

11663
1

UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
CUAUTITLÁN

EFFECTOS DE LA SUBNUTRICIÓN SOBRE LA FUNCIÓN ADRENAL
EN LA ESPECIE CAPRINA Y SU RELACIÓN CON LA FUNCIÓN
OVÁRICA DURANTE EL CICLO ESTRAL

T E S I S

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

QUE COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE

MAESTRO EN CIENCIAS DE LA REPRODUCCIÓN ANIMAL

PRESENTA:

M.V.Z. Rosa María Meléndez Soto

ASESOR: Ph.D. Héctor R. Vera Avila

AJUCHITLÁN, QUERÉTARO

2001



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.

INDICE DE CONTENIDOS	PAGINA
Resumen	ii
Dedicatoria	iv
Agradecimientos	v
Indice de contenidos	vi
Indice de cuadros	vii
Indice de figuras	ix
Capítulos	
I Introducción	1
II Antecedentes	4
2.1.-Indicadores reproductivos de la caprinocultura en México	4
2.2.-Efectos de la subnutrición sobre la reproducción en rumiantes	6
2.2.1 Fertilidad y edad a la pubertad	6
2.2.2 Función gonadal, tasa ovulatoria y manifestación del celo	7
2.2.3 Gestación	9
2.2.4 Posparto	11
2.2.5 Estacionalidad reproductiva	12
2.2.6 Función del eje hipotálamo-hipofisiario-gonadal	15
III.- Subnutrición y respuesta adaptativa al estrés	17
IV.-Función adrenal y reproducción	21
V.- Folliculogénesis en cabras	25
Objetivos	27
Hipótesis	27
VI Materiales y métodos	28
VII Resultados	37
VIII Discusión	57
IX Conclusiones	66
X Literatura citada	61

INDICE DE CUADROS

CUADRO	PAGINA
1	Composición de la dieta experimental..... 28
2	Media mínimo cuadrática \pm E.E. Cambios de peso vivo (CPV) con respecto al inicio de los tratamientos a los 45 y 90 días en restricción nutricional..... 38
3	Media mínimo cuadrática \pm E.E. Cambios de peso vivo (CPV) con respecto al inicio de los tratamientos a través de las semanas en restricción nutricional..... 38
4	Media mínimo cuadrática \pm E.E. Función lutea antes de la restricción nutricional : Duración de la fase lútea (DCL) y concentración sérica media (P4_MED) y máxima (P4_MAX) de progesterona durante la fase lútea del ciclo estral..... 40
5	Media mínimo cuadrática \pm E.E. Efecto de la restricción nutricional sobre la función lútea: Duración de la fase lútea (DCL) y concentración sérica media (P4_MED) y máxima (P4_MAX) de progesterona durante la fase lútea del ciclo estral a diferentes periodos en restricción nutricional..... 41
6	Media mínimo cuadrática \pm E.E. Efecto de la restricción nutricional (RN) sobre los días en RN hasta el fin de la función lútea (FCL)..... 44
7	Media mínimo cuadrática \pm E.E. Efecto del nivel de restricción nutricional sobre el número total de folículos antrales en días del ciclo estral posteriores a la emergencia de las foliculares..... 45
8	Media mínimo cuadrática \pm E.E. Efecto del nivel de restricción nutricional sobre el diámetro del folículo mayor en los días del ciclo estral posteriores a la emergencia de las foliculares..... 45
9	Media mínimo cuadrática \pm E.E. Efecto del nivel de restricción nutricional sobre el diámetro del segundo folículo en tamaño en los días del ciclo estral posteriores a la emergencia de las foliculares..... 46
10	Media mínimo cuadrática \pm E.E. Efecto del nivel de restricción nutricional sobre el número de folículos grandes (≥ 6 mm) en los días del ciclo estral posteriores a la emergencia de las foliculares..... 47
11	Media mínimo cuadrática \pm E.E. Efecto del nivel de restricción nutricional sobre el número de folículos medianos + pequeños (<6mm) en los días del ciclo estral posteriores a la emergencia de las foliculares..... 48
12	Media mínimo cuadrática \pm E.E. Efecto del nivel de restricción nutricional sobre el peso de los órganos reproductivos..... 48
13	Media mínimo cuadrática \pm E.E. Efecto del nivel de restricción nutricional sobre los componentes del ovario..... 49
14	Media mínimo cuadrática \pm E.E. Efecto del tiempo expresado en semanas, independiente del nivel de restricción nutricional, sobre la respuesta adrenocortical al estrés de transporación (Cortisol sérico pos-transporte menos cortisol sérico pre-transporte)..... 50

15	Media mínimo cuadrática \pm E.E. Efecto del nivel de restricción nutricional a través del - tiempo, sobre la respuesta adrenocortical al estrés de transportación (Cortisol sérico post-transporte menos cortisol sérico pre-transporte)	51
16	Media mínimo cuadrática \pm E.E. Concentraciones plasmáticas de cortisol ($\mu\text{g}/\text{dl}$) durante - las primeras horas de la mañana (muestras 2 a 5), observadas a partir del muestreo intensivo de 24h en las diferentes semanas de evaluación	54
17	Media mínimo cuadrática \pm E.E. Efecto del nivel de restricción nutricional sobre el peso de las glándulas adrenales	54
18	Media mínimo cuadrática \pm E.E. Efecto del nivel de restricción nutricional sobre el espesor de la corteza adrenal y de su correspondiente zona productora de cortisol (zona fascicular + zona reticular)	56

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

INDICE DE FIGURAS

FIGURA	PAGINA
1	Peso vivo de las cabras a lo largo del experimento..... 39
2	Concentraciones séricas de progesterona durante los primeros 15 días del ciclo estral en cabras bajo diferentes niveles de restricción nutricional (RN) (Periodo de 30-60 días en RN)..... 42
3	Concentraciones séricas de cortisol durante los primeros 15 días del ciclo estral en cabras bajo diferentes niveles de restricción nutricional (RN) (Periodo de 30-60 días en RN)..... 43
4	Efecto del tiempo expresado en semanas, independiente del nivel de restricción nutricional, sobre la concentración plasmática media de cortisol (promedio de 24 hrs)..... 52
5	Efecto de la interacción entre el tiempo expresado en semanas y la hora del día en que se colectaron las muestras sobre la concentración plasmática de cortisol... 53
6	Efecto del nivel de restricción nutricional x hora de muestreo sobre la concentración plasmática de cortisol a lo largo del muestreo intensivo de 24 h..... 55

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Resumen

Efecto de la subnutrición sobre la función adrenal y su relación con la función ovárica en la especie caprina.

M.V.Z.Rosa María Meléndez Soto, FES-Cuautitlán / UNAM

Asesor Ph.D.Héctor Raymundo Vera Avila

Para probar los efectos de la subnutrición sobre la función adrenal estimulada por factores estresantes agudos y la no estimulada y sus posibles efectos sobre algunos indicadores de la función ovárica, 23 cabras encastadas de Nubia, adultas, vacías y secas fueron alojadas en corraletas individuales y asignadas a tres niveles de restricción nutricional durante 36 semanas, después de un periodo de estabilización. En los días -15, 0, 45, 90 y en las semanas 9, 18, 27 y 36 se registró el peso vivo (PV) calculándose los cambios en esta variable (CPV) con respecto al día 0 (inicio de la RN). A partir del día -30 al día 200 se colectaron muestras de sangre por punción yugular 2 veces / semana determinándose por RIA la concentración de progesterona (P4). Después de 26 a 30 días en RN, se colectaron muestras diarias de sangre por 32 días determinándose la concentración de P4 y cortisol y realizando ultrasonografía transrectal para coleccionar imágenes de los folículos presentes en los ovarios. Se contaron y midieron los folículos y los resultados fueron analizados para los días 1, 5, 9, 13 y 17 del ciclo estral. Del mismo modo se estimaron la duración de las fases lúteas (DCL), concentración promedio (P4_MED) y máxima (P4_MAX) de progesterona durante los periodos de -30 a 0, 30 a 60 y 60 a 120 días en RN. También se analizaron las concentraciones séricas durante los 15 días posteriores a la ovulación (P4_15) en el periodo 30-60 días. En las semanas 0, 9, 18 y 27 los animales fueron sometidos a estrés de transportación y canulados con catéteres yugulares para un muestreo sanguíneo intensivo durante 24 horas. Al finalizar las 36 semanas del experimento los animales fueron sacrificados y sus aparatos reproductivos y glándulas adrenales disectados para registrar sus pesos. Las adrenales se fijaron en formalina neutra para posteriormente elaborar cortes histológicos. Los animales del grupo RN0 prácticamente mantuvieron su peso, los restringidos perdieron peso con respecto al día de inicio de los tratamientos. No se encontraron diferencias asociadas al nivel de restricción nutricional, días en restricción nutricional o su interacción ($P > .05$), en ninguna de las variables descriptivas de la función lútea ni en los días en RN hasta fin de la actividad lútea (FCL, $P > .05$). El nivel de RN, día del ciclo estral o su interacción ($P > .05$) no influyeron sobre la población total de folículos.; Sin embargo una vez clasificados los folículos por tamaño en ≥ 6 mm (grandes) y < 6 mm (pequeños+medianos) hubo diferencias asociadas al nivel de RN ($P < .01$) que se manifestaron de manera inversa en cada grupo de folículos, habiendo un mayor número de folículos grandes en los grupos más restringidos a diferencia de lo que ocurrió con los pequeños+medianos. En ninguno de los grupos se

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

observaron efectos asociados con el día del ciclo estral o su interacción con el nivel de RN ($P > .05$). En relación al tamaño del folículo mayor y el segundo folículo mayor observado, se encontró una diferencia asociada con el nivel de RN ($P < .01$)

En lo que respecta a la función adrenal, la respuesta al estrés de transporte fue afectada por la semana ($P = .02$). La concentración media de cortisol durante el muestreo intensivo también fue afectada por la semana ($P < .01$). La concentración plasmática de cortisol a lo largo de 24 h fue afectada por la semana, hora del día y su interacción ($P < .01$). En el análisis *post mortem*, en los pesos de las glándulas adrenales y sus características histológicas no se encontraron diferencias asociadas al nivel de RN ($P > .05$). En el peso de los órganos reproductivos, tracto completo, ovarios y sus componentes, tampoco se encontraron diferencias debidas al tratamiento ($P > .05$). Dados los resultados obtenidos se puede concluir que los niveles de RN empleados en este experimento en las cabras Nubia 1) no influyeron sobre la actividad lútea, lo que sugiere que bajo condiciones similares, el fotoperiodo representa el modulador principal de esa función reproductiva 2) no alteraron la función adrenal en la que se observaron cambios a través del tiempo posiblemente de naturaleza estacional y 3) a corto plazo (30-60 d) modificaron algunas características de las poblaciones foliculares.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Dedicatoria:

Siempre que se llega a un punto del camino y es necesario dejar atrás un lugar para seguir con el viaje de la vida, es bueno sentarse a la sombra de un árbol bien alto para saborear como gracias al sudor que produjo nuestro esfuerzo, la brisa puede refrescarnos - y mirar hacia atrás - como de reojo, para guardar en la mente y el corazón una imagen de todo aquello que fue nuestra vida hasta entonces. Eso intento hacer en estos momentos, inundada con toda esta palabrería salpicada de un poco de añoranza por los tiempos idos, pero sobre todo de agradecimiento. Agradecimiento al Señor porque después de 28 años mis pulmones siguen llenándose con el aire de la mañana y mi corazón sigue latiendo con emoción al mirar a mi madre y a mis tías, que han estado allí siempre, desde que ví la luz por primera vez. La luz del sol que nunca ha sido más brillante y cálida que la luz del amor que ví en sus rostros cuando me recibieron en sus brazos y tuve la dicha de saber que desde aquel momento sería parte de ellas para siempre. La emoción de mirar a mi esposo cuya presencia ha bendecido e iluminado mi vida obligándome a crecer y afrontar el reto de aceptarse con todo y diferencias en estos últimos cinco años, desde que por azares del destino, habiendo infinidad de posibilidades, llegué a Ajuchitlán. No sé qué hubiera sucedido con mi vida en otras circunstancias pero mi corazón está cierto que no cambiaría mi lugar con el de nadie porque siempre he sido muy feliz.

Agradecimiento porque siempre he encontrado a cada paso del camino una persona que me ha tendido la mano y ha estado dispuesta a acompañarme. En Ajuchitlán conocí a Lupita que es la mejor amiga que Dios haya podido regalarme y siempre tuvo tiempo para escuchar lo que yo tenía que compartir, a Doña Coco que alimentó tanto a mi alma con su cariño como a mi cuerpo con su comida.

Agradecimiento porque en el hogar de niña siempre ha habido alguien (aquí hay tantos nombres escritos en mi corazón...) esperando alegrarse con mi presencia y pendiente de mis logros y tropiezos, alguien que vió y disfrutó el mundo que descubrí a través de mis ojos, a través de mis cartas y mi plática.

Agradecimiento por el trabajo que ahora tengo, porque lo que he descubierto de mí misma en estos meses que llevo dando clases no lo cambio por nada y porque después de existir es lo mejor que me ha ocurrido en la vida.

No puedo dejar de dar gracias, infinitas gracias por todo lo que tengo y tampoco puedo dejar de pedir que algún día sea realmente merecedora de ello. Sin embargo estoy en el camino, cada día más conciente de que cada paso que se da tendrá sentido si miramos bien dentro de nosotros mismos y podemos encontrar allí una sensación de felicidad que sea tan profunda que no dependa de las circunstancias que nos rodeen y tan grande que podamos sacarla e inundar con ella a quienes vayamos encontrando en el camino. Si podemos con nuestras acciones dejar el mundo un poquito mejor de como lo encontramos, si podemos arrancar una sonrisa, si podemos dar una palabra de aliento, si podemos tender una mano, la vida tendrá sentido. Si podemos mirar con los mismos ojos a todas las creaturas y hacernos uno con el Universo, siendo una alegre nota de la sinfonía de Dios, la vida tendrá sentido.

Miguel, mamá, tía Lola y tía Mela,

son los más grandes amores
de mi vida y por conocerlos
Dios me bendijo para siempre.
Los amo.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Agradecimientos:

Gracias Dr. Vera, porque con su exigencia me ha "sacudido" y me ha permitido ser mejor. Sé que nos hemos sacado "canas verdes" mutuamente pero estoy convencida de valió la pena. Ha sido parte fundamental de mi crecimiento el haberlo conocido.

Gracias a todos los revisores de mi trabajo, el tiempo que me dedicaron y todos los conocimientos que pude exprimirles: Dr. Everardo González Padilla, Dr. José Luis Romano Muñoz, M.C. José de Lucas Trón y Dr. Carlos Vázquez.

Muchas gracias Dr Shimada por crearme merecedora de su apoyo que fue definitivo para alcanzar el éxito de esta empresa.

Dr. Antonio Romero Arredondo: Tengo tantas cosas que agradecerle que no podría terminar de enumerarlas, muchas gracias por ser como es, gracias por ayudarme a creer que puedo ser capaz de ser y hacer lo que sea. Lo aprecio mucho y muy sinceramente.

A mi madrina, Tía Luz: Gracias por estar ahí siempre, no importa que me vaya a Aguascalientes, Ajuchitlán o a donde sea, siempre te encuentro esperando. Gracias porque tus alas son tan grandes que me han cobijado a mí también.

A Tía Chonita: Gracias por la generosidad de tu amor, por compartir "el pan y la sal" con mi gente, porque con tu enfermedad y tu partida nos enseñaste cuáles son las cosas importantes de la vida.

Gracias a mis cabras, todavía las recuerdo una por una y sigo oyéndolas balar: Gracias por haberme brindado tanto, inclusive su vida, para que yo pudiera aprender. Siempre he pensado que estar vivo es el don más valioso y ahora sé que el poder "disponer" de otras criaturas es una responsabilidad muy grande.

Gracias a todas las primas que han compartido conmigo la maravillosa aventura de ser mujeres: Lolita, Ana María y María Luisa. Las admiro por su fortaleza, porque aunque las cosas no han sido fáciles, siempre han estado en pie de lucha. Las quiero.

Pepa: Tú sabes que eres como una hermana, gracias por todo lo que compartimos.

Gracias a mis suegros por haberme "echo un campito", por recibirme en su casa con esa calidez y esa alegría.

Lety: Gracias por tu apoyo que muchas veces fue más allá de aquello que comprende las responsabilidades de tu trabajo.

A todos y cada uno de los compañeros que "sin deberla ni temerla" se vieron involucrados en el proyecto: Miguel, Lupita, David, Luz, América, Saúl, Alvaro, Joel, Julio, Dr. Acuña, Polo, Andrea, Arlene, Guillermo. Gracias por el apoyo. Especialmente gracias a Manuel y Margarita porque no siempre es fácil lidiar conmigo.

Gracias al personal del Departamento de Morfología de la Universidad Autónoma de Aguascalientes, muy especialmente a la M.C. Consolación Martínez por el apoyo que siempre me ha dado desde que tuve la dicha de ser su alumna y a la Tec. Rosa Isela por haber preparado mi material histológico, al Dr. Luis Manuel Bustos Arango por instruirme con tan buena voluntad en el uso del equipo.

Gracias a la L.S.P. Haydée Martínez Ruvalcaba, jefa del Depto. de Microbiología por facilitarme el uso del Analizador de imágenes y al Ph.D. Roberto Rico Martínez por enseñarme cómo utilizarlo.

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

I-INTRODUCCIÓN

La caprinocultura en las regiones áridas y semiáridas del norte de México es una actividad importante para pequeños productores, en la mayoría de los casos como una empresa de tipo familiar y en forma complementaria a otras como lo son los cultivos de temporal. El sistema de explotación que predomina es el extensivo, dependen del pastoreo en el agostadero y del uso de residuos de cosecha en los terrenos de cultivo, donde la suplementación es rara o circunscrita a ciertas épocas del año (Salinas *et al*, 1989; Mellado, 1990; citados por Romero y Paredes, 1998).

En las diferentes zonas áridas y semiáridas del país las condiciones son semejantes en cuanto a la disponibilidad de alimento para las especies de rumiantes. De acuerdo a la curva de producción de forraje en el agostadero, identificada por Salinas *et al*. (1989) y Quiñones *et al*. (1986; citados por Romero y Paredes, 1998), es a partir del mes de mayo a junio en que se tiene una mayor disponibilidad de alimento. Durante los meses de sequía de noviembre a mayo, el ganado caprino no cuenta con otras fuentes de alimentación además de lo que consume en el agostadero, lo cual no es suficiente para cubrir sus demandas de nutrimentos y los animales sufren a lo largo de su vida continuas fluctuaciones de peso y condición corporal.

En 2000 se estimaba que el 96.8% de la población total cabras se encontraban en los países en vías de desarrollo: 63% en Asia, 29.3% en África, 3.15% en Sudamérica, 2.52% en Europa y 1.95% en Norte y Centroamérica (FAO, 2000).

En los países desarrollados la productividad de las cabras es mucho mayor, a pesar de que se considera que en los países como Estados Unidos y el Reino Unido las cabras nunca han sido una especie doméstica predominante ni tampoco ha sido un animal popular en su utilización como modelo de laboratorio en estudios reproductivos. Lo anterior se demuestra con la información mínima que existe en la literatura científica referente a las características productivas y reproductivas de la cabra en comparación con otras especies (Gordon, 1997; citado por Aréchiga y Rincón, 1998). Lo que se agrava por el hecho de que la subalimentación prolongada es una situación que no se presenta de forma habitual en la producción pecuaria de países altamente tecnificados y provoca que no se realicen grandes avances en la búsqueda de soluciones a los problemas ocasionados por la producción estacional de forrajes y a los efectos que esto produce en los sistemas de explotación caprina típicos de nuestro país.

Con respecto al efecto diferencial de estados de subnutrición a corto o largo plazo sobre la fisiología reproductiva de esta especie, particularmente en lo que se refiere a la función ovárica durante el ciclo estral, es evidente que tampoco existe mucha información. En los bovinos la subalimentación puede

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

modificar el funcionamiento ovárico a través de mecanismos que afectan a nivel de la gónada, hipófisis y/o hipotálamo (Entwistle, 1983; citado por Randel, 1997) y puesto que para que ocurra un apareamiento exitoso, la secuencia coordinada de eventos endocrinos debe culminar en la presentación de la conducta estral y la ovulación de un folículo ovárico, la subnutrición puede ejercer efectos detrimentales sobre diferentes niveles del proceso reproductivo, vg :

- a) En la vida fetal y neonatal, reduciendo el tamaño de la camada en el caso de los ovinos (Robinson, 1990; citado por Robinson, 1996), disminuyendo la viabilidad al nacimiento y deprimiendo la inmunidad pasiva (Fisher y MacPherson, 1991; citado por Robinson, 1996)
- b) Retrasando la aparición de la pubertad tanto en machos como en hembras rumiantes (Dunn y Moss, 1992)
- c) Periodos extendidos de restricción nutricional resultan en el cese de los ciclos estrales (Imakawa *et al.*, 1986; Richards *et al.*, 1989)
- d) En bovinos con disminución de peso corporal se ha observado una incidencia más alta de mortalidad embrionaria (41%) que en aquellos animales que están ganándolo (24%) (Dunn, 1980)
- e) Una restricción alimenticia durante el posparto disminuye el número de vacas que retornan a la ciclicidad de manera temprana (Randel, 1997)

En las cabras, de igual manera que en los bovinos, la subnutrición puede afectar el proceso reproductivo en cualquiera de sus niveles. Uno de los problemas a los que se enfrentan los productores cuando los animales son preñados es precisamente el mantenimiento de la gestación hasta que llegue a su término, en ese sentido, condiciones precarias de alimentación han sido asociadas con la presentación de brotes de abortos no infecciosos en cabras destinadas a la producción de carne (Shelton, 1986), situación que podría estar relacionada con una alteración en el funcionamiento del cuerpo lúteo en el ovario y/o una activación prematura de los mecanismos que desencadenan el parto. Esto último aparentemente derivado de una excesiva activación del eje hipotálamo-adrenal a nivel materno y/o fetal, asociado con condiciones de estrés en presencia de estados hipoglicémicos potencialmente inducidos por subnutrición y que finalmente podrían representar parte de los ajustes metabólicos para enfrentar dichas situaciones. Adicionalmente, el hecho de que la especie caprina sea cuerpo lúteo dependiente para el mantenimiento de la preñez a través de todo el periodo de gestación (Shelton, 1986), implica que factores tales como la nutrición que puedan afectar el adecuado desarrollo y mantenimiento de la función lútea sean de particular importancia para un buen desempeño reproductivo en dicha especie.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Además del funcionamiento del cuerpo lúteo, existen otras funciones ováricas, tales como la dinámica de desarrollo folicular, que si bien ha sido incipientemente estudiada por ultrasonografía transrectal en los últimos años en la especie caprina (Ginther y Kot, 1994; Castro *et al*, 1998; González de Bulnes *et al*, 1999; Schwarz y Wierzchós, 2000), aún no se tiene conocimiento de cómo la subnutrición puede afectarla si es que lo hace

De estas consideraciones se desprende como objetivo general de esta investigación el determinar en la especie caprina, el efecto de la subnutrición a corto y largo plazo sobre la función adrenal estimulada y no estimulada y su relación con la función ovárica durante el ciclo estral

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

II - ANTECEDENTES

2.1.- Indicadores reproductivos de la caprinocultura en México.

La cría de caprinos es una de las actividades pecuarias más importantes de la región semiárida del centro y norte de México y en la Sierra Madre del Sur entre Puebla, Oaxaca y Guerrero. Esta actividad contribuye con la producción nacional de leche y carne con 120-150 millones de litros y 38,665 toneladas cada año, 2% y 1% del total de producción nacional respectivamente. Se estima una población de 9,600,000 caprinos (FAO, 2000) siendo la segunda de América y la doceava del mundo. Sólo una pequeña porción del total de animales son ordeñados (1 millón en 1995) y una porción aún menor es mantenida bajo condiciones semi-intensivas o intensivas de manejo nutricional con suplementación alimenticia (Galina y Guerrero, 1993; citado por Galina *et al*, 1995). Los sistemas de producción extensiva de caprinos en nuestro país han contemplado a esta especie como un animal de subsistencia, utilizando animales predominantemente criollos bajo condiciones de ganadería extensiva en agostaderos pobres (Romero y Paredes, 1998) de modo que esta actividad continúa siendo principalmente de tipo familiar y se estima que más de 320 mil familias participan en ella (FIRA, 1999).

Dado que los caprinocultores derivan sus ganancias de los cabritos o la leche producida, la reproducción es uno de los principales factores limitantes de la eficiencia productiva de los hatos de cabras. Para evaluar la situación de los mismos en lo concerniente al desempeño reproductivo es necesario conocer algunos de los indicadores que se han observado en nuestro país. En un estudio realizado por Mellado (1994) en hatos típicos del norte de México bajo condiciones de agostadero con partos en el verano, libres de brucelosis y sin restricciones drásticas de alimento, se encontraron los siguientes datos:

INDICADOR REPRODUCTIVO	VALOR OBSERVADO
Edad al primer parto	15-24 meses
Porcentaje de pariciones	70-80% ^a
Intervalo entre partos	12-24 meses ^a 10-12 meses ^b
Cabrito/cabra expuesta al semental	0.8-1.0

^a Programas tradicionales (un solo empadre al año)

^b Programas de reproducción acelerada (más de un empadre al año)

En relación al porcentaje de abortos se observó una cifra del 13 al 16% cuando los empadres se realizan en el invierno y del 8 al 10% cuando se realizan en verano. Sin embargo existen datos que muestran que bajo determinadas condiciones que se analizarán más adelante, el porcentaje de abortos puede ser hasta del 50%.

Del análisis de la información anterior se puede concluir que los principales problemas reproductivos se derivan de:

- El tiempo excesivo que les toma a las cabras la producción de su primera cría
- Las cosechas anuales bajas de cabritos

Haciendo referencia al último punto, las cabras que producen cabritos destetados para la venta en el Norte de nuestro país en condiciones de agostadero son menos del 65% al año. Esto quiere decir que poco menos de la mitad de los animales permanecen improductivos por largos periodos de tiempo (Mellado, 1994)

Las fallas en la eficiencia reproductiva pueden estar distribuidas en diferentes niveles del proceso:

- A) Cabras que no quedan gestantes durante el empadre, lo cual corresponde al 17% de los animales
- B) Cabras que quedan gestantes y pierden a sus crías durante la gestación, las cuales son alrededor del 8%.
- C) Cabras que no destetan a sus crías, que corresponden al 13%

La fertilidad (cabras que paren en relación a las cabras expuestas al macho) puede variar considerablemente en nuestro país, desde un 50% anual en condiciones de agostadero en las cuales hay escasez de forraje hasta un 70 u 85% en regiones donde esto no sucede. Los bajos porcentajes de pariciones en el primer caso son principalmente el resultado del elevado porcentaje de abortos. Se ha comprobado que el aporte de energía es uno de los principales factores que afecta la fertilidad (Mellado, 1994). En nuestro país esto es muy importante, dado que en las zonas donde se crían las cabras la época de sequía puede prolongarse por varios meses (en ocasiones la mayor parte del año), lo que disminuye la cantidad y calidad de los nutrimentos disponibles en el forraje, provocando que los animales sufran continuas fluctuaciones de peso y condición corporal. Lo anterior significa que la cría de cabras está caracterizada por "una nutrición en fases", es decir que existen periodos alternados de sub- y sobre nutrición. El estado nutricional de un animal es un determinante de su desempeño reproductivo y se han descrito algunos de los efectos de la subnutrición sobre la reproducción, pero es poco lo que se sabe de los mecanismos a través de los cuales el animal integra los estímulos que recibe relacionados con la

alimentación para generar una señal que dicte si debe iniciar, mantener o cesar el proceso reproductivo (Keisler y Lucy, 1996) Esta escasez de información es particularmente importante en la especie caprina.

2.2.-Efectos de la subnutrición sobre la reproducción en rumiantes.

- 2.2.1 Fertilidad y edad a la pubertad

El consumo insuficiente de energía probablemente es el factor nutricional que afecta de manera más importante la capacidad de reproducirse. En rumiantes se ha encontrado que la inanición causada por un insuficiente consumo de energía en la dieta retrasa la aparición de la pubertad tanto en machos como en hembras, reduce la producción de esperma y causa un marcado incremento en la duración del anestro posparto o bien supresión de los ciclos estrales (Dunn y Moss, 1992).

Vaquillas con una mayor ingesta de energía tuvieron folículos dominantes más grandes a una menor edad que aquellas alimentadas con dietas menos energéticas. Sin embargo la tasa de crecimiento del folículo dominante y el tamaño del folículo ovulatorio a la pubertad no fueron influenciados por el consumo de nutrimentos aunque las concentraciones de estradiol si fueron mayores en los animales bien alimentados (Bergfeld *et al.*, 1994; citado por Wettemann y Bossis, 2000)

Las tasas de fertilidad son mayores cuando las hembras están ganando peso que cuando lo pierden. Aún aquellos animales que se encuentran en un estado nutricional pobre pueden tener una óptima capacidad de reproducirse si ganan peso durante los 30 días anteriores y posteriores al empadre. La práctica del “flushing” (Smith, 1988; citado por Dunn y Moss, 1992) que consiste en incrementar el consumo de nutrimentos antes del empadre, para asegurar que el animal esté ganando peso al momento de ser servido, es muy exitosa en los ovinos y en algunas otras especies de ovulación múltiple y puede resultar en un incremento de 15-30% en la cosecha de corderos (Schingoethe *et al.*, 1988) En cabras se recomienda la realización de la sobrealimentación un mes antes del apareamiento y la cantidad de alimento que debe agregarse a la que reciben normalmente es la que necesitan para producir un litro de leche (Corcy, 1993; citado por Jaramillo, 1998) Según los datos encontrados por Jaramillo (1998) quien trabajó con animales de raza Nubia, la suplementación energética (55.6% de maíz en grano, 23.87% heno de alfalfa, 19.89% pasta de coco, 0.4% magnafoscal y 0.16% sal común) iniciada 15 días antes del apareamiento mejora la prolificidad de las cabras en un 44.5%.

- 2 2 2 Función gonadal , tasa ovulatoria y manifestación del celo.

En los bovinos la subalimentación puede modificar el funcionamiento ovárico a través de mecanismos que afectan a nivel de la gónada, hipófisis y/o hipotálamo (Randel, 1997) Vacas Hereford con una condición corporal menor o igual a 4 (en una escala del 1 al 10) presentaron cuerpos lúteos y fluido folicular con menor peso que aquellas que estaban en una condición corporal moderada o buena (mayor o igual a 5) (Rasby *et al.*, 1986; citado por Randel, 1997).

Sin duda alguna, la función gonadal en un animal nutricionalmente restringido es limitada aún cuando las gónadas mantengan la capacidad de responder al estímulo trófico de las gonadotropinas hipofisarias (I Anson *et al.*, 1991; McShanen y Keisler, 1991). El soporte gonadotrópico es fundamental para la función gonadal y los efectos de la desnutrición relacionados a ésta pueden ser mediados por la alteración de la secreción de gonadotropinas y/o bien pueden afectar directamente el funcionamiento de las gónadas

Para que ocurra un apareamiento exitoso, la secuencia coordinada de eventos endocrinos debe culminar en la presentación de la conducta estral y la ovulación de un folículo ovárico. Una dieta restringida reduce el tamaño y la persistencia de los folículos dominantes tanto en vaquillas pre- como pospuberales (Wettemann y Bossis, 2000) y retrasa el desarrollo de folículos grandes en vacas durante el periodo posparto (Ryan *et al.*, 1994; citado por Rhodes *et al.*, 1995)

El consumo disminuido de energía en la dieta está asociado con una secreción pulsátil disminuida de LH en vaquillas pre- y pospuberales y en vacas maduras (Imakawa *et al.*, 1986a; Richards *et al.*, 1989; Kurtz *et al.*, 1990), mientras que periodos extendidos de restricción nutricional resultan en el cese de los ciclos estrales (Imakawa *et al.*, 1986b; Richards *et al.*, 1989).

Una severa reducción de peso corporal (20-24%) en ganado bovino causa anestro y ovarios estáticos (Imakawa *et al.*, 1986; Johnson *et al.*, 1987; Richards *et al.*, 1989). En contraste con lo anterior, el anestro inducido por desnutrición durante la época reproductiva en hembras ovinas no ha sido observado con frecuencia (Dunn y Moss, 1992).

Luego de supervisar diariamente por ultrasonografía los patrones de crecimiento folicular, desde el parto hasta la ocurrencia del primer ciclo ovárico pos-parto en bovinos de carne alimentados con una dieta baja

(80 MJ EM) o alta (120 MJ EM) en energía, Stagg *et al.* (1995), encontraron que el número total de olas foliculares observadas antes de la primera ovulación fue de 10.6 ± 1.2 y 6.8 ± 1.2 ($P < 0.05$) para las dietas baja y alta respectivamente. La tasa de crecimiento folicular, el diámetro máximo, la persistencia y la tasa de regresión de folículos dominantes anovulatorios o folículos dominantes medianos, no fueron afectados por la dieta ($P > 0.10$) pero se incrementaron con el tiempo posparto ($P < 0.05$) a medida que el número de olas se incrementó. Sin embargo, las vacas que consumieron la dieta baja en energía presentaron un intervalo parto a primera ovulación más largo que las que consumieron la dieta alta en energía. La longitud extendida del intervalo entre el parto y la primera ovulación se debió a fallas en la ovulación de folículos dominantes más que a falta de desarrollo de los mismos.

Rhodes *et al.* (1995) estudiaron los efectos del cambio de peso vivo sobre la dinámica de desarrollo folicular en vaquillas Brahman antes y después del inicio del anestro nutricional, concluyendo que éste fue precedido por disminuciones lineales en el tamaño de los folículos ováricos (-0.31 ± 0.005 mm por cada 10 kg de peso vivo perdidos en el caso de folículos y -0.64 ± 0.018 mm en los cuerpos lúteos) y en la persistencia de los primeros folículos dominantes del ciclo estral. El incremento en el peso vivo después del anestro, resultó en un incremento lineal en el tamaño del folículo dominante y su persistencia.

Bossis *et al.* (1999) estudiaron la dinámica de desarrollo folicular en los dos últimos ciclos estrales que precedieron el anestro nutricional en vaquillas Angus x Hereford y concluyeron que la tasa de crecimiento y el diámetro del folículo ovulatorio se redujeron antes del inicio del mismo.

Wettemann y Bossis (2000) concluyeron que la disminución en el crecimiento folicular ocasionado por una restricción nutricional prolongada, es causa de la secreción reducida de LH e IGF-I y la insuficiente producción de estradiol por el folículo dominante, que así mismo resulta insuficiente para producir conducta estral y ovulación.

La aparición y mantenimiento de actividad estral en las cabras es menos dependiente de la nutrición que la tasa ovulatoria. En cabras Saanen y Toggenburg con condición corporal pobre, una restricción severa de energía (25% de los requerimientos de mantenimiento) durante 19 días antes de un estro sincronizado no afectó la proporción de cabras que presentaron estro, pero disminuyó la tasa ovulatoria y se retrasó el tiempo de la ovulación (Mani *et al.*, 1992).

En las ovejas una cantidad suplementaria de proteína afecta positivamente la tasa ovulatoria después de una semana si se comienza durante las fases lútea tardía y folicular, mientras que el aporte de energía debe ser provisto por un ciclo sexual completo para afectar la tasa ovulatoria (Smith y Stewart, 1990).

Como los ovinos y a diferencia de los bovinos, la mayoría de las razas de cabras tienen el potencial para ovulaciones múltiples, pero esta habilidad puede verse afectada por una nutrición inadecuada. Los efectos a largo plazo (más de 3 semanas) de la sobre alimentación sobre la tasa ovulatoria son mediados a través del mejoramiento en la condición corporal, mientras que los efectos a corto plazo se logran a través del mejoramiento en la provisión de nutrimentos lo cual modifica el entorno hormonal aún sin modificación de la condición corporal (Landau *et al*, 1988). En general, los animales con condición corporal mala son menos capaces de reproducirse que aquellos que se encuentren en condición de moderada a buena. La condición corporal o grado de grasa en el cuerpo, parece ser el indicador más confiable del bienestar de un animal y cuando se aúna a cambios en el peso corporal, provee un método útil para predecir el potencial reproductivo (Dunn y Moss, 1992).

En el caso de la especie caprina se desconocen los mecanismos de acción mediante los cuales la subnutrición altera, si es que lo hace, el proceso de desarrollo folicular que por otra parte no ha sido caracterizado por completo en esta especie.

- 2.2.3 Gestación

Una vez que el animal queda gestante, el siguiente objetivo es mantener la preñez a término con la producción de crías normales.

Los requerimientos de muchos nutrimentos aumentan en la gestación tardía en proporción al incremento de tamaño y requerimientos nutricionales del feto en desarrollo. Los requerimientos energéticos para una vaca lechera madura son 30% superiores durante la gestación tardía en comparación con los de una vaca no gestante. En rumiantes más pequeños, tales como ovejas y cabras que están gestando gemelos o triates un inadecuado consumo de energía puede ser especialmente dañino, puesto que la demanda de los fetos llega a ser un segmento muy grande de los requerimientos totales, tanto que la demanda de energía y proteína durante la gestación tardía en la borrega puede ser dos veces superior o más que en un animal no gestante (Schingoethe *et al*, 1988).

Los pequeños rumiantes que reciben una cantidad insuficiente de energía durante la gestación tienen menos nacimientos múltiples y crías más pequeñas. Reabsorciones y momificaciones fetales se han observado en rumiantes salvajes tales como el ciervo bajo condiciones severas de subnutrición. En bovinos (Dunn, 1980; Robinson, 1986, 1990; citados por Dunn y Moss, 1992) y ovinos (Edey, 1969; Robinson, 1986, 1990; citados por Dunn y Moss, 1992) ha sido revisada la influencia de la nutrición sobre la supervivencia de embriones y fetos. Los animales que disminuyeron su peso corporal tuvieron una incidencia más alta de mortalidad embrionaria (41%) que aquellos que lo incrementaron (24%) (Dunn, 1980; citado por Dunn y Moss, 1992).

Reuniendo las observaciones obtenidas en los estudios realizados por Morris *et al.* (1980), se sugiere que la oveja preñada responde al ayuno con una serie de alteraciones fisiológicas y metabólicas, el efecto neto de las cuales es desviar sangre arterial al hígado materno a expensas del útero grávido. También hay evidencia de que el músculo materno es usado como una fuente de aminoácidos destinados para la gluconeogénesis en la oveja, sin embargo, la concentración sanguínea de glucosa disminuye. El efecto neto de estas alteraciones sobre el útero grávido consiste en la reducción del aporte de glucosa, oxígeno, aminoácidos esenciales y glutamina, que cuantitativamente es el aminoácido más importante en la nutrición fetal ovina.

Cuando las ovejas son sometidas al ayuno por varios días, desarrollan concentraciones sanguíneas de glucosa disminuidas, lo cual a su vez las disminuye en el feto. Del mismo modo disminuye el gradiente de concentración de glucosa entre la circulación materna y fetal dando como resultado una disminución del flujo neto transplacental (J_{net}) [$J_{net} = \text{Flujo materno-fetal unidireccional } (J_{mf}) - \text{Flujo fetal-materno unidireccional } (J_{fm})$] para la glucosa al 50% de los valores en animales bajo condiciones normales. Por otro lado, el J_{net} para el oxígeno se altera y también puede ocurrir lo mismo con el flujo neto de otras sustancias. Entre las respuestas fisiológicas al ayuno, está la disminución total del flujo sanguíneo al útero y a la placenta en un 20 y 25% respectivamente después de 5 días (Reid, 1968).

Las cabras subnutridas (Mani *et al.*, 1993) tuvieron membranas y cotiledones fetales con peso menor y también una menor masa de fluidos fetales que las hembras testigo, que fueron aquellos animales cuya alimentación no fue restringida. Se ha encontrado que el componente cotiledonario de la placenta en las ovejas (Clarke y Speedy, 1980; Rattray *et al.*, 1980; citado por Mani *et al.*, 1993) es más sensible a la subnutrición que el feto durante la preñez media y tardía. La respuesta a la desnutrición en la preñez temprana no es clara. Entre los 35 y 60 días de gestación se ha observado una hipertrofia compensatoria de los cotiledones en borregas alimentadas con regímenes por debajo de los que cubren los requerimientos

de mantenimiento (50%), indicando que la reacción inicial de la unidad feto-placenta a la hipoglicemia es intentar elevar la captación de nutrientes incrementando su área de absorción.

- 2.2.4 Posparto

En el ganado bovino productor de carne la restricción en la dieta durante los últimos estadios de la gestación resulta en una pérdida de peso corporal y reservas de grasa al parto. Esto disminuye el número de vacas que retornan a la ciclicidad de manera temprana (Randel, 1997). Una restricción alimenticia durante el posparto produce resultados similares (Randel, 1997). Algunos estudios describen la importancia de superar un umbral crítico de peso corporal durante el posparto para que sea posible el reinicio de actividad sexual regular durante este periodo (Monje *et al.*, 1992). Además un inadecuado consumo de energía durante la preñez tardía disminuye las tasas de preñez posteriores al parto aún cuando el consumo de energía sea adecuado durante el posparto (Randel, 1997). Se ha observado que la disminución en la calidad y cantidad de alimento durante la estación seca puede extender el intervalo entre el parto y reinicio de la actividad ovárica. Este efecto ha sido demostrado en borregas Pelibuey y en cabras nativas de Zimbabwe durante una estación seca larga (González *et al.*, 1987 y Ndlovu, 1992, citados por Mbayahaga *et al.*, 1998).

Monje *et al.* (1992), realizaron un experimento para determinar si la presencia del macho estimula la actividad reproductiva posparto y si esa respuesta es modificada por el estado nutricional de las vacas. Distribuyeron 40 vacas con predominancia de raza Angus en cuatro grupos homogéneos, dos de los cuales fueron alimentados con raciones que proveían el 130% de los requerimientos energéticos pos-parto y las restantes con el 70%. En un grupo de cada nivel nutricional fue introducido un toro vasectomizado a los 30 días posparto detectándose la actividad sexual por detección de estros, palpación rectal y niveles de progesterona. Sus resultados sugirieron que la presencia del macho estimula la actividad reproductiva posparto y que esa respuesta es modificada por el estado nutricional de las vacas.

El consumo reducido de energía durante el posparto en ganado de carne, redujo el tamaño de los folículos dominantes y el número de folículos grandes productores de estrógenos, incrementándose además la persistencia de los folículos subordinados (Perry *et al.*, 1991; citado por Wettemann y Bossis, 2000).

Lucy *et al.* (1991; citado por Wettemann y Bossis, 2000) asociaron un balance energético negativo en vacas lecheras con un incremento en el número de folículos medianos y una disminución del diámetro

máximo de los folículos dominantes, mientras que el balance energético positivo se asoció con un incremento en el tamaño de estos últimos y un crecimiento reducido de los folículos subordinados

- 2.2.5 Estacionalidad reproductiva

La eficiencia reproductiva de las cabras está determinada en gran medida por la longitud de la estación reproductiva (Mellado *et al.*, 1991). La mayoría de las razas de ovinos y caprinos presentan un comportamiento reproductivo estacional, es decir, manifiestan un periodo de actividad sexual caracterizado por la presencia de ciclos estrales consecutivos y otro con ausencia de los mismos. Se acepta que la expresión de estos dos periodos está regulada básicamente por la variación del fotoperiodo a lo largo del año (Yeates, 1949; Hafez, 1952 y Ortavant *et al.*, 1964; citados por De Lucas *et al.*, 1997) e indirectamente por un ciclo anual de sensibilidad del hipotálamo al efecto de los esteroides (Martinet y Moindan-Monval, 1993). La manifestación de estros se da a medida que se acortan los días, para suspenderse cuando éstos se alargan, por lo cual las estaciones de mayor actividad reproductiva corresponden al otoño y al invierno independientemente del hemisferio. De modo que la transferencia a días cortos (8 h de luz) y días largos (16 h de luz) son seguidos respectivamente por una estimulación e inhibición de la actividad reproductiva (Chemineau *et al.*, 1992). La duración de cada uno de estos dos periodos varía entre razas, guardando en general una estrecha relación con su origen, de tal forma que mientras éste es más septentrional en el hemisferio norte (más de 40° de latitud), presentan menos ciclos estrales y viceversa (Pelletier *et al.*, 1987; citado por Chemineau *et al.*, 1992). Bajo condiciones tropicales donde la magnitud de los cambios en el fotoperiodo es menor se sabe que las razas locales de cabras ovulan y manifiestan el estro casi todo el año (Chemineau, 1986; citado por Galina *et al.*, 1995). En la Comarca Lagunera, por ejemplo, las hembras caprinas locales presentan un anestro de marzo a junio (Duarte *et al.*, 1999; citado por Véliz Deras, 2000) mientras que en la mayoría de las hembras de la raza Alpina, el periodo de anestro se extiende desde febrero hasta septiembre (Chemineau *et al.*, 1992; citado por Galina *et al.*, 1995).

Las señales fotoperiódicas son interpretadas por la glándula pineal. Se reconoce que la función de la glándula es la de actuar como un traductor neuroendocrino que convierte la percepción nerviosa de señales luminosas en una señal endocrina llamada melatonina. Independientemente del patrón de actividad del mamífero, diurno, nocturno o crepuscular, la síntesis de melatonina es baja durante el día y alta en la noche. Este patrón nocturno de producción de melatonina varía entre especies con respecto a algunos factores como la cantidad total de melatonina sintetizada y liberada, el tiempo en que permanecen elevados los niveles de ésta y la amplitud de su concentración durante el día y la noche. Aunque los

cambios en el fotoperiodo se reflejan sobre las características mencionadas, la duración del pulso nocturno de melatonina es la que más se correlaciona con la del fotoperiodo. Esta correlación no significa que la percepción de la longitud de la noche sea literalmente convertida en un pulso de melatonina, puesto que se ha observado que: 1) Existe un ritmo circadiano endógeno que controla la secreción de melatonina y que persiste aún en condiciones de oscuridad constante (Ralph *et al.*, 1971; citado por Steinlechner y Niklowitz, 1992); 2) La duración de los pulsos no se extiende ilimitadamente en noches muy largas y aun en completa oscuridad nunca es mayor de 14 h (Yellon *et al.*, 1982; citado por Steinlechner y Niklowitz, 1992); 3) La exposición a la oscuridad durante el día no induce un incremento inmediato en la secreción pineal de melatonina (Binkley *et al.*, 1974; citado por Steinlechner y Niklowitz, 1992) y 4) Las señales luminosas del ambiente son filtradas de manera importante en al menos dos lugares durante su camino a la glándula pineal antes de ser convertidas en señales hormonales, la retina y el núcleo supraquiasmático (NSQ)

La retina por sí misma es capaz de secretar melatonina (Pang y Allen, 1986; citado por Steinlechner y Niklowitz, 1992) y parece que la mayoría de las acciones de esta última en el ojo están relacionados con los cambios en la sensibilidad de la retina a la luz. La retina parece ser un primer filtro para disminuir la intensidad con que la señal luminosa original actúa sobre la glándula pineal (Brainard *et al.*, 1983; citado por Steinlechner y Niklowitz, 1992). La sensibilidad de la retina actúa siguiendo un ritmo diario (Remé *et al.*, 1986; citado por Steinlechner y Niklowitz, 1992), además de uno estacional y depende del fotoperiodo al que han estado expuestos los animales (Reiter *et al.*, 1983; citado por Steinlechner y Niklowitz, 1992). Además de en la retina, la información luminosa original es nuevamente filtrada a través del sistema circadiano de medición fotoperiódica del tiempo que se localiza en el NSQ de los mamíferos (Rusak y Groos, 1982; citado por Steinlechner y Niklowitz, 1992). La información luminosa se transmite al NSQ a partir de las células ganglionares de la retina por medio del tracto monosináptico retino-hipotalámico y después de allí por una vía pluri-sináptica al ganglio cervical superior del sistema ortosináptico desde el cual los pinealocitos reciben inervación simpática. La actividad eléctrica espontánea del NSQ disminuye durante la noche permitiendo la liberación de noradrenalina en las terminales nerviosas simpáticas cercanas al pinealocito. La noradrenalina interactúa con receptores $\alpha 1$ y $\beta 1$ para activar la enzima de membrana adenilato ciclasa lo que conduce al incremento del AMP_c pineal y eventualmente de N-acetil transferasa la cual interviene en la síntesis de melatonina (Martinet y Mondain-Monval, 1993).

Shelton (1991) ha mencionado que la estacionalidad es un fenómeno complejo cuya manifestación presenta gran variabilidad, dependiendo de la latitud, año, edad, condición corporal, estado lactacional, manejo e historia anterior del hato. En climas templados y fríos, el principal factor involucrado en el

control de los ritmos anuales de reproducción es la longitud del día. Sin embargo en climas tropicales y zonas áridas la temperatura, lluvia y disponibilidad de alimentos a menudo interactúan con el fotoperiodo para controlar la manifestación de la estacionalidad reproductiva (Martinet y Mondain-Monval, 1993). Chemineau *et al* (1995; citado por Cerna *et al.*, 2000) concluyeron que en latitudes tropicales o subtropicales, la estacionalidad reproductiva está grandemente reducida y en algunos casos ausente. Sin embargo, su manifestación no parece ser un fenómeno del todo o nada. Walkden-Brown *et al.* (1993) propusieron que el fotoperiodo no es el único factor ambiental que regula la estacionalidad sino que este fenómeno está determinado por complejas interacciones entre estímulos fotoperiódicos, sociales y nutricionales. El balance entre dichos factores dará como resultado animales muy estacionales en la medida que sea el fotoperiodo el que predomine, o en el otro extremo animales que pueden considerarse como "oportunistas" ya que se aparearán en cualquier momento en que las condiciones ambientales sean buenas independientemente del fotoperiodo.

Varios autores han concluido que los estrictos patrones de comportamiento estacional de ovejas del hemisferio norte son inapropiados para la disponibilidad de alimento característica de un clima mediterráneo. Martin *et al.* (1994) observaron que en carneros Merino la actividad sexual no está restringida a estaciones establecidas de manera rígida sino que es altamente dependiente de la dieta. Pretorius y Marincowitz (1968; citados por Adam y Findlay, 1997) sugirieron que el inicio de la pubertad en la misma raza depende grandemente de su estado nutricional. Los ovinos Merino aún responden a los estímulos fotoperiódicos y su estación reproductiva natural está confinada al verano tardío y al otoño (Oldham *et al.*, 1990; citado por Walkden-Brown *et al.*, 1994). Sin embargo el "efecto macho" puede inducir a los animales a reproducirse en cualquier momento del resto del año actuando como una influencia ambiental alternativa al fotoperiodo. Los criadores de ovinos que se originan de latitudes altas no tienen la oportunidad de aparear a sus animales a través de todo el año, pero el "efecto macho" les permite adelantar la estación reproductiva 4 a 6 semanas.

En el caso de machos adultos de la raza primitiva Soay los ciclos estacionales de actividad reproductiva están pronunciadamente modulados por el fotoperiodo (Lincoln y Short, 1980; citados por Adam y Findlay, 1997). Así mismo Adam y Findlay (1997) encontraron que en estos animales la nutrición puede modificar la intensidad pero no el inicio de la pubertad. La modulación nutricional de expresión de la estacionalidad reproductiva también ha sido reportada en otros rumiantes estacionales como la cabra Cashmere (Walkden-Brown *et al.*, 1993), en la que hay evidencia de que los estímulos sociales (como la exposición de los machos a hembras en estro) y nutricionales, también son reguladores importantes de los ciclos reproductivos estacionales. Estos resultados también fueron encontrados en el ovino Pelibuey y

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

posteriormente se introdujo el concepto de actividad estral reducida durante los meses de marzo a junio (Álvarez *et al.*, 1990; González *et al.*, 1992 y Cruz *et al.*, 1994; citados por Cerna *et al.*, 2000) atribuible, según los autores, a factores ambientales diferentes al fotoperiodo, considerando a las deficiencias nutricionales como la principal causa de esta reducción en la manifestación del estro.

Estudios iniciales en la oveja Pelibuey sugirieron que el tiempo para la ocurrencia de la primera ovulación posparto variaba ampliamente con el estado nutricional (González-Reyna, 1983; citados por Cerna *et al.*, 2000). Sin embargo, hallazgos más recientes han evidenciado que la actividad estral en algunas épocas del año es independiente del estado nutricional de la borrega. Cortés (1993; citados por Cerna *et al.*, 2000), sugirió que en estos animales no existe un anestro lactacional como tal, sino un anestro estacional; las ovejas que paren en la época reproductiva o cerca de ella comienzan a ciclar rápidamente aunque estén amamantando a sus crías. Cortés y Zarco (1994; citados por Cerna *et al.*, 2000), encontraron que bajo una alimentación constante, el reinicio de la actividad ovárica está fuertemente influido por la época del año en que ocurre el parto. Valencia *et al.* (1981; citados por Cerna *et al.*, 2000) y posteriormente Heredia *et al.* (1991; citados por Cerna *et al.*, 2000), observaron una disminución de la presentación de estros entre los meses de enero a abril y enero a mayo, respectivamente, en ovejas Pelibuey alimentadas de manera controlada por tres años consecutivos. Martínez (1998; citados por Cerna *et al.*, 2000) encontró que en condiciones de pastoreo en el trópico húmedo mexicano, la oveja Pelibuey disminuyó su actividad ovárica durante los meses de primavera, a pesar de que en ese periodo se registraron los mejores pesos y la mejor condición corporal

- 2.2.6 Función del eje hipotálamo-hipofisario-gonadal

Los mecanismos endocrinos que resultan en una fertilidad disminuida o infertilidad han sido investigados extensamente. Se ha hecho especial énfasis en la regulación de la pubertad, anestro posparto, anestro lactacional, anestro estacional y anestro inducido nutricionalmente (Dunn y Moss, 1992).

Entre las causas de anestro mencionadas existen muchas similitudes, la más común de las cuales es que el soporte gonadotrópico que sirve para controlar la función gonadal, es insuficiente. Es improbable que un solo mecanismo controlador sea responsable de cada una de las causas asociadas a la disminución de la capacidad reproductiva, sin embargo se sabe que estos mecanismos controladores actúan para canalizar sus mensajes fundamentales a través de mecanismos mediados a nivel central que afectan la secreción de LH. Si la LH no se secreta en una manera que sea capaz de dirigir la función gonadal, el animal no se reproducirá (Keisler y Lucy, 1996). Se ha comprobado que en las ovejas, la subnutrición que induce una

reducción en la condición corporal reduce la frecuencia de pulsos de LH y por lo tanto altera las funciones reproductivas (Haresign, 1981; citado por Mbayahaga *et al.*, 1998).

La teoría del gonadostato y mecanismos asociados se ha extendido a las causas nutricionales de anestro y existe evidencia para apoyar la hipótesis de que la secreción de LH en ratas (Cagampang *et al.*, 1990, 1991; citado por Keisler y Lucy, 1996), ovejas (Foster y Olster, 1985; citado por Keisler y Lucy, 1996) y vacas (Imakawa *et al.*, 1986; Richards *et al.*, 1989) nutricionalmente restringidas es más sensible a los efectos de retroalimentación negativa del estradiol. Esta teoría se ha aplicado también a la disminución estacional de actividad reproductiva que ocurre en los machos de algunas especies como la ovina (Beckett y Adams, 1994; citado por Keisler y Lucy, 1996).

En contraste, otros investigadores han apoyado la idea de que los efectos inhibitorios de la restricción alimenticia sobre la secreción de LH en corderos (Foster *et al.*, 1988, 1989; Landefeld *et al.*, 1989; citados por Keisler y Lucy, 1996) y vaquillas (Imakawa *et al.*, 1987) fueron independientes de la influencia del estradiol. McShane y Keisler (1991) evaluaron los efectos positivos y negativos de la retroalimentación del estradiol sobre la secreción hipofisiaria de LH, tanto en corderas intactas como ovariectomizadas que estuvieran nutricionalmente restringidas o no. Ante la infusión de estradiol 17- β en una cantidad idéntica a la observada en animales maduros antes del pico preovulatorio de LH, se observó una disminución paralela en los patrones tónicos de secreción de LH en todos los animales ovariectomizados, restringidos o no, sugiriendo que la capacidad de respuesta a la retroalimentación negativa al estradiol no fue influida por la dieta. Más aún el nivel de nutrición no afectó la habilidad de la retroalimentación positiva del estradiol de provocar una secreción similar a la preovulatoria de LH. Estas observaciones condujeron a concluir que la restricción en la dieta no alteró la percepción hipotálamo-hipofisiaria de los efectos de retroalimentación negativa o positiva del estradiol en la oveja subnutrida. Esta situación contradictoria podría deberse a que existen diferencias importantes en el entorno hormonal de los animales intactos y aquellos que son ovariectomizados, pues aún cuando se pretenda igualar las condiciones fisiológicas de los primeros con la administración exógena de determinadas hormonas, como en el caso del trabajo mencionado en que se administró estradiol 17- β , el ovario produce muchos otros mensajeros químicos cuya influencia sobre el eje hipotálamo-hipófisis-gonadal es determinante del estado funcional del aparato reproductor del animal.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

III.-Subnutrición y respuesta adaptativa al estrés.

Según Chrousos *et al* (1988) el término "estrés" describe un estado de homeostasis, armonía, balance o equilibrio amenazados. Las fuerzas amenazadoras o perturbadoras se definen como "estresores", mientras que las fuerzas que actúan para contrarrestar sus efectos y reestablecer la homeostasis constituyen la "respuesta adaptativa". En este contexto el término estrés puede incluir una gran variedad de estímulos psicológicos o físicos, p.ej dolor, frío, inanición, confinamiento, exposición a un ambiente novedoso (Moberg, 1985; citado por Vera *et al*, 1994) y la respuesta adaptativa tiene que ser considerada como esencial para sobrevivir (Chrousos y Gold, 1992).

En situaciones prácticas invariablemente hay una multitud de factores ambientales actuando sobre los animales, los cuales influyen directa o indirectamente sobre sus necesidades y bienestar. Independientemente de que se conoce de la demanda incrementada de nutrimentos y del pobre desempeño productivo durante el estrés o enfermedad, no hay suficientes datos cuantitativos para establecer la relación entre muchos problemas específicos de los rumiantes derivados del estrés con sus necesidades nutricionales. Debido a la carencia de información y la imposibilidad de crear ambientes completamente libres de estrés, a menudo es necesario sobrealimentar ligeramente como medida de seguridad y/o para colocar a los animales en un estado ligeramente inferior al de la máxima productividad (Young, 1988).

Los problemas relacionados al estrés en los sistemas de producción de rumiantes a menudo ocurren a niveles subclínicos pudiendo no hacerse obvios de inmediato y ocurrir durante periodos limitados del año. Esto significa que pueden estar asociados con condiciones climáticas inusuales, variaciones estacionales o situaciones en que los animales son particularmente susceptibles, como en el caso de los recién nacidos o los animales gestantes. Gran parte de la influencia que el estrés puede ejercer en el rumiante es sobre el consumo alimenticio y la partición de la ingesta, particularmente en lo que se refiere a la energía, entre las necesidades de mantenimiento y las funciones productivas del animal (Young, 1988), por lo cual se puede entender cuán difícil será para un animal desnutrido lidiar con situaciones estresantes.

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

Una evidencia de lo anterior es la toxemia de la preñez en las ovejas. El metabolismo de la glucosa en el feto demanda un 40% de la glucosa materna total (cerca de 3 g/h). Los altos índices del metabolismo de la glucosa durante la preñez y lactación obviamente se deben al metabolismo fetal y a la producción de lactosa. Dado que los animales lactantes pueden disminuir la producción de leche en condiciones adversas, es difícil que desarrollen una hipoglicemia severa, sin embargo, la hembra gestante no puede reducir significativamente las demandas de sus fetos, de modo que en una crisis, sus demandas serán mayores y su aptitud para sobrevivir será menor. Una de las más importantes causas de mortalidad en las

ovejas en la preñez tardía es la toxemia de la preñez. Seaman (1854; citado por Reid, 1968) notó por primera vez que "el alimento insuficiente o inapropiado, hacinamiento, exposición a la fatiga o al frío y humedad pueden ser considerados causa de esta afección". A partir de entonces, la mayoría de los trabajos aceptan la tesis de que la toxemia de la preñez ocurre sólo en ovejas desnutridas. Sin embargo, también se ha observado que la desnutrición por sí sola puede no ser suficiente para desencadenar este padecimiento ya que el estrés físico o psicológico, tal como el ocasionado por tormentas, clima adverso (lluvia y viento) o estrés de transportación puede ser el factor que precipite su presentación, no sólo por interferir con el consumo normal de alimento, sino por imponer demandas adicionales a los mecanismos homeostáticos (Reid, 1960c; Reid y Mills, 1962; citados por Reid, 1968).

Se analizaron los efectos de la nutrición materna y las concentraciones de progesterona plasmática sobre la supervivencia de embriones en ovejas Merino durante la gestación temprana (Cumming *et al.*, 1982), encontrándose que la desnutrición (25% de los requerimientos de mantenimiento), no incrementó la mortalidad embrionaria, en contraste con estudios anteriores. Las concentraciones totales de progesterona fueron significativamente mayores en las ovejas restringidas. Considerando los resultados encontrados se concluyó que la subnutrición por sí sola no indujo mortalidad embrionaria, siendo esta última resultado de la interacción entre la subnutrición y otros factores estresantes tales como una tormenta (Gunn y Doney, 1973; citado por Cumming *et al.*, 1982) o sequía (Edey, 1970a; citado por Cumming *et al.*, 1982). Este estudio indicó que mientras los embriones sobreviven periodos de estrés nutricional durante las primeras tres semanas de la preñez, son afectados en su crecimiento y se desarrollan tardíamente en comparación con los embriones de las hembras no restringidas nutricionalmente (testigo). Los embriones parecen ser sensibles a la desnutrición materna en este estadio de la preñez aún cuando sus requerimientos metabólicos son mucho menores que los de los fetos en la gestación media o tardía.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

La especie caprina es dependiente del cuerpo lúteo para el mantenimiento de la gestación, en contraste con otros rumiantes domésticos como los ovinos en los que la placenta produce cantidades suficientes de progesterona desde el segundo tercio de la gestación. Lo anterior implica que las cabras son más susceptibles al aborto ya que cualquier condición que ocasione la regresión prematura del cuerpo lúteo resultará en pérdida de la gestación. La principal causa de aborto no infeccioso en las cabras se cree que está relacionada con el estrés nutricional (Shelton, 1991). Se han registrado pérdidas ocasionadas por los abortos que van desde el 4% en hatos con un nivel nutricional adecuado hasta el 50% en hatos donde la nutrición representa un problema (Mellado, 1994). Esto parece explicar la alta incidencia de abortos observada en cabras Angora o cabras de otras razas bajo condiciones adversas. En el primer caso, se explica por la alta demanda de nutrimentos asociada a la producción de pelo situación que aunque puede

ser similar a una producción elevada de leche, generalmente se aminora por el mejor cuidado que reciben los animales en ordeña (Shelton, 1991)

Se han propuesto algunas explicaciones para el aborto no infeccioso. Estos abortos han sido relacionados con una condición de estrés metabólico, en la cual una disminución en el aporte nutricional obliga a las hembras a la expulsión del feto, como una medida para superar dicha situación por lo cual estos abortos pueden considerarse como partos prematuros. Derivado de una serie de investigaciones, Wentzel *et al.* (1975) propusieron la siguiente explicación del aborto no infeccioso en cabras: en el periodo de 90-120 días de gestación, la subnutrición en la madre y el estrés nutricional del feto (baja glucosa sanguínea) resultan en actividad adrenal fetal elevada. Sin embargo, dado que la adrenal es inmadura, su secreción es un esteroide con propiedades estrogénicas. Lo último ocasiona una regresión prematura del cuerpo lúteo y desencadena el aborto. Después de aproximadamente 120 días, la adrenal fetal produce cortisol, un esteroide que como abortivo es menos potente. Los factores que predisponen al aborto son una talla pequeña de la cabra, un bajo nivel de consumo de alimentos o suministro de alimento o agua interrumpido. La explicación que ha sido dada por Romero *et al.* (1988) coincide con la anterior en el proceso por el cual ocurre el aborto, pero considera que el origen de los corticosteroides es materno. Así mismo proponen, que aunque en condiciones normales los corticoesteroides maternos no son capaces de sobrepasar el umbral para inducir un cambio en el patrón de esteroidogénesis de la placenta (síntesis de estrógenos en lugar de progesterona), en condiciones que eleven el cortisol, como el frío y la alimentación pobre, se alcanzarán concentraciones muy altas capaces de hacerlo.

Wentzel *et al.* (1974) encontraron que las cabras de menor tamaño tenían una mayor tendencia a abortar. Se puede especular que si la función lútea en dichas cabras está alterada, la subalimentación después del día 90 resultará más fácilmente en luteólisis y aborto. Esta hipótesis es apoyada por los niveles más bajos de progesterona encontrados en cabras subalimentadas que abortaron en comparación con aquellas alimentadas *ad libitum* o que completaron exitosamente su preñez (Hussain *et al.*, 1996b). Lo anterior sugiere que el estrés metabólico asociado a la subnutrición podría influir la función lútea durante la preñez y propiciar el aborto.

Existe evidencia de que el cortisol producido por las glándulas adrenales puede ser un importante mediador de aquellas funciones que permiten al animal lidiar con un estado de subnutrición. Se ha observado una condición de hiperreactividad adrenal seguida de atrofia en cabras Angora bajo condiciones de subnutrición que abortan habitualmente. Estos animales producen a su vez cantidades más pequeñas de mohair fino, hallazgo que es consistente con lo observado en otras especies de laboratorio restringidas.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

nutricionalmente. Derivado de lo anterior, se ha sugerido que los corticosteroides regulan el crecimiento del pelo como un posible mecanismo de adaptación a la subnutrición, pues los efectos detrimentales de esta última sobre el crecimiento del pelo son eliminados con la adrenalectomía (Van Rensburg, 1971). En los ovinos, una función adrenal excesiva reduce la longitud y el diámetro de la fibra de la lana (Van Rensburg, 1971). Por otra parte, Van Rensburg (1973; citado por Engelbrecht y Swart, 2000) encontró en cabras Angora que la selección para la producción de mohair redujo la función adrenal con una subsecuente disminución en la secreción de cortisol. La evidencia presentada sugiere que la hipertrofia adrenal encontrada en animales abortadores es una respuesta adaptativa que favorece al feto a expensas de las características de producción de pelo. Las abortadoras que pudieron mantener un nivel más alto de función adrenal a través de la gestación llevaron sus fetos a término, es decir que esto podría constituir un mecanismo de adaptación a un consumo disminuido de alimento (Van Rensburg, 1971).

En otro trabajo se examinó la relación entre la composición corporal y la secreción de esteroides adrenales en ovejas Merino de dos tipos, pesadas y livianas, que se encontraban bajo condiciones similares de alimentación, alojamiento y manejo (Atkinson *et al.*, 1995). El objetivo del estudio fue probar la hipótesis de que la función adrenal de las hembras ovinas es afectada por la composición corporal y que a partir de ello dicha función podría ser un mediador del efecto de la composición corporal sobre la función reproductiva. Se determinaron las concentraciones circulantes de cortisol y andrógenos adrenales DHEA y DHEAS y se realizó un desafío con ACTH en animales cuya secreción endógena de ACTH fue inhibida con dexametasona. No hubo diferencias significativas en los patrones de secreción endógena y la concentración media de cortisol o DHEA, pero la concentración media de DHEAS fue significativamente mayor en las ovejas pesadas. La dexametasona redujo la concentración de DHEAS en las ovejas livianas de manera significativamente mayor. La estimulación con ACTH incrementó las concentraciones de cortisol, DHEA y DHEAS en ambos grupos de animales, sin embargo la respuesta fue mayor en las ovejas livianas. Además de establecer valores para DHEA y DHEAS en ovejas sanas de diferente composición corporal, estos resultados muestran que la talla o la composición corporal afectaron el control de la secreción tanto de cortisol como DHEAS. Lo anterior de acuerdo a los autores, establece una pauta para estructurar investigaciones relativas al papel de las glándulas adrenales como mediadoras de los efectos de la subnutrición sobre la función reproductiva. En relación a esto último y a pesar de las evidencias existentes, cabe resaltar que no existen estudios detallados que analicen el efecto de la subnutrición sobre la función adrenal y su vinculación con la función reproductiva en las especies de interés pecuario.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

IV.-Función adrenal y reproducción.

Los corticosteroides, ACTH y estrés pueden ejercer efectos sobre la reproducción, aunque los conocimientos que se tienen al respecto son pocos en comparación con los que se refieren a las acciones de estos factores como moduladores de otros procesos fisiológicos como aquellos que regulan el equilibrio de electrolitos (mineralocorticoides) y carbohidratos (glucocorticoides)

El cortisol a su vez es un importante componente de la respuesta adaptativa al estrés y su secreción se incrementa por interacciones entre los animales y su ambiente, lo cual podría afectar sus ritmos de secreción a través del día

Los corticosteroides son capaces de ejercer acciones reguladoras en una multitud de sitios en el eje reproductivo a través de los receptores que poseen en tejidos endocrinos y neuroendocrinos como el hipotálamo, la hipófisis, células de la granulosa del ovario y la placenta. Los efectos de los corticosteroides sobre la función reproductiva pueden ser tanto detrimentales como estimuladores y dicha diversidad puede ser explicada por el tiempo de exposición a las hormonas y por una previa sensibilización con estrógenos. La exposición aguda generalmente estimula la reproducción, mientras que la exposición crónica normalmente la inhibe (Brann y Mahesh, 1991).

Las hormonas que se producen en situaciones de estrés pueden afectar la reproducción de diversas maneras

En las ratas (Brann y Mahesh, 1991) asociado al estrés se ha observado:

- a) La supresión de la síntesis y secreción de LH y testosterona en machos adultos debido a estrés crónico
- b) La inhibición de la maduración sexual tanto en hembras como en machos.
- c) Alteración de la preñez normal que resulta en la disminución del tamaño de la camada y de las crías.
- d) El tratamiento prolongado con ACTH reduce los niveles de LH pos-castración en machos y hembras
- e) Los corticosteroides administrados por tiempo prolongado suprimen la secreción de LH. Esto ocurre también en los monos rhesus (*Macaca mulatta*).
- f) Inhibición de la ovulación

Así mismo se ha observado también asociado al estrés que:

- a) En la cerda se presenta pobre desarrollo folicular, falla en la ovulación y formación de quistes ováricos (Liptrap, 1970, 1993; citado por Viveiros *et al.*, 1995)
- b) Se altera la esteroidogénesis en cultivos de células de la granulosa de rata, cerda y vaca (Schoonmaker y Erickson, 1983; Danisova *et al.*, 1987 y Kawate *et al.*, 1993; citados por Viveiros *et al.*, 1995) Una respuesta similar *in vivo* probablemente influiría sobre la función y/o desarrollo folicular
- c) En cerdas tratadas con dexametasona durante la fase lútea, se colectaron folículos con una concentración alterada de hormonas en el fluido folicular inmediatamente después y hasta cuatro días después del término del tratamiento (Liptrap y Cummings, 1991; citados por Viveiros *et al.*, 1995).
- d) En humanos (Jimena *et al.*, 1992; citado por Viveiros *et al.*, 1995) ovocitos colectados de folículos con altas concentraciones de cortisol en el fluido folicular, muestran tasas de fertilización bajas durante técnicas de fertilización *in vitro*.

Es importante mencionar que los efectos deletéreos de la ACTH sobre la reproducción requieren la presencia de las glándulas adrenales, lo cual sugiere que están mediados a través de los esteroides producidos por ellas (Mann *et al.*, 1985), aunque puede haber otros mecanismos involucrados (Brann y Mahesh, 1991) En las hembras, la habilidad de los glucocorticoides para influenciar el eje hipotalámico-hipofisiario puede ser dependiente del estadio del ciclo estral (Viveiros *et al.*, 1995)

Bajo condiciones normales se cree que el feto es responsable de la iniciación del parto (Thorburn, 1991). El mecanismo está aparentemente relacionado con la maduración de las adrenales fetales o más bien la activación del eje hipotálamo-hipófisis-adrenocortical. Esta aseveración es sustentada por la observación de que la destrucción o extracción de la pituitaria fetal o bien la adrenalectomía, prolongan la preñez. Así mismo, se puede inducir un parto prematuro por estimulación de la corteza adrenal por administración de ACTH o por perfusión del feto con cortisol o dexametasona. El tiempo al cual ocurre la maduración de las adrenales fetales depende de la especie y puede que también sea variable de acuerdo a la raza. La activación del eje hipotálamo-hipófisis-adrenocortical del feto podría deberse al incremento progresivo en la producción de PGE₂ por el trofoblasto fetal (Thorburn, 1991). Los niveles de ACTH y cortisol aumentan considerablemente en el plasma fetal varios días antes del nacimiento. El cortisol fetal estimula la actividad de la hidroxilasa de esteroide 17 α - (citocromo P-450 17 α), liasa de esteroide C 17,20 y probablemente aromatasas y sulfatasas de esteroide, causando que disminuya la secreción de progesterona y se incremente la síntesis de estradiol por la placenta. Así, estos cambios en la actividad del eje hipotálamo-hipófisis-adrenales en el feto (observados en la oveja) desencadenan el parto por sus efectos sobre la secreción de cortisol y la actividad esteroide de la placenta, lo cual es un factor determinante en la

alteración de las proporciones progesterona/estrógenos, preparando la acción de agentes estimulantes de la actividad miometral. El mismo determinismo del parto es cierto para la cabra, caballos, cerdas y conejos.

Leyva-Ocariz (1993) evaluó la actividad del cuerpo lúteo en perras hipercortisólicas durante los primeros 11 días del metaestro de un ciclo inducido con PMSG. Las concentraciones de progesterona fueron consistentemente menores en los animales hipercortisólicos, independientemente de que estuvieran o no gestantes. Esto sugirió que la producción de progesterona por el cuerpo lúteo pudiera verse afectada cuando las perras sufren de una secreción aumentada de cortisol. Sin embargo, es posible que las diferencias encontradas se debieran a la respuesta al tratamiento de PMSG, que resultarían en diferencias en el desarrollo del cuerpo lúteo y su posterior secreción de progesterona.

Los resultados del trabajo de Leyva-Ocariz *et al.* (1996), donde fueron estudiados los efectos de la estación seca sobre la fertilidad, actividad del cuerpo lúteo y respuestas adrenales en vacas Carora, mostraron que la corteza adrenal es más capaz de secretar cortisol en la estación seca que en la estación lluviosa bajo condiciones tropicales. Se midieron las concentraciones plasmáticas de progesterona, las concentraciones séricas de cortisol y las concentraciones de cortisol luego de un desafío con ACTH. La tasa de fertilidad al primer servicio disminuyó durante la estación seca. Durante ésta disminuyó el número de vacas con intervalos interestros, expresión del estro y concentración de progesterona durante la fase lútea normales. En cambio, durante esta estación se incrementó el porcentaje de ciclos cortos y largos, ciclos anovulatorios y vacas repetidoras. En el mismo estudio se encontró que las concentraciones de progesterona durante la fase lútea estuvieron correlacionadas negativamente ($r = -0.78$) con las de cortisol, en los animales que no concibieron durante la estación seca. En otras especies se ha observado la relación entre el cortisol y la actividad lútea. En las perras, la producción elevada de cortisol endógeno disminuyó la secreción de progesterona durante la fase lútea temprana (Leyva-Ocariz, 1993).

Baishya *et al.* (1994) concluyeron que dosis luteolíticas de prostaglandina $F2\alpha$ incrementan las concentraciones plasmáticas de cortisol en vacas en lactación como ya habían observado Fonda *et al.* (1981; citado por Baishya *et al.*, 1994) en cerdas. Efectos similares de prostaglandinas luteolíticas sobre el cortisol u otros corticosteroides han sido observados en vaquillas por Furr *et al.* (1981; citado por Baishya *et al.*, 1994) y Kazmer *et al.* (1982; citado por Baishya *et al.*, 1994) y en vacas en lactación por Renegar *et al.* (1978; citado por Baishya *et al.*, 1994).

Williamson *et al.* (1980; citado por Wan *et al.*, 1994) sugieren que factores sociales, de manejo y conducta, climáticos, estacionales y nutricionales contribuyen a la infertilidad estacional de las cerdas en granjas comerciales. Dicha infertilidad puede manifestarse como muertes embrionarias, quistes ováricos y estros silenciosos que resultan en un aparente retraso o falta de retorno al estro. Más aún, ACTH o glucocorticoides administrados durante la fase folicular del ciclo estral resultaron en quistes ováricos luteinizados o estro silencioso (Barb *et al.*, 1982; Hennessy y Williamson, 1983; citados por Wan *et al.*, 1994). De este modo el estrés a través de la glándula adrenal, puede jugar un papel central en la etiología de la infertilidad en las cerdas. A partir de estos hallazgos, se planteó la hipótesis de que la infertilidad estacional es el resultado de la interacción de muchos factores que actúan sobre una piara y facilitan una respuesta adaptativa al estrés que ocasiona efectos detrimentales sobre la reproducción. Existen diferencias individuales en las respuestas adrenocorticales al estrés cuando los animales son expuestos a un estresor específico. Se ha establecido que existen variaciones grandes y repetibles en la respuesta adrenal al estímulo con ACTH aun entre individuos de la misma edad, sexo, peso y línea genética (Hennessy *et al.*, 1988; citado por Wan *et al.*, 1994). También se ha observado que cerdos jóvenes seleccionados para baja capacidad de respuesta adrenal a ACTH, tuvieron tasas de crecimiento más altas y mejor eficiencia en la conversión alimenticia que los animales con respuestas adrenales altas (Hennessy y Jackson, 1987; citados por Wan *et al.*, 1994).

Wan *et al.* (1994), realizaron un estudio con el objetivo de comprobar si la infertilidad estacional en granjas porcinas comerciales era resultado de una respuesta individual a una variedad de estresores ambientales. Para ello, registraron en cuatro granjas diferentes durante el verano y el invierno algunos índices de la eficiencia reproductiva tales como tasa de cubrición, tasa de parición, tasa de infertilidad. También se tomaron muestras de sangre para conocer la concentración basal de cortisol y posteriormente se hizo un desafío con ACTH y se colectó una muestra sanguínea una hora después para conocer la respuesta adrenal al mismo. Se encontró que ciertos individuos con una alta capacidad potencial de respuesta al estrés fueron más susceptibles de sufrir de infertilidad estacional. La asociación entre la capacidad de respuesta adrenal al estrés y la severidad de infertilidad estacional sugiere que ésta puede disminuirse mediante la selección de animales con baja respuesta adrenal.

Viveiros *et al.* (1995), administraron ACTH durante la fase lútea (día 9 al 14) del ciclo estral a 17 cerdas maduras. Posteriormente ovariectomizaron y disectaron los folículos. Los animales tratados tuvieron una concentración alterada de hormonas en el fluido folicular con niveles elevados de cortisol y menores niveles de andrógenos. La concentración de 17- β estradiol únicamente tendió a ser menor y se incrementó la proporción de folículos con células de la granulosa poco viables. Estos resultados sugirieron que el

tratamiento con ACTH durante la fase lútea del ciclo estral antes del reclutamiento de folículos, condujo a niveles endógenos elevados de glucocorticoides que pueden reducir la proporción de células de la granulosa viables por folículo. Este cambio está asociado con concentraciones alteradas de esteroides en el fluido folicular, pero no parece involucrar la supresión de la actividad aromatasas

En conclusión la revisión de literatura nos sugiere que la secreción elevada de cortisol podría ser capaz de iniciar varios mecanismos que alteran el funcionamiento del eje hipotálamo-hipófisis-ovárico, afectando la producción de progesterona por el cuerpo lúteo, lo cual podría ser la causa tanto de fases lúteas cortas y secreción disminuida de progesterona o bien de alteraciones en el desarrollo folicular

V.-Foliculogénesis en cabras.

La observación del ovario en los rumiantes, utilizando ultrasonografía transrectal, se hizo por primera vez en vaquillas (Pierson y Ginther, 1984; citados por González de Bulnes *et al.*, 1999). Esta técnica ha permitido importantes avances en el conocimiento de la dinámica de desarrollo folicular en la hembra bovina durante el ciclo estral, porque la ultrasonografía transrectal permite la identificación de los mismos folículos en observaciones sucesivas. En los pequeños rumiantes esta técnica se ha empleado sólo recientemente utilizando una sonda transrectal de 7.5 MHz diseñada para la revisión de la próstata en el ser humano. Dorn *et al.* (1989), compararon el número de folículos detectados por ultrasonografía después de un tratamiento de superovulación con el número de cuerpos lúteos y folículos presentes el día 6 post-estro y concluyeron que la evaluación de los ovarios por ultrasonido podría ser útil en estimar la respuesta a la superovulación en cabras. La correlación que encontraron González de Bulnes *et al.* (1994; citado por González de Bulnes *et al.*, 1999) entre el número de folículos ≥ 2 mm detectados por ultrasonografía y por observación directa después de la ovariectomía fue de +0.90 en las ovejas. Baril *et al.* (2000), en cabras Alpinas y Saanen, obtuvieron un coeficiente de correlación mayor de +0.80 entre el número de cuerpos lúteos y tiempo de ovulación detectados por laparoscopia y ultrasonido. La aplicación de esta técnica ha permitido la caracterización de los patrones de desarrollo folicular por identificación de folículos individuales cada uno de los días del ciclo estral durante la estación reproductiva en cabras. Sin embargo, la dinámica folicular durante el ciclo puede variar entre razas, estaciones del año o manejo.

Previo a la utilización de la ultrasonografía transrectal, se realizaron estudios en varias razas de cabras. Sin embargo no han provisto suficiente información sobre el crecimiento de folículos individuales que permitan comparar la dinámica folicular entre razas. En dichos estudios se midieron el tamaño y número

tratamiento con ACTH durante la fase lútea del ciclo estral antes del reclutamiento de folículos, condujo a niveles endógenos elevados de glucocorticoides que pueden reducir la proporción de células de la granulosa viables por folículo. Este cambio está asociado con concentraciones alteradas de esteroides en el fluido folicular, pero no parece involucrar la supresión de la actividad aromatasasa

En conclusión la revisión de literatura nos sugiere que la secreción elevada de cortisol podría ser capaz de iniciar varios mecanismos que alteran el funcionamiento del eje hipotálamo-hipófisis-ovárico, afectando la producción de progesterona por el cuerpo lúteo, lo cual podría ser la causa tanto de fases lúteas cortas y secreción disminuida de progesterona o bien de alteraciones en el desarrollo folicular

V.-Foliculogénesis en cabras.

La observación del ovario en los rumiantes, utilizando ultrasonografía transrectal, se hizo por primera vez en vaquillas (Pierson y Ginther, 1984; citados por González de Bulnes *et al.*, 1999). Esta técnica ha permitido importantes avances en el conocimiento de la dinámica de desarrollo folicular en la hembra bovina durante el ciclo estral, porque la ultrasonografía transrectal permite la identificación de los mismos folículos en observaciones sucesivas. En los pequeños rumiantes esta técnica se ha empleado sólo recientemente utilizando una sonda transrectal de 7.5 MHz diseñada para la revisión de la próstata en el ser humano. Dorn *et al.* (1989), compararon el número de folículos detectados por ultrasonografía después de un tratamiento de superovulación con el número de cuerpos lúteos y folículos presentes el día 6 post-estro y concluyeron que la evaluación de los ovarios por ultrasonido podría ser útil en estimar la respuesta a la superovulación en cabras. La correlación que encontraron González de Bulnes *et al.* (1994; citado por González de Bulnes *et al.*, 1999) entre el número de folículos ≥ 2 mm detectados por ultrasonografía y por observación directa después de la ovariectomía fue de +0.90 en las ovejas. Baril *et al.* (2000), en cabras Alpinas y Saanen, obtuvieron un coeficiente de correlación mayor de +0.80 entre el número de cuerpos lúteos y tiempo de ovulación detectados por laparoscopia y ultrasonido. La aplicación de esta técnica ha permitido la caracterización de los patrones de desarrollo folicular por identificación de folículos individuales cada uno de los días del ciclo estral durante la estación reproductiva en cabras. Sin embargo, la dinámica folicular durante el ciclo puede variar entre razas, estaciones del año o manejo.

Previo a la utilización de la ultrasonografía transrectal, se realizaron estudios en varias razas de cabras. Sin embargo no han provisto suficiente información sobre el crecimiento de folículos individuales que permitan comparar la dinámica folicular entre razas. En dichos estudios se midieron el tamaño y número

de los folículos observando la superficie del ovario por laparoscopia (Camp *et al.*, 1983) o laparotomía (Akusu *et al.*, 1986; citado por González de Bulnes *et al.*, 1999) Camp *et al.* (1983) en cabras Nubia, encontraron que la selección del folículo dominante ovulatorio ocurría después del día 17 del ciclo Sureshkumar y Janakiraman (1993), determinando los cambios histomorfológicos en ovarios colectados a lo largo del ciclo estral en los días 1, 2, 3, 9 y 15 en cabras Marwari, concluyeron que diferentes estadios del ciclo no influenciaron el número y diámetro de folículos primarios, secundarios y terciarios

En cabras Saanen, Ginther y Kot (1994), concluyeron que el desarrollo folicular ocurre por olas, de manera similar a como ocurre en el bovino, con un promedio de 4 durante cada ciclo estral, siendo los días promedio de emergencia -1, 4, 8 y 13. Así mismo, observaron una mejor expresión de la dominancia folicular en las olas 1 y 4, siendo la ola número cuatro la ovulatoria con un tamaño de folículo dominante de 8 a 12 mm

El patrón de desarrollo folicular en forma de olas también ha sido reportado por Castro *et al.* (1998) con cuatro olas por ciclo estral en promedio en cabras Saanen. Schwarz y Wierzchós (2000) encontraron a su vez un promedio de 4.8 olas en cabras White Polish.

En cabras Murciana-Granadina, González de Bulnes *et al.* (1999), propusieron una clasificación de folículos pequeños (2-3 mm), medianos (4-5 mm) y grandes (≥ 6 mm) y observaron un total de 9.1 ± 0.9 folículos por día, 6.2 ± 0.6 folículos pequeños, 1.9 ± 0.3 medianos y 1.0 ± 0.2 grandes. No encontraron variación por efecto del día del ciclo estral en el número de folículos totales hasta el día 17 del ciclo estral en que inició la dominancia del folículo ovulatorio. El número de folículos pequeños y medianos no varió con el día del ciclo estral pero sí el número de grandes. El análisis de los datos sugirió que el desarrollo folicular no ocurre de manera aleatoria y que probablemente es en forma de olas.

Comparando con otras especies, los estudios ultrasonográficos descriptivos de la foliculogénesis en cabras son incipientes y a la fecha no es de nuestro conocimiento que se haya reportado el efecto de la subnutrición sobre el mismo.

OBJETIVOS

De acuerdo con los antecedentes presentados se desprenden los siguientes objetivos específicos para este trabajo:

- 1) Determinar si la subnutrición tiene efecto sobre la actividad adrenal basal y/o estimulada por estresores agudos en la especie caprina
- 2) Determinar si la subnutrición altera los patrones de secreción de progesterona durante el ciclo estral y si estos cambios pueden estar relacionados con modificaciones del funcionamiento adrenal en la especie caprina
- 3) Describir las poblaciones foliculares y determinar la influencia de la subnutrición a mediano plazo sobre las mismas y si estos cambios pueden estar relacionados con las alteraciones en el funcionamiento adrenal en la especie caprina y
- 4) Determinar si la subnutrición altera la duración de la estación reproductiva en la especie caprina

HIPÓTESIS

La restricción nutricional afecta la función ovárica durante el ciclo estral en la especie caprina y la función adrenal estimulada y no estimulada por estresores agudos. Las alteraciones ováricas pueden manifestarse a través de cambios en la función lútea y las poblaciones foliculares y es posible que tengan relación con modificaciones de la función adrenal

OBJETIVOS

De acuerdo con los antecedentes presentados se desprenden los siguientes objetivos específicos para este trabajo:

- 1) Determinar si la subnutrición tiene efecto sobre la actividad adrenal basal y/o estimulada por estresores agudos en la especie caprina
- 2) Determinar si la subnutrición altera los patrones de secreción de progesterona durante el ciclo estral y si estos cambios pueden estar relacionados con modificaciones del funcionamiento adrenal en la especie caprina
- 3) Describir las poblaciones foliculares y determinar la influencia de la subnutrición a mediano plazo sobre las mismas y si estos cambios pueden estar relacionados con las alteraciones en el funcionamiento adrenal en la especie caprina y
- 4) Determinar si la subnutrición altera la duración de la estación reproductiva en la especie caprina

HIPÓTESIS

La restricción nutricional afecta la función ovárica durante el ciclo estral en la especie caprina y la función adrenal estimulada y no estimulada por estresores agudos. Las alteraciones ováricas pueden manifestarse a través de cambios en la función lútea y las poblaciones foliculares y es posible que tengan relación con modificaciones de la función adrenal

VI.-MATERIALES Y MÉTODOS

6.1 Generalidades

El presente trabajo se llevó a cabo en las instalaciones del Centro Nacional de Investigación en Fisiología y Mejoramiento Animal (INIFAP-SAGARPA), localizadas en Ajuchitlán, Colón, Qro a 20° 42' de latitud Norte y 100° 1' de longitud Este, a 2000 msnm, con una PPA 50mm y una temperatura media de 15°C, durante los meses de septiembre a julio, dentro de los cuales se incluye la época de mayor actividad reproductiva en cabras de razas estacionales (Mellado *et al.*, 1991).

Se utilizó un grupo de 23 cabras hembras, adultas, vacías y secas, con predominancia de sangre Nubia, que se alojaron durante el experimento en corraletas individuales. Durante 9 semanas se registraron semanalmente, el peso y la condición corporal (CC) y diariamente el consumo de alimento. Este periodo se denominó periodo de estabilización (PE) y sirvió para ajustar la asignación individual diaria de alimento necesaria para que los animales mantuvieran su peso. La dieta fue formulada con base en heno de alfalfa y pata de sorgo (Cuadro 1) estimando cubrir el 100% de los requerimientos teóricos de mantenimiento conforme a lo establecido por el N.R.C (1981).

Cuadro 1. Composición de la dieta experimental.

INGREDIENTE	% EN LA RACION
Heno de alfalfa	45.0
Pata de sorgo	50.0
Melaza	3.5
Sales minerales	1.5

Una vez terminadas las nueve semanas del PE (día 0) las cabras se distribuyeron aleatoriamente en cada uno de los siguientes tratamientos de restricción nutricional (RN), que recibieron durante 36 semanas, periodo denominado de restricción (PR):

RN0 [n=7, 0% de restricción en los requerimientos de proteína cruda (PC) y energía metabolizable (EM)].

RN20 [n=8, 20% de restricción en los requerimientos de PC y EM]

RN40 [n=8, 40% de restricción en los requerimientos de PC y EM]

Durante el PR se registraron cada 14 días el peso vivo y el consumo de PC y EM, ajustándose los tratamientos según los cambios en el peso metabólico de cada animal, con la finalidad de asegurar que se mantuviera el mismo nivel de restricción dentro de cada grupo de tratamiento durante todo el experimento

Como un indicador del estado nutricional de los animales alrededor de los periodos en los cuales se evaluaron las variables consideradas en el experimento se calculó el cambio de peso vivo (CPV) con respecto al día 0 en los siguientes periodos:

-CPV antes del inicio de los tratamientos (-15 días) con la finalidad de asegurar que todos los animales se encontraban en un estado metabólico (de ganancia, pérdida o mantenimiento de peso) similar al momento del inicio del experimento

-CPV a los 45 y 90 días en RN con la finalidad de determinar el estado nutricional en los periodos asociados con la evaluación de las variables asociadas con la función lútea.

-CPV a las 9, 18, 27 y 36 semanas en RN, periodos asociados a la evaluación de la función adrenal

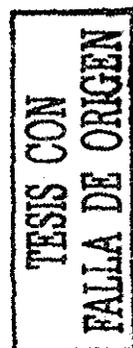
Para evaluar los efectos de diferentes periodos y grados de subnutrición sobre la función adrenal no estimulada y la estimulada por estresores agudos, se realizaron los procedimientos que se describen a continuación

Función adrenal no estimulada: Al final del PE, y cada 9 semanas hasta la semana 27 durante el PR, se realizó un muestreo repetido de sangre (5 ml) a intervalos de 80 minutos durante 24 horas para determinar el patrón de secreción de cortisol. Para la obtención de muestras sanguíneas, todos animales se canularon 12 horas antes del inicio del muestreo, utilizando catéteres para cateterismo venoso central (Longitud 30.5 cm, 18G con aguja de 6.5 cm, Luer Lock) los cuales fueron insertados en la vena yugular. Con la finalidad de evitar estrés en los animales como consecuencia del muestreo, éste se realizó a distancia, adosándose equipos de venoclisis a los catéteres insertados en la yugular y sujetándose al dorso del animal

Las muestras sanguíneas se colocaron en tubos conteniendo 20 USP de heparina y fueron procesadas en el laboratorio para la obtención del plasma, manteniéndose en refrigeración (4° C) hasta ser centrifugadas (4° C, 2500 g y 15 min) dentro de un período no mayor a 18 h posteriores a su colección. Las muestras de plasma se conservaron a -20° C para su posterior análisis en el laboratorio para determinar las concentraciones de cortisol por radioinmunoanálisis (RIA) utilizando estuches comerciales (TKCO-

Diagnostic Product Corporation; sensibilidad 0.001 μ g/dl, C.V. intra- e inter-ensayo 3.34 y 6.05 % para controles bajos y 0.02 y 1.71 % para controles altos)

Función adrenal estimulada: Al final del PE y cada 9 semanas hasta la semana 27 durante el PR, evitando coincidir con los días del muestreo intensivo, todos animales se sometieron a estrés de transportación durante 20 minutos (Sanhoury *et al.*, 1989). Se colectaron muestras de sangre (5 ml) por punción yugular antes de iniciar el transporte y al finalizar el mismo. Estas muestras fueron procesadas para la obtención de suero, el cual fue almacenado a -20° C hasta ser analizado en el laboratorio para determinar la concentración de cortisol mediante RIA (estuches comerciales IKCO, Diagnostic Product Corporation). La diferencia entre las concentraciones de cortisol pos- y pre-transportación fue considerada como la respuesta adrenal al estrés de transporte. Considerando que las respuestas iniciales a estresores físicos tienden a ser mayores por la novedad del estímulo para después estabilizarse (Vera *et al.*, 1994), los animales se expusieron al estrés de transportación 24 y 14 días previo al inicio del PR para estandarizar sus respuestas y los datos fueron analizados para asegurar que no existieran diferencias entre grupos inherentes a los mismos, antes de exponer a los animales a la restricción nutricional.



Para comprobar la actividad ovárica cíclica de los animales, valorar la función lútea a lo largo del PR y estimar la duración de la estación reproductiva, se realizó un muestreo sanguíneo (5 ml) por punción yugular, dos veces por semana a partir de la quinta semana del PE y durante todo el PR. Las muestras así obtenidas se procesaron para la obtención de suero y fueron almacenadas a -20° C para posteriormente medir las concentraciones plasmáticas de progesterona (P4) utilizando estuches comerciales para RIA (IKPG-1, Diagnostic Product Corporation; C.V. inter-ensayo 4.3, 6.5 y 7.9 % e intra-ensayo 3.2, 2.1 y 3.8 % para controles alto, medio y bajo respectivamente). A partir del análisis de las concentraciones séricas de progesterona se estimaron las siguientes variables de respuesta:

- Duración de la fase lútea (DCL), se consideró que existía la presencia de un cuerpo lúteo funcional y por lo tanto una fase lútea cuando se encontraba una concentración ≥ 1 ng/ml de progesterona en dos muestras consecutivas. La duración de cada una de las fases lúteas identificadas se estimó como los días transcurridos entre la primera y la última muestra con valores ≥ 1 ng/ml de progesterona, adicionando un día al inicio y/o final cuando los valores de inicio y/o final eran > 2 ng/ml.
- Concentración máxima de progesterona durante la fase lútea (P4_MAX), considerada como el valor máximo de concentración sérica de P4 observado a través de la fase lútea en cada animal experimental.
- Concentración media de progesterona durante la fase lútea del ciclo estral (P4_MED), calculada como el promedio de las concentraciones séricas de P4 en las muestras consideradas dentro de la fase lútea.

-Duración de la estación reproductiva. Para estimarla se creó la variable días en restricción nutricional hasta finalización de actividad lútea (FCL) la cual se consideró como el número de días a partir del inicio de los tratamientos hasta el final de la última fase lútea identificada en cada animal (fase lútea sin posterior evidencia de actividad lútea por un periodo mínimo de 21 días).

Estas variables fueron calculadas durante el periodo pre-tratamiento previo al inicio de la RN y en los periodos de 30-60 y 60-120 días en RN.

Con la finalidad de determinar los efectos de la subnutrición a corto plazo sobre la actividad ovárica durante el ciclo estral y su relación con la función adrenal, entre los 24 y 26 días en RN se inició una supervisión de las poblaciones foliculares y actividad lútea y adrenal durante el ciclo estral. Para ello se aplicó un tratamiento de sincronización estral a base de una doble inyección de prostaglandina F2 α vía submucosa vulvar (Martínez *et al.*, 1998), iniciando la supervisión ultrasonográfica transrectal de poblaciones foliculares (equipo Aloka 500, transductor rectal de 5 Mhz/64 mm UST-657-5) a las 48 h después de la segunda inyección de prostaglandinas. Las imágenes ultrasonográficas fueron transferidas a papel (videoimpresora Sony, UP-870MD) para posteriormente ser analizadas. Así mismo se colectaron muestras de sangre (5 ml) diariamente por punción yugular a partir del inicio de la supervisión hasta completar un periodo de 32 días. Las muestras de sangre fueron procesadas para la obtención de suero el cual se almacenó a -20° C hasta su posterior análisis en el laboratorio para determinar las concentraciones de progesterona y cortisol por RIA utilizando estuches comerciales (TKPG-1, Diagnostic Product Corporation y TKCO, Diagnostic Product Corporation, respectivamente). El día de inicio del ciclo estral (día 0) se consideró como el tercer día previo al incremento en concentración de progesterona indicativo de actividad lútea (Leyva-Ocariz *et al.*, 1995). Para el análisis de función lútea y adrenal solamente se utilizaron los valores hormonales entre los días 0 y 15 del ciclo. En el caso de análisis de poblaciones foliculares, únicamente se registraron imágenes ultrasonográficas en una submuestra de 5 animales por tratamiento de RN elegidos aleatoriamente y se consideraron los días del ciclo posteriores a la emergencia de olas foliculares (1, 5, 9, 13 y 17; Castro *et al.*, 1998; Ginther y Kot, 1994; Schwarz y Wierzychós, 2000).

6.2 Análisis *post mortem*

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Al finalizar el PR los animales fueron sacrificados colectándose las glándulas adrenales y el aparato reproductor completo. De estos órganos se registraron sus pesos y además las adrenales se fijaron con una

solución de formalina neutra con la finalidad de realizar estudios histológicos. Los ovarios se separaron, disectando y pesando los cuerpos lúteos para posteriormente puncionar los folículos antrales y a partir de pesajes diferenciales obtener los pesos de los diferentes componentes ováricos (estroma, fluido folicular total y tejido lúteo).

6.2.1 Análisis histológico

Siguiendo la técnica de inclusión en cera y la tinción de hematoxilina-eosina, se prepararon cortes histológicos montados en laminillas a partir de una sección transversal de la parte media de cada una de las glándulas adrenales. Estas laminillas fueron estudiadas con un analizador de imágenes compuesto por un microscopio óptico (Leica DMLS), una cámara de video Leica ICCA y una computadora personal equipada con el software Image Database Matrox (Versión 4.01 © 1998 by dhs Dietermann & Heuser Solution GmbH for Leica). Cada una de las laminillas se revisó (objetivo de 4X) en el sentido de las manecillas del reloj, registrándose 10 mediciones del espesor de la corteza adrenal y de la zona glomerular para calcular el espesor promedio de la zona productora de cortisol (espesor de la corteza adrenal - espesor de la zona glomerular), formada por las zonas fascicular y reticular

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

6.2.2 Análisis de poblaciones foliculares antrales ováricas

A partir de las imágenes ultrasonográficas se estimó el número total de folículos antrales ováricos por día del ciclo estral preestablecido (1, 5, 9, 13 y 17). Así mismo, se obtuvo mediante mediciones con vernier el diámetro de dichos folículos (promedio del diámetro mayor y diámetro menor), ajustando los valores por la distorsión en tamaño debida a la transferencia al papel. De acuerdo a ello, fueron clasificados en dos categorías, grandes (≥ 6 mm) y medianos+pequeños (< 6 mm), registrándose el número total de folículos en cada una de las categorías así como el diámetro del folículo mayor y del segundo en tamaño. Ocasionalmente y debido a la calidad de las imágenes, no fue posible utilizar los registros del día preestablecido y en esos casos se trabajó con el promedio de los días anterior y posterior. Por otra parte y con el objeto de disminuir la posibilidad de errores en las estimaciones, no se consideraron los folículos muy pequeños (< 3 mm) debido a la dificultad para identificarlos (González de Bulnes *et al.*, 1999).

6.3 Análisis estadístico

El análisis estadístico se realizó por medio del paquete SAS, (SAS, 1989) (procedimiento GLM) para computadores personales IBM-compatibles. En el caso de variables de respuesta que implicaron

mediciones repetidas a través del tiempo, se utilizó un análisis de varianza para un diseño de observaciones repetidas, considerando como factores principales de variación, el tratamiento entre las unidades experimentales y el tiempo (día de medición y/u hora de medición en su caso) y sus interacciones como factor de variación dentro de unidades experimentales. Para las observaciones únicas en tiempo se utilizó un análisis de varianza para un diseño completamente al azar. A pesar de que el monitoreo ultrasonográfico de las poblaciones foliculares se realizó repetidamente en distintos días del ciclo estral, dado que no se encontró evidencia suficiente en la revisión bibliográfica, ni en el análisis de los datos obtenidos en este trabajo de que las poblaciones foliculares cambien a través del ciclo estral en las cabras y por tanto no se puede concluir que el desarrollo folicular ocurre en olas como en el caso de los bovinos y los ovinos, las poblaciones foliculares se analizaron en cada uno de los días preestablecidos de manera independiente mediante un análisis de varianza para un diseño completamente al azar.

I - Variables analizadas como diseño completamente al azar

- Cambio de peso vivo pre-tratamiento.
- Función lútea (DCL, P_MED y P_MAX) pre-tratamiento.
- Días en restricción nutricional hasta fin de la fase lútea (FCL)
- Análisis de las poblaciones foliculares en los días 1, 5, 9, 13 y 17 del ciclo estral después de 26 días en RN:
 - a) Número total de folículos antrales.
 - b) Número total de folículos grandes (≥ 6 mm)
 - c) Número total de folículos medianos+pequeños (< 6 mm)
 - d) Diámetro del folículo mayor.
 - e) Diámetro del segundo folículo en tamaño.
- Análisis post-mortem:
 - a) Peso del tracto reproductivo completo.
 - b) Peso de cada uno de los ovarios y sus componentes (estroma, fluido folicular y tejido lúteo).
 - c) Peso de las glándulas adrenales.
 - d) Características histológicas de las glándulas adrenales (espesor de corteza adrenal y espesor de la zona productora de cortisol)

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Para cada una de estas variables el modelo estadístico sería: $y = \mu + I_i + \varepsilon_{ij}$, donde:

y = variable,

μ = Media poblacional

I_i = Efecto del i -ésimo tratamiento, $i = 1, 2, 3$ (RN0, RN20 y RN40)

ε_{ij} = Error aleatorio, $j = 1, 2, 3, \dots, n$, donde n varía dependiendo de la variable analizada

II - Variables analizadas como diseño de observaciones repetidas

- Cambios de peso vivo durante el transcurso del periodo experimental
- Función lútea (DCL, P_MED y P_MAX) durante el periodo experimental.
- Respuesta adrenal al estrés de transportación

Para cada una de estas variables el modelo estadístico sería:

$y = \mu + I_i + C_{(i)j} + \delta_{(i)j} + S_k + I_i S_k + C_{(i)j} S_k + \omega_{(ijk)} + \varepsilon_{(ijk)}$, donde:

y = variable,

μ = Media poblacional

I_i = Efecto del i -ésimo tratamiento, $i = 1, 2, 3$ (RN0, RN20 y RN40)

$C_{(i)j}$ = Efecto de la j -ésima cabra dentro del i -ésimo tratamiento, $j = 1, 2, 3, \dots, 7$ (RN0)

y $j = 1, 2, 3, \dots, 8$ (RN20 y RN40)

$\delta_{(i)j}$ = Error de restricción asociado a la j -ésima cabra dentro del i -ésimo tratamiento.

S_k = Efecto de la k -ésima semana en restricción nutricional o semana de medición.

$k = 1, 2, 3, 4$ (semana 0, 9, 18 y 27)

$I_i S_k$ = Efecto de la interacción entre el i -ésimo tratamiento y la k -ésima semana en restricción nutricional

$C_{(i)j} S_k$ = Efecto de la interacción entre la j -ésima cabra dentro del i -ésimo tratamiento en la k -ésima semana en restricción nutricional

$\omega_{(ijk)}$ = Error de restricción asociado a la j -ésima cabra dentro del i -ésimo tratamiento en la k -ésima semana de medición

$\varepsilon_{(ijk)l}$ = Error aleatorio asociado con la l-ésima repetición de la k-ésima medición en el j-ésimo animal anidado en el i-ésimo tratamiento

- Concentraciones séricas de cortisol a través de 24 horas.

$$Y = \mu + I_i + C_{(ij)} + \delta_{(ij)} + S_k + I_i S_k + S_k C_{(ij)} + \omega_{(ijk)} + H_l + I_i H_l + S_k H_l + I_i S_k H_l + \varepsilon_{ijklm}$$

Donde: $I = 1, 2, 3$, $j = 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7$ (RN0) o $j = 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8$ (RN40), $k = 1, 2, 3, 4$, $l = 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18$

y = Concentración sérica de cortisol

μ = Media poblacional

I_i = Efecto del i-ésimo tratamiento, $i = 1, 2, 3$ (RN0, RN20 y RN40)

$C_{(ij)}$ = Efecto de la j-ésima cabra dentro del i-ésimo tratamiento, $j = 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7$ (RN0)

y $j = 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8$ (RN20 y RN40)

$\delta_{(ij)}$ = Error de restricción asociado a la j-ésima cabra dentro del i-ésimo tratamiento.

S_k = Efecto del k-ésimo muestreo (semana en RN), $k = 1, 2, 3$ y 4 (Semanas 0, 9, 18 y 27)

$I_i S_k$ = Efecto de la interacción entre el i-ésimo tratamiento y la k-ésima semana de medición.

$S_k C_{(ij)}$ = Efecto de la interacción entre la j-ésima cabra dentro del i-ésimo tratamiento en la k-ésima semana de medición

$\omega_{(ijk)}$ = Error de restricción asociado a la j-ésima cabra dentro del i-ésimo tratamiento en la k-ésima semana de medición

H_l = Efecto de la l-ésima hora de muestreo, $l = 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19$

$I_i H_l$ = Efecto de la interacción entre el i-ésimo tratamiento y la l-ésima hora de muestreo

$S_k H_l$ = Efecto de la interacción entre la k-ésima semana en restricción nutricional y la l-ésima hora de muestreo.

$I_i S_k H_l$ = Efecto de la interacción entre el i-ésimo tratamiento, la k-ésima semana en restricción nutricional y la l-ésima hora de muestreo

ε_{ijklm} = Error aleatorio asociado a la m-ésima repetición de la l-ésima hora de muestreo dentro de la k-ésima semana en restricción nutricional en la j-ésima cabra dentro del i-ésimo tratamiento.

Para estas dos últimas variables :

- Concentraciones séricas de cortisol a través de los primeros 15 días ciclo estral después de 26 días en RN
- Concentraciones séricas de P4 a través de los primeros 15 días del ciclo estral después de 26 días en RN.

el modelo estadístico es:

$$y = \mu + I_i + C_{(i)j} + \delta_{(i)j} + S_k + I_i S_k + C_{(i)j} S_k + \omega_{(ijk)} + \varepsilon_{(ijk)}, \text{ donde:}$$

y = variable,

μ = Media poblacional

I_i = Efecto del i -ésimo tratamiento, $i = 1, 2, 3$ (RN0, RN20 y RN40)

$C_{(i)j}$ = Efecto de la j -ésima cabra dentro del i -ésimo tratamiento, $j = 1, 2, 3, \dots, 7$ (RN0)

y $j = 1, 2, 3, \dots, 8$ (RN20 y RN40)

$\delta_{(i)j}$ = Error de restricción asociado a la j -ésima cabra dentro del i -ésimo tratamiento

S_k = Efecto del k -ésimo día de medición dentro del ciclo estral, $k = 1, 2, 3, \dots, 15$

$I_i S_k$ = Efecto de la interacción entre el i -ésimo tratamiento y el k -ésimo día de medición dentro del ciclo estral.

$C_{(i)j} S_k$ = Efecto de la interacción entre la j -ésima cabra dentro del i -ésimo tratamiento en el k -ésimo día de medición dentro del ciclo estral

$\omega_{(ijk)}$ = Error de restricción asociado a la j -ésima cabra dentro del i -ésimo tratamiento en el k -ésimo día de medición dentro del ciclo estral.

$\varepsilon_{(ijk)}$ = Error aleatorio asociado con la l -ésima repetición de la k -ésima medición en el j -ésimo animal anidado en el i -ésimo tratamiento (en este caso hay una sola medición)

Así mismo se estimaron los coeficientes de correlación de Pearson (SAS-STAT, procedimiento CORR) entre las concentraciones séricas, coincidentes y desfasadas por uno o dos días de progesterona y cortisol durante los primeros 15 días del ciclo estral después de 26 días en RN.

VII.-RESULTADOS

De los 23 animales con los que se trabajó en el experimento se excluyeron 4 de los análisis estadísticos. Dos de los animales del grupo RN0, puesto que uno de ellos presentó pérdidas de peso importantes sin que se le diagnosticara algún problema clínico y el otro, porque de acuerdo a las concentraciones séricas de progesterona, se mantuvo en anestro durante el período experimental en que se estimaron las variables asociadas al ciclo estral. Del grupo RN20, se eliminaron los datos de uno de los animales pues presentó un problema hepático que incrementó su pérdida de peso. Finalmente, se excluyó también un animal del grupo RN40 en el cual por razones desconocidas no se pudo inducir la pérdida de peso característica de los animales de su grupo. En el caso del análisis *post mortem*, no se contó con los datos de un animal del grupo RN0 puesto que por enfermedad fue sacrificado poco antes de finalizar el período experimental.

7.1 Cambios de peso vivo.

Los cambios de peso vivo en relación al día 0 fueron determinados como indicadores del estado nutricional. En general el CPV promedio durante el período -15 a 0 d fue de $+1.69 \pm 0.26$ kg y agrupando de acuerdo a la posterior asignación a niveles de RN fue de $+1.72 \pm 0.58$, $+1.24 \pm 0.56$ y $+2.10 \pm 0.61$ kg para RN0, RN20 y RN40 respectivamente ($P > .05$).

El CPV a los 45 y 90 días fue influenciado por el nivel de RN y la interacción nivel de RN x días en RN ($P < .01$, Cuadro 2), observándose una pérdida de peso a través del tiempo en todos los niveles de RN, la cual sin embargo fue mayor en RN40, intermedia en RN20 y menor en RN0.

En forma similar y como puede observarse en el Cuadro 3, durante la evaluación semanal a lo largo del período experimental, los cambios de peso estuvieron influenciados por el nivel de restricción nutricional así como por su interacción con las semanas en restricción nutricional ($P < .01$).

7.2 Función ovárica.

Los efectos a corto, mediano y largo plazo, de los niveles de subnutrición utilizados en este experimento sobre la función ovárica, fueron estimados mediante la evaluación de: 1) La función lútea determinada a través de las concentraciones séricas de progesterona, 2) Las poblaciones foliculares observadas mediante ultrasonografía transrectal a lo largo de un ciclo estral y 3) Los pesos al sacrificio de los ovarios con sus diversos componentes (estroma, fluido folicular y tejido lúteo) y del tracto reproductor.

Cuadro 2. Cambios de peso vivo (CPV) con respecto al inicio de los tratamientos a los 45 y 90 días en restricción nutricional (RN). (Media mínimo cuadrática \pm e.e.)

Tratamiento	CPV 45d RN	CPV 90d RN
RN0 (kg) (n=5)	-0.28 \pm 0.35 ^a	-0.92 \pm 0.35 ^a
RN20 (kg) (n=7)	-2.14 \pm 0.22 ^b	-3.10 \pm 0.46 ^b
RN40 (kg) (n=7)	-3.00 \pm 0.43 ^c	-5.60 \pm 0.60 ^b

Tratamiento \times Días en RN, $P < 0.1$

^{ab} Cifras con diferente literal en columnas son estadísticamente distintas, $P < 0.05$

RN0= 0% de restricción en los requerimientos de PC y EM.

RN20= 20% de restricción en los requerimientos de PC y EM.

RN40= 40% de restricción en los requerimientos de PC y EM

Cuadro 3. Cambios de peso vivo (CPV) con respecto al inicio de los tratamientos a través de las semanas en restricción nutricional. (Media mínimo cuadrática \pm e.e.)

Tratamiento	SEMANA 9	SEMANA 18	SEMANA 27	SEMANA 36
RN0 (kg) (n=5)	-0.50 \pm 0.25 ^a	+0.16 \pm 0.33 ^a	-0.66 \pm 0.53 ^a	-1.12 \pm 1.63 ^a
RN20 (kg) (n=7)	-2.23 \pm 0.35 ^b	-3.00 \pm 0.60 ^b	-3.64 \pm 0.80 ^b	-3.54 \pm 0.94 ^a
RN40 (kg) (n=7)	-4.36 \pm 0.49 ^c	-7.23 \pm 0.93 ^c	-8.10 \pm 1.11 ^c	-11.66 \pm 1.14 ^b

Tratamiento \times Semana, $P < 0.001$

^{abc} Cifras con diferente literal en columnas son estadísticamente distintas, $P < 0.05$

RN0= 0% de restricción en los requerimientos de PC y EM.

RN20= 20% de restricción en los requerimientos de PC y EM.

RN40= 40% de restricción en los requerimientos de PC y EM.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

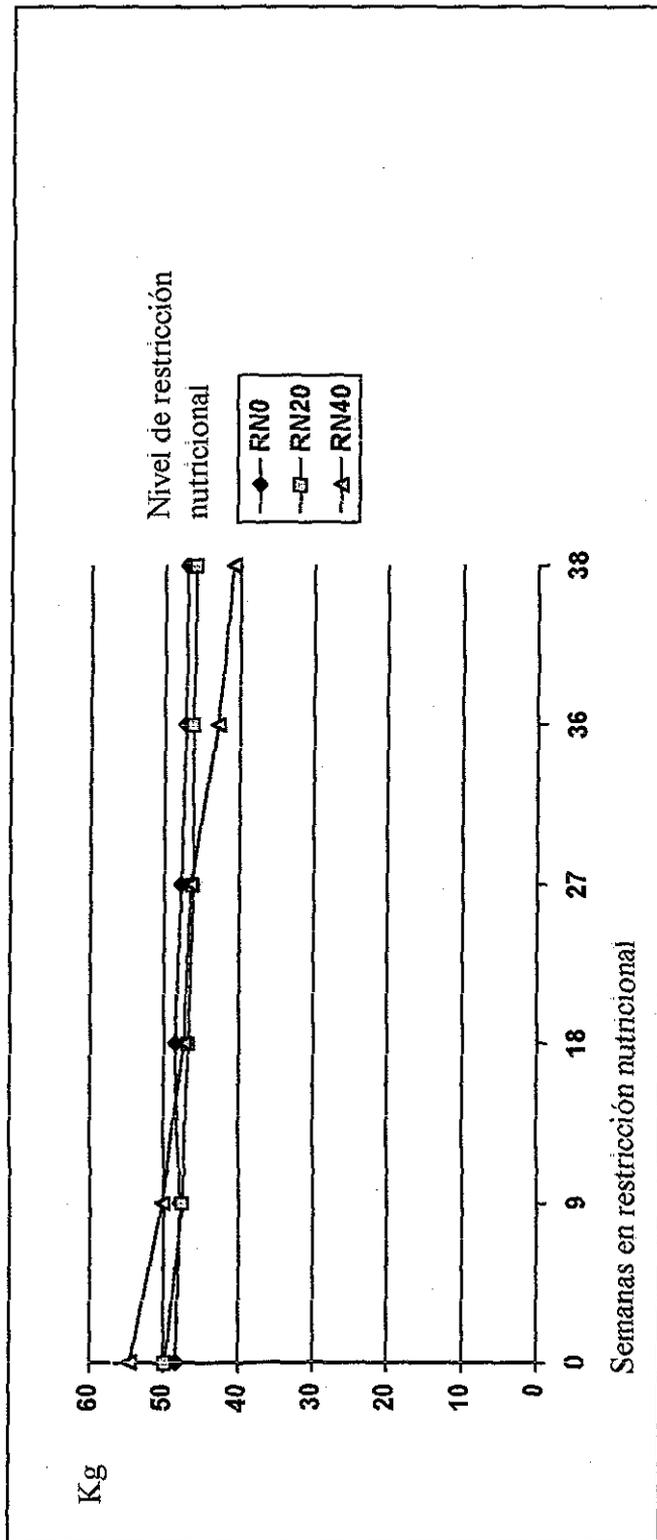


Figura 1. Peso vivo de las cabras a lo largo del experimento

Tratamiento x Periodo, $P < 0.0001$

E.E. combinado= 1.93

RN0= 0% de restricción en los requerimientos de PC y EM.

RN20= 20% de restricción en los requerimientos de PC y EM.

RN40= 40% de restricción en los requerimientos de PC y EM.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

7.2.1 Función lútea.

No se encontraron diferencias ($P > 0.05$) por nivel de RN, días en RN o su interacción, en las variables descriptivas de la función lútea DCL, P_MED o P_MAX antes (Cuadro 4) o después (Cuadro 5) del inicio de la RN. Así mismo, a pesar de que en el perfil de concentración sérica de progesterona en los 15 primeros días del ciclo estral después de 26 días en RN tampoco hubo efecto de la interacción nivel de RN x día de muestreo ($P = 0.17$, Figura 1), esta tendencia no se manifestó como variaciones que diferenciaran los patrones asociados a cada nivel de RN entre sí.

No se encontraron diferencias ($P > 0.05$) por nivel de RN, día de muestreo o su interacción en el perfil de concentración sérica de cortisol durante los primeros 15 días del ciclo estral después de 26 días en RN (Figura 2) El coeficiente de correlación lineal de Pearson entre las concentraciones coincidentes de cortisol y progesterona durante ese mismo periodo fue -0.060 ($P = 0.31$) y entre las concentraciones desfasadas por uno o dos días -0.065 ($P = 0.31$) y -0.06 ($P = 0.32$) respectivamente

Cuadro 4. Función lútea antes de la restricción nutricional: Duración de la fase lútea (DCL) y concentración sérica media (P4_MED) y máxima (P4_MAX) de progesterona durante la fase lútea del ciclo estral (Media mínimo cuadrática \pm e.e.)

TRATAMIENTO	DCL (días)	P4_MED (ng/ml)	P4_MAX (ng/ml)
RN0 (n=5)	15.3 \pm 0.95	7.0 \pm 0.93	10.2 \pm 1.40
RN20 (n=7)	17.8 \pm 1.90	7.6 \pm 0.30	11.7 \pm 0.84
RN40 (n=7)	14.6 \pm 0.80	7.5 \pm 0.64	10.5 \pm 0.40

Tratamiento, $P > 0.05$

RN0= 0% de restricción en los requerimientos de PC y EM

RN20= 20% de restricción en los requerimientos de PC y EM

RN40= 40% de restricción en los requerimientos de PC y EM.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Cuadro 5. Efecto de la restricción nutricional sobre la función lútea: Duración de la fase lútea (DCL) y concentración sérica media (P4_MED) y máxima (P4_MAX) de progesterona durante la fase lútea del ciclo estral a diferentes periodos en restricción nutricional (RN).

(Media \pm e.e.)

VARIABLE	TRATAMIENTO	PERIODO 30-60 DIAS	PERIODO 60-120 DIAS
DCL (días)	RN0	16.0 \pm 0.3	15.0 \pm 0.8
	RN20	17.0 \pm 1.3	17.4 \pm 4.0
	RN40	17.4 \pm 1.2	16.7 \pm 3.2
P4_MED (ng/ml)	RN0	6.9 \pm 0.6	7.4 \pm 0.6
	RN20	6.5 \pm 0.5	8.9 \pm 1.2
	RN40	7.4 \pm 0.5	8.2 \pm 0.6
P4_MAX (ng/ml)	RN0	11.4 \pm 1.6	9.9 \pm 0.6
	RN20	10.8 \pm 1.3	11.8 \pm 1.7
	RN40	11.5 \pm 0.9	12.5 \pm 1.3

Tratamiento, Días en RN y Tratamiento x Días en RN $P > .05$

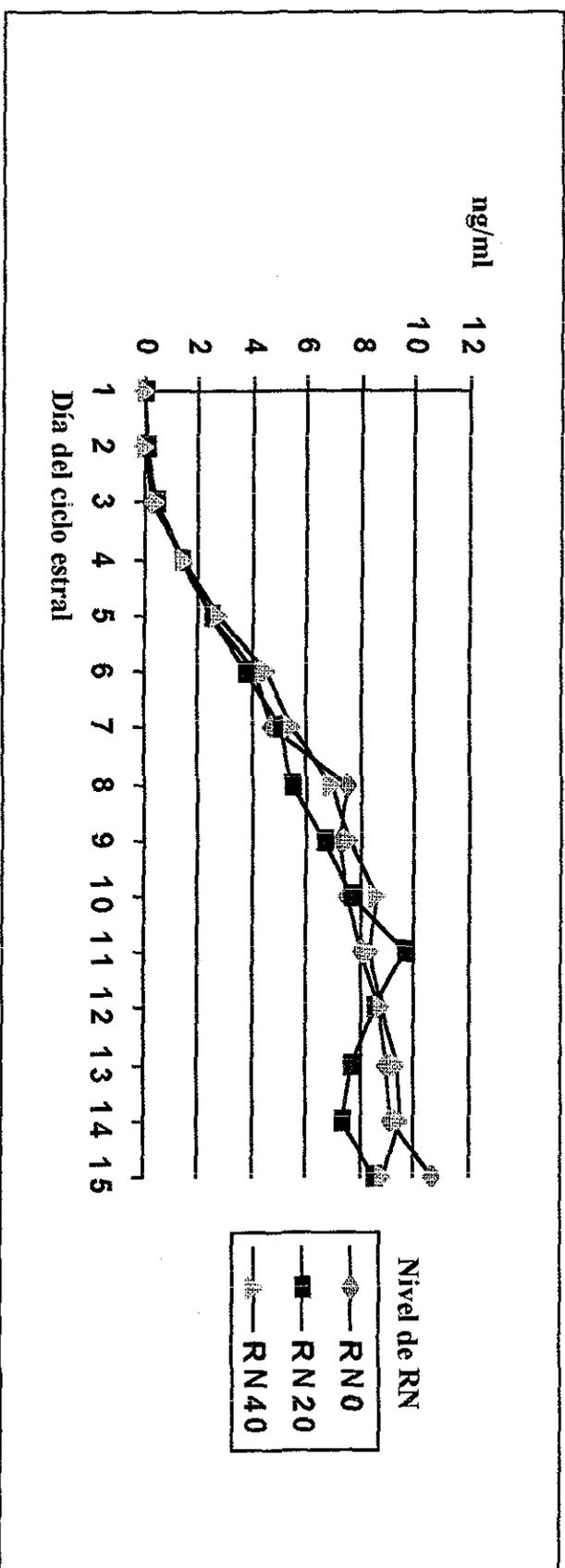
RN0= 0% de restricción en los requerimientos de PC y EM

RN20= 20% de restricción en los requerimientos de PC y EM.

RN40= 40% de restricción en los requerimientos de PC y EM

RN0, n=5; RN20, n=7; RN40, n=7

Para los días en restricción nutricional hasta el fin de la actividad lútea (FCL), variable que se empleó como medida de la duración de la estación reproductiva, tampoco se encontraron diferencias entre niveles de RN ($P > .05$) como puede observarse en el Cuadro 6.



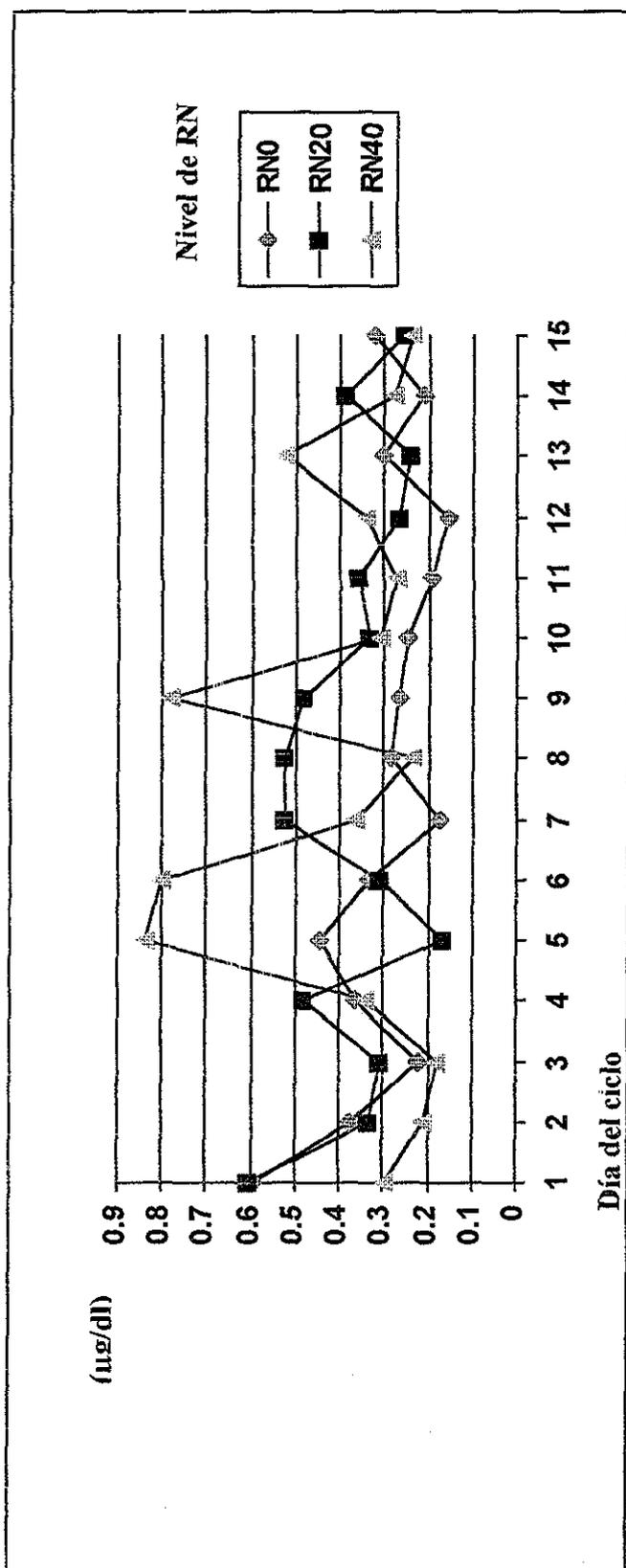


Figura 3. Concentraciones séricas de cortisol durante los primeros 15 días del ciclo estral en cabras bajo diferentes niveles de restricción nutricional (RN).

(Período de 30-60 días en RN)

Tratamiento x Día de muestreo, $P > .05$

e.e. combinado= 0.12

RN0= 0% de restricción en los requerimientos de PC y EM.

RN20= 20% de restricción en los requerimientos de PC y EM.

RN40= 40% de restricción en los requerimientos de PC y EM

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Cuadro 6. Efecto de la restricción nutricional (RN) sobre los días en RN hasta el fin de la actividad lútea (FCL). (Media mínimo cuadrática \pm e.e.)

TRATAMIENTO	FCL (DÍAS)	FECHA PROMEDIO DE FIN DE LA ACTIVIDAD LÚTEA
RN0 (n=5)	112.0 \pm 8.5	8-Marzo-99
RN20 (n=7)	110.7 \pm 11.9	1-Marzo-99
RN40 (n=7)	113.6 \pm 7.6	9-Marzo-99

Tratamiento, $P > 0.05$

RN0= 0% de restricción en los requerimientos de PC y EM

RN20= 20% de restricción en los requerimientos de PC y EM.

RN40= 40% de restricción en los requerimientos de PC y EM.

7.2.2 Poblaciones foliculares durante el ciclo estral.

En cuanto al número total de folículos antrales en los días del ciclo estral posteriores a la emergencia de olas foliculares (1, 5, 9, 13 y 17), no se encontraron diferencias relacionadas al nivel de restricción nutricional, día del ciclo estral o su interacción ($P > 0.05$). Sin embargo, se observó una tendencia a encontrar un mayor número de folículos a medida que se incrementó el nivel de RN en los días 9 y 13 (Cuadro 7).

En relación al diámetro del folículo mayor en los días 1, 5, 9, 13 y 17 del ciclo estral se observó un efecto debido al tratamiento de RN ($P < 0.01$) encontrándose folículos más grandes en los animales restringidos como puede observarse en el Cuadro 8. No hubo diferencias debidas al día del ciclo estral ($P > 0.05$) y tampoco a la interacción de éste con el nivel de restricción nutricional ($P > 0.05$).

Cuadro 7. Efecto del nivel de restricción nutricional sobre el número total de folículos antrales en días del ciclo estral posteriores a la emergencia de olas foliculares.

(Media mínimo cuadrática \pm e.e.).

Tratamiento	Día 1	Día 5	Día 9	Día 13	Día 17
RN0 (n=5)	9.40 \pm 1.57 ^a	9.60 \pm 0.98 ^a	8.60 \pm 1.47 ^a	10.00 \pm 1.38 ^a	10.80 \pm 0.97 ^a
RN20 (n=5)	12.80 \pm 1.56 ^a	10.20 \pm 0.37 ^a	10.60 \pm 1.36 ^{ab}	10.80 \pm 0.49 ^a	10.60 \pm 1.12 ^a
RN40 (n=5)	10.20 \pm 1.39 ^a	11.20 \pm 1.39 ^a	13.60 \pm 1.29 ^b	13.80 \pm 1.16 ^b	12.80 \pm 1.24 ^a
Promedio	10.8 \pm 0.90	10.33 \pm 0.57	10.93 \pm 0.92	11.53 \pm 0.72	11.40 \pm 0.65
<i>P</i>	0.28	0.54	0.07	0.07	0.34

RN0= 0% de restricción en los requerimientos de PC y EM

RN20= 20% de restricción en los requerimientos de PC y EM

RN40= 40% de restricción en los requerimientos de PC y EM

^{a, b} Cifras con literal diferente dentro de la misma columna son estadísticamente distintas ($P < 0.1$)

Cuadro 8. Efecto del nivel de restricción nutricional sobre el diámetro del folículo mayor (mm) en los días del ciclo estral posteriores a la emergencia de olas foliculares.

(Media mínimo cuadrática \pm e.e.).

Tratamiento	Día 1	Día 5s	Día 9	Día 13	Día 17
RN0 (n=5)	6.26 \pm 0.27 ^a	6.22 \pm 0.14 ^a	6.16 \pm 0.41 ^a	6.32 \pm 0.24 ^a	6.10 \pm 0.21 ^a
RN20 (n=5)	7.54 \pm 0.29 ^b	7.52 \pm 0.22 ^b	7.16 \pm 0.20 ^{ab}	7.28 \pm 0.22 ^b	7.28 \pm 0.23 ^b
RN40 (n=5)	7.56 \pm 0.21 ^b	7.80 \pm 0.30 ^b	7.60 \pm 0.42 ^b	7.74 \pm 0.22 ^b	7.48 \pm 0.07 ^b
Promedio	7.12 \pm 0.21	7.18 \pm 0.22	6.97 \pm 0.25	7.11 \pm 0.20	6.95 \pm 0.19
<i>P</i>	0.0058	0.0008	0.0402	0.0023	0.0004

^{a, b} Cifras con literal diferente dentro de la misma columna son estadísticamente distintas ($P \leq 0.1$)

Con respecto al diámetro del segundo folículo en tamaño durante los días 1, 5, 9, 13 y 17 del ciclo estral, se observó el mismo efecto del nivel de restricción nutricional que en el tamaño del folículo mayor ($P < 01$) encontrándose folículos más grandes en los animales restringidos (Cuadro 9) Del mismo modo no se observaron efectos debidos al día del ciclo estral ($P > 05$) o a su interacción con el tratamiento de RN ($P > 05$)

Cuadro 9. Efecto del nivel de restricción nutricional sobre el diámetro (mm) del segundo folículo en tamaño durante los días del ciclo estral posteriores a la emergencia de olas foliculares. (Media mínimo cuadrática \pm e.e.)

Tratamiento	Día 1	Día 5	Día 9	Día 13	Día 17
RN0 (n=5)	5.70 \pm 0.28 ^a	5.64 \pm 0.31 ^a	5.46 \pm 0.24 ^a	5.54 \pm 0.25 ^a	5.44 \pm 0.16 ^a
RN20 (n=5)	6.64 \pm 0.28 ^{ab}	6.40 \pm 0.20 ^{ab}	6.32 \pm 0.09 ^{ab}	6.50 \pm 0.19 ^b	6.26 \pm 0.30 ^{ab}
RN40 (n=5)	7.00 \pm 0.18 ^b	6.72 \pm 0.16 ^b	6.92 \pm 0.34 ^b	7.08 \pm 0.15 ^b	6.98 \pm 0.10 ^b
Promedio	6.45 \pm 0.20	6.25 \pm 0.17	6.23 \pm 0.21	6.37 \pm 0.20	6.23 \pm 0.20
P	0.0097	0.0182	0.0043	0.0005	0.0007

RN0= 0% de restricción en los requerimientos de PC y EM

RN20= 20% de restricción en los requerimientos de PC y EM.

RN40= 40% de restricción en los requerimientos de PC y EM.

^{a, b} Cifras con literal diferente dentro de la misma columna son estadísticamente distintas ($P \leq 01$)

Una vez clasificados los folículos por tamaño, se observó una diferencia en el número de folículos grandes (≥ 6 mm) asociada con el nivel de restricción nutricional ($P < 001$), encontrándose una mayor cantidad en los animales restringidos con excepción del día 1 en que el grupo RN20 tuvo más folículos que RN40. En RN0 se observaron diariamente un promedio de 3.60 ± 0.86 folículos grandes, en RN20 9.00 ± 0.81 y en RN40 9.96 ± 1.45 . El número de folículos grandes en los días del ciclo estral posteriores a la emergencia

de las foliculares puede observarse en el Cuadro 10. No se encontró efecto alguno ($P > .05$) relacionado con el día del ciclo estral o su interacción con el nivel de restricción nutricional.

Cuadro 10. Efecto del nivel de restricción nutricional sobre el número de folículos grandes ($\geq 6\text{mm}$) en los días del ciclo estral posteriores a la emergencia de las ondas foliculares.
(Media mínimo cuadrática \pm e.e)

Tratamiento	Día 1	Día 5	Día 9	Día 13	Día 17
RN0 (n=5)	4.40 \pm 1.40 ^a	3.60 \pm 0.51 ^a	3.40 \pm 0.97 ^a	4.00 \pm 0.89 ^a	2.60 \pm 0.51 ^a
RN20 (n=5)	11.20 \pm 1.20 ^b	8.40 \pm 0.51 ^b	8.60 \pm 1.16 ^{ab}	9.40 \pm 0.68 ^b	7.40 \pm 0.51 ^b
RN40 (n=5)	8.80 \pm 1.40 ^{ab}	8.20 \pm 1.30 ^b	10.40 \pm 2.01 ^b	11.20 \pm 1.43 ^b	11.20 \pm 1.16 ^c
Promedio	8.13 \pm 1.03	6.73 \pm 0.74	7.46 \pm 1.11	8.20 \pm 0.99	7.06 \pm 1.03
<i>P</i>	0.0112	0.0025	0.0141	0.0011	0.0001

RN0= 0% de restricción en los requerimientos de PC y EM

RN20= 20% de restricción en los requerimientos de PC y EM.

RN40= 40% de restricción en los requerimientos de PC y EM.

^{a, b, c} Cifras con literal diferente dentro de la misma columna son estadísticamente distintas ($P < 01$)

En relación a los folículos medianos+pequeños ($<6\text{ mm}$) también hubo una influencia del nivel de restricción nutricional, observándose una tendencia inversa a la observada en los folículos grandes, es decir, un número menor en los animales restringidos ($P < 01$). En promedio se observaron 6.08 ± 1.36 folículos en RN0, 1.92 ± 0.56 en RN20 y 2.36 ± 0.82 en RN40 y las medias de los grupos restringidos sólo fueron diferentes el día 17 ($P < 01$). Como en el caso de los folículos grandes el número de folículos medianos+pequeños tampoco se vio influenciado por el día del ciclo estral o su interacción con el nivel de restricción nutricional. El número de folículos medianos+pequeños en los días posteriores a la emergencia de las ondas foliculares durante el ciclo estral pueden observarse en el Cuadro 11

Cuadro 11. Efecto del nivel de restricción nutricional sobre el número de folículos medianos + pequeños (< 6mm) en los días del ciclo estral posteriores a la emergencia de olas foliculares.

(Media mínimo cuadrática ± e.e.)

Tratamiento	Día 1	Día 5	Día 9	Día 13	Día 17
RN0 (n=5)	5.00 ± 1.89 ^a	6.00 ± 0.71 ^a	5.20 ± 1.56 ^a	6.00 ± 1.38 ^a	8.20 ± 1.24 ^a
RN20 (n=5)	1.60 ± 0.40 ^a	1.80 ± 0.37 ^b	2.00 ± 0.45 ^a	1.20 ± 0.58 ^b	3.00 ± 1.00 ^b
RN40 (n=5)	1.40 ± 0.68 ^a	3.00 ± 0.84 ^b	3.20 ± 1.32 ^a	2.60 ± 0.68 ^{ab}	1.60 ± 0.60 ^b
Promedio	2.66 ± 0.77	3.60 ± 0.59	3.46 ± 0.73	3.26 ± 0.74	4.26 ± 0.92
P	0.0933	0.0023	0.2088	0.0108	0.0012

RN0= 0% de restricción en los requerimientos de PC y EM

RN20= 20% de restricción en los requerimientos de PC y EM.

RN40= 40% de restricción en los requerimientos de PC y EM.

^{a, b} Cifras con literal diferente dentro de la misma columna son estadísticamente distintas (P < 01)

7.2.3 Pesos de órganos reproductivos al sacrificio.

El peso promedio del tracto reproductivo de todos los animales experimentales fue de 66.88 ± 4.16 g, el ovario izquierdo pesó 2.11 ± 0.13 g y el ovario derecho 2.79 ± 0.33 g. No se encontraron diferencias asociadas al nivel de restricción nutricional (P > 05) como puede observarse en el Cuadro 12.

Cuadro 12. Efecto del nivel de restricción nutricional sobre el peso de los órganos reproductivos.

(Media mínimo cuadrática ± e.e.)

Tratamiento	Tracto reproductivo (g)	Ovario derecho (g)	Ovario izquierdo (g)
RN0 (n=4)	73.17 ± 12.75	2.63 ± 0.20	2.23 ± 0.37
RN20 (n=7)	70.40 ± 6.77	3.03 ± 0.70	2.20 ± 0.24
RN40 (n=7)	59.75 ± 4.40	2.63 ± 0.51	1.96 ± 0.16

Tratamiento, P > 05.

RN0= 0% de restricción en los requerimientos de PC y EM

RN20= 20% de restricción en los requerimientos de PC y EM.

RN40= 40% de restricción en los requerimientos de PC y EM.

En los componentes ováricos estroma y fluido folicular, tampoco se encontraron diferencias debidas al tratamiento de RN analizando en conjunto o por separado ambos ovarios (Cuadro 13, $P > .05$). En el caso de tejido lúteo, no se realizó una comparación estadística entre tratamientos de RN pues únicamente un animal del grupo RN0 y 2 del RN20 presentaron tejido lúteo.

Cuadro 13. Efecto del nivel de restricción nutricional sobre componentes del ovario.
(Media mínimo cuadrática \pm e.e.)

Componente ovárico	RN0 (n=4)	RN20 (n=7)	RN40 (n=7)
ESTROMA OVARICO (g)			
Ovario derecho	2.11 \pm 0.22	1.85 \pm 0.40	1.88 \pm 0.17
Ovario izquierdo	1.94 \pm 0.24	1.69 \pm 0.28	1.73 \pm 0.13
Total	4.05 \pm 0.46	3.54 \pm 0.65	3.61 \pm 0.27
FLUIDO FOLICULAR (g)			
Ovario derecho	0.48 \pm 0.11	0.88 \pm 0.39	0.75 \pm 0.40
Ovario izquierdo	0.16 \pm 0.04	0.37 \pm 0.10	0.22 \pm 0.06
Total	0.64 \pm 0.11	1.25 \pm 0.44	0.97 \pm 0.41
TEJIDO LÚTEO* (g)			
Ovario derecho	0	0.30 \pm 0.20	0
Ovario izquierdo	0.17 \pm 0.17	0.13 \pm 0.13	0
Total	0.17 \pm 0.17	0.43 \pm 0.28	0

Tratamiento, $P > .05$

RN0= 0% de restricción en los requerimientos de PC y EM.

RN20= 20% de restricción en los requerimientos de PC y EM.

RN40= 40% de restricción en los requerimientos de PC y EM.

*Sólo se encontró tejido lúteo en un animal del grupo RN0 y 2 del grupo RN20

7.3.0 Función adrenal.

Los efectos a corto, mediano y largo plazo de los niveles de subnutrición utilizados en este experimento sobre la función adrenal, fueron estimados mediante la evaluación de: 1) La concentración plasmática (o sérica en su caso) de cortisol y 2) Como información adicional los pesos y características histológicas de las glándulas adrenales.

7.3.1 Función adrenal estimulada.

Las respuestas al estrés de transporte obtenidas en la prueba de estabilización de la misma, no mostraron diferencias al agrupar los animales de acuerdo a su posterior asignación de tratamientos de RN ($P > .50$) La respuesta promedio general fue de $4.95 \pm 0.43 \mu\text{g/dl}$, muy similar a la respuesta obtenida en la prueba de origen (semana 0) del periodo experimental ($4.44 \pm 0.42 \mu\text{g/dl}$) que puede observarse en el Cuadro 14. Esta similitud nos sugiere que se logró estandarizar la respuesta adrenal.

El tiempo expresado en semanas influyó sobre la respuesta al estrés de transporte ($P = .02$, Cuadro 14), lo que no ocurrió con el tratamiento o la interacción de éste con la semana ($P > .05$, Cuadro 15) La respuesta al estrés de transporte a través del tiempo no siguió una tendencia continua. Como puede observarse en el Cuadro 14, las variaciones de esta respuesta siguieron un patrón de disminución e incremento alternados, sin embargo, estadísticamente la única respuesta diferente fue la de la semana 27 con respecto a la 0 y 18 ($P > .05$), mientras que la semana 9 sólo tendió ($P < .15$) a ser diferente de la 0 y 18.

Cuadro 14. Efecto del tiempo expresado en semanas, independiente del nivel de restricción nutricional, sobre la respuesta adrenocortical al estrés de transportación (Cortisol sérico pos-transporte menos cortisol sérico pre-transporte)

(Media mínimo cuadrática \pm e.e.)

Semana	n	Cortisol sérico ($\mu\text{g/dl}$)
0	19	4.44 ± 0.42^a
9	19	3.63 ± 0.40^{ab}
18	19	4.30 ± 0.40^a
27	19	3.35 ± 0.30^b

Semana, $P = .02$

^{a, b} Cifras con literal diferente son estadísticamente distintas ($P < .01$)

**Cuadro 15. Efecto del nivel de restricción nutricional a través del tiempo
sobre la respuesta adrenocortical al estrés de transportación
(Cortisol sérico pos-transporte menos cortisol sérico pre- transporte)
(Media mínimo cuadrática \pm e.e.)**

SEMANA TRATAMIENTO	0	9	18	27
RN0 (n=5) ($\mu\text{g/dl}$)	4.2 ± 1.12	4.3 ± 0.90	4.7 ± 0.82	3.4 ± 0.50
RN20 (n=7) ($\mu\text{g/dl}$)	4.7 ± 0.80	3.4 ± 0.63	4.7 ± 0.6	3.7 ± 0.50
RN40 (n=7) ($\mu\text{g/dl}$)	4.4 ± 0.50	3.4 ± 0.50	3.5 ± 0.70	2.9 ± 0.50

Tratamiento y Tratamiento \times Semana, $P = 0.57$

RN0= 0% de restricción en los requerimientos de PC y EM

RN20= 20% de restricción en los requerimientos de PC y EM

RN40= 40% de restricción en los requerimientos de PC y EM.

7.3.2 Función adrenal no estimulada.

La concentración media de cortisol durante el muestreo intensivo de 24 horas fue influida ($P < 0.01$) por el efecto del tiempo expresado en semanas (Figura 3), pero no por el tratamiento o su interacción con la semana ($P > 0.05$). En las semanas 9 y 18 la concentración media de cortisol fue mayor que en las semanas 0 y 27 (1.2 ± 0.16 , 1.7 ± 0.28 , 1.8 ± 0.14 y 1.1 ± 0.13 $\mu\text{g/dl}$ para las semanas 0, 9, 18 y 27, respectivamente; $P = 0.05$ y $P < 0.01$ para las diferencias entre semanas 9 vs 0 y 27 y 18 vs 0 y 27). Las concentraciones medias de cortisol correspondientes a la interacción del nivel de restricción nutricional y el tiempo expresado en semanas fueron las siguientes: 0.85 ± 0.30 , 1.35 ± 0.28 y 1.11 ± 0.29 $\mu\text{g/dl}$ en la semana 0; 2.01 ± 0.64 , 2.09 ± 0.34 y 1.18 ± 0.41 $\mu\text{g/dl}$ en la semana 9; 1.91 ± 0.77 , 1.93 ± 0.53 y 1.66 ± 0.52 $\mu\text{g/dl}$ en la semana 18 y 1.11 ± 0.31 , 1.20 ± 0.17 y 1.09 ± 0.17 $\mu\text{g/dl}$ en la semana 27 para RN0, RN20 y RN40 respectivamente

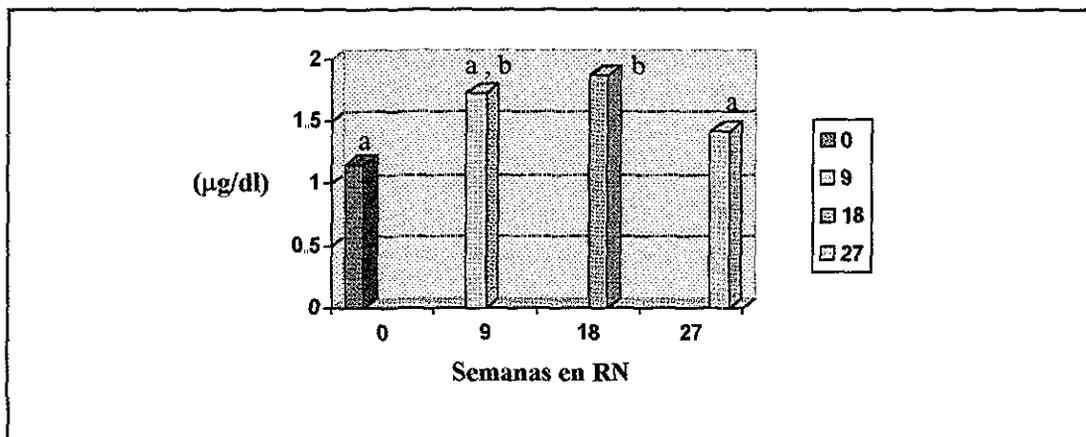


Figura 4. Efecto del tiempo expresado en semanas, independiente del nivel de restricción nutricional, sobre la concentración plasmática media de cortisol (promedio de 24 hrs)

Semana, $P < 0.01$.

e.e combinado = 0.18

Medias estadísticamente distintas tienen diferente literal ($P \leq 0.05$)

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

La concentración de cortisol durante el muestreo intensivo fue influida por el efecto del tiempo expresado en semanas, la hora del día en que se colectaron las muestras y la interacción entre estos dos factores ($P < 0.01$). En la Figura 4 se presentan las concentraciones plasmáticas de cortisol a lo largo del periodo de muestreo intensivo en cada una de las semanas evaluadas (interacción semana x hora de colección). Como puede observarse, independientemente de la semana en tratamiento, las concentraciones plasmáticas de cortisol siguieron un patrón de incremento en las primeras horas de la mañana (muestréos 2 a 5) para después regresar a concentraciones basales. Durante ese periodo de incremento, se reflejan en forma más evidente las diferencias relativas a la interacción semana x hora de colección, con concentraciones plasmáticas de cortisol mayores en las semanas 9 y 18 con respecto a las semanas 0 y 27 (Cuadro 16) en forma similar a lo observado con las concentraciones medias de cortisol (Figura 3).

Ni el nivel de restricción nutricional ni la interacción de este con la semana en tratamiento u hora de muestreo influyeron ($P > 0.05$) en las concentraciones de cortisol a lo largo del muestreo intensivo de 24 horas. Como puede observarse en la Figura 5, el patrón de cambios en concentración plasmática de cortisol asociados a la hora de muestreo se presentó en forma muy similar en los diferentes tratamientos de restricción nutricional.

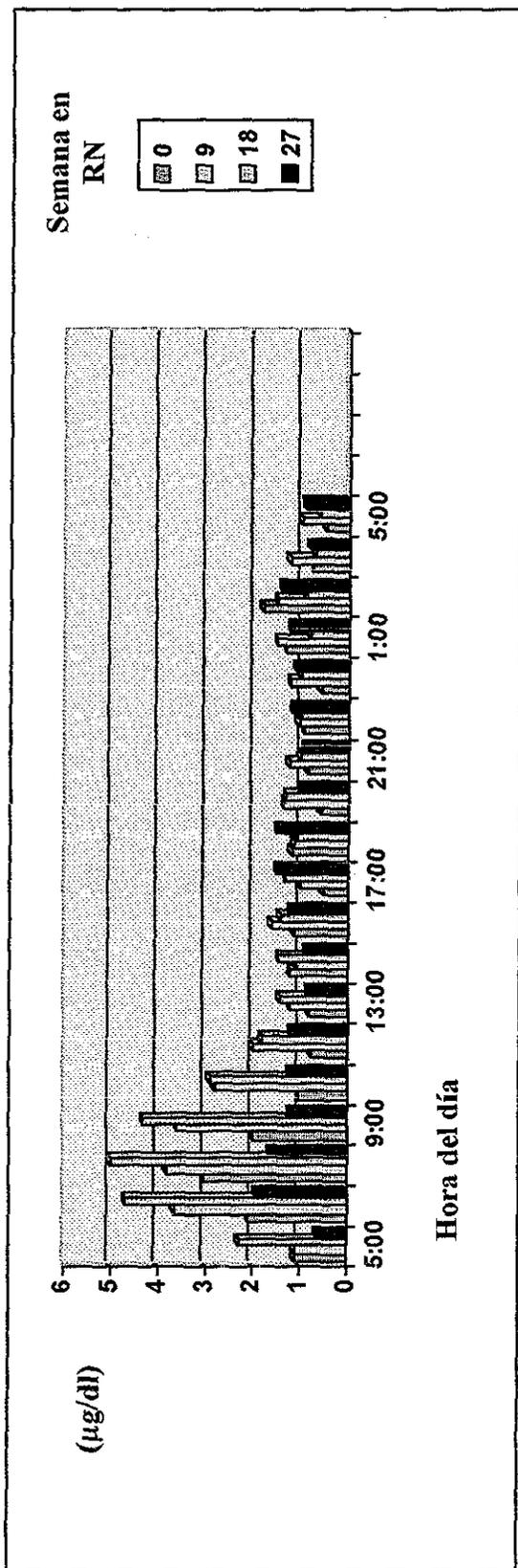


Figura 5. Efecto de la interacción entre el tiempo expresado en semanas y la hora del día en que se colectaron las muestras sobre la concentración plasmática de cortisol.

Semana x Hora del día, $P < .01$.

e.e. combinado = 0.46

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Cuadro 16. Concentraciones plasmáticas de cortisol ($\mu\text{g/dl}$) durante las primeras horas de la mañana (muestras 2 a 5), observadas a partir del muestreo intensivo de 24 h en las diferentes semanas de evaluación.

(Media mínimo cuadrática \pm e.e.)

Muestra N°	Semana 0	Semana 9	Semana 18	Semana 27
2 (0620)	2.06 \pm 0.55	3.67 \pm 0.25	4.65 \pm 0.46	1.88 \pm 0.22
3 (0740)	3.02 \pm 0.83	3.82 \pm 0.39	5.02 \pm 0.37	1.60 \pm 0.39
4 (0900)	1.97 \pm 0.61	3.57 \pm 0.53	4.31 \pm 0.43	1.16 \pm 0.41
5 (1020)	1.02 \pm 0.22	2.75 \pm 0.57	2.88 \pm 0.42	1.16 \pm 0.36

Semana x Hora del día, $P < 0.1$

7.3.3 Pesos y características histológicas de adrenales.

El peso promedio de las glándulas adrenales considerando todos los animales experimentales fue de 1.89 \pm 0.11, 1.84 \pm 0.11 y 3.73 \pm 0.21 g, para la adrenal derecha, izquierda y peso total respectivamente. Estos mismos pesos luego de agrupar por tratamientos se presentan en el Cuadro 17. Como puede observarse, ninguno de los tratamientos de restricción nutricional afectó ($P > 0.05$) el peso de las glándulas adrenales ya sea considerándolas por separado o en conjunto.

Cuadro 17. Efecto del nivel de restricción nutricional sobre el peso de las glándulas adrenales.

(Media mínimo cuadrática \pm e.e.)

Tratamiento	Adrenal derecha (g)	Adrenal izquierda (g)	Peso total (g)
RN0 (n=4)	1.72 \pm 0.11	1.70 \pm 0.14	3.42 \pm 0.24
RN20 (n=7)	1.83 \pm 0.17	1.74 \pm 0.17	3.57 \pm 0.33
RN40 (n=7)	2.05 \pm 0.20	2.01 \pm 0.20	4.06 \pm 0.40

Tratamiento, $P > 0.05$

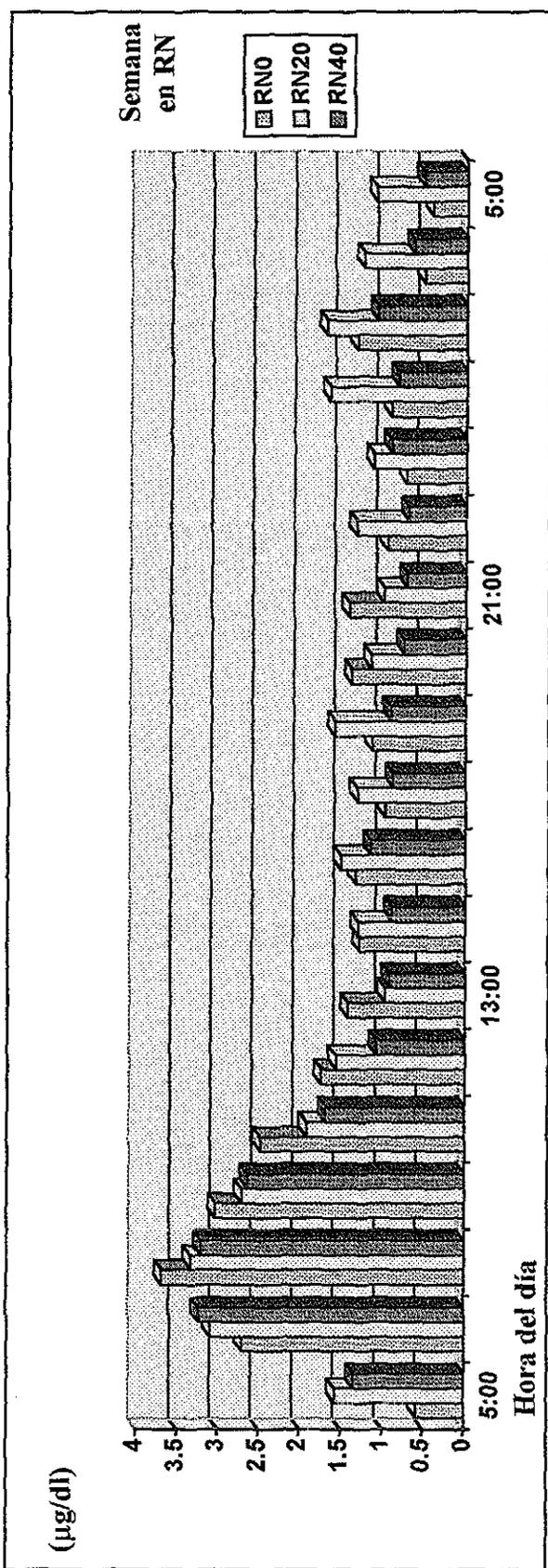


Figura 6. Efecto del nivel de restricción nutricional x hora de muestreo sobre la concentración plasmática de cortisol a lo largo del muestreo intensivo de 24 h.

Tratamiento x hora de muestreo, $P > .05$.

e.e. combinado=0.46

RN0= 0% de restricción en los requerimientos de PC y EM.

RN20= 20% de restricción en los requerimientos de PC y EM.

RN40= 40% de restricción en los requerimientos de PC y EM.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

El espesor de la corteza adrenal considerando todos los animales experimentales fue de 1.67 ± 0.09 y 1.45 ± 0.08 mm para la glándula derecha y la izquierda respectivamente. Para el caso del espesor de la zona productora de cortisol (zona fascicular + zona reticular) éste fue de 1.46 ± 0.08 y 1.24 ± 0.07 mm para las glándulas derecha e izquierda respectivamente. En el Cuadro 18 se pueden observar las medidas de esta variable agrupadas por nivel de restricción nutricional, efecto para el cual no se encontraron diferencias significativas ($P > .05$)

Cuadro 18. Efecto del nivel de restricción nutricional sobre el espesor de la corteza adrenal y de su correspondiente zona productora de cortisol (zona fascicular + zona reticular)

(Media mínimo cuadrática \pm e.e.)

TRATAMIENTO	Adrenal derecha Corteza total (mm)	Adrenal derecha Zona productora de cortisol (mm)	Adrenal izquierda Corteza total (mm)	Adrenal izquierda Zona productora de cortisol (mm)
RN0 (n=4)	1.73 ± 0.21	1.50 ± 0.20	1.55 ± 0.12	$1.34 \pm .10$
RN20 (n=7)	1.69 ± 0.16	1.45 ± 0.16	1.58 ± 0.14	1.34 ± 0.13
RN40 (n=7)	1.63 ± 0.13	1.44 ± 0.12	$1.25 \pm .08$	1.09 ± 0.10

Tratamiento, $P > .05$

RN0= 0% de restricción en los requerimientos de PC y EM.

RN20= 20% de restricción en los requerimientos de PC y EM.

RN40= 40% de restricción en los requerimientos de PC y EM.

VIII.-DISCUSIÓN

Los resultados muestran que con los niveles de RN empleados en este experimento se crearon tres grupos de cabras en diferente estado nutricional. Los animales del grupo RN0 prácticamente mantuvieron su peso a lo largo de las 36 semanas del experimento mientras que los animales restringidos lo estuvieron perdiendo (Cuadro 3) Al finalizar el experimento el grupo RN20 había perdido un 7.8% de su PV con respecto al inicio de los tratamientos y el grupo RN40 un 20.5%.

En el periodo de -15 a 0 días, al final del PE, luego de agrupar a los animales de acuerdo a la asignación posterior de tratamientos, el análisis estadístico del CPV con respecto al día 0, no mostró que hubiera diferencias significativas ($P > .05$) entre los tres niveles de RN. Lo anterior implica que no existían diferencias en el estado nutricional de los animales al inicio del experimento y muy probablemente tampoco diferencias metabólicas importantes.

Con relación a la función ovárica, los niveles de RN empleados en este experimento en los periodos de 30 a 60 y 60 a 120 días no afectaron ninguna de las variables empleadas para describir la función lútea (Cuadro 5). En ese sentido se ha encontrado evidencia directa de que la restricción nutricional afecta la producción y liberación de progesterona del cuerpo lúteo en cabras durante algunas etapas reproductivas. Conway *et al.* (1996) observaron en cabras Angora sometidas a una dieta restringida (65% EM y 61% PC) por 6 semanas durante la preñez tardía, que el incremento cercano al parto de las concentraciones plasmáticas de estrógenos fue consistentemente mayor en el grupo restringido sugiriendo una tendencia a un parto más temprano. Por otra parte, las concentraciones plasmáticas de progesterona también fueron significativamente más altas durante las semanas 4 y 5 en el grupo restringido.

Mbayahaga *et al.* (1998) compararon las pérdidas de peso vivo y el retorno a la actividad ovárica y la presentación de estros en ovejas y cabras durante el posparto. Los animales fueron pesados cada mes y muestreados tres veces por semana para evaluar la secreción de progesterona. En ambas especies el peso disminuyó significativamente después del parto ($P < 0.05$) y la correlación de cambio de peso vivo y reinicio de la actividad ovárica fue de $r=0.81$ ($P < 0.01$) en las ovejas y de $r=0.58$ ($P < 0.05$) en las cabras, lo que sugirió que en las ovejas la pérdida de peso es una limitante más importante para la presentación de estros y el reinicio de la actividad ovárica después del parto que en las cabras. Los resultados del análisis de las variables descriptivas de la función lútea en este experimento, sugieren que la pérdida de peso tiene poca o nula influencia sobre la actividad lútea en las cabras con actividad ovárica cíclica y/o por otro lado, que la pérdida de peso que se logró inducir en este experimento no fue suficiente para influir dicha actividad, tal vez debido a la buena condición corporal de origen de los animales y/o al tiempo en RN cuando se hizo la evaluación. Al respecto es necesario hacer dos consideraciones. Primero, es probable que los efectos de la

RN se aminoraran dado que a pesar del PE, cuyo objetivo era aplicar la RN a animales manteniendo su peso, al inicio del experimento (periodo -15 a 0 d) las cabras lo estaban ganando ($+1.58 \pm 0.64$ kg). Segundo, aunque la asignación del tratamiento se hizo de manera aleatoria, en el grupo RN0 quedaron incluidos los animales que estaban ganando más peso, en el grupo RN20 los que le seguían y en el RN40 los que menos.

La duración de la fase lútea del ciclo estral fue la misma para todos los niveles de RN en ambos periodos de medición sin observarse diferencias entre dichos periodos (16.8 ± 0.93 y 16.36 ± 2.66 , para 30-60 y 60-120 d respectivamente; $P > 0.05$). Esa duración concuerda con datos encontrados anteriormente por Chemineau *et al* (1982) en cabras Alpinas (15 días en ciclos esterales naturales y 16 d en inducidos) y por Leyva-Ocariz *et al* (1995) en cabras Alpina x Nubia (16 d)

La concentración máxima de progesterona observada, considerando todos los animales experimentales en los periodos 30-60 d y 60-120 d (11.23 ± 1.26 y 11.40 ± 1.20 ng/ml, respectivamente), fue similar a la encontrada por Leyva-Ocariz *et al* (1995) con concentraciones máximas de 10 ng/ml en cabras Alpina x Nubia y 12 ng/ml en animales nativos de Venezuela. Del mismo modo, la concentración media de progesterona en general (6.93 ± 0.53 y 8.16 ± 0.80 ng/ml, para los periodos 30-60 y 60-120 días, respectivamente) también fue similar a los datos encontrados por Chemineau *et al* (1982), 4.53 ng/ml y 7.54 ng/ml en ciclos esterales naturales e inducidos respectivamente. Es importante mencionar como puede observarse en el Cuadro 4 que todos los animales presentaban una función lútea similar antes del inicio de la RN (DCL, 15.9 ± 1.22 d; P4_MED, 7.36 ± 0.62 ng/ml ; P4_MAX, 10.80 ± 0.88 ng/ml) lo cual refuerza la conclusión de que bajo las condiciones de nuestro experimento, los niveles y tiempos de RN evaluados no influyeron sobre la actividad lútea.

A pesar de la tendencia de efecto de la interacción nivel de restricción nutricional x día de muestreo ($P = .08$) que se observó sobre el perfil de concentración sérica de progesterona en los primeros 15 días del ciclo estral en el periodo de 30 a 60 días en RN, no se pudo discernir un patrón de secreción diferente entre los tratamientos de RN (Figura 1). Las concentraciones más altas de progesterona se alcanzaron el día 15 del ciclo estral (9.18 ± 0.58 ng/ml), resultados que coinciden con los de Leyva-Ocariz *et al* (1995) en cabras nativas de Venezuela. Así mismo y a diferencia de Leyva-Ocariz *et al* (1996), no se encontraron diferencias entre días del ciclo estral en las concentraciones séricas de cortisol (Figura 2) ni asociación entre dichas concentraciones y las concentraciones séricas coincidentes o desfasadas de progesterona.

La estacionalidad reproductiva es un fenómeno complejo cuya manifestación presenta gran variabilidad dependiendo de factores como raza, latitud geográfica, año, edad, condición corporal, estado fisiológico,

manejo, presencia del macho e historia fotoperiódica anterior del rebaño (Shelton, 1991). En ese sentido, existen animales muy estacionales como los ovinos Soay en los cuales el fotoperiodo es el principal determinante de la expresión de actividad reproductiva estacional y la influencia de otros factores ambientales (ej. nutrición) o sociales (ej. presencia del macho) es muy limitada (Adam y Findlay, 1997). En el otro extremo, podemos ubicar a los animales considerados oportunistas como es el caso de los ovinos Merino, los cuales pueden reproducirse en cualquier momento del año si las condiciones ambientales, independientes del fotoperiodo, son apropiadas (Martin *et al.*, 1994). En esta raza de borregos al igual que en la Pelibuey, los animales de hecho son sensibles a los estímulos fotoperiódicos aunque el efecto de estos sobre la actividad reproductiva es ampliamente modulado por factores ambientales y sociales dentro de los cuales la nutrición es uno de los factores más importantes (Álvarez *et al.*, 1990; González *et al.*, 1992 y Cruz *et al.*, 1994; Citados por Cerna *et al.*, 2000).

En cabras a su vez, existen razas muy estacionales (razas originadas en latitudes altas, $> 40^\circ$; Pelletier *et al.*, 1987; Citado por Chemineau *et al.*, 1992) y otras como es el caso de las Nubias, Criollas y Granadinas que no presentan una estacionalidad reproductiva muy marcada (Trejo *et al.*, 1987; Valencia *et al.*, 1988; Citados por Cerna *et al.*, 2000). En estas últimas, en teoría, los factores ambientales y sociales deberían ser importantes moduladores del efecto del fotoperiodo, por lo que sería de esperarse un efecto relevante del estado nutricional sobre la expresión de la estacionalidad reproductiva. Ejemplo de ello es lo encontrado por Walkden-Brown *et al.* (1993) en cabras Cashmere, en las cuales existen evidencias de que además de los estímulos fotoperiódicos, los estímulos sociales (como la exposición de los machos a hembras en estro) y nutricionales son reguladores importantes de los ciclos reproductivos estacionales.

En este caso y a diferencia de lo esperado, se encontró que la duración de la estación reproductiva estimada a partir de la variable FCL no fue modificada por el nivel de RN (Cuadro 6), aún estando en latitudes dentro de las cuales se ha observado un comportamiento reproductivo poco estacional en la raza Nubia. Lo anterior sugiere que en el caso de esta raza, el comportamiento reproductivo estacional es gobernado predominantemente por el fotoperiodo o bien que la pérdida de peso producida (-7.8 y -20.5 % de peso vivo en los grupos RN20 y RN40 respectivamente) hasta el momento en que los animales entraron en anestro (112.1 ± 9.33 d), no fue una señal de alerta lo suficientemente grande para modificar el periodo de tiempo durante el que ciclaron los animales. Finalmente es necesario mencionar que solamente se evaluó el evento de terminación de la estación reproductiva y no el reinicio de la actividad ovárica en la siguiente estación reproductiva, por lo que se desconoce si este último evento podría haber sido afectado por la RN aplicada durante el presente experimento. A este respecto cabe mencionar, que al momento del sacrificio se encontró tejido lúteo en algunos animales de los grupos RN0 y RN20 mas no en los del grupo

RN40. Lo anterior pudiera indicar que en los grupos menos restringidos se estaba dando el inicio de actividad reproductiva estacional antes que en el grupo con un mayor grado de estrés nutricional.

En relación a los resultados concernientes a la descripción de las poblaciones foliculares, es muy importante mencionar que a pesar de que la técnica de ultrasonografía transrectal se considera un método confiable para la identificación y supervisión de estructuras ováricas en pequeños rumiantes (Dorn *et al.*, 1989; González de Bulnes *et al.*, 1994; Citado por González de Bulnes *et al.*, 1999 y Baril *et al.*, 2000), las limitaciones anatómicas que impiden la manipulación de los ovarios permiten solamente registrar con seguridad las estructuras presentes en la porción que se encuentra orientada hacia el recto. Debido a esto y a que en este caso la calidad de las imágenes ultrasonográficas no permitió la correcta identificación de folículos <math>< 3\text{ mm}</math>, cabe resaltar que los resultados que se obtuvieron solamente pueden considerarse como parciales. Sin embargo, el número total de folículos por día del ciclo estral (11.33 ± 0.78 ; Cuadro 7) fue similar al resultado encontrado por González de Bulnes *et al.* (1999) en cabras Granadinas (9.1 ± 0.9 folículos). Este dato podría ser variable entre razas dependiendo de la tasa ovulatoria y en ese sentido se ha observado que durante ciclos estrales de longitud normal la hembra Nubia produce un número promedio de 3.1 cuerpos lúteos (Shelton, 1960b; Citado por Camp *et al.*, 1983), reflejo de una tasa ovulatoria considerablemente mayor que para muchas otras razas de cabras. Según los hallazgos de Driancourt y Jego (1985), la correlación entre el número de cuerpos lúteos y folículos antrales en el ciclo estral para la raza ovina Booroola fue baja ($r = 0.22$). En contraste en la raza Merino, las ovejas que tuvieron dos ovulaciones en el ciclo previo tuvieron significativamente más folículos antrales que las que tuvieron una sola ovulación (71.2 ± 17.5 vs 43.4 ± 11.2 respectivamente; $P < .05$). Así mismo, Echternkamp (2000) comparando ganado bovino de carne seleccionado genéticamente para la producción de gemelos con hembras testigo no seleccionadas, concluyó que en las olas foliculares de las primeras son reclutados más folículos a partir de la cohorte de folículos medianos en crecimiento y seleccionados dos o más folículos ovulatorios. En las hembras seleccionadas se observó el doble de folículos secundarios, 50% más folículos antrales pequeños y medianos y una frecuencia de más del 70% de ovulaciones múltiples. Otro factor a considerar cuando se comparan resultados relacionados con las poblaciones de folículos antrales es la época del año. Relacionado con esto, Lammoglia *et al.* (1996) concluyeron que las poblaciones foliculares pueden verse modificadas por la estación del año puesto que observaron un mayor número y tamaño de folículos durante la primavera que durante el otoño en ganado *Bos indicus*.

Aunque no se pudo determinar si los folículos mayores observados en este estudio fueron folículos potencialmente ovulatorios, su tamaño en los grupos restringidos (7.37 ± 0.30 y 7.62 ± 0.33 mm para RN20 y RN40 respectivamente; Cuadro 8) coincide con los hallazgos respecto a folículos ovulatorios de González de Bulnes *et al.* (1999) en cabras Granadinas (7.4 ± 0.5 mm), Schwarz y Wierzchós (2000) en cabras Polish blanca (7mm) y Castro *et al.* (1998) en cabras Saanen (7 ± 0.5 mm). En contraste, en el

grupo RN0 se encontró un tamaño de folículos mayores ligeramente inferior (6.26 ± 0.40 mm) a lo descrito por los autores antes mencionados para folículos ovulatorios. Por otra parte, Ginther y Kot (1994) observaron folículos ovulatorios en cabras Saanen mayores (8-12 mm) a los encontrados en nuestros animales experimentales o en las investigaciones antes referidas.

No se observaron diferencias en el número total de folículos antrales entre los días preestablecidos del ciclo estral que fueron evaluados. Una vez clasificados por tamaño, tampoco se observaron efectos de día del ciclo estral sobre el número de folículos antrales grandes ($P > .05$), aunque se observó cierta tendencia de variación en el número de folículos < 6 mm, los cuales siguieron un patrón muy similar en los grupos RN0 y RN20 (menor número de folículos en función directa del nivel de restricción nutricional). Según los datos encontrados por González de Bulnes *et al.* (1999) en cabras Granadina, la población total de folículos antrales se mantuvo constante hasta el día 17 del ciclo estral y el total de folículos pequeños y medianos no varió en relación al día del ciclo estral aunque los folículos grandes sí. La constancia en el número total de folículos hasta el día 17 del ciclo estral, que fue el mismo periodo analizado en este estudio, se debe al inicio de manifestación de la dominancia. Según los datos obtenidos por este autor solo hasta después del día 17 los folículos potencialmente ovulatorios pueden ejercer un efecto de dominancia completo e inhibir a los folículos subordinados.

El tamaño del folículo mayor tampoco se vió afectado por el día del ciclo estral (Cuadro 8). En relación a ello, Pretorius (1971, Citado por Camp *et al.*, 1983) observó que las alteraciones en el tamaño folicular en las cabras ocurren principalmente antes y durante el estro. Salama (1972, Citado por Camp *et al.*, 1983), a su vez encontró que el crecimiento folicular visible ocurre en la cabra aproximadamente 8 horas antes del inicio de la ovulación. Por otra parte a partir de las observaciones de Camp *et al.* (1983) utilizando laparoscopia, se puede concluir que los folículos mayores observados de la fase lútea media al inicio de la tarde no son los folículos dominantes ovulatorios y que aquellos folículos seleccionados para la ovulación se desarrollan después del día 17 del ciclo.

Aunque no existe información de los efectos de la subnutrición sobre la dinámica de desarrollo folicular en cabras, los resultados obtenidos en este trabajo sugieren que la respuesta ovárica a la misma es diferente a la encontrada en otras especies como el bovino. En estos últimos, se ha observado una disminución en el tamaño de los folículos dominantes y ovulatorios en animales restringidos nutricionalmente previo a la presentación de anestro (Rhodes *et al.*, 1995; Burns *et al.*, 1996; Bossis *et al.*, 1999; Mackey *et al.*, 2000), así como una disminución en el número de folículos pequeños (Gutiérrez *et al.*, 1997) y totales (Lammoglia *et al.*, 1997). Sin embargo, también se ha documentado que en vacas lecheras el balance energético negativo se asocia con un incremento en el número de folículos medianos (Lucy *et al.*, 1991; Citado por Wettemann y Bossis, 2000), lo que podría coincidir con la tendencia a un

mayor número de folículos ≥ 6 mm (clasificados como folículos grandes en este trabajo) en los animales más restringidos de este estudio

En algunos de los estudios referidos se ha concluido que la subnutrición disminuye la persistencia de los folículos dominantes (Murphy *et al.*, 1991, Citado por Wetteman y Bossis, 2000; Rhodes *et al.*, 1995) e incrementa la de los folículos subordinados (Perry *et al.*, 1991; Citado por Wettemann y Bossis, 2000). En este trabajo, aunque no se determinó la persistencia de los folículos y como ya se había mencionado antes tampoco se identificaron los folículos potencialmente ovulatorios, podría ser que el mayor tamaño observado en los grupos restringidos fuera un indicativo de una mayor persistencia de folículos dominantes. Por otra parte, haciendo referencia al tamaño de folículos ovulatorios (8-12 mm) encontrado por Ginther y Kot (1994) y a las observaciones de Camp *et al.* (1983) y González de Bulnes *et al.* (1999) en relación a los días del ciclo estral en que se pueden observar los folículos dominantes ovulatorios, cabría la posibilidad de que los folículos mayores observados en este trabajo fueran folículos subordinados, por lo cual, la respuesta de los animales a la subnutrición coincidiría con las observaciones generales de los estudios mencionados y significaría que los folículos dominantes de las olas anovulatorias no fueron observados

Es conveniente aclarar que independientemente de los datos que puede arrojar un estudio ultrasonográfico de la dinámica de desarrollo folicular, hay estudios que sugieren que la morfología de los folículos no es indicativa de sus características fisiológicas. Stagg *et al.* (1995) observaron como efecto de un nivel bajo de alimentación, un intervalo parto primera ovulación más largo sin que el desarrollo folicular reflejado por la tasa de crecimiento folicular, diámetro máximo, persistencia y tasa de regresión de folículos dominantes anovulatorios o folículos dominantes medianos se viera afectado. Así mismo concluyó que puesto que el anestro posparto más prolongado en los animales restringidos se debió a fallas en la ovulación, la observación de características morfológicas normales en los folículos no determina su capacidad para ovular. Derivado de ello se puede concluir que no es posible estimar, con datos obtenidos exclusivamente por ultrasonografía, si algún factor como la restricción nutricional altera la capacidad de ovular de un folículo

Mediante la aplicación del estrés físico agudo de transportación fue posible inducir una respuesta corticoadrenal en todos los animales durante los diferentes periodos evaluados (incremento en las concentraciones séricas de cortisol postransporte en relación a las concentraciones pretransporte). Las respuestas obtenidas resultaron ligeramente mayores a las observadas en otros trabajos con cabras de diversas razas (Vera *et al.*, 1994; Kannan *et al.*, 2000), aunque estas diferencias podrían estar asociadas a factores como las condiciones de transporte (hacinamiento, temperatura, duración, nivel de ruido), raza de

los animales transportados y novedad o grado en que los animales se han acostumbrado al estrés de transportación (Dalin *et al.*, 1993; Vera *et al.*, 1994 y Engelbrecht y Swart, 2000). En relación a ello, es importante mencionar que la duración del transporte en nuestro estudio fue siempre muy cercana a los 20 minutos e igual para los diferentes grupos de RN. Por lo mismo, es muy probable que en todos los casos se alcanzara a detectar las respuestas corticoadrenales máximas a la transportación, las cuales se ha demostrado que ocurren después de 15 minutos de iniciado el estímulo con un retorno a niveles basales en 1 a 2 horas (Sanhoury *et al.*, 1989). Por otra parte, el efecto de novedad del estímulo que implica mayores respuestas iniciales al estresor, aparentemente fue controlado al aplicar el estímulo de transporte durante el periodo de estabilización previo al inicio de los tratamientos de RN (respuestas promedio de 4.95 ± 0.43 $\mu\text{g/dl}$ y 4.44 ± 0.42 $\mu\text{g/dl}$ para las pruebas previas y de inicio de RN respectivamente).

En relación al efecto del nivel de RN sobre la función adrenal estimulada por estresores agudos no se encontraron diferencias entre grupos (Cuadro 15; $P > 0.05$). Solamente se detectó un efecto de la semana de muestreo independiente del nivel de RN sobre esta variable de respuesta, con disminución e incremento alternados sin seguir un patrón de cambio continuo a través del tiempo (Cuadro 14). Las respuestas más altas se observaron en las semanas 0 y 18 cuyos muestreos se realizaron a mediados del otoño y a principios de la primavera respectivamente, comparadas con las semanas 9 y 27 que coincidieron con el invierno temprano y mediados de la primavera.

En el caso de la función adrenal no estimulada, tampoco se detectaron efectos del nivel de RN sobre ninguna de las variables de respuesta evaluadas ($P > 0.05$). En forma similar a lo observado en las respuestas corticoadrenales al estrés de transportación, la concentración plasmática no estimulada de cortisol (promedio y perfil de 24 h) también fue afectada por el tiempo expresado en semanas independiente del nivel de RN. En este caso, las concentraciones menores ($P < 0.01$) se detectaron durante las semanas 0 y 27 (mediados de otoño y de primavera) en comparación con las semanas 9 y 18 (invierno temprano e inicio de primavera). Aunque es difícil encontrar una explicación plausible a estas variaciones en la función adrenal a través del tiempo, se puede especular que fueran debidas a efectos estacionales. En relación a ello, Leyva-Ocariz *et al.* (1996) observaron en vacas Carora una mayor secreción no estimulada de cortisol y mayor sensibilidad de la corteza adrenal a la estimulación con ACTH en la estación seca comparada con la estación lluviosa bajo condiciones tropicales. Si bien los autores de dicho trabajo consideraron que las diferencias entre estaciones podrían deberse sólo al efecto de niveles de estrés térmico, existen otros componentes estacionales que podrían haber influido como son la precipitación pluvial y fotoperiodo entre otros. Minton *et al.* (1989) sugirieron que el fotoperiodo es importante en la organización del ritmo circadiano de secreción de cortisol en cerdos, aunque la persistencia de un ritmo

circadiano de cortisol bajo un ambiente en el que el fotoperiodo no cambie (constante luz u oscuridad) y el efecto de la duración del fotoperiodo sobre el ritmo de secreción de cortisol no han sido determinados

Las concentraciones plasmáticas de cortisol durante 24 horas también fueron afectadas por la hora del día y por su interacción con la semana ($P < 0.01$). Las diferencias observadas entre semanas de muestreo fueron más evidentes en las muestras correspondientes a las horas 2 a 5 (6:20, 7:40, 9:00 y 10:20 hrs), periodo asociado con el pico de secreción circadiana de cortisol en especies con hábitos diurnos como la especie caprina. En muchas especies se han encontrado fluctuaciones circadianas en los niveles circulantes de glucocorticoides. En las especies diurnas tales como el humano y el cerdo, los niveles plasmáticos de glucocorticoides son altos temprano en la mañana y luego disminuyen hasta alcanzar un nadir en la noche. Los resultados encontrados por Hay *et al* (2000) en cerdas, mostraron que la secreción de cortisol cambió durante las 24 horas, encontrándose los niveles más altos en la mañana temprano y un nadir a las 8:00 PM justo antes del inicio de la oscuridad. Según los resultados de Janssens *et al* (1995) en cerdas, las concentraciones plasmáticas de cortisol fueron significativamente más altas en la mañana (10:00 hrs) que en la tarde (18:00 hrs), reflejando también una variación circadiana en la actividad adrenocortical

Así como no se observó alteración fisiológica en las glándulas adrenales ocasionada por la RN, los hallazgos *post mortem* sugieren que anatómicamente tampoco hubo algún efecto. La RN no afectó los pesos al sacrificio de los órganos colectados: glándulas adrenales (Cuadro 17), ovarios u otros componentes del tracto reproductivo (Cuadros 12 y 13; $P > 0.05$). Esto sugiere que la pérdida de peso sufrida por los animales restringidos ocurrió en función de tejidos diferentes a los de los componentes de estas vísceras como por ejemplo la grasa subcutánea y el hígado en forma similar a lo que se ha observado en otros estudios de RN en cabras (Mora *et al*, 1996). A nivel histológico tampoco se observaron diferencias asociadas al nivel de RN en las dimensiones de los diferentes componentes de la corteza adrenal (Cuadro 18)

En los rumiantes domésticos, particularmente en ovinos y caprinos, existen diferentes situaciones en las cuales parecen vincularse estados de subnutrición de mediano plazo y respuestas adrenales a estresores físicos y/o psicológicos agudos, como desencadenantes de problemas reproductivos en los cuales se involucra la función placentaria y lútea, tales como la toxemia de la preñez (Reid, 1968 y Cummings *et al.*, 1982) y "tormentas" de abortos no infecciosos (Shelton, 1986 y Romero, 1988). Así mismo, existen evidencias de que la condición corporal puede influir sobre la función adrenal (Atkinson *et al.*, 1995) y que una hiperactividad de ésta podría ser un componente de adaptación al estrés metabólico que representa la subnutrición en sí en especies de laboratorio y domésticas (Van Rensburg, 1971). Por otra parte, existen evidencias de que otros factores de estrés ambiental como el térmico, podrían estar mediando sus efectos detrimentales sobre la reproducción a través de cambiar el estado funcional de la

corteza adrenal (Leyva-Ocariz *et al.*, 1996). A pesar de ello y al menos hasta donde se puede asegurar, no existen investigaciones que hayan valorado específicamente el efecto de la subnutrición a diferentes plazos sobre la función corticoadrenal en especies domésticas o de laboratorio.

Los resultados del presente trabajo, aportan evidencias en el sentido de que la subnutrición en caprinos, aún en grados importantes y plazos prolongados, no tiene influencia sobre el estado funcional de la corteza adrenal. De acuerdo con esto, habría que analizar en otra perspectiva la relación entre subnutrición y respuestas a estresores como desencadenantes de disfunciones reproductivas. Una posibilidad sería, que dicha relación estuviera basada en la potencialización temporal del estado de subnutrición por los efectos ya conocidos (Young, 1988) de la respuesta adaptativa de estrés sobre el consumo de alimento y la utilización de energía por los diferentes sistemas del organismo.

IX.-CONCLUSIONES

De los resultados obtenidos en este trabajo se puede concluir que no se encontraron evidencias para sostener la hipótesis de que la restricción nutricional, al menos en el nivel y plazos que se probaron, afecte de alguna manera la función adrenal basal y/o estimulada en los caprinos. Sin embargo, los resultados evidencian diferencias a través del tiempo que pudieran estar relacionadas con influencias de tipo estacional con todo lo que estas pudieran implicar (fotoperiodo, temperatura, humedad, precipitación pluvial, etc)

Tampoco se encontraron evidencias de efecto de estos niveles de RN, sobre la actividad lútea en cabras ciclando dentro de estación reproductiva así como en la duración de esta última. La posible explicación y que de hecho ya se planteó en la sección de discusión, es que para la especie/raza es más importante el estímulo fotoperiódico como determinante de la actividad reproductiva que el estado nutricional

En relación al otro aspecto de la función ovárica estudiado (poblaciones foliculares antrales), si se observaron efectos asociados con el grado de restricción nutricional en los animales experimentales. Estos consistieron en:

- Un incremento del tamaño de los folículos mayores presentes en los ovarios.
- Mayor número de folículos clasificados como grandes (≤ 6 mm) y,
- Menor número de los clasificados como medianos + pequeños (> 6 mm) en los animales más restringidos.

Como ya fue sugerido en la discusión caben dos posibilidades en relación a estos resultados: 1) Que la población de folículos antrales en las cabras presente una dinámica de crecimiento y/o se vea afectada por la subalimentación de manera distinta que en otras especies estudiadas como los bovinos, o que 2) Los folículos clasificados como mayores en este trabajo, fueran en realidad folículos que corresponderían a los clasificados como medianos en el caso de los bovinos y por lo tanto, su comportamiento en número y tamaño por efecto de la restricción nutricional sería similar a lo observado en esta última especie.

X.-LITERATURA CITADA

- 1) Adam C.L y P.A Findlay. 1997. Effect of nutrition on testicular growth and plasma concentrations of gonadotrophins, testosterone and insuline-like growth factor I (IGF-I) in pubertal male Soay sheep *Journal of Reproduction and Fertility* 111, 121-125.
- 2) Aréchiga Flores C F. y R. M. Rincón Delgado. 1998. Algunas perspectivas en la implementación de las tecnologías reproductivas en caprinos *Memorias de la XIII Reunión Nacional sobre caprinocultura*, 12-37, San Luis Potosí, S.L.P
- 3) Atkinson S, N.R Adams y G.B Martin 1995. Secretion of adrenal steroids in female sheep of differing body size and composition; *Small Ruminant Research* 17: 237-243.
- 4) Baishya N., M.J. Cooper, I.C. Hart, P.S. Jackson, B.J.A. Furr, G. Jenkin, G.S. Pope. 1994. Effects of luteolytic doses of prostaglandins F₂ α and cloprostenol on concentrations of progesterone, luteinizing hormone, follicle stimulating hormone, glucose, insuline, growth hormone, thyrosine, prolactin and cortisol in jugular plasma of lactating dairy cows. *Br Vet. J* 150:569-582
- 5) Baril G., J.L. Touzé, Pignon R. y Saumande J. 2000. Evaluation of the efficiency of transrectal ultrasound to study ovarian function in goats. *Theriogenology*, Vol. 53 No 1 :370 (abstr)
- 6) Bossis I., R.P. Wettemann, S.D. Welty, J.A. Vizcarra, L.J. Spicer y M.G. Diskin. 1999. Nutritionally induced anovulation in beef heifers: ovarian and endocrine function preceding cessation of ovulation. *J Anim Sci*. 77:1536-1546.
- 7) Brann D.W. y V.B. Mahesh. 1991. Role of corticosteroids in female reproduction. *FASEB J.* 5:2691-2698.
- 8) Burns P.D., J.C. Spitzauer y D.M. Henricks. 1997. Effect of dietary energy restriction on follicular development and luteal function in nonlactating beef cows. *J Anim Sci* 75:1078-1086
- 9) Camp, J.C., D.E. Wildt, P.K. Howard, L.D. Stuart y P.K. Chakraborty. 1983. Ovarian activity during normal and abnormal length estrous cycles in the goat. *Biology of Reproduction* 28:673-681
- 10) Castro I. de, E. Rubianes, A. Menchaca y A. Rivero. 1998. Ultrasonic study of follicular dynamics during the estrous cycle in goats. *Theriogenology* 49:399 (abstr)
- 11) Cerna C.C., A.A. Porras, M.J. Valencia y L. Zarco. 2000. Estacionalidad reproductiva en la oveja Pelibuey. *Memorias del XXIV Congreso Nacional de Buiatría*:45-49, Guadalajara, Jal.
- 12) Conway M.L. I., J.K. Blackshaw y R.C.W. Daniel. 1996. The effects of agonistic behaviour and nutritional stress on both the success of pregnancy and various plasma constituents in Angora goats. *Applied Animal Behaviour Science* 48:1-13
- 13) Chemineau P., D. Gauthier, J.C. Poirier y J. Saumande. 1982. Plasma levels of LH, FSH, prolactin, oestradiol-17 β and progesterone during natural and induced oestrus in the dairy goat. *Theriogenology*, 17:313-323

- 14) Chemineau P., B Malpoux , J A Delgadillo, Y. Guérin, J.P. Ravault, J.Thimoniery, J. Pelletier 1992. Control of sheep and goat reproduction: use of light and melatonin. *Animal Reproduction Science*, 30:157-184.
- 15) Chrousos G.P., L D. Loriaux y P W Gold. 1988 The concept of stress and its historical development. *Adv. Exp Med Biol* 245:3-7.
- 16) Chrousos G.P. y P W Gold 1992 The concepts of stress and stress system disorders; Overview of physical and behavioral homeostasis. *JAMA* 267:1244-1252.
- 17) Cumming I A , R A. Parr e I J Clarke 1982 Effects of maternal nutrition and plasma progesterone concentrations on survival and growth of the sheep embryo in early gestation; *J Agric Sci Camb* 98,39-46
- 18) Dalin A M , U. Magnusson, J Häggendal y L. Nyberg. 1993. The effect of transport stress on plasma levels of catecholamines, cortisol, corticosteroid-binding globulin, blood cell count, and lymphocyte proliferation in pigs. *Acta vet scand.* 34: 59-68
- 19) De Lucas I J., E González Padilla y L Martínez Rojas. 1997. Estacionalidad Reproductiva en ovejas de cinco razas en el Altiplano Central Mexicano. *Tec Pec Mex*. Vol 35, No 1
- 20) Dorn C.G., B A Wolfe, E Bessoudo, D C Kraemer 1989. Follicular detection in goats by ultrasonography. *Theriogenology* 31:185 abstr
- 21) Driancourt M A. y Y Jego 1985 Follicle population dynamics in sheep with different ovulation rate potentials. *Livestock Production Science*, 13:21-33.
- 22) Dunn I G y G E Moss 1992. Effects of nutrient deficiencies and excess on reproductive efficiency of livestock. *J Anim Sci*. 70:1580-1593
- 23) Echternkamp S E 2000. Endocrinology of increased ovarian folliculogenesis in cattle selected for twin births. *Proceedings of the American Society of Animal Science*, 1999 ©2000
- 24) Engelbrecht Y y P Swart. 2000. Adrenal function in Angora goats: A comparative study of adrenal steroidogenesis in Angora goats, Boer goats and Merino sheep. *J. Anim Sci.* 78:1036-1046.
- 25) FAO 2000 www.fao.org.
- 26) FIRA. 1999. Oportunidades de desarrollo en la industria de la leche y carne de cabra en México *Boletín Informativo*, Vol.32, No.313
- 27) Galina M.A., E. Silva, R. Morales y B López 1995 Reproductive performance of Mexican dairy goats under various management systems. *Small Ruminant Research* 18:249-253.
- 28) Ginther O.J. y K Kot 1994. Follicular dynamics during the ovulatory season in goats. *Theriogenology* 42:987-1001.
- 29) González de Bulnes A., J. Santiago M., A Gómez-Brunet, E.K. Inskoop, E.C. Townsend y A López-Sebastian 1999. Follicular dynamics during the oestrous cycle in dairy goats. *Animal Science* 68:547-554

- 30) Gutiérrez C.G., J. Oldham, I.A. Bramley, J. Gong, B.C. Campbell y R. Web. 1997. The recruitment of ovarian follicles is enhanced by increased dietary intake in heifers. *J. Anim. Sci.* 1876-1884.
- 31) Hay M., M.C. Meunier-Salaün, F. Brulaud, M. Monnier y P. Morméde. 2000. Assessment of hypothalamic-pituitary-adrenal axis and sympathetic nervous system activity in pregnant sows through the measurement of glucocorticoids and catecholamines in urine. *J. Anim. Sci.* 78:420-428.
- 32) Hussain Q., H. Waldeland, O. Havrevoll, L.O. Eik, O. Andresen, I.B. Engeland. 1996a. Effect of type of roughage and energy level on reproductive performance of pregnant goats. *Small Ruminant Research* 21: 97-103.
- 33) Hussain Q., O. Havrevoll, L.O. Eik y E. Ropstad. 1996b. Effects of energy intake on plasma glucose non-esterified fatty acids and acetoacetate concentration in pregnant goats. *Small Ruminant Research* 21: 89-96.
- 34) I'Anson H.R., D.L. Foster, G.R. Foxcroft y P.J. Booth. 1991. Nutrition and reproduction. In: S.R. Milligan (Ed.) *Oxford Reviews of Reproductive Biology* Vol. 3. pp 239-311. Oxford University Press Oxford, U.K.
- 35) Imakawa K.M., L. Day, M. Garcia-Winder, D.D. Zalesky, R.J. Kittok, B.D. Schanbacher y J.E. Kinder. 1986. Endocrine changes during restoration of estrous cycles following induction of anestrus by restricted nutrient intake in beef heifers. *J. Anim. Sci.* 63:565.
- 36) Imakawa K.M., L. Day, D. Zalesky, A. Clutter, R.J. Kittok y J.E. Kinder. 1987. Effects of 17- β estradiol and diets varying in energy on secretion of luteinizing hormone in beef heifers. *J. Anim. Sci.* 64:805.
- 37) Janssens C.J.J.G., F.A. Helmond y V.M. Wiegant. 1995. The effect of chronic stress on plasma cortisol concentrations in cyclic female pigs depends on the time of the day. *Domestic Animal Endocrinology* 12:167-177.
- 38) Jaramillo E.L. 1998. Efecto de la suplementación de las cabras antes del empadre sobre la prolificidad. *Memorias de la XIII Reunión Nacional sobre caprinocultura*, 132-134, San Luis Potosí, S.L.P.
- 39) Johnson M.S., I.N. Wegner y D.E. Ray. 1987. Effect of elevating serum lipids on luteinizing hormone response to gonadotrophin releasing hormone challenge in energy-deficient anestrus heifers. *Theriogenology* 27:421.
- 40) Kannan G., I.H. Terril, B. Kouakou, O.S. Gazal y S. Gelaye. 2000. Transportation of goats: Effects on physiological stress responses. *J. Anim. Sci.* 78:1450-1457.
- 41) Keisler D.H. y M.C. Lucy. 1996. Perception and Interpretation of the effects of undernutrition on reproduction. *J. Anim. Sci.*, 74 (Suppl. 3):1-17.
- 42) Kurtz S.G., R.M. Dyer, Y. Hu, M.D. Wright y M.L. Day. 1990. Regulation of luteinizing hormone secretion in prepuberal heifers fed an energy-deficient diet. *Biol. Reprod.* 43:450.

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA

- 43) Lammoglia M A ,S T. Willard, J.R Oldham y R.D. Randel 1996 Effects of dietary fat on steroid profiles before parturition and on hormonal, cholesterol, triglycerides, follicular patterns and postpartum reproduction in Brahman cows J Anim Sci. 74:2253-2262
- 44) Lammoglia M A ,S T. Willard, D M Hallford y R D. Randel 1997 Effects of dietary fat on follicular development and circulating concentrations of lipids, insulin, progesterone, estradiol-17 β , 13,14 - dihydro-15-keto-prostaglandin F2 α and growth hormone in estrous cyclic Brahman cows J Anim Sci 75:1591-1600
- 45) Landau S ,P Morand-Fehr,P.Bas,P.Schmidely y S Giger-Reverdin. 1988 Nutritional efficiency for conception, pregnancy and lactation in goats with an emphasis on glucose and nitrogen metabolism ?
- 46) Leyva-Ocariz H. 1993 Effect of hyperadrenocorticism and diabetes mellitus on serum progesterone concentrations during early metoestrus of pregnant and non pregnant cycles induced by pregnant mares' gonadotrophin in domestic dogs J Reprod Fertil. Suppl. 47:371-377.
- 47) Leyva-Ocariz H., C. Munro y G.H. Stabenfeldt 1995. Serum LH, FSH, estradiol-17 β and progesterone profiles of native and crossbred goats in a tropical semiarid zone of Venezuela during the estrus cycle Animal Reproduction Science 39:49-58.
- 48) Leyva-Ocariz H ,G.Querales , J. Saavedra y A. Hernández . 1996 Corpus luteum activity,fertility, and adrenal cortex response in lactating carora cows during rainy and dry seasons in the tropics of Venezuela; Domestic Animal Endocrinology, Vol 13(4):297-306
- 49) MacFarland L.A y Mann D.R. 1977 The inhibitory effects of ACTH and adrenalectomy on reproductive maturation in female rats Biol Reprod 16:306-314.
- 50) Mackey D.R , A R G Wylie, J M Sreenan, J F Roche y M G.Diskin. 2000.The effect of acute nutritional change on follicle wave turnover, gonadotropin and steroid concentration in beef heifers J Anim Sci 78:429-442
- 51) Mani A.U., E D Watson y W A C Mckelvey . 1992,The effects of low level of feeding on response to synchronization of oestrus, ovulation rate and embryo loss in goats Theriogenology, 38:1013-1022
- 52) Mani A U., E D Watson y W A C Mckelvey 1993. The effects of subnutrition on the components of the gravid uterus in the doe Theriogenology 40:287-294.
- 53) Mann D.R , D. Evans, F. Edoimioya, F Kamel y G M Butter-Stein 1985. A detailed examination of the in vivo and in vitro effects of ACTH on gonadotrophin secretion in the adult rat Neuroendocrinology, 40:297-302.
- 54) Martin G B., S. Ijondronegoro y M A Blackberry 1994 Effects of nutrition on testicular size and the concentrations of gonadotrophins, testosterone and inhibin in plasma of mature male sheep. Journal of Reproduction and Fertility 101, 121-128.
- 55) Martinet L. y M Mondain-Monval. 1993. Seasonal Reproduction and photoperiodism. Reproduction in mammals and man, edited by Charles Thibault, Marie Claire Levasseur y Ronald Henry Fraser Hunter, editorial ellipses. Capitulo 30:605-626.

- 56) Martínez I M , R.M. Meléndez, H.R. Vera 1998 Sincronización estral en cabras utilizando dosis fraccionadas de prostaglandina F2 α vía submucosa vulvar. Memorias de XIII Reunión Nacional de Caprinocultura 170-177, San Luis Potosí, S.L.P.
- 57) Mbayahaga J , S N M Mandiki, J.L. Bister y R Paquay. 1998 Body weight, oestrous and ovarian activity in local Burundian ewes and goats after parturition in the dry season *Animal Reproduction Science* 51:289-300.
- 58) McShane, I M. y D.H. Keisler 1991 Effects of dietary energy on ovarian function , estrogen suppression of LH y FSH, and competency of the gonadotropin surge. *Biol. Reprod.* 45:486.
- 59) Mellado M., R H Foote, A Gómez. 1991 Reproductive efficiency of Nubian goats throughout the year in northern Mexico *Small Ruminant Research*, 6:151-157
- 60) Mellado M. 1994. Manejo reproductivo del ganado caprino en agostadero IX Reunión nacional de caprinocultura Universidad Autonoma de Baja California Sur. La Paz, B C.S. 79-97.
- 61) Minton J E., D L Davis y J S Stevenson. 1989. Contribution of the photoperiodo to circadian variations in serum cortisol and melatonin in boars *Domestic Animal Endocrinology* Vol 6(2):177-181.
- 62) Monje A R , R Alberio, G. Schiersmann, J Chedrese, N Carou y S S Callejas 1992 *Animal Reproduction Science*, 29:145-156
- 63) Mora O , A. Shimada y F Ruiz 1996. The effect of the length and severity of feed restriction on weight, carcass measurements and body composition of goats *Journal of Agricultural Science, Cambridge*, 127: 549-553
- 64) Morriss F H., C.R. Rosenfeld, S Crandell 1980. Uterine blood flow and substrate uptake in sheep *J.Nutr* 110:2433-2443.
- 65) N.R.C 1981 *Nutrient Requirements of Domestic Animals Nutrient Requirements of Goats; Angora, Dairy and Meat Goats in the Temperate and Tropical Countries* National Academy Press Publishers. Washington D C
- 66) Randel R D 1997 Effects of nutrition on reproduction beef cattle. Memorias del Curso Internacional de actualización "Reproducción-Nutrición en ganado de carne" Tlaxcala, Tlax.
- 67) Ravindra, J.P., N C. Rawlings , A C O Evans y G P. Adams 1994 Ultrasonographic study of ovarian follicular dynamics in ewes during the oestrus cycle; *Reprod. Fert. J* 101, 501-509.
- 68) Reid R.L 1968. The physiopatology of undernourishment in pregnant sheep, with particular reference to pregnancy toxemia. *Advan Vet. Sci.* 12:163
- 69) Rhodes F.M., L.A. Fitzpatrick, K.W. Entwistle y G De'ath. 1995 Sequential changes in ovarian follicular dynamics in *Bos indicus* heifers before and after nutritional anoestrus *Journal of Reproduction and Fertility* 104, 41-49.

- 70) Richards M.W., R.P. Wettemann y H.M. Schoenemann. 1989. Nutritional anestrus in beef cows. Body weight change, body condition, luteinizing hormone in serum and ovarian activity. *J Anim Sci* 67:1520
- 71) Robinson J.J. 1996. Nutrition and reproduction. *Animal Reproduction Science* 42: 25-34.
- 72) Romero R.C., M.Luna, G.López y M.R. Herrera. 1988. Aborto fisiológico. Avances de un planteamiento. *Memorias del quinto congreso nacional de AZTECA* 116-118.
- 73) Romero J. Y R. Paredes. 1998. Utilización de forrajes nativos del desierto en la alimentación de la cabra. *Memorias de XIII Reunión Nacional de Caprinocultura* 74-84, San Luis Potosí, S. L. P.
- 74) Sanhoury A.A., R.S. Jones y H. Dobson. 1989. The effect of different types of transportation on plasma cortisol and testosterone concentrations in male goats; *Br Vet J.* 145:446-450
- 75) Schingoethe D., F.M. Byers y I. Schelling. 1988. Nutrient needs during critical periods of the life cycle. *The Ruminant Animal: Digestive Physiology and Nutrition*. Church D. Prentice-Hall, Inc.
- 76) Schwarz T. y E. Wierzychós. 2000. Relationship between FSH and ovarian follicular dynamics in goats during the estrous cycle. *Theriogenology* Vol 53 No 1:381 (abstr).
- 77) Shelton M. 1986. Abortion in Angora goats. *Current Therapy in Theriogenology* 2. W.B. Saunders Company, U.S.A.
- 78) Shelton M. 1991. Management or Reproduction in the goat; *Memorias de la VII Reunión Nacional sobre Caprinocultura*; Imprenta Universitaria de la U.A.N.L.
- 79) Smith J.F. y Stewart P.D. 1990. Reproductive physiology of Merino sheep. Ed. C.M. Oldham, G.B. Martin y I.W. Purvis, pp.85-101. Univ of West Australia, Perth.
- 80) Stagg K., M.G. Diskin, J.M. Sreenan y J.F. Roche. 1995. Follicular development in long-term anoestrous suckler beef cows fed two levels of energy postpartum. *Animal Reproduction Science* 38:49-61
- 81) Steinlechner S. Y P. Niklowitz. 1992. Impact of photoperiod and melatonin on reproduction in small mammals. *Animal Reproduction Science*, 30:1-28.
- 82) Sureshkumar P.K. y K. Janakiraman. 1993. Histomorphological changes of the caprine ovary relative to the stages of the estrous cycle. *Small Ruminant Research*, 12 :287-300.
- 83) Thorburn G.D. 1991. The placenta, prostaglandins and parturition: A review; *Reprod Fertil dev.* 3,277-94
- 84) Van Rensburg S.J. 1971. Reproductive Physiology and Endocrinology of normal and habitually aborting Angora goats; *Onderstepoort Journal Veterinary Research*, 38 (1) 1-62
- 85) Véliz Deras F. 2000. Evaluación de algunos factores que afectan la respuesta de las hembras caprinas al efecto macho. Tesis de doctorado en proceso.
- 86) Vera A.H., R.D. Randel, I.D.A. Forbes, B.B. Carpenter, N.H. McArthur y W.R. Klemm. 1994. Long term Guajillo (*Acacia berlandieri*) consumption can affect reproductive characteristics of male Angora goats. *J Anim Sci* 72 (Suppl 1):144

- 87) Viveiros M M, R M Liptrap 1995. Altered ovarian follicle function in ACTH-treated gilts *Animal Reproduction Science* 40:107-119.
- 88) Walkden-Brown S W, B J Restall y Henniawati. 1993. The male effect in the Australian cashmere goat. 3 Enhancement with buck nutrition and use of oestrous females *Animal Reproduction Science*, 32:69-84.
- 89) Walkden-Brown S W, B J Restall, B W Norton y R J Scaramuzzi 1994 The "female effect" in Australian cashmere goats: effect of season and quality of diet on the LH and testosterone response of bucks to oestrous does *Journal of Reproduction and Fertility* 100, 521-531
- 90) Wan S S., D P Hennessy y P D Cranwell 1994 Seasonal infertility, stress and adrenocortical responsiveness in pigs *Animal Reproduction Science*, 34 (1994) 265-279.
- 91) Wentzel D, Morgenthal J C, Van Niekerk C H, Roelofse C S 1974. The habitually aborting Angora doe, II : The effect of energy deficiency on the incidence of abortion *Agro Animalia* 6:129.
- 92) Wentzel D, Morgenthal J C, Van Niekerk C H 1975. The habitually aborting Angora doe, V: deficiency. *Agro Animalia* 7:35. Plasma estrogen concentration in normal and aborter does with special reference to the effect of energy.
- 93) Wettemann R P e I Bossis 2000 Energy intake regulates ovarian function in beef cattle *Proceedings of the American Society of Animal Science*, 1999 ©2000.
- 94) Young B A 1988 Effect of enviromental stress on nutrient needs. *The Ruminant Animal: Digestive Physiology and Nutrition* Church D Prentice-Hall, Inc.