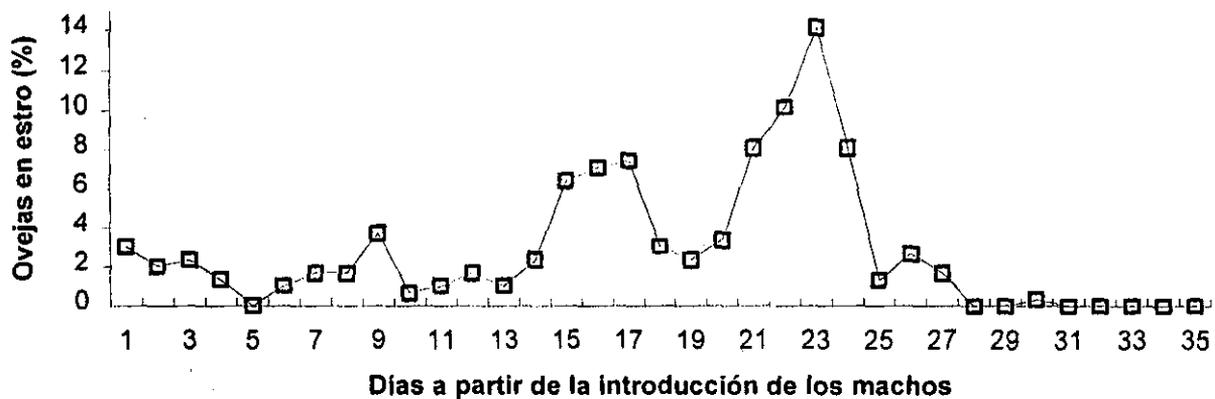


Figura 6.1. Porcentaje de ovejas Pelibuey observadas en estro en diferentes días después de la introducción de los machos durante el empadre de verano.

El cuadro 6.1 muestra que la ocurrencia de estros en el rebaño fue menor al iniciar y al finalizar el período de empadre. Así, se observaron mayores porcentajes ($P < 0.05$) de ovejas en estro en la tercera (37.7%) y cuarta semana (38.1%) de iniciados los apareamientos. Asimismo, se aprecia que más de la mitad de las ovejas (66.6%) fueron servidas al terminar la tercera semana de apareamientos.

Cuadro 6.1. Porcentajes de estros registrados en diferentes semanas después de la introducción de los machos en el empadre del verano (junio-julio de 1992) en ovejas Pelibuey

Semana	Número	Porcentaje	Porcentaje acumulado
Primera	35	11.8 ^b	11.8
Segunda	36	12.1 ^b	23.9
Tercera	112	37.7 ^a	66.6
Cuarta	113	38.1 ^a	99.7
Quinta	1	0.3 ^b	100.0
Total	297	100.0	100.0

^{a,b} Literales diferentes indican diferencia estadística entre proporciones ($P < 0.05$)

La figura 6.2 muestra que la distribución de estros siguió un patrón similar tanto en las corderas como en las ovejas adultas, con una mayor ocurrencia de celos durante la tercera y cuarta semana después de iniciado el empadre.

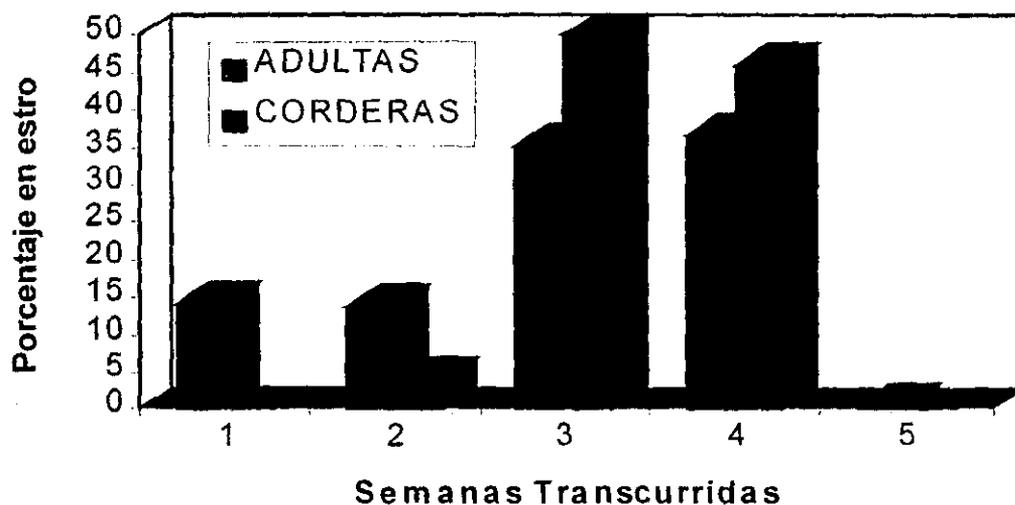


Figura 6.2. Distribución de estros en corderas y ovejas Pelibuey en diferentes semanas después de la introducción de los machos durante el empadre de verano.

El cuadro 6.2 muestra que un alto porcentaje (90.5%) de las ovejas que entraron al empadre exhibieron estro, con una frecuencia casi nula de hembras que repitieron un segundo celo (1.0%) durante el período de empadre a pesar de que muchas de ellas no quedaron gestantes en el primer servicio. El 74.1% de las ovejas servidas, y el 67.1% de las ovejas expuestas al macho concibieron durante los 35 días que duró el empadre.

Cuadro 6.2. Parámetros reproductivos de ovejas Pelibuey servidas durante el empadre de verano (junio-julio de 1992) en el módulo ovino del CIEEGT

Parámetro	Número	Porcentaje
Ovejas expuestas al macho ¹	328	100.0
Ovejas que mostraron estro	297	90.5
Ovejas que repitieron estro	3	1.0
Porcentaje de pariciones ²	220	74.1
Porcentaje de fertilidad ³	220	67.1

¹ Total de ovejas que entraron al empadre (35 días) y que estuvieron expuestas a carneros vasectomizados para ser detectadas en estro

² Ovejas paridas/ovejas servidas

³ Ovejas paridas/ovejas expuestas al macho

VI.5. Discusión

En el presente estudio se encontró que los máximos porcentajes de ovejas mostrando estro se observaron en los días 17 (7.4%) y 23 (14.2%) después de la introducción de los machos, con un 70% de los estros en el rebaño ocurriendo dentro de un periodo comprendido entre los días 15 y 24 del empadre. Estos resultados concuerdan con lo informado en la literatura para el "efecto macho" (Oldham, 1980; Killen, 1983; Lindsay, 1983; Holmes, 1983; Jainudeen y Hafez, 1989).

La ocurrencia de estros en el rebaño fue menor al iniciar y al finalizar el período de empadre. Así, se observaron mayores porcentajes de ovejas en estro en la tercera (37.71%) y cuarta semana (38.04%) después de iniciados los apareamientos. En el ovino explotado en regiones en donde existe estacionalidad reproductiva, generalmente ocurren ciclos ovulatorios silenciosos en el rebaño al principio y al final de las estaciones sexuales (Hafez, 1989). En consecuencia, varios autores han encontrado que al comienzo y al término de la época de empadre la proporción de ovejas que presentaron estro manifiesto es menor (Quirke et al., 1985; Rodríguez, 1991).

En el presente estudio la distribución de estros siguió un patrón similar tanto en las corderas como en las ovejas adultas, con una mayor ocurrencia de celos durante la tercera y cuarta semana después de iniciado el empadre. Sin embargo, en las corderas, los estros fueron casi nulos a lo largo de la primera y segunda semana del empadre, agrupándose de manera abrupta durante la tercera (49.8%) y cuarta (46.1%) semanas. Esto indica que la totalidad de las corderas se encontraban en anestro prepuberal antes de iniciar el empadre, por lo que respondieron al "efecto macho" presentando estro sincronizado (Olham y Martín, 1978; Oldham, 1980; Killen, 1983; Lindsay, 1983; Pearce y Oldham, 1984; Holmes, 1986). En cambio, una parte de las ovejas adultas ya estaban ciclando, por lo que presentaron estros dispersos a diferentes momentos del empadre, mientras que otra parte estaba en anestro, por lo que se agruparon mostrando celo en la tercer semana después de comenzar a utilizar los machos. La liberación de feromonas por el macho puede provocar una estimulación casi inmediata de la actividad ovárica de corderas prepúberes (Pearce *et al.*, 1985); sin embargo, la manifestación de su primer estro generalmente es precedido por una o más ovulaciones silenciosas (Quirke *et al.*, 1985; Oyendipe *et al.*, 1986; Bizelis *et al.*, 1990). Así, la incidencia de ovulaciones silenciosas en el comienzo de la época de empadre son más altas en las corderas (Bizelis *et al.*, 1990). Tanto en corderas como en ovejas adultas los centros responsables de la expresión de la conducta estral solamente son sensibles a los estrógenos después de ser previamente sensibilizados con progesterona. Por tal motivo, la primera ovulación puberal o de la estación reproductiva casi nunca es acompañada por manifestaciones de estro (Martín *et al.*, 1980).

Un alto porcentaje (90.5%) de las ovejas que entraron al empadre exhibieron estro, con una frecuencia casi nula de hembras que repitieron un segundo celo (1.0%) durante el período de empadre a pesar de que muchas de ellas no quedaron gestantes en el primer servicio. Esto puede atribuirse a que la mayoría de las ovejas fueron detectadas por primera vez en estro después del día 15 de iniciado el empadre. Considerando que el ciclo estral en el ovino tiene una duración promedio de 17 días (Lindsay, 1983; Pearce y Oldham, 1984) y que el empadre duró sólo 35 días, una parte de las posibles hembras repetidoras tendrían su segundo estro después de terminado el periodo de montas. Tal vez ésta sea una causa de los bajos porcentajes de pariciones (74.1%) y fertilidad (67.1%) obtenidos en el rebaño para este empadre, ya que las ovejas solo tuvieron una oportunidad de quedar gestantes. Una opción práctica para mejorar la eficiencia reproductiva mediante la utilización del "efecto macho" sería introducir al rebaño carneros vasectomizados al menos 15 días antes del inicio del período de montas programado, de tal forma que las ovulaciones silenciosas y ciclos cortos inducidos por la presencia de los machos ocurran antes de introducir los carneros fértiles. Así, el empadre comenzaría con hembras en las que ya se estableció actividad ovárica cíclica regular, por lo que tendrían oportunidad de presentar dos ovulaciones con signos de estro durante un período de empadre de 35 días, y no una silenciosa y otra con estro, lo que reduce la probabilidad de concebir (Lindsay, 1983).

Según lo informado por diferentes autores en relación con el fenómeno del "efecto macho" en ovinos (Oldham, 1980; Killen, 1983; Lindsay, 1983; Pearce y Oldham, 1984; Holmes, 1986; Jainudeen y Hafez, 1989), los resultados de este estudio sugieren que durante el empadre

de verano realizado en el módulo ovino del CIEEGT, ocurrió una bioestimulación de las hembras provocada por la introducción repentina de los carneros al rebaño. Sin embargo, se hace notar que el "efecto macho" ocurre en regiones donde existe estacionalidad reproductiva en el ovino (hembras con ovarios inactivos); de esta manera, la exposición repentina del rebaño a los carneros durante el anestro estacional o en el período de transición hacia la estación de apareamiento, induce a las ovejas a ciclar (Oldham *et al.*, 1978; Oldham, 1980; Lindsay, 1983; Holmes, 1986; Jainudeen y Hafez, 1989). Suele considerarse que la oveja Pelibuey explotada en el trópico mexicano no presenta estacionalidad reproductiva y que ciclan todo el año (Castillo *et al.*, 1972; Cruz *et al.*, 1983). Si esto fuera verdad y las ovejas siempre se encontraran ciclando, no debería de observarse influencia del carnero sobre la ocurrencia de estros en el rebaño durante los períodos de empadre. Sin embargo, recientemente, se ha señalado que la reproducción de la oveja Pelibuey es afectada por la época del año. Cruz *et al.*, (1994) observaron variaciones estacionales moderadas en la presentación de celo, tasa de ovulación y fertilidad del rebaño, que coinciden con variaciones en el fotoperíodo (Ortíz, 1984) y en la disponibilidad de los forrajes en la región (CIEEGT, 1984; 1985/86). Otros trabajos realizados por Balcázar (1992), Rodríguez (1991) y Cortés (1993) sugieren que el fotoperíodo influye sobre la reproducción de la oveja Pelibuey. Así, aunque no se ha establecido qué factores limitan la fertilidad de las hembras empadradas de marzo a junio, la oveja Pelibuey exhibe un anestro poco profundo durante la época en que el fotoperíodo incrementa (Cruz *et al.*, 1983; CIEEGT, 1984; 1985/86; Ortíz, 1984; Rodríguez, 1991; González *et al.*, 1992; Balcázar, 1992; Cruz *et al.*, 1994). Bajo estas condiciones, el "efecto macho" puede inducir estro fértil en las ovejas durante la época del año en que parte del rebaño no cicla (Alonso y Cognie, 1980).

Los datos analizados en este trabajo sugieren que la introducción de los carneros en el rebaño al inicio del período de montas influyó sobre la ocurrencia de estros de las ovejas Pelibuey en el trópico húmedo mexicano.

Para estudios posteriores sobre el "efecto macho", es recomendable determinar concentraciones de LH y progesterona plasmática durante los apareamientos, para detectar posibles picos preovulatorios de LH 24 a 48 h después de la introducción de los carneros, así como para establecer la incidencia de ovulaciones silenciosas o acompañadas de estro durante los días siguientes a la introducción de los carneros.

VI.6. Literatura Citada

Alonso de, M. y Cognie, Y.: Variaciones de la actividad sexual de la oveja raza Aragonesa, durante el período de anestro estacional. Efecto de la edad, de las condiciones climáticas y la presencia de los machos. 9th Intenational Congress of Animal Reproduction and Artificial Insemination, 4: 387-390 (1980). Madrid, España.

Alvarez, L.J.A. y Rubio, G.I.: Manejo reproductivo del borrego Tabasco. Tercera Reunión de Producción Animal Tropical. Martínez de la Torre, Veracruz. 1991. 38-47. Centro de

Investigación, Enseñanza y Extensión en Ganadería Tropical. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. (1991).

Alvarez, L.J.A. y Rubio, G.I.: Manejo reproductivo del borrego Tabasco. Memorias de las Experiencias del CIEEGT en producción de Leche y Carne en el Trópico. Martínez de la Torre, Veracruz. 1992. 186-197. Centro de Investigación, Enseñanza y Extensión en Ganadería Tropical. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. (1992).

Balcázar, S.J.A.: Efecto de la suplementación alimenticia sobre la eficiencia reproductiva de corderas Pelibuey inducidas a la pubertad con acetato de melengestrol. Tesis de Licenciatura. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1992.

Bizelis, J.A., Deligeorgis, S.G. and Rogdakis, E.: Puberty Attainment and reproductive characteristics in ewe lambs of Chios and Karagouniki breeds raised on two planes of nutrition. Anim. Reprod. Sci., 23: 197-212 (1990).

Castillo, R.H., Valencia, O.M. y Berruecos, J.M.: Comportamiento reproductivo del borrego Tabasco mantenido en clima tropical o subtropical. I. Indices de fertilidad. Téc. Pecu. Méx., 20: 52-56 (1972).

Centro de Investigación, Enseñanza y Extensión en Ganadería Tropical: Boletín Informativo 1984. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., 1984.

Centro de Investigación, Enseñanza y Extensión en Ganadería Tropical: Boletín Informativo 1985/1986. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., 1986.

Cortés, Z.J.: Reinicio de la actividad ovárica posparto en ovejas Pelibuey paridas en diferentes épocas del año. Tesis de Doctorado en Producción Animal. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1993

Cruz, L.C., Fernández-Baca, S., Escobar, M.F.J. y Quintana, F.: Edad al primer parto e intervalo entre partos en ovejas Pelibuey en el trópico húmedo. Vet. Méx., 14: 1-5 (1983).

Cruz, L.C., Fernández-Baca, S., Alvarez, L.J.A. y Pérez, R.H.: Variaciones estacionales en la presentación de ovulación, fertilización y sobrevivencia embrionaria de ovejas Tabasco en el trópico húmedo. Vet. Méx., 25 :23-27 (1994).

González, A., Murphy, B.D., Foote, W.C. and Ortega, E.: Circannual estrus variations and ovulation rate in Pelibuey ewes. Small Ruminant Research, 8: 225-232 (1992).

- Hafez, E.S.E.: Ciclos Reproductivos. En: Reproducción e Inseminación Artificial en Animales. Editado por Hafez, E.S.E., 116-141. Interamericana McGraw-Hill, México, D.F., 1989.
- Hoel, P.G.: Distribución Ji-Cuadrada. En: Estadística Elemental. Editada por Hoel, P.G., 221. CECSA, México, D.F. 1979.
- Holmes, R.J.: Sexual Behaviour of Sheep. Section Ovine. In: Current Therapy in Theriogenology 2. Edited by Morrow, D.A., 870-873. W.B. Saunders, Philadelphia, Pa., U.S.A. 1986.
- Jainudeen, M.R. y Hafez, E.S.E.: Ovejas y Cabras. En: Reproducción e Inseminación Artificial en Animales. Editado por Hafez, E.S.E., 345. Interamericana McGraw-Hill, México, D.F., 1989.
- Killen, I.D.: Artificial insemination and synchronisation of oestrus. Proceedings No 67. Sheep Production and Preventive Medicine. The Post-Graduate Committee in Veterinary Science. 67: 302-314. University of Sydney Australia, Sydney, Australia. 1983.
- Lindsay, D.R.: Factors in ewe fertility. Proceedings No 67. Sheep Production and Preventive Medicine. The Post-Graduate Committee in Veterinary Science. 67: 523. University of Sydney Australia, Sydney, Australia. 1983.
- Martin, G.B., Oldham, C.M. and Lindsay, D.R.: Increased plasma LH levels in seasonally anovular Merino ewes following the introduction of rams. Anim. Reprod. Sci., 3: 125-132 (1980).
- Oldham, C.M.: Stimulation of ovulation in seasonally or lactationally anovular ewes by rams. Proc. Aust. Soc. Anim. Prod., 13: 73-74 (1980).
- Oldham, C.M., Martin, G.B. and Knight, T.W.: Stimulation of seasonally anovular Merino ewes by rams. I. Time from introduction of rams to the preovulatory LH surge and ovulation. Anim. Reprod. Sci., 1: 283-290 (1978).
- Oldham, C.M. and Martin, G.B.: Stimulation of seasonally anovular Merino ewes by rams. II. Premature regression of ram induced corpora lutea. Anim. Reprod. Sci., 1: 291-295 (1978).
- Oldham, C.M., Pearce, D.T. and Gray, S.J.: Progesterone priming and age of the ewe effect the life-span of corpora lutea induced in the seasonally anovulatory Merino ewe by the "ram effect". J. Reprod. Fert., 75: 29 (1985).
- Ortiz, S.C.A.: Elementos de Agronometría Cuantitativa con Aplicaciones a la República Mexicana. Departamento de Suelos. Universidad Autónoma de Chapingo, Chapingo, Edo. de México, 1984.

Oyendipe, E.O., Pathiraja, N., Edquist, L.E. and Buvanendran, V.: Onset of puberty and estrous cycle phenomena in Yankasa ewes as monitored by plasma progesterone concentrations. Anim. Reprod. Sci., 12: 195-199 (1986).

Pearce, D.T. and Oldham, C.M.: The Ram Effect, its Mechanism and Application to Management of Sheep. In: Reproduction in Sheep. Edited by Lindsay, D.R., Pearce, D.T., 26-34. Cambridge University Press, Cambridge, Australia, 1984.

Pearce, D.T., Oldham, C.M. and Gray, S.J.: Corpora lutea with a short life span induced by rams in seasonally anovulatory ewes are prevented by progesterone delaying the preovulatory surge of LH. J. Reprod. Fert., 75: 79-84 (1985).

Quirke, J.F., Stabenfeldt, G.H. and Bradford, G.E.: Onset of puberty and duration of the breeding season in Suffok, Rambouillet, Finnish Landrace, Dorset and Finn-Dorset ewe lambs. J. Anim. Sci., 60: 1463-1471 (1985).

Rodríguez, M.R.: Efecto de la suplementación sobre el inicio de la actividad reproductiva de la oveja Tabasco o Pelibuey. Tesis de Doctorado en Producción Animal. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., 1991.

VII. DISCUSION GENERAL

El primer experimento se realizó tomando en cuenta antecedentes de estudios previos que mostraron que independientemente de la nutrición, las corderas Pelibuey que nacen durante el verano o el otoño, llegan a la pubertad a una edad más tardía que las que nacen en la primavera, posiblemente por encontrarse en la época de anestro estacional al momento de alcanzar el peso y la edad suficientes para comenzar a ciclar (Velázquez, 1990 ; Balcázar, 1992 ; Rodríguez-Maltos *et al.*, 1992). Bajo estas circunstancias, para permitir que las corderas que nacen a finales del verano o en el otoño alcancen la pubertad en la primavera, se ensayó un esquema que consistió en suplementarlas después del destete con el objeto de producirles un ritmo de crecimiento que les permitiera un peso cercano a los 24 kg (60% del peso adulto) a los 7 meses de edad, para inducir las a ciclar con progestágenos. Por tanto, las corderas ya habían superado el peso y la edad mínima a las que puede presentarse la pubertad en forma natural, por lo que la inducción se realizó en ovejas que en teoría deberían ser capaces de responder al estímulo. Bajo estas condiciones los tratamientos con progestágenos más PMSG efectivamente lograron inducir el estro y la ovulación, pero la respuesta varió significativamente entre grupos tratados. Las corderas que recibieron FGA más PMSG mostraron estro más rápidamente, mejor agrupado y en mayor proporción que las que fueron tratadas con SMB o MGA. Además, el porcentaje de animales que ovularon y formaron un cuerpo lúteo capaz de producir concentraciones significativas de progesterona también fue mayor en el grupo FGA que en los demás grupos tratados con progestágenos. Estos resultados son comparables a los informados en la literatura y confirman la efectividad de las esponjas con FGA para controlar el estro en la oveja (McDonald, 1986 ; Crosby *et al.*, 1991 ; Mutiga y Mukasa-Mugerwa, 1992).

Los tratamientos con SMB o MGA más PMSG mostraron ser poco efectivos para inducir la actividad ovárica en corderas Pelibuey. En el caso del SMB, más de la mitad de las corderas que mostraron estro no ovularon, posiblemente porque este grupo fue el único que recibió valerato de estradiol como parte del tratamiento, lo cual sugiere que existió un efecto residual de esta hormona, que provocó un estro conductual debido a la presencia de estrógenos exógenos (Larsen y Kiracofe, 1995). En el grupo MGA el primer estro postratamiento ocurrió más tardíamente que en los grupos tratados con otros progestágenos, y la frecuencia acumulada de corderas que mostraron estro y que ovularon en este grupo solo fué superior al grupo Testigo, en el que ninguna cordera mostró actividad ovárica dentro de la primer semana después de haber sido retirados los progestágenos a los grupos tratados. Se han encontrado resultados variables al administrar progestágenos en la oveja por vía oral, debido a que este método no permite retirar de manera rápida y uniforme la hormona, como ocurre cuando se administra en esponjas o implantes. Además, la absorción del progestágeno se ve afectada por la actividad del sistema digestivo del animal (McDonald, 1986; Keisler, 1992).

Analizando la información sobre la inducción de la actividad ovárica, el hecho de que un alto porcentaje de las ovejas del grupo FGA ovularan (94%) demuestra que los animales tenían la suficiente madurez y desarrollo para responder a una dosis efectiva de progestágenos,

por lo que las fallas de los grupos SMB y MGA probablemente se deban a una dosis y/o régimen de administración inadecuados, más que a problemas intrínsecos de los animales.

Con todo, aunque este estudio demuestra que es posible inducir la actividad ovárica en la cordera Pelibuey con progestágenos a finales del invierno, esto no garantiza una concepción exitosa. La fertilidad fue baja y el hecho de que las corderas se suplementaran y se indujeran a ciclar con progestágenos entre los 6.5 y 7 meses de edad, cuando tenían alrededor de 23 kg no necesariamente significa que estén aptas para servirse. Esto coincide con investigaciones que sugieren que el peso mínimo óptimo al primer servicio en la oveja Pelibuey, al cual las corderas deben de llegar para tener una concepción exitosa que garantice la viabilidad de sus crías, es de 25 kg (CIEEGT, 1982; Pérez, 1995; Balcázar, datos no publicados). Por consiguiente, esta práctica podría no ser recomendable en corderas de menor peso o edad. Por otra parte, no hay que perder de vista que existen problemas de infertilidad, en la oveja atribuibles a un transporte defectuoso de los espermatozoides a través del tracto reproductor de la hembra después de un tratamiento con progestágenos (McDonald, 1986). Se ha postulado que la rápida disminución de las concentraciones de progesterona que ocurre después de la remoción de las esponjas o implantes que liberan el progestágeno, dañan el transporte y la sobrevivencia intrauterina de los espermatozoides (Haresign, 1985; Pearce y Robinson, 1985).

Al igual que lo informado en estudios previos (Rodríguez-Maltos *et al.*, 1992), las corderas del grupo Testigo no presentaron actividad ovárica de manera clara durante la primavera. No obstante que contaban con la edad y el peso suficiente para comenzar a ciclar, no lo hicieron posiblemente porque se encontraban en la época de anestro estacional. Este resultado fortalece la hipótesis de que, tal como ocurre en las razas ovinas de lana, el comienzo de la pubertad en la oveja Pelibuey esta controlado por una interacción entre la edad, el peso y la estación del año (Balcázar, 1992; Rodríguez-Maltos *et al.*, 1992). Esta estacionalidad reproductiva resulta en diferencias en la edad a la que inicia la pubertad y explica el porque han sido informadas grandes variaciones en la edad (5-12 meses) y el peso (18-29 kg) a la que alcanzan la pubertad las corderas Pelibuey (Valencia y González, 1983; Velázquez, 1990; González *et al.*, 1991; Perón *et al.*, 1991; Balcázar, 1992; Rodríguez-Maltos *et al.*, 1992).

De este primer experimento se desprenden dos eventos que proporcionan evidencia adicional de la existencia de estacionalidad para reproducirse en la oveja Pelibuey. Primero, en el caso de las corderas que recibieron progestágenos, el hecho de que no se encontrara diferencia significativa entre los pesos promedio de los animales que ovularon y los que no lo hicieron, demuestra que el peso corporal no fue un factor limitante en el inicio de su actividad ovárica. Segundo, de igual manera que como ocurre en ovejas de lana que presentan patrones estacionales para reproducirse al ser inducidas a ciclar con progestágenos durante el anestro (Killen 1983; McDonald, 1986), en este experimento todas las corderas que mostraron estro y/o que ovularon lo hicieron una sola vez, para luego volver al anestro en caso de no haber quedado gestantes.

Los resultados encontrados en el segundo experimento confirman lo observado por varios investigadores, quienes informan que la época del año afecta la actividad reproductiva de la oveja Pelibuey. En este estudio se evaluaron las variaciones estacionales que ocurren en el peso y la condición corporal y su relación con la actividad ovárica de un grupo de ovejas mantenidas junto al resto del rebaño, bajo las mismas condiciones naturales de alimentación, temperatura e interacciones sociales. Se observó que el grupo experimental disminuyó significativamente su actividad ovárica en la primavera (abril y mayo), a pesar de que durante esa época se registraron los promedios más altos en peso y condición corporal. Es decir, las ovejas mostraron un anestro estacional corto y poco profundo, ya que durante el mismo la actividad reproductiva del rebaño no cesó por completo. Esto es consistente con lo informado en la literatura, en el sentido de que la oveja Pelibuey disminuye su actividad reproductiva de marzo a junio, aunque tenga buena nutrición (Valencia *et al.*, 1981; González-Reyna *et al.*, 1990; Heredia *et al.*, 1991a; 1991b; Rojas *et al.*, 1991; Cortés, 1993), y coincide con la reducción de la actividad ovárica observada durante la primavera por otros autores quienes la atribuyeron a deficiencias nutricionales estacionales (Cruz *et al.*, 1983; González-Reyna *et al.*, 1990; Cruz *et al.*, 1994) o a factores ambientales como la temperatura y la humedad (González *et al.*, 1992). Además, el período de anestro mostrado por la oveja Pelibuey ocurre durante la época de incremento del fotoperíodo, lo que coincide con el período de anestro estacional observado en razas ovinas de lana en regiones templadas (Hafez, 1989). El hecho de que la estacionalidad reproductiva de la oveja Pelibuey sea independiente de la nutrición, sugiere que está regulada por el fotoperíodo, como lo indican estudios recientes en donde se ha evaluado este efecto sobre la actividad ovárica en ovinos de pelo (Porrás *et al.*, 1997). Varias funciones fisiológicas (apetito, crecimiento de pelo o lana, comportamiento y reproducción) varían con las estaciones del año y están acopladas por el fotoperíodo a una época particular. En este sentido se ha documentado ampliamente que muchas de las especies herbívoras presentan un ritmo reproductivo anual regido por el fotoperíodo que está relacionado con la disponibilidad de alimento. En la latitud en la que se ubican las regiones tropicales de México (18-20°) los cambios que se suceden en el fotoperíodo durante el año (equinoccios y solsticios) son claramente perceptibles. Por esta razón, no resulta ilógico suponer que esta secuencia en la duración de la longitud del día tenga influencia en la reproducción de los ovinos de pelo explotados en estas regiones. Tampoco se ha evaluado el efecto de la altitud sobre la actividad ovárica de la oveja Pelibuey debido a que dentro de una misma latitud, la temperatura, la humedad y los patrones del crecimiento del pasto varían a medida que se incrementa la altitud, en tanto que los inviernos son más severos y marcados.

Tal vez la razón por la cual se ha considerado que la oveja Pelibuey no muestra patrones reproductivos estacionales, sea que presenta períodos de anestro poco profundos de corta duración y donde la actividad reproductiva del rebaño no cesa por completo. Sin embargo, el hecho de que algunas ovejas no ciclen a pesar de contar con buena alimentación limita la capacidad reproductiva de los ovinos de pelo cuando los períodos de empadre se programen durante la primavera. Adicionalmente, si bien no todas las ovejas que se encuentran ciclando dejan de hacerlo durante la primavera, sí es casi imposible que las ovejas que no ciclan lo hagan durante esa época del año, como se demostró en ovejas Pelibuey prepúberes y durante el posparto (Rodríguez-Maltos *et al.*, 1992 ; Cortés, 1993). En condiciones normales los rebaños

no se mantienen sin reproducirse durante períodos tan largos como en los estudios revisados, por lo que una situación más normal es aquella donde las ovejas tienen que reiniciar su actividad ovárica después del parto. En esta situación, la inhibición reproductiva primaveral puede representar un obstáculo para programar más de un parto por año.

El tercer experimento se diseñó bajo la hipótesis de que si la estacionalidad sexual en la oveja Pelibuey es regulada por el fotoperíodo, debe ser posible inducirle la actividad ovárica durante la época de menor actividad reproductiva mediante la inserción de implantes subcutáneos que liberen melatonina.

Para lograr una respuesta inductiva completa, el tratamiento de melatonina debe de ser mantenido durante un período que exceda de 40 días (Staples *et al.*, 1992). Sin embargo, a lo largo de cuatro meses que duró el estudio, solo el 53.8% de el total de las ovejas (grupos: Suplementado, tratado con Melatonina; en Pastoreo, tratado con Melatonina; Suplementado únicamente y Testigo, solo en pastoreo) presentaron estro; de estas un 42.0% lo hizo entre uno y tres días después de haberseles insertado los implantes. Por lo tanto, esta respuesta tan rápida difiere ampliamente de lo informado en la literatura y sugiere que no fue la melatonina exógena la que indujo a ciclar a las hembras en un período tan corto. Aún más, la duración de este período de administración de los implantes-primer estro en los grupos tratados con melatonina, fue similar al observado en las ovejas que no recibieron esta hormona como parte del tratamiento (grupo Suplementado y grupo Testigo).

Considerando la manera en la cual se llevó a cabo el experimento, los resultados encontrados sugieren que el intervalo tan corto observado entre el inicio de la administración de los tratamientos y el inicio de la actividad ovárica, fue debido a que ocurrió una bioestimulación en el rebaño al comenzarse a utilizar machos celadores para detectar estro tres semanas antes del inicio del experimento, en ovejas que habían estado previamente aisladas de los carneros. Es decir, probablemente las hembras ya habían sido inducidas a ciclar como consecuencia del "efecto macho" en el momento en el que se les administró la melatonina en implantes. Esto explicaría la respuesta tan rápida observada en la manifestación de la actividad ovárica y el patrón agrupado en la distribución de estros en el rebaño después de la administración de los tratamientos. Adicionalmente, la diferencia no significativa encontrada en los parámetros evaluados (inicio del tratamiento-primer estro y primer ovulación, frecuencia de estros y ovulaciones e índices de fertilidad, pariciones y prolificidad) entre grupos tratados, también es compatible con una posible bioestimulación provocada por la introducción repentina de los carneros. Aún más, el hecho de que no existiera diferencia entre tratamientos en el índice de prolificidad, fortalece la suposición de que la respuesta reproductiva observada en el rebaño experimental no fue producida por los implantes de melatonina, ya que se ha demostrado que los tratamientos con esta hormona se asocian con incrementos significativos en la tasa de ovulación y prolificidad subsecuente de las ovejas (Staples *et al.*, 1992; Williams *et al.*, 1992).

Por otra parte, aún considerando la ocurrencia de una bioestimulación de la actividad ovárica por la introducción repentina de los carneros sobre las hembras que ciclaron

rapidamente, la melatonina exógena no tuvo un claro efecto inductor sobre el resto de las ovejas tratadas con esta hormona del rebaño experimental, las cuales continuaron en anestro durante cuatro meses (marzo a junio) posiblemente por no haberseles administrado la hormona en el momento en el cual las hembras eran receptivas a la señal inductiva de "día corto" proporcionado por la melatonina. A diferencia de lo publicado en ovinos de lana en el sentido de que existe un período de receptividad a la melatonina exógena que varía con la raza (Staples *et al.*, 1992 ; Williams *et al.*, 1992), no existe información acerca del período durante el cual la oveja Pelibuey es sensible al efecto de la melatonina exógena.

La administración del suplemento con concentrado a las ovejas Pelibuey durante el experimento, no tuvo ningún efecto sobre la actividad ovárica tanto de las hembras que recibieron el implante con melatonina, como de las que únicamente recibieron concentrado. Ya ha sido discutido previamente que independientemente de su estado nutricional, la oveja Pelibuey pasa por un periodo de actividad sexual reducida durante la primavera (Valencia *et al.*, 1981 ; González-Reyna *et al.*, 1990 ; Heredia *et al.*, 1991a ; 1991b ; Rojas *et al.*, 1991), lo cual es consistente con lo encontrado en este estudio.

Además, los resultados de este estudio ponen de manifiesto dos situaciones. La primera de ellas es que las ovejas (hembras que parieron a finales del invierno y sus crías fueron destetadas en la primavera) mostraron baja actividad ovárica (53.8%) durante la primavera independientemente de recibir tratamiento hormonal y/o suplementación, o de la posible bioestimulación por el carnero, siguiendo un patrón similar a lo informado para ovejas Pelibuey que no están ciclando, como es el caso de de las corderas prepúberes o de las ovejas adultas durante el anestro posparto (Rodríguez-Maltos *et al.*, 1992 ; Cortés, 1993). Asimismo, al igual que lo observado en las corderas del Experimento I inducidas a ciclar con progestágenos afinales del invierno, en este estudio las ovejas presentaron estro una sola vez para posteriormente volver al anestro. Un segundo evento que debe de resaltarse, es el papel que puede jugar el efecto del carnero sobre la reproducción de la oveja Pelibuey. Se ha demostrado que este es un factor que influye directamente sobre el inicio de la actividad ovárica en la oveja de lana (Oldham, 1980; Martin *et al.*, 1980), que nunca ha sido evaluado en los estudios que se han realizado sobre la estacionalidad reproductiva en los ovinos de pelo del trópico mexicano.

El "efecto macho" pudiera ser utilizado como una herramienta más en el manejo reproductivo de los rebaños durante la época de menor actividad reproductiva, o al inicio de la estación sexual natural. Por las razones expuestas y para hacer una comparación con los resultados del experimento III, en un cuarto estudio se evaluó la influencia de la introducción repentina del carnero durante el empadre de verano, sobre la ocurrencia de estros en el rebaño en base al análisis de la información de registros reproductivos. Así, de manera similar con a lo observado en el experimento previo, se encontró que los máximos porcentajes de ovejas mostrando estro se registraron en los días 17 (7.4%) y 23 (14.2%) después de la introducción de los machos, con un 70.0% de los estros en el rebaño ocurriendo dentro de un período comprendido entre los días 15 y 24 del empadre. estos resultados son compatibles con lo informado en la literatura para el fenómeno del "efecto macho" (Oldham, 1980; Killen, 1983;

Lindsay, 1983; Holmes, 1986; Jainudeen y Hafez, 1989) y sugieren que durante el empadre evaluado ocurrió una bioestimulación de las hembras provocada por la introducción repentina de los carneros al rebaño. Pero, como ya se mencionó, el "efecto macho" ocurre en regiones en donde el ovino presenta estacionalidad para reproducirse (hembras con ovarios inactivos); de esta manera, la exposición repentina del rebaño a los carneros durante el anestro estacional o en el período de transición hacia la estación de apareamiento induce a las ovejas a ciclar (Oldham, 1980; Lindsay, 1983; Holmes, 1986). Suele considerarse que la oveja Pelibuey explotada en el trópico mexicano no presenta estacionalidad reproductiva y que ciclan todo el año (Castillo *et al.*, 1972; Cruz *et al.*, 1983). Si esto fuera verdad y las hembras siempre se encontraran ciclando, no debería de observarse influencia del carnero sobre la ocurrencia de estros en el rebaño durante los períodos de empadre.

Finalmente, un alto porcentaje (90.5%) de las ovejas que entraron al empadre presentaron estro, con una frecuencia casi nula de hembras que repitieron un segundo celo (1.0%) durante el período de montas a pesar de que muchas de ellas no quedaron gestantes en el primer servicio. Esto puede atribuirse a que la mayoría de las ovejas fueron detectadas por primera vez en estro después del día 15 de iniciado el empadre. Considerando que el ciclo estral en el ovino tiene una duración promedio de 17 días (Lindsay, 1983; Pearce y Oldham, 1984) y que el empadre duró sólo 35 días, una parte de las posibles hembras repetidoras tendrían su segundo estro después de terminado el período de apareamientos. Tal vez ésta sea una causa de los bajos porcentajes de pariciones (74.1%) y fertilidad (67.1%) obtenidos en el rebaño para este empadre, ya que las ovejas solo tuvieron una oportunidad de quedar gestantes. Una opción práctica para mejorar la eficiencia reproductiva mediante la utilización del "efecto macho" sería introducir al rebaño carneros vasectomizados al menos 15 días antes del inicio del período de montas programado, de tal forma que la ovulaciones silenciosas y ciclos cortos inducidos por la presencia de los machos ocurran antes de introducir los carneros fértiles. Así, el empadre comenzaría con hembras en las que ya se estableció actividad cíclica regular, por lo que tendrían oportunidad de presentar dos ovulaciones con signos de estro durante un periodo de empadre de 35 días, y no una silenciosa y otra con estro, lo que reduce la probabilidad de concebir (Lindsay, 1983).

De acuerdo con los resultados encontrados en los experimentos realizados y con la información analizada y discutida, se concluye que la época del año afecta la reproducción (actividad ovárica, prolificidad, anestro posparto, edad a la pubertad) en la oveja Pelibuey del trópico mexicano de manera similar a la que ocurre en ovejas en latitudes templadas. Las ovejas disminuyen su actividad ovárica durante la primavera, independientemente de la nutrición, mostrando un período de anestro estacional corto y poco profundo.

VII. 1. Literatura Citada

Balcázar, S.J.A.: Efecto de la suplementación alimenticia sobre la eficiencia reproductiva de corderas Pelibuey inducidas a la pubertad con acetato de melengestrol. Tesis de Licenciatura. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1992.

Centro de Investigación, Enseñanza y Extensión en Ganadería Tropical : Boletín Informativo. 1982. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1982.

Cortés, Z.J. : Reinicio de la actividad ovárica posparto en ovejas Pelibuey paridas en diferentes épocas del año. Tesis de Doctorado en Producción Animal. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1993.

Crosby, T.F., Boland, M.P. and Gordon, I. : Effect of progestagen treatments on the incidence of oestrus pregnancy rates in ewes. Anim. Reprod. Sci., 24 : 109-118 (1991).

Cruz, L.C., Fernández-Baca, S., Alvarez, L.J.A. y Pérez, R.H. : Variaciones estacionales en la presentación de ovulación, fertilización y sobrevivencia embrionaria de ovejas Tabasco en el trópico húmedo. Vet. Méx., 25 : 23-27 (1994).

González-Reyna, A., Murphy, B.D., de Alba, J. And Ortega-Rivas, E. : Factors determining the reproductive potential of Pelibuey sheeps: Effects of season and parturition on reproductive performance. Livestock Reproduction in Latin America. 335-350. International Atomic Energy Agency. Viena, Austria. 1990.

González, R.A., Valencia, M.J., Foote, W.C. and Murphy, B.D. : Hair sheep in Mexico : Reproduction in the Pelibuey sheep. Anim. Breed. Abstr., 59 : 511-524 (1991).

González, A., Murphy, B.D., Foote, W.C. and Ortega, E. : Circannual estrous variations and ovulation rate in Pelibuey ewes. Small Ruminant Research, 8 : 225-232 (1992).

Hafez, E.S.E. : Ciclos Reproductivos. En : Reproducción e Inseminación Artificial en Animales. Editado por Hafez, E.S.E. 116-141. Interamericana McGraw-Hill. México, D.F. 1989.

Haresign, W. : Comparison of the rate of decline in plasma progesterone concentrations at a natural and progesterone-synchronized oestrus and its effects on tonic LH secretion in the ewe. J. Reprod. Fert., 75 : 231-236 (1985).

Heredia, A.M., Velázquez, M.P.A., Quintal, F.J., Mex, R. y Aragón, J. : Efecto de dos fuentes de alimentación sobre la estacionalidad reproductiva de la oveja Pelibuey. Memorias de la Reunión Nacional de Investigación Pecuaria Tamaulipas 1991. Cd. Victoria, Tamaulipas, México. 1991, pp 96. Universidad Autónoma de Tamaulipas. Cd. Victoria, Tamaulipas, México. (1991a).

Heredia, A.M., Menéndez, T.M. y Velázquez, M.P.A. : Factores que influyen en la estacionalidad reproductiva de la oveja Pelibuey. Memorias de la Reunión Nacional de

Investigación Pecuaria Tamaulipas 1991. Cd. Victoria, Tamaulipas, México, 1991, pp 115.
Universidad Autónoma de Tamaulipas. Cd. Victoria, Tamaulipas, México. (1991b).

Holmes, R.J. : Sexual Behaviour of Sheep. In : Current Therapy in Theriogenology 2. Edited by Morrow, D.A. 870-873. W.B. Saunders Company. Philadelphia, Pa., U.S.A. 1986.

Jainudeen, M.R. y Hafez, E.S.E. : Ovejas y Cabras. En : Reproducción e Inseminación Artificial en Animales. Editado por Hafez, E.S.E. 341-373. Interamericana McGraw-Hill. México, D.F. 1989.

Keisler, D.H. : Manipulación hormonal de la reproducción en ovejas. Memorias del Seminario Internacional Avances Recientes en la Reproducción Ovina. Montecillo, Edo. de México. México (1992).

Killen, I.D. : Artificial insemination and synchronization of oestrus. Proceedings No 67. Sheep Production and Preventive Medicine. The Post-Graduate Committee in Veterinary Science. University of Sydney Australia. Australia. 1983.

Larsen, R.L. and Kiracofe, G.H. : Estrus after treatment with syncro-mate B in ovariectomized heifers is dependent on the estradiol valerate. Theriogenology, 44 : 177-187 (1975).

Lindsay, D.R. : Factors in ewe fertility. Proceedings No 67. Sheep Production and Preventive Medicine. The Post-Graduate Committee in Veterinary Science. 67 : 523. University of Sydney Australia. Sydney, Australia. 1983.

Martin, G.B., Oldham, C.M. and Lindsay, D.R. : Increased plasma LH levels in seasonally anovular Merino ewes following the introduction of rams. Anim. Reprod. Sci., 3 : 125-132 (1980).

McDonald, M.F. : Estrous Synchronization and Control Cycle. In : Current Therapy in Theriogenology. Edited by Morrow, D.A. 887-891. W.B. Saunders. Philadelphia, Pa. 1986.

Mutiga, E.R. and Mukasa-Mugerwa, E. : Effect of the method of estrus synchronization and PMSG dosage on estrus and twinning in Ethiopian Menze sheep. Theriogenology, 38 : 727-734 (1992).

Oldham, C.M. and Martin, G.B. : Stimulation of seasonally anovular Merino ewes by rams. II. Premature regression of ram induced corpora lutea. Anim. Reprod. Sci., 1 : 291-295 (1978).

Pearce, D.T. and Oldham, C.M. : The Ram Effect its Mechanism and Application to Management of Sheep. In : Reproduction in Sheep. Edited by Lindsay, D.R., Pearce, D.T. 26-34. Cambridge University Press. Australia. 1984.

Pearce, D.T. and Robinson, J. : Plasma progesterone concentrations, ovarian and endocrinological responses and sperm transport in ewes with synchronized oestrus. J. Reprod. Fertil., 75 : 49-62 (1985).

Pérez, R.H. : Influencia de factores ambientales y parámetros genéticos del comportamiento predestete en ovinos Tabasco bajo pastoreo en el trópico húmedo. Tesis de Maestría en Producción Animal Tropical. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Autónoma de Yucatán. Yucatán, Méx. 1995.

Perón, N., Limas, T. y Fuentes, J.L. : El ovino pelibuey de Cuba. Revisión bibliográfica de algunas características reproductivas. Ann. Zootech., 66 : 32-39 (1991).

Pineda, M.H. : Patrones Reproductivos de la Oveja y la Cabra. En : Endocrinología Veterinaria y Reproducción. Editado por McDonald, L.E. y Pineda, M.H. 416-435. Interamericana McGraw-Hill. México, D.F. 1991.

Porras, A.A., Hernández, M.X., Valencia, M.J., Zarco, Q.L., Perera, M.G. y Ochoa, G.P. : Efecto del fotoperíodo artificial sobre los niveles de prolactina plasmática de la oveja Pelibuey. Memorias de la XXXIII Reunión Nacional de Investigación Pecuaria Veracruz 1997. Veracruz, Veracruz, México 1997, p 143. SAGAR-INIFAP. Veracruz, Veracruz, México. (1997).

Rojas, R.O., Bares, Q.R. y Murguía, O.M.L. : Efecto de la sobrealimentación sobre la tasa ovulatoria en borregas Pelibuey en condiciones tropicales. Memorias de la Reunión Nacional de Investigación Pecuaria Tamaulipas 1991. Cd. Victoria, Tamaulipas, México. 1991. 100. Universidad Autónoma de Tamaulipas. Cd. Victoria, Tamaulipas, México. (1991).

Staples, L.D., McPhee, S., Kennaway, D.J. and Williams, A. : The influence of exogenous melatonin on the seasonal patterns of ovulation and oestrus in sheep. Anim. Reprod. Sci., 30 : 185-223 (1992).

Valencia, Z.M. and González, P.E. : Pelibuey Sheep in Mexico. Hair Sheep of Western Africa and Americas. A Genetic Resource for the Tropics. Edited by Fitzhugh, H.A. and Bradford, G.E. Chap. 2.1, 55-73. A Wimrock International Study Published by Westview Press. Boulder, Co. 1983.

Valencia, M., Heredia, M. y González, E. : Estacionalidad reproductiva en ovejas Pelibuey. ALPA, 16 : 137 (1981).

Velázquez, J.I.A. : Efecto del nivel de suplementación sobre la presentación del primer estro en ovejas Tabasco. Tesis de Licenciatura. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 1990.

Williams, A.H., McPhee, S.R., Reeve, J.L. and Staples, L.D. : Optimum use of subcutaneous melatonin implants to enhance the reproductive performance of seasonal and non-seasonal sheep joined spring and early summer. Anim. Reprod. Sci. 30 : 255-258 (1992).