



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

---

**MAESTRÍA EN CIENCIAS DE LA PRODUCCIÓN Y DE LA  
SALUD ANIMAL**

**EFECTO DE LA CONDICIÓN CORPORAL EN LA ACTIVIDAD  
REPRODUCTIVA DE LA OVEJA PELIBUEY EN EL TRÓPICO.**

**T E S I S**

PARA OBTENER EL GRADO DE  
**MAESTRA EN CIENCIAS**

**P R E S E N T A**  
**GABRIELA CARRILLO PÉREZ**

**TUTOR:**

**DR. ANTONIO PORRAS ALMERAYA**

**COMITÉ TUTORAL:**

**DR. CARLOS GUTIÉRREZ AGUILAR  
DR. HÉCTOR VERA ÁVILA**

**MÉXICO D. F.**

**2005**

m341850



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

## DEDICATORIA

A Dios por permitirme llegar a este punto culminante de mi vida profesional y personal.

A mis padres Lucía Pérez, por ser la columna de mi vida y Pedro Carrillo, porque con su alegría me ha hecho más ligera esta vida. A ambos les agradezco apoyarme en todo y el estar a mi lado hasta en mis peores momentos.

A mi hermana Alejandra, por soportar mis días de desesperación y acompañarme en mis noches de desvelo.

A Julio, por su apoyo incondicional en los momentos buenos y malos de mi vida.

A mi pedacito de cielo, el cual Dios me envía para iniciar una hermosa parte de mi vida.

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.  
NOMBRE: Gabriela Carrillo Pérez  
FECHA: 08 - Marzo - 2005  
FIRMA: [Firma]

## AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca crédito otorgada por el periodo comprendido de enero de 2002 a enero de 2004, cuyo apoyo fue importante para la obtención del grado de Maestría.

A los H. miembros del jurado Dr. Carlos Gutiérrez, Dr. Héctor Vera, Dr. Javier Valencia y Dr. Héctor Jiménez, por su tiempo y valiosos comentarios que enriquecieron esta tesis.

Al Dr. Antonio Porras por su apoyo y por compartir sus conocimientos durante la realización del trabajo y que me acompañaran por el resto de mi vida profesional.

Al Dr. Jesús Romero por su apoyo, su confianza y en el cual veo a un segundo padre.

A mis compañeros del Departamento de Reproducción de la FMVZ de la UNAM.

A mis amigos veterinarios Esperanza, Jahel, Mario, Lerida, Nestora, gracias por su apoyo desinteresado.

A mis amigas de toda la vida Irma y Laura.

La autora da consentimiento a la División de Estudios de Posgrado e Investigación de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia de Universidad Nacional Autónoma de México, para que la presente tesis este disponible para cualquier tipo de reproducción e intercambio bibliotecario

---

Gabriela Carrillo Pérez  
Tesisista

# CONTENIDO

	Página
<b>ÍNDICE DE CUADROS</b> .....	vi
<b>ÍNDICE DE FIGURAS</b> .....	vii
<b>RESUMEN</b> .....	vii
<b>ABSTRACT</b> .....	viii
<b>I. INTRODUCCIÓN</b> .....	1
1.1. Hipótesis.....	2
1.2. Objetivo.....	2
<b>II. REVISIÓN DE LITERATURA</b> .....	3
<b>2.1. Características reproductivas de la oveja</b> .....	3
2.1.1. Época reproductiva.....	3
2.1.2. Época de anestro.....	6
<b>2.2. Factores que regulan la estacionalidad reproductiva en la oveja</b> .....	6
2.2.1. Factores ambientales.....	6
2.2.2. Factores sociales.....	12
2.2.3. Factores nutricionales.....	15
<b>2.3. Efectos de la nutrición en la reproducción</b> .....	16
2.3.1. Ácidos grasos.....	17
2.3.2. Glucosa.....	18
2.3.3. Insulina.....	19
2.3.4. Hormona del crecimiento.....	20
2.3.5. Factor de crecimiento tipo insulina- 1.....	20
2.3.6. Leptina.....	21
<b>2.4 Características reproductivas de la oveja Pelibuey</b> .....	24
2.4.1. Estacionalidad.....	24
2.4.2. Factores que afectan la estacionalidad.....	25
2.4.3. Ciclo estral.....	26

<b>III. MATERIAL Y MÉTODOS</b> .....	27
3.1. Localización.....	27
3.2. Animales.....	27
<b>IV. RESULTADOS</b> .....	30
4.1. Peso y condición corporal.....	30
4.2. Actividad ovulatoria.....	30
4.3. Población folicular.....	31
<b>V. DISCUSIÓN</b> .....	33
<b>VI. CONCLUSIONES</b> .....	40
<b>VII. LITERATURA CITADA</b> .....	41
<b>VIII. ANEXOS</b> .....	67
<b>IX. APÉNDICE</b> .....	76

## ÍNDICE DE CUADROS

	Página
Cuadro 1. Duración del periodo anovulatorio de ovejas Pelibuey en tres condiciones corporales en el trópico (21°LN).	67

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Comportamiento quincenal de la condición corporal en ovejas Pelibuey mantenidas en tres condiciones corporales.	68
Figura 2. Comportamiento quincenal del peso en ovejas Pelibuey mantenidas en tres condiciones corporales.	69
Figura 3. Promedio del número de folículos totales en ovejas Pelibuey durante diferentes periodos de evaluación.	70
Figura 4. Promedio del número de folículos de acuerdo a su diámetro en diferentes periodos de evaluación de ovejas Pelibuey.	71
Figura 5. Promedio del diámetro del folículo mayor en ovejas Pelibuey durante diferentes periodos de evaluación.	72
Figura 6. Promedio del número de folículos totales durante el anestro temprano de ovejas Pelibuey en diferente condición corporal.	73
Figura 7. Promedio del número de folículos de acuerdo a su diámetro durante el anestro temprano de ovejas Pelibuey en diferente condición corporal.	74
Figura 8. Promedio del diámetro del folículo mayor durante el anestro temprano de ovejas Pelibuey en diferente condición corporal.	75



## RESUMEN

Gabriela Carrillo Pérez. EFECTO DE LA CONDICIÓN CORPORAL EN LA ACTIVIDAD REPRODUCTIVA DE LA OVEJA PELIBUEY EN EL TRÓPICO. (Asesores: Dr. Antonio Porras Almeraya, Dr. Carlos Gutiérrez Aguilar, Dr. Héctor Vera Ávila).

El objetivo del estudio fue evaluar el efecto de la condición corporal (CC), durante el periodo de menor actividad reproductiva (diciembre a julio). El trabajo se realizó en el Campo Experimental Mocochoá (Yucatán, México, 21° LN). Se utilizaron 22 ovejas Pelibuey, asignándolas a uno de los siguientes grupos: CCM (n=7); animales que mantuvieron una CC mala ( $\leq 2$ , en una escala del 1 al 5); CCR (n=7); hembras en CC regular ( $>2$  hasta 3); y CCB (n=8); ovejas en CC buena ( $>3$ ). El peso y la CC se evaluó quincenalmente. Durante el periodo de estudio se realizaron muestreos sanguíneos, dos veces por semana, para determinar la actividad ovulatoria mediante las concentraciones séricas de progesterona. Se realizó inspección ultrasonográfica cada tercer día para estudiar la población folicular durante el periodo anovulatorio (febrero a julio). El peso y la CC se evaluaron mediante un análisis de varianza (ANDEVA) para un modelo mixto de medidas repetidas; la CC fue diferente ( $P < 0.01$ ) entre los grupos durante todo el periodo de estudio, mientras que el peso fue diferente ( $P < 0.01$ ) entre los grupos a partir del mes de marzo hasta el final del trabajo. La duración del periodo anovulatorio se analizó con un ANDEVA para un diseño completamente al azar; el grupo CCM presentó un periodo anovulatorio mayor ( $P < 0.05$ ), que los grupos CCR y CCB ( $122 \pm 19.5d$ ;  $72 \pm 18.7d$ ; y  $62 \pm 17.5d$ , respectivamente). Una oveja del grupo CCR y dos del grupo CCB tuvieron actividad ovulatoria continua. Los datos de población folicular (número de folículos totales, número de folículos de acuerdo a su diámetro [chicos, medianos, grandes], diámetro folicular mayor), se analizaron por periodos: preanestro; anestro temprano; anestro tardío y transición anestro-época reproductiva; se analizaron con un ANDEVA para un diseño completamente al azar, evaluando la CC dentro de cada una de las etapas. Sólo al inicio del anestro hubo efecto de la CC. El diámetro folicular fue significativamente mayor ( $P < 0.05$ ) en el grupo CCB (3.6 mm, promedio), que en los grupos CCM y CCR (3.0 y 3.1 mm, promedio respectivamente). También en el grupo CCB se observó un menor número de folículos totales, que en su mayoría correspondieron a folículos grandes. Los resultados del estudio demuestran que independientemente de la CC que presente la oveja Pelibuey no se evita que haya un periodo anovulatorio, pero éste puede ser más corto en las ovejas que presentan una CCB, al permitir que el inicio del periodo anovulatorio se retrase. En cuanto a la población folicular la CC sólo la afecta el diámetro folicular al anestro temprano, siendo éste mayor en las ovejas con CCB.

Palabras clave: Pelibuey, condición corporal, anestro, población folicular.

## ABSTRACT

Gabriela Carrillo Pérez. EFFECT OF BODY CONDITION ON REPRODUCTIVE ACTIVITY OF THE PELIBUEY SHEEP IN THE TROPICS. (Asesores: Dr. Antonio Porras Almeraya, Dr. Carlos Gutiérrez Aguilar, Dr. Héctor Vera Ávila).

The objective of the study was to evaluate the effect of the body condition (BC), during the anovulatory period (December to July). The work was made in the Experimental Field Mocochoá (Yucatan, Mexico, 21° LN). Twenty two Pelibuey ewes were assigned to one of three: BBC (n=7) animals maintained in bad BC ( $\leq 2$ , in a scale from the 1 to the 5), RBC (n=7) females in regulate BC ( $> 2$  up to 3), and GBC (n=8) ewes in good BC ( $> 3$ ). Live weight and the BC were evaluated every fortnight. During the period of study blood samples were taken twice weekly to determine the cyclic activity by serum progesterone. Transrectal ultrasonography was made every third day to study the follicular population during the anovulatory period (February to July). Live weight and the BC were evaluated by mixed model analysis of variance (ANOVA) for repeated measurement. The BC differ ( $P < 0.01$ ) between groups throughout the period study, whereas weight differ ( $P < 0.01$ ) between groups as from March until the end of the work. The duration of the anovulatory period was analyzed with a ANOVA for a design completely random; group BBC displayed a greater anovulatory period ( $P < 0.05$ ), than groups RBC and GBC ( $122 \pm 19.5d$ ;  $72 \pm 18.7d$ ; and  $62 \pm 17.5d$ , respectively). A ewe of group RBC and two of group GBC had continuous ovulatory activity. Follicle population (number of total follicles, number of follicles according to its diameter, greater follicular diameter) were analyzed per periods: preanestrous; anestrous early; anestrous late; and transition anestrous-breeding season; by ANOVA, evaluating the BC within each one of the stages. Only at the early anestrous there was effect of the BC. The follicular diameter was significantly greater ( $P < 0.05$ ) in the group GBC (3,6 mm, average), than in groups BBC and RBC (3,0 and 3,1 mm, average respectively). Also in group GBC a lesser number of total follicles was observed, majority corresponded to great follicles. The results of the study demonstrate that the BC do not suppress anovulatory period in the Pelibuey ewe. Nonetheless, anovulation can be shorten in the ewes that display a GBC, when allowing that the beginning of the anovulatory period is delayed. Only the BC affect the follicular diameter at the anestrous early, being the this one greater one in the ewes with CCB.

Key words: Pelibuey, body condition, anestrous, follicle population.

## I. INTRODUCCIÓN

En general, las razas ovinas originarias de o que habitan en regiones con clima templado tienen una marcada actividad reproductiva estacional con una época reproductiva en los meses de otoño e invierno y una época de anestro en primavera y verano (Lindsay, 1991; Phillips, 1992). Los factores ambientales que regulan el inicio y término de la temporada reproductiva son directamente el fotoperiodo e indirectamente la temperatura y la precipitación pluvial, los cuales influyen en la disponibilidad del forraje, además de las interacciones sociales entre los machos y las hembras (Hafez, 1989, Bronson y Heideman, 1994).

Las razas ovinas de pelo, originarias de regiones tropicales, presentan un anestro estacional corto (2 a 3 meses) (Valencia *et al.*, 1981; Ammar-Khodja y Brudieux, 1982; Igono *et al.*, 1982; González *et al.*, 1991; González *et al.*, 1992; Porras, 1999). Al respecto, Heredia *et al.*, (1991a) estudiaron la actividad estral anual de la oveja Pelibuey en el trópico; encontraron una reducción significativa en la manifestación de celos durante el periodo de marzo a mayo, meses en que solamente el 15% de las ovejas manifestaron estro. Esta disminución de la actividad estral ha sido observada en otros estudios y es atribuida principalmente a factores nutricionales, ya que coincide con la época en que disminuye la calidad y disponibilidad del forraje en dicha región (González *et al.* 1991; Ramón, 1993; Cruz *et al.*, 1994).

Heredia *et al.*, (1991b) evaluaron la manifestación de celos en ovejas Pelibuey mantenidas en tres planos nutricionales (bajo, medio y alto), para lo cual dividieron el periodo experimental en 20 ciclos de 17 días. Encontraron que las ovejas mantenidas en un plano nutricional medio o alto presentaron celos en el 82% de los ciclos que las que estuvieron en un plano nutricional bajo (77.5%). También observaron una interacción entre la condición corporal (CC) y el plano nutricional de la oveja, encontrando que las ovejas que iniciaron el estudio en una CC de 4 (en una escala de 1 a 4, donde 1= emaciado y 4= gordo) y que posteriormente estuvieron en un plano nutricional bajo, presentaron estros sólo el 54%, mientras que aquellas que tuvieron una CC similar a 4, pero que estuvieron en los planos nutricionales medio y alto, la presentación de estros fue

mayor (75%). Lo anterior indica que el estado nutricional que guardan las ovejas Pelibuey en la época de menor actividad reproductiva puede determinar si las mismas presentan o no un periodo anovulatorio.

Con base en lo anterior, se realizó este estudio con el objeto de determinar el efecto de la condición corporal (como indicador del estado nutricional), durante el periodo anovulatorio de la oveja Pelibuey.

### **1.1. Hipótesis**

La condición corporal de la oveja Pelibuey afecta la presentación y duración del periodo anovulatorio así como a la población folicular presente durante el mismo.

### **1.2 Objetivo**

Evaluar el efecto de la condición corporal sobre la manifestación y duración del periodo anovulatorio y la población folicular alrededor del mismo en la oveja Pelibuey.

## II. Revisión de literatura

### 2.1. Características reproductivas de la oveja.

La actividad reproductiva de la oveja es regida por dos eventos cíclicos; el primero de ellos es el ciclo estral con un rango de duración de 16 a 19 días, considerando un promedio de 17 días, mientras el otro ritmo, que se impone al ciclo estral, es la actividad ovárica anual de la oveja, en donde los ciclos estrales se presentan durante el otoño e invierno (época reproductiva) y dejan de presentarse en primavera y verano (época de anestro). Con este tipo de patrón reproductivo se asegura que las crías nacerán en una época favorable para su supervivencia (Goodman, 1994).

#### 2.1.1. Época reproductiva

El ciclo estral de la oveja, como en la mayoría de las especies domésticas, se divide en cuatro etapas, las cuales son: proestro, estro, metaestro y diestro, se diferencian entre sí por los distintos eventos endocrinos que son característicos de cada etapa (Galina, 1986). También el ciclo estral se puede clasificar de acuerdo a la actividad ovárica en: fase folicular, que comprende los periodos de proestro y el estro; y la fase lútea que abarca las etapas del metaestro y el diestro (Galina, 1986; Salamon *et al.*, 1990).

El ciclo estral esta controlado por la interacción de cuatro órganos importantes: el hipotálamo, la hipófisis, los ovarios y el útero, comunicándose entre sí a través de señales hormonales las cuales de manera conjunta permiten que se presenten las etapas antes mencionadas. Las hormonas involucradas en este eje reproductivo son: la hormona liberadora de gonadotropinas (GnRH), la cual se produce en el hipotálamo; la hormona luteinizante (LH) y la hormona folículo-estimulante (FSH), producidas en la adenohipófisis; el estradiol, la inhibina y la progesterona, que se producen en el ovario y la prostaglandina F-2 alfa (PGF<sub>2α</sub>), la cual es sintetizada en el útero (Goodman, 1994).

El proestro se caracteriza por el crecimiento y la maduración final de los folículos, los niveles de progesterona se encuentran bajos debido a que el cuerpo lúteo fue destruido en un proceso de lúteolisis, por lo tanto los centros productores de la GnRH y los que controlan la liberación de la LH se liberan de la inhibición causada por la progesterona, incrementando la frecuencia en la secreción de la GnRH, aumentando así las concentraciones de la LH. Este incremento en la LH permite que el folículo llegue a su maduración final convirtiéndose en un folículo ovulatorio, el cual libera estradiol e inhibina las cuales provocan que los niveles de FSH disminuyan, evitando así el crecimiento y la maduración de otros folículos comenzando en este momento la etapa de estro (Goodman, 1994).

Al incrementar las concentraciones periféricas de estradiol se produce una liberación muy marcada de LH conocida como pico u oleada preovulatoria. Este es el periodo en que la hembra acepta que el macho la monte. En general la duración del comportamiento estral dura de 24 a 48 horas y este periodo se caracteriza porque el macho se acerca a la hembra emitiendo ruidos guturales, golpeando sus flancos o el área ano-genital mientras que la hembra que está en celo se queda quieta, algunas veces volteando a ver al macho; todo este cortejo concluye con la monta y la cópula (Hulet *et al.*, 1962; Hafez, 2000).

El inicio de la oleada de LH se presenta muy cerca del momento en que inicia el comportamiento de estro. Este incremento ocurre rápidamente dentro de 4 a 8 horas alcanzando picos de 100 a 200 ng/ml los cuales también de manera rápida disminuye. La oleada dura aproximadamente 12 horas, lo cual es suficiente para permitir que a nivel folicular se estimule la producción de  $\text{PGF2}\alpha$  lo que provoca que las fibras musculares lisas, presentes en la pared del folículo, comiencen a tener contracciones rítmicas así como una vasoconstricción, todo esto provoca que cierta área de la pared folicular se debilite permitiendo su ruptura y la salida del ovocito. La LH también es responsable de que antes de la ovulación las células de la granulosa empiecen a secretar progesterona. Todos estos eventos conducen a la ovulación, la cual ocurre aproximadamente 30 horas después de iniciado el estro (Goodman, 1994).

Después de la ovulación comienza a formarse el cuerpo lúteo (CL), el cual se considera como una glándula endocrina temporal, debido a que produce la hormona progesterona, con esto se da inicio a la etapa denominada como metaestro, la cual es de corta duración. Una vez que las concentraciones de progesterona comienzan a aumentar gradualmente a partir del día 3 del ciclo estral termina el metaestro e inicia la fase de diestro, esta etapa dura aproximadamente de 10 a 11 días, se distingue por un pleno funcionamiento del CL, las concentraciones de progesterona alcanzan niveles por arriba de 1 ng/ml, hasta el día 14 del ciclo, momento en el cual comienzan a disminuir rápidamente hasta concentraciones nuevamente no detectables. Durante la fase lútea se presentan oleadas de crecimiento folicular encontrando folículos en diferentes estados de desarrollo, los cuales no llegan a ovular debido a que las concentraciones de la LH son muy bajas, por el efecto de retroalimentación negativa que provocan los niveles altos de progesterona (Souza *et al.*, 1997).

Aproximadamente después de 10 días de exposición a progesterona el útero, y específicamente el endometrio, comienza a producir prostaglandina F 2 alfa (PGF2 $\alpha$ ) y los niveles de esta hormona comienzan a detectarse en la arteria útero-ovárica (Thorburn *et al.*, 1973). La liberación de la PGF2 $\alpha$  está controlada principalmente por tres hormonas: progesterona, estradiol y oxitocina. Las altas concentraciones de progesterona son el estímulo primario que programan al útero para que incremente la producción de PGF2 $\alpha$ , a los 10 días de exposición a progesterona esta comienza a regular sus propios receptores lo cual permite que el estradiol pueda actuar sobre el útero permitiendo que éste produzca receptores para oxitocina (OT), esta hormona la produce el CL en el día 10 del ciclo, pero sus efectos comienzan a darse tiempo después. La OT estimula al útero para que se incremente la secreción de PGF2 $\alpha$ , la cual a su vez estimula al CL para que secrete más OT, todo esto termina cuando el CL es destruido, debido a esto disminuyen las concentraciones de progesterona por debajo de 1 ng/ml marcando el fin del diestro y el comienzo del proestro (Goodman, 1994; Salamon *et al.*, 1990).

### **2.1.2 Época de anestro**

En la transición hacia el anestro una vez que se lleva a cabo la destrucción del último CL de la estación reproductiva disminuye la frecuencia de secreción de la GnRH y de la LH, esto es debido a que el estradiol ejerce una retroalimentación negativa más fuerte hacia el centro generador de pulsos de la GnRH manteniendo la frecuencia de pulsos de la LH baja. Al disminuir la secreción de LH y de los estrógenos, no se presenta la oleada preovulatoria de la LH y no se da el comportamiento estral, lo que trae como consecuencia la anovulación y por lo tanto el anestro (Goodman, 1994).

Durante este periodo el ovario no se mantiene estático, la actividad folicular se sigue dando debido a que la liberación de FSH no es inhibida y esto permite que se presenten oleadas de crecimiento folicular, por lo que sí se realizan inspecciones por medio del ultrasonido se podrán observar folículos en diferentes etapas de crecimiento e incluso se encuentran folículos de tamaño preovulatorio, los cuales debido a la baja frecuencia en la secreción de la LH no alcanzan la maduración final y por esto no llegan a ovular (Bartlewski *et al.*, 1998; Souza *et al.*, 1996).

Con lo anterior se puede concluir que los cambios en el estado reproductivo de la oveja están regulados por las variaciones en la secreción pulsátil de LH, principalmente, lo que provoca modificaciones en la actividad del eje hipotálamo-hipófisis-gónada.

## **2.2 Factores que regulan la estacionalidad reproductiva en la oveja**

Debido a que las ovejas deben de asegurar que sus crías nazcan en una época adecuada, tanto en clima como de alimento, desarrollaron una estrategia reproductiva que les permite sincronizar el momento de la época reproductiva con el ambiente en donde se desarrollan, para lo cual ellas deben de responder a los cambios en los factores tanto ambientales, sociales y nutricionales. (Galina, 1986; Hafez, 2000; Martin, 2003)

### **2.2.1 Factores ambientales**

De los factores ambientales que se proponen como moduladores de la estacionalidad reproductiva se mencionan el fotoperiodo, la temperatura, la precipitación pluvial y la humedad, estos dos últimos se relacionan más con la disponibilidad de alimento. El fotoperiodo (FP) es el factor ambiental más utilizado por las especies



animales como señal para ubicar las diferentes épocas del año ya que es confiable debido a que el ciclo luminoso varía de manera constante de un año a otro (Bronson y Heideman, 1994).

En ovinos se observó que la actividad reproductiva coincide con los cambios en la duración de las horas luz, esto determinó que se clasificará a los ovinos como una especie estacional de "días cortos", ya que se observó que el cambio de días largos a cortos (otoño), marcan el inicio de la época reproductiva, mientras que el cambio de días cortos a largos (primavera), indican el termino de la estación reproductiva y el inicio del anestro (Legan y Karsch, 1980; Lindsay, 1991; Barrell *et al.*, 2000).

Al exponer a ovejas a un FP artificial opuesto a lo que se esta presentando de manera natural o el uso de FP alternos (calendarios fijos de luz-oscuridad), se observó que el patrón reproductivo de la oveja se alteraba provocando que la disminución en la cantidad de horas luz diera inicio a la actividad reproductiva y el incremento de horas luz causaba la inhibición en la reproducción, en ambos casos se demostró que el FP modificaba la estacionalidad reproductiva de la oveja (Levasseur y Thibault, 1980; Ortavant *et al.*, 1988).

Utilizando ovejas, se intentó demostrar que estas mantienen su actividad reproductiva al someterlas a un FP de días cortos constantes, mientras que las ovejas en un FP de días largos constantes no presentan actividad ovulatoria, debido a que esta es inhibida por el estímulo luminoso. Sin embargo en el primer grupo de ovejas no se evitó que las concentraciones de la LH disminuyeran y con ello iniciaron el anestro, mientras que las ovejas en FP largo iniciaron su actividad reproductiva sin importar el tipo de estímulo luminoso en el que se encontraban. Los datos indican que en la oveja existe el fenómeno de fotorrefractoriedad, es decir, que después de un tiempo largo de exposición a un estímulo luminoso la oveja deja de responder a éste (Robinson y Karsch, 1985; Malpoux *et al.*, 1989).

O'Callaghan *et al.*, (1991), evaluaron la importancia de los FP artificiales en la actividad reproductiva de la oveja; utilizando ovejas ovariectomizadas con implante de estradiol de las razas Galway, cruce de Suffolk y cruce de Border Leicester, fueron expuestas primero a un FP artificial de días largos y luego a un FP artificial de días cortos, comparando ambos grupos con un grupo testigo que se mantuvo en un FP natural. Se observó que la actividad reproductiva inicio de manera temprana comparada con el inicio de las ovejas testigo, lo anterior indica que la actividad reproductiva puede adelantarse realizando manipulaciones en el FP. Con este estudio se demostró que el FP actúa como sincronizador de un ritmo endógeno que tiene la oveja y el cual es el que realmente regula la actividad reproductiva de la oveja. El FP solamente le indica a la oveja la época del año en la que se encuentra permitiendo que ella determine las condiciones de clima y de disponibilidad de alimento existentes (Bronson y Heideman, 1994).

Se sabe que la retina tiene fotorreceptores que captan la luz y que convierten esta señal luminosa en una señal nerviosa, la cual a través del tracto monosináptico retino-hipotalámico llega al núcleo supraquiasmático y de aquí al núcleo paraventricular de donde la señal se dirige a la glándula pineal por medio del ganglio cervical superior. Ya en la pineal la señal nerviosa se transforma en una señal hormonal, la cual permite medir la duración del día, lo que involucra un ritmo endógeno circadiano (Karsch *et al.*, 1984; Lincoln, 1992; Malpoux *et al.*, 1996; Arendt, 1998). La hormona es la melatonina (MEL) (Thimonier *et al.*, 1985), en la cual el FP influye de dos maneras: 1) el ritmo circadiano de la MEL se sincroniza por el ciclo luz-oscuridad, 2) la liberación de MEL es directamente inhibida por la luz; aparentemente esta hormona es la mediadora entre las acciones del FP sobre el eje reproductivo (Rollang *et al.*, 1976; Bittman *et al.*, 1983).

Kennaway *et al.*, (1982) realizaron un estudio en donde se utilizaron ovejas en anestro, las cuales por cuatro semanas se mantuvieron en un FP artificial de 16 h luz y 8h de oscuridad, después de este tiempo a un grupo de ovejas se les administró MEL en el alimento diariamente y las ovejas del otro grupo fueron el testigo. En las ovejas del grupo testigo los niveles de MEL disminuyeron después de exponerlas a la fase de luz, lo cual demostró que la secreción de MEL cambia dependiendo del periodo de luz a la que se expone la oveja

Para determinar el sitio de acción de la MEL se colocaron micro-implantes de MEL en diferentes sitios del hipotálamo y de la hipófisis, no encontrando receptores para MEL en las áreas productoras de GnRH, pero si los hay en la *pars tuberalis* de la hipófisis (Malpaux *et al.*, 1993). Así que aparentemente el efecto de la MEL sobre la GnRH era a través de la *pars tuberalis*; para demostrarlo se colocaron implantes de MEL cerca y dentro de *pars tuberalis*, pero no se encontró ningún cambio en la secreción de la GnRH, por lo tanto se determinó que la acción de MEL sobre GnRH no es directa (Bittman y Weaver, 1990; Malpaux *et al.*, 1994).

Al encontrar que la distribución de las neuronas productoras de GnRH no coincide con los sitios de acción de la MEL, lo que indica que esta hormona actúa de manera indirecta y varios neurotransmisores son candidatos a ser mediadores entre los efectos de la MEL sobre la liberación de la GnRH (Malpaux *et al.*, 1999). De los neurotransmisores más estudiados está la dopamina, la cual es una catecolamina que se origina a partir de la tirosina y la transformación es mediada por la enzima hidrolasa tirosina (HT), se ha encontrado que la concentración de dopamina y la actividad de la HT en la eminencia media es mucho mayor durante los días de FP largo que en los de FP corto (Viguié *et al.*, 1998). Meyer y Goodman (1985), probaron un antagonista de la dopamina, el pimozide, durante el anestro y se observó un incremento en la secreción de la LH. Un efecto similar se encontró en ovejas ovariectomizadas tratadas con estradiol y expuestas a un FP de días largos, en las cuales al aplicar pimozide hubo un incremento en la secreción de la LH (LeCorre y Chemineau, 1993a).

Para demostrar que la dopamina es realmente el mediador entre la MEL y las neuronas productoras de la GnRH se demostró primero si el FP y la MEL modulan la actividad de las neuronas dopaminérgicas en el hipotálamo; se estimuló a un grupo de ovejas con un FP de días cortos, en ellas se observó una disminución en la actividad dopaminérgica de la eminencia media así como una reducción en el contenido de dopamina y en la actividad de la HT (Viguié *et al.*, 1996). Por su parte Viguié *et al.*, (1997) observaron que en ovejas con implante de MEL en la eminencia media, hubo una disminución en la actividad de la HT estimulando la secreción de la LH.

Con estos experimentos se demostró que un FP de días cortos estimula la liberación de MEL la cual disminuye la actividad de la HT y como resultado se de una disminución en las concentraciones de dopamina. Esto demuestra que la reducción en la actividad de la HT de la eminencia media es un paso importante en el efecto estimulante de la MEL sobre la secreción de la GnRH, ya que al bloquear la HT en ovejas fotoinhibidas la secreción de la LH aumenta (Viguié *et al.*, 1998).

Otro de los neurotransmisores aparentemente involucrados en modular la secreción de la LH es la serotonina, lo cual se comprobó en ovejas ovariectomizadas y tratadas con estradiol al administrarles un antagonista de la serotonina, como lo es el ciproheptanide y el ketanserine, y mantenidas en FP artificiales que inhiben la secreción de la LH; se observó un incremento en el número de pulsos de la LH (LeCorre y Chemineau, 1993b). La serotonina inhibe la secreción pulsátil de la LH durante el anestro estacional, no durante la época reproductiva, y aparentemente la acción de la serotonina es a través de los receptores 5-HT<sub>2</sub> y el FP es capaz de inducir cambios en la densidad de estos receptores en el hipotálamo ventro lateral posterior (Meyer y Goodman, 1985; LeCorre y Chemineau, 1993a).

Los aminoácidos excitatorios también se mencionan que podrían modular la secreción de la LH, debido a que en experimentos en los que se aplicó N-metil-D-L-ácido aspártico (NMDA), el cual es un agonista de este tipo de aminoácidos, se estimuló la secreción de la GnRH y de la LH en la oveja, esto es más notorio cuando las ovejas se encuentran en periodo de foto-inhibición (Lincoln y Wu, 1991), y el efecto de NMDA se mantiene si hay una estimulación con la MEL en lugar de la exposición a días cortos (Viguié *et al.*, 1995).

Durante el anestro también se ha observado un aumento del aminoácido inhibitorio gamma amino butírico (GABA), el cual estimula la amplitud de los pulsos de la LH y aparentemente están involucrados los receptores B (Scott y Clarke, 1993). Sin embargo los sitios de acción de estos aminoácidos aún no se han identificado en el cerebro de ovejas.

Los efectos indirectos de la MEL mediados por el FP al parecer no funcionarían si no hubiera cambios morfológicos en la compleja red neuronal, sobretodo en el área preóptica, donde las neuronas productoras de la GnRH tienen un número de dendritas mayor durante el anestro que en la estación reproductiva (Karsch *et al.*, 1995). Las hormonas que se involucran en este fenómeno de neuroplasticidad son las hormonas tiroideas, sobretodo en el periodo de transición de la época reproductiva a la de anestro (Karsch *et al.*, 1984). Nicholls *et al.*, (1989), al realizar la tiroidectomía en ovejas al final del anestro, observaron que la actividad reproductiva reiniciaba de manera normal, y cuando las ovejas intactas entraron en anestro las ovejas con tiroidectomía continuaron presentando ciclos estrales, manifestando este comportamiento por más de un año. Se determinó que las hormonas tiroideas no influyen en la transición hacia la época reproductiva, pero sí se requieren para que se termine éste periodo y aparentemente actúan promoviendo cambios morfológicos en el sistema neurosecretor de la GnRH.

Otra hormona que se considera tiene un papel importante sobre la estacionalidad reproductiva de la oveja son los estrógenos. Legan *et al.*, (1977) observaron que tanto en ovejas intactas como en ovariectomizadas tratadas con estradiol manifestaron cambios en las concentraciones de la LH, determinando que la acción de los estrógenos es diferente en la época de primavera y en la de otoño. Estos cambios coinciden con los cambios en la duración de la horas luz, con lo que determinaron que el FP controla la actividad reproductiva anual de la oveja modulando los efectos inhibitorios de los estrógenos en la secreción de la LH (Legan y Karsch, 1980). Sin embargo, las neuronas productoras de la GnRH no presentan receptores a estrógenos (Herbison *et al.*, 1993), se ha propuesto que esta variación estacional en la inhibición de la frecuencia de pulsos de la GnRH por el estradiol es mediada por un grupo de neuronas dopaminérgicas que tienen las siguientes características: 1) inhiben la frecuencia de pulsos de la GnRH; 2) su actividad es estimulada por el estradiol; 3) solamente son funcionales durante el anestro y no en la época reproductiva (Goodman, 1996). Los núcleos dopaminérgicos A14 y A15 tienen las características antes mencionadas y se ha observado que al dañar estas estructuras durante el anestro hay un incremento en la secreción de la LH (Thiéry *et al.*, 1989; Havern *et al.*, 1994).

Así que aparentemente la dopamina, a través de los núcleos dopaminérgicos A14 y A15, que responden a la acción de los estrógenos, están modulando la retroalimentación negativa del estradiol y con ello regulan la actividad reproductiva de la oveja (Malpaux *et al.*, 1999).

Aunque aún no se comprende en su totalidad cómo funciona esta compleja red neuronal aparentemente cada una de estas vías no trabaja independiente de las otras, relacionándose de tal manera, que ejercen un efecto sobre el eje hipotálamo-hipófisis-gónada controlando la actividad reproductiva. Pero esta red neuronal debe de estar informada a través de factores externos que le indiquen de alguna manera, lo que debe o no de realizar; se demostró que el primer indicador es el fotoperiodo el cual aparentemente no es el único, otros como los sociales o los nutricionales se mencionan, pueden estar involucrados modulando la actividad reproductiva anual en la oveja.

### **2.2.2. Factores sociales**

Además de los factores ambientales interactúan con ellos los factores sociales para regular la estacionalidad de la oveja, ya sea para iniciar o dar por terminada la actividad reproductiva. Dentro del factor social lo más estudiado es la bioestimulación, la cual permite que se manifieste el estro y afecta la ovulación a través de diferentes señales (Chenoweth, 1983), además, tiene un papel importante en la reproducción ya que puede adelantar la madurez sexual, inducir la ovulación, y reducir el anestro posparto en varias especies mamíferas (Burns y Spitzer, 1992). Dentro de la bioestimulación se encuentran los efectos macho y hembra; el "efecto macho", consiste en introducir machos a un grupo de hembras en anestro, para estimular el reinicio de la actividad reproductiva, con la característica de que las hembras previamente estuvieron totalmente aisladas de los machos; el "efecto hembra" se basa en estimular el reinicio de la actividad reproductiva de ovejas en anestro introduciendo hembras en estro (Knight *et al.*, 1978; Zarco *et al.*, 1995).

El efecto macho es el más estudiado debido a que la respuesta de la hembra es más marcada y el estímulo del carnero es suficiente para inducir un incremento en la frecuencia de la secreción de pulsos de la LH, por lo tanto se produce la ovulación en ovejas en anestro o lactando e incluso en corderas al iniciar la pubertad (Martin *et al.*, 1986; Restall, 1992).

Se menciona que varias señales están involucradas en este efecto, las más importantes y que se ha demostrado que intervienen son las señales olfatorias, visuales, auditivas y táctiles (Martin, 2003). Sin embargo, se ha concluido que las señales odoríferas y auditivas son suficientes para estimular a las ovejas, sin ser necesario el contacto directo con los carneros; también se observó que la lana o extractos de lana del carnero inducen la ovulación en ovejas, lo que no sucedió con la orina y la grasa anteorbital (Knight y Lynch, 1980; Walkden-Brown *et al.*, 1999).

Con las señales antes mencionadas interactúan las feromonas, éstas se producen de manera espontánea en los carneros, principalmente durante el cortejo; se sabe que son una mezcla compleja de lípidos pesados, y aunque no se conoce con exactitud el sitio de su síntesis, se especula que podrían producirse en las glándulas sudoríparas y ser secretadas junto con el sudor (Knight y Lynch, 1980; Walkden-Brown *et al.*, 1999). Aunque tampoco se conoce exactamente la vía que sigue esta señal hormonal, Martin *et al.*, (1986) hacen referencia a dos diferentes tipos de sistemas olfativos; el sistema olfativo principal: es aquel que recibe las señales sensoriales de los receptores localizados en el epitelio olfativo de la nariz y transmite la información a través de los bulbos olfativos principales; el otro sistema, es el sistema olfativo accesorio, el cual recibe la información de los receptores que se encuentran en una estructura especializada conocida como el órgano vomero nasal (OVN), éste se localiza en la cavidad nasal y transfiere la información a los bulbos olfativos accesorios.

Aparentemente la vía endocrina asociada con la reproducción es la que involucra al bulbo olfativo principal, ya que este recibe y transmite información al resto del cerebro por estar innervado por células de numerosas regiones telencefálicas, diencefálicas y metencefálicas (Lévy *et al.*, 1999) y la relación con la secreción de la GnRH radica en que las principales neuronas del bulbo olfativo innervan el área lateral hipotalámica, el área preóptica y el hipotálamo medio basal, estas dos últimas áreas son centros productores de la GnRH, además del área hipotalámica anterior (Domański *et al.*, 1980; Marchlewska-Koj, 1984). Pero hasta el momento no se ha comprobado totalmente la veracidad de esta vía neuroendocrina.

En cuanto a la intervención del OVN no es muy clara ya que al interrumpir su funcionamiento no se evita que las ovejas respondan al estímulo de las feromonas de los carneros (Cohen-Tannoudji *et al.*, 1989), aparentemente su papel está más relacionado con el comportamiento sexual ya que el OVN se menciona contiene receptores para feromonas de baja volatilidad en las secreciones urinarias y vaginales. Los carneros exploran la región ano-genital de la hembra para favorecer el transporte de éstas señales de la cavidad oral al epitelio sensorial de el OVN, esto implica al OVN como un quimiorreceptor especializado involucrado en la detección de estros y en la liberación, control y coordinación de la actividad sexual, ya que tiene conexiones con el hipotálamo y podría actuar como un mediador de los efectos de las feromonas que influyen en la función ovárica (Rekwot *et al.*, 2001).

La vía de acción del efecto macho no se ha comprobado pero se ha propuesto que es a través de un mecanismo directo, ya que la respuesta endocrina se da dentro de los primeros 2 a 4 minutos de la introducción del macho, provocando un incremento en la frecuencia de pulsos de la LH, lo que conduce a un pico 10 a 20 minutos posteriores a esta elevación, este aumento se mantiene al menos por 12 horas, pero la amplitud de los pulsos comienzan a disminuir después de una o dos horas, probablemente como consecuencia de la falta de reservas en la hipófisis; en contraste a la LH, la FSH se mantiene sin cambios importantes (Martin *et al.*, 1980). La primera oleada preovulatoria se presenta de las 6 –52 h después de la introducción del macho y la ovulación 23 a 24 h después de ésta oleada de LH ( Oldham *et al.*, 1978; Martin *et al.*, 1986).

Se ha determinado que la respuesta al efecto macho en la sincronización de estros no se observa desde el primer momento, debido a que la primera ovulación nunca va acompañada del comportamiento estral y además porque el CL que se presenta en la ovulación siguiente es de vida media corta en algunos animales, por lo que el pico de la actividad estral se manifiesta entre el día 18 y 24 después de la introducción del carnero (Martin *et al.*, 1986).



Además de las feromonas la presencia de otros aspectos es necesario para que la respuesta al efecto macho sea la adecuada; en la hembra es importante saber si es o proviene de una raza que presenta ancestro profundo o no (Oussaid *et al.*, 1993), la edad, momento en que parió y en que destetó, ya que si lo hicieron de manera temprana la respuesta al efecto macho es mucho mejor (Mitchell *et al.*, 1997; Pope *et al.*, 1989). Mientras que en el macho es importante la raza, la edad y la experiencia sexual (Haynes y Haresing, 1987; mencionado por Rosa y Bryant, 2002).

### **2.2.3. Factores nutricionales**

Se sabe que la nutrición afecta muchos aspectos reproductivos como son edad a la pubertad en ambos sexos, fertilidad, tasa de ovulación, sobrevivencia embrionaria, intervalo parto-primer estro, crecimiento testicular y producción espermática (Rhind, 1992). En ovejas que pierden peso se observó que no hay un efecto negativo inmediato en la capacidad reproductiva, sin embargo, la pérdida acumulada causa un incremento en la infertilidad, debido a una disminución en la presentación de ciclos reproductivos y lo mismo sucede si se tiene una elevada CC (Gunn *et al.*, 1983). También la alimentación que recibe la oveja durante el invierno y en la primavera influyen de manera importante en el porcentaje de ovejas que exhiben estro en el siguiente otoño; pero si antes de iniciar la actividad reproductiva se administra una alimentación de baja calidad, la reproducción se retrasa en aquellos animales muy jóvenes o muy viejos (Hafez, 1952). Lo anterior indica que las deficiencias nutricionales pueden afectar la capacidad reproductiva a corto, mediano y largo plazo.

Los mecanismos por los cuales la nutrición regula la actividad reproductiva son muy complejos y aún no se comprenden totalmente, por lo que las vías que se describen, en su mayoría, son solamente especulaciones (Robinson, 1996). Entre los efectos de la nutrición en la reproducción están: 1) durante la gestación, modificando la tasa de eliminación de la progesterona (Parr, 1987) 2) sobre la secreción o eliminación de las gonadotropinas, afectando sobretodo la tasa de ovulación (Adams *et al.*, 1992) 3) modificando el balance entre la secreción de FSH y la retroalimentación gonadal por el cambio en la respuesta a los efectos inhibitorios del estradiol y de la inhibina todos, afectando la estacionalidad reproductiva (Boukhliq *et al.*, 1996).

Las rutas en que la nutrición se involucra en la producción de la GnRH, aparentemente son señales del intestino al cerebro en donde se incluyen hormonas metabólicas como leptina e insulina, aunque también se mencionan a otras como grelina la neuromedina U y la amilina (Beck, 2000; Rushing *et al.*, 2000).

Por lo tanto se ha propuesto la existencia de una red neuronal, la cual, actúa como un "sensor metabólico", recibiendo la información del organismo en forma de señales hormonales y neuronales a través de diferentes neuropéptidos en donde las señales se integran y regulan al generador de pulsos de la GnRH (Blache, 2003).

### **2.3. Efectos de la nutrición en la reproducción**

La reproducción en los animales como en el hombre es afectada por cambios en la nutrición; se ha observado que al presentarse un déficit nutricional, como en la lactación y en la gestación, trae como consecuencia una disminución en el número de óvulos. En machos las deficiencias nutricionales ocasionan una reducción en la producción espermática y en el tamaño testicular (Jolly *et al.*, 1995; Boukhliq *et al.*, 1997). En ovinos se ha observado un retraso en el inicio de la pubertad, menor tasa de prolificidad y en general una disminución en la fertilidad del rebaño debido a una restricción nutricional (Wright *et al.*, 1990; Schillo, 1992). Pero, en algunos estados fisiológicos, es de particular importancia el balance de energía, ya que se considera el más potente regulador de la actividad reproductiva, la cual es una función muy demandante, por ejemplo, en las hembras la ovulación puede ser bloqueada o activada por cambios en el balance de energía, las señales involucradas actúan principalmente a nivel del ovario y en menor grado en los sistemas neuroendocrinos que controlan la ovulación (Rhind, 1992, Martin *et al.*, 1994).

La deficiencia de energía disminuye la secreción de gonadotropinas en ambos sexos de varias especies, y el restablecimiento de la alimentación a patrones normales, invierte esta deficiencia de gonadotropinas (Cameron, 1996). Así que los cambios en el balance de energía aparentemente pueden actuar en los tres niveles del eje reproductivo (hipotálamo-hipófisis-gónadas), así como en los mecanismos reguladores de la retroalimentación.

Para informar el estado nutricional en el que se encuentra el individuo se menciona que algunas hormonas y metabolitos posiblemente envían señales que permite al organismo llevar a cabo o no procesos fisiológicos relacionados con la reproducción, aunque la forma en que se relacionan no se conoce completamente (Barash *et al.*, 1996; Butler, 2000). Se sugiere la existencia de señales sanguíneas que reflejan el estado nutricional del animal y que pueden influir en la secreción de la LH (Steiner *et al.*, 1983; Butler, 2000), probablemente los efectos inhibitorios de la baja nutrición involucran mecanismos del sistema nervioso central (SNC), los cuales controlan la secreción de la GnRH del hipotálamo (Ebling *et al.*, 1990). Sin embargo se conoce poco de la vía que se sigue para informar al SNC sobre el estado nutricional del animal y de cómo esta información es traducida a una señal neuroendocrina; se ha propuesto que las reservas corporales de grasa a través de señales hormonales como los ácidos grasos libres (AGL), insulina, glucosa, hormona del crecimiento (HC), factores de crecimiento parecidos a insulina (IGF's) y leptina, podrían explicar cómo la secreción de la LH es regulada por el estado nutricional (Russel y Wright, 1983; Canfield y Butler, 1990; Randel, 1990; Hall *et al.*, 1992; Nagatani *et al.*, 2000; Roche *et al.*, 2000), aunque aún no se determina si es una señal o una combinación de señales que interactúan para controlar la secreción de la LH.

### **2.3.1. Ácidos grasos**

En rumiantes, las concentraciones de ácidos grasos volátiles (acetato, propionato y butirato), en plasma aumentan cuando el régimen alimentario se aumenta, y estos son de particular interés ya que se producen en grandes cantidades por los procesos normales de la digestión del rumiante aportándole el 80% de la energía metabolizable. El propionato, es el precursor más importante de la glucosa en animales bien alimentados y aporta de un 40 a un 50% de la producción total (Álvarez, 1996).

Existe evidencia de que en condiciones de restricción alimenticia moderada hay un aumento significativo en las concentraciones plasmáticas de ácidos grasos no esterificados (AGNE), aunque ya en una situación de desnutrición severa el determinar estas concentraciones es de poca utilidad (Russel, 1977), mientras que aquellos individuos que se encuentren bajo estados fisiológicos demandantes como la gestación tardía y la lactancia, la medición de los niveles de cuerpos cetónicos, como el acetoacetato y el  $\beta$ -

hidroxibutirato, son indicadores confiables del estado nutricional del animal (Russel y Wright, 1983). En vacas lactantes se han observado cambios en las concentraciones de AGNE,  $\beta$ -hidroxibutirato y cetonas en el plasma debido a variaciones en la nutrición (Holtenius *et al.*, 2003). Lo anterior indica que una mala nutrición lleva a un balance energético negativo que se acompaña por un aumento en los AGNE y en los cuerpos cetónicos. López-Barbella *et al.*, (1990) encontraron una alta correlación entre los cambios de peso de ovejas lactantes y los niveles plasmáticos de ácidos grasos libres, estos cambios se relacionaron con los niveles de energía y de proteína en la dieta durante la actividad reproductiva posparto y con una relativa distribución de nutrientes durante el periodo parto-primer estro.

Para comprobar si los ácidos grasos están involucrados en el control de la secreción de LH, en carneros se adicionaron ácidos grasos exógenos a la dieta de mantenimiento, el tratamiento aumentó la secreción pulsátil de la LH, pero la respuesta fue menor que con la suplementación de granos (Boukhliq y Martin, 1997), esto sugiere que los ácidos grasos son parte de una señal que afecta la secreción de gonadotropinas. Boukhliq *et al.*, (1997) evaluaron el efecto de la glucosa, ácidos grasos y proteína sobre el crecimiento testicular y la secreción de gonadotropinas en ovinos; encontrando que la adición de ácidos grasos en la dieta causó un incremento en la frecuencia de pulsos de la LH; también se observó que la glucosa junto con la caseína tuvieron un mayor efecto sobre el crecimiento testicular.

Los estudios indican que los ácidos grasos por si solos no afectan la actividad reproductiva. Aparentemente estos interactúan con otra(s) señal(es) para modificar la secreción pulsátil de la LH.

### **2.3.2. Glucosa**

La glucosa es un metabolito muy estudiado y se postula como el enlace entre la nutrición y la reproducción (Schillo, 1992). En la oveja se ha observado que la hipoglucemia inducida por la insulina inhibe la secreción de la LH y que la administración de glucosa invierte este efecto, restableciendo la oleada preovulatoria de la LH; en machos castrados con crecimiento restringido se ha observado que la administración de glucosa estimula la secreción de la LH (Clarke *et al.*, 1990; Funston *et al.*, 1995; Medina *et*

*al.*, 1998). Sin embargo en experimentos de carneros alimentados con una dieta baja en energía, las infusiones intra-abomasales o intravenosas de glucosa no estimulan la secreción de la LH (Miller *et al.*, 1995; Boukhliq *et al.*, 1996; Boukhliq y Martin, 1997), esto sugiere que la glucosa no actúa de manera independiente como una señal nutricional.

La glucosa podría estar involucrada en la interacción de otros factores metabólicos, como se ha demostrado en roedores con transportadores de glucosa localizados en el cerebro, el más importante es el transportador GLUT-4, un transportador que responde a insulina y el cual puede ser regulado en los tejidos periféricos y es afectado por el nivel nutricional en el músculo esquelético y en el tejido adiposo de los roedores (Leloup *et al.*, 1996). Lo anterior indica una posible interacción insulina-glucosa la cual podría regular la secreción de la GnRH, si es que el receptor GLUT-4 está presente en la neuronas productoras de la GnRH o en aquellas que controlan su secreción y en donde la insulina podría activar la secreción de la GnRH al estimular el consumo de glucosa por las neuronas; pero primero hay que lograr identificar y localizar este transportador en rumiantes (Abe *et al.*, 1997).

### **2.3.3 Insulina**

La insulina es un metabolito que se afecta por el balance de energía y al parecer se relaciona con el control de la reproducción en rumiantes. En carneros alimentados con un nivel nutricional alto, se observaron altas concentraciones de insulina tanto en el plasma como en el líquido cerebroespinal (Boukhliq *et al.*, 1996), mientras que en aquellos alimentados con una dieta baja, la infusión de una dosis baja de insulina en el tercer ventrículo, causó un incremento en la frecuencia de secreción de la LH a valores similares a los que se encuentran en carneros bien alimentados (Miller *et al.*, 1995). Esto involucra a la insulina como un modulador metabólico de la secreción de GnRH. Pero al parecer, la simple ruta por la cual la insulina pancreática pasa al líquido cerebroespinal, no es la misma que siguen las señales nutricionales para estimular las neuronas de GnRH. Una alternativa es que la sensibilidad del tejido neural a la insulina varía con cambios en la dieta, de manera que la concentración de insulina no necesariamente fluctuaría y la respuesta podría involucrar cambios en la expresión de los receptores de insulina o en los mecanismos de señalización intracelular (Blache, 2003).

Así que la insulina no actúa por sí sola, aparentemente otros sistemas hormonales intervienen para facilitar o inhibir su acción en las neuronas productoras de la GnRH.

#### **2.3.4. Hormona del crecimiento**

La presencia de receptores para la hormona del crecimiento (HC) en hipotálamo, hipófisis y en folículos ováricos, indica que la HC probablemente actúa como señal del estado nutricional del animal e interviene en la secreción de gonadotropinas (Kirby *et al.*, 1996; Lucy *et al.*, 1999). En el hígado existe una gran cantidad de receptores de la HC, que al ser estimulados por esta hormona inducen un incremento en la síntesis y secreción del factor de crecimiento tipo insulina 1 (IGF-1), el cual es un mediador importante de los efectos de la HC, aunque también puede actuar directamente en aquellos tejidos reproductivos que tienen receptores para HC, incluyendo oviducto, endometrio y placenta; incrementando la esteroidogénesis así como el crecimiento y el desarrollo de los folículos antrales y del cuerpo lúteo (Kirby *et al.*, 1997; Lucy *et al.*, 1998).

Las concentraciones séricas de la HC están inversamente correlacionadas con las del IGF-1, ya que éste factor es un regulador primario en la secreción de la HC a través de un mecanismo de retroalimentación negativa; las concentraciones plasmáticas del IGF-1 se han observado que están correlacionadas negativamente con la duración del anestro posparto y se correlaciona positivamente con la condición corporal y el consumo de alimento (McGuire *et al.*, 1992; Beam y Butler, 1999).

#### **2.3.5. Factor de Crecimiento tipo Insulina –1**

El IGF-1 es un polipéptido que se produce en respuesta a la hormona del crecimiento, también existe el IGF-2, pero éste sólo se encuentra en grandes cantidades en la vida fetal y neonatal y es más independiente de la HC (Moses *et al.*, 1980). Existen al menos 7 proteínas de enlace de los IGF's (IGFBP's) que modulan su actividad biológica y aunque su función exacta no se conoce, en general tienen un efecto inhibitorio o de retraso en la actividad de los IGF's, además, sirven como transportadoras y permiten un aumento en la vida media de los IGF's en circulación y en los tejidos (Oh *et al.*, 1996; Winger *et al.*, 1997; McCusker, 1998).

Lucy *et al.*, (1999) encontraron una acción sinérgica entre IGF-1 y las gonadotropinas (FSH y LH) en la actividad ovárica; el IGF-1 al actuar junto con FSH incrementan la división y diferenciación de las células de la granulosa, además el IGF-1 estimula la producción de andrógenos tecales e incrementa el número de receptores para la LH en células de la granulosa (Adashi *et al.*, 1985; Carson *et al.*, 1989). También estimulan la actividad de la enzima aromatasa y con ello se incrementa la síntesis de estrógenos y progesterona (Adashi *et al.*, 1985; Spicer y Echternkamp, 1995).

Durante la maduración final del folículo dominante las concentraciones intrafoliculares de IGFBP-5 disminuyen drásticamente, tanto por la reducción en su síntesis como por el aumento de su degradación, esto resulta en una mayor biodisponibilidad de IGF-1, que amplifica las acciones de las gonadotropinas en las células foliculares (Kirby *et al.*, 1997). La atresia de un folículo dominante se relaciona con un incremento de estas IGFBP's, ya que estas bloquean la acción del IGF-1 (Monget y Monniaux, 1995). La HC y el IGF-1 actúan de manera sinérgica entre ellas y con las gonadotropinas ejerciendo sus efectos sobretodo a nivel de desarrollo folicular.

### **2.3.6. Leptina**

Desde la teoría "lipostática", la cual postula que los animales requieren de cierta cantidad de tejido adiposo para el inicio y mantenimiento de la actividad reproductiva (Kennedy, 1953) y siendo el tejido adiposo el principal sitio de almacén de energía, se inició entonces la búsqueda de una señal que indique a los centros cerebrales las condiciones de reservas energéticas en que se encuentra un individuo. Fue hasta 1994 que se siguió una línea de investigación, debido al descubrimiento de una proteína de 167 aminoácidos producida por los adipositos, denominada leptina y de sus receptores. Se propone que esta hormona actúa a largo plazo como un indicador de las reservas corporales que tiene un individuo y puede relacionarse con la fisiología reproductiva. En los primeros estudios que se realizaron se demostró que las inyecciones de leptina aumentaron la secreción de gonadotropinas y la actividad ovárica y testicular en ratones deficientes de leptina y obesos (Barash *et al.*, 1996; Mounzih *et al.*, 1997). En ratas normales, ratones y monos machos, durante el ayuno se inhibió la secreción de la LH y esta se restableció al dar el tratamiento de leptina (Carro *et al.*, 1997; Finn *et al.*, 1998; Nagatani *et al.*, 1998).

En ovinos y bovinos el gen de la leptina y de su receptor fueron identificados y, como en otras especies, los receptores se localizan en el plexo coroideo y en el hipotálamo de ambos sexos; la expresión de ARNm del receptor en tejidos hipotalámicos y en la pituitaria de ovejas ovariectomizadas fue mayor en las subalimentadas que en las bien alimentadas (Dyer *et al.*, 1997; Williams *et al.*, 1999). En ovejas ovariectomizadas maduras las concentraciones de leptina varían con el consumo y están correlacionadas con la grasa corporal (Blache *et al.*, 2000; Chilliard *et al.*, 2001). En ovinos con un ayuno de 72 horas las concentraciones circulantes de leptina disminuyeron en un 30%; los bajos niveles de leptina se asociaron con la disminución en la frecuencia de pulsos de la LH (Nagatani *et al.*, 2000).

La expresión de la leptina esta influida por el estado de los almacenes corporales de grasa y es el tamaño del adiposito un factor determinante en la síntesis de leptina, ya que los adipositos más grandes contienen más leptina que los pequeños, en el mismo individuo (Delavaud *et al.*, 2002). Se propone a la leptina como un indicador de los almacenes de energía reflejando indirectamente el balance energético en el que se encuentra el animal, además aparentemente es modulador de la actividad reproductiva. El mecanismo por el cual la leptina ejerce sus efectos no es claro, ya que se han encontrado receptores para esta hormona en el hipotálamo, en hipófisis, gónadas y en el tejido adiposo, por lo que sus efectos pueden ser directos o indirectos (Dyer *et al.*, 1997; Spicer y Francisco, 1997). La localización de los receptores de leptina sugiere que esta hormona tiene un papel importante en la neuroendocrinología de la reproducción ya que se ha demostrado que la leptina es capaz de inducir un incremento en la liberación de la LH, FSH y prolactina (Yu *et al.*, 1997).

Aunque no se conoce exactamente como la leptina ejerce su acción en la liberación de la GnRH, se ha propuesto que es de manera indirecta a través del neuropéptido Y (NPY). El NPY es un potente estimulador del apetito y su liberación aumenta durante la privación del alimento, además se ha demostrado que la leptina inhibe la expresión del NPY y disminuye los niveles de este péptido en el núcleo arcuato. En ovejas ovariectomizadas con y sin estrógenos se observó una supresión de la secreción tónica de la LH, pero no hubo efecto en la secreción de la LH estimulada por la GnRH, y en la ovejas con restricción alimenticia aumentaron las concentraciones de NPY en el



ventrículo lateral, esto demuestra que hay una posible relación entre la nutrición y la reproducción en ovejas, en la cual las acciones en la liberación de la GnRH están mediadas por el NPY (McShane *et al.*, 1992, 1993). Barker-Gibb *et al.*, (1995) demostraron que en ovejas la inhibición de la secreción basal de la LH por el NPY no es sobre los cuerpos celulares productores de GnRH, aparentemente es en las terminales de GnRH de la eminencia media, ya que aquí llegan aproximadamente el 50% de las terminales de GnRH situadas en el área preóptica.

Otros neuropéptidos aparentemente involucrados en los efectos de la leptina son las orexinas, debido a que las terminales de estos péptidos están cercanas a las neuronas que contienen NPY y receptores de leptina (Horvath *et al.*, 1999), además la distribución de las fibras de orexina se encuentran en el área septo-preóptica, núcleo arcuato y en la eminencia media, similar a la distribución de los cuerpos celulares que producen GnRH (Peyron *et al.*, 1998). La infusión intracerebroventricular de orexina A ó B estimuló la secreción de la LH en ratas ovariectomizadas y pretratadas con estrógenos, pero inhibe a la LH en aquellas que no recibieron estrógenos, lo anterior sugiere una interacción entre los esteroides sexuales y las orexinas en el control de la secreción tónica de la LH (Pu *et al.*, 1998; Tamura *et al.*, 1999). Sin embargo el mecanismo de acción de las orexinas en ovino aún no es claro ya que se no se ha observado que estimulen el consumo de alimento en carneros y en vez de estimular, inhibe la secreción pulsátil de la LH (Blache, 2003).

Al parecer la leptina sigue varias vías para llegar hasta los centros reguladores de la reproducción por lo que aún falta mucho para comprender como afecta en la estacionalidad reproductiva de la oveja.

## 2.4. Características reproductivas de la oveja Pelibuey

### 2.4.1 Estacionalidad

En los primeros estudios sobre la actividad reproductiva de la oveja Pelibuey se consideró que esta raza no era estacional, ya que se podía detectar manifestación de estro durante todo el año (Castillo *et al.*, 1972; Valencia *et al.*, 1975).

Pero Valencia *et al.*, (1981) al evaluar la manifestación de estros de ovejas Pelibuey maduras, mantenidas en una condición corporal buena, en el estado de Yucatán a una latitud de 28°N, encontraron que esta raza, presenta una disminución de su actividad reproductiva entre enero y abril. Sin embargo Rojas *et al.*, (1986) mantuvieron a ovejas Pelibuey en tres condiciones corporales (mala, regular y buena), durante el periodo que corresponde al inicio del anestro en ovejas de lana (marzo-abril), realizando la detección de calores durante 35 días. Observaron que la oveja Pelibuey no dejó de manifestar estro, por lo que los autores concluyen que la oveja Pelibuey no presenta una actividad reproductiva estacional.

Pero Heredia *et al.*, (1991 b y c) observaron una disminución en la presentación de calores a partir de finales del mes de enero, reportando sólo un 15% de manifestación estral; esta disminución de calores se presentó a finales del mes de mayo, con una recuperación gradual, hasta alcanzar un punto máximo de 90%. González *et al.*, (1991) González *et al.*, (1992), Ramón (1993), considera este periodo de menor actividad reproductiva como un anestro de corta duración (3 a 4 meses) y poco profundo, es decir, en esta raza es posible estimularlas para que reinicien su actividad reproductiva o continúen ciclando.

Por lo tanto se concluye que la oveja Pelibuey es una raza estacional, con un periodo de anestro que se presenta entre los meses de febrero a mayo, esta época de anestro se considera de corta duración y poco profundo, a diferencia de las ovejas de clima templado que se presenta un anestro de 5 a 6 meses y las ovejas son muy difíciles de estimular para que salgan de ese periodo.

#### 2.4.2. Factores que afectan la estacionalidad

En ovejas Pelibuey, aparentemente como en razas de ovejas de clima templado, los factores que afectan la actividad reproductiva son los factores físicos (fotoperiodo, temperatura y precipitación pluvial), factores sociales (efecto macho y hembra), así como factores nutricionales (Valencia *et al.*, 1975; Cárdenas *et al.*, 1987; Cruz *et al.*, 1994; Cortés, 1993).

En las ovejas de lana, es el fotoperiodo el principal modulador de su actividad reproductiva, pero en las ovejas Pelibuey el fotoperiodo se considera que no es el principal regulador de la estacionalidad, en ellas aparentemente su actividad reproductiva la regula principalmente la nutrición. Castillo *et al.*, (1977) al suplementar con alimentos concentrados a un grupo de corderas Pelibuey, lograron mayores pesos y la pubertad se alcanzó a una edad temprana, en contraste a aquellas que sólo estuvieron en pastoreo, esto coincide con trabajos realizados en el Centro de Investigación Enseñanza y Extensión en Ganadería Tropical (CIEEGT, 1982), donde se encontró que las corderas que ganaron más peso iniciaron su pubertad a una edad temprana (210 días) en contraste a las que no ganaron peso (273 días). La pubertad también puede ser afectada por la época de nacimiento de la cordera; se observó que las ovejas que se suplementaron y nacieron a finales de invierno y principio de primavera alcanzan la pubertad a los siete meses, mientras que las corderas que nacen durante el verano o en el otoño alcanzan la pubertad entre los nueve y once meses (Cruz *et al.*, 1982; Rodríguez, 1991; Balcazar, 1992; Martínez, 1999). Cruz *et al.*, (1983), mencionan que las diferencias en el inicio de la pubertad de corderas, se deben a la disponibilidad del forraje tanto en cantidad como en calidad, ya que aquellas que nacen durante una época de seca, se afecta el desarrollo corporal y la actividad reproductiva de los animales.

Otros aspectos de la actividad reproductiva de la oveja Pelibuey afectados por la nutrición son la fertilidad y la prolificidad; al respecto Valencia y González (1983), mencionan que la fertilidad de las ovejas Pelibuey es mayor en la época que hay abundante alimento, y si además durante esta época se aplica un flushing, las hembras aumentan el número de partos múltiples, debido a que se aumentó la tasa de ovulación.

González *et al.*, (1992) reportan que en ovejas Pelibuey durante los meses de marzo y abril, registraron los más bajos porcentajes de estros y abril es el mes en el que se reportan menos cuerpos lúteos así como una disminución de la fertilidad debido a que hubo un menor número de ovulaciones múltiples y un mayor porcentaje de óvulos sin fertilizar, mencionando que la posible causa de esto es por la baja disponibilidad y calidad de los forrajes que se presenta entre febrero y mayo, lo que causó una pérdida de peso y deterioro de las condiciones corporales en las ovejas Cruz *et al.*, (1994). Galina *et al.*, (1996) al estudiar el comportamiento reproductivo de la oveja Pelibuey y Blackbelly en el trópico mexicano encontraron que las lluvias estuvieron correlacionadas con la fertilidad y la manifestación de estro e indican que la disponibilidad del forraje es el principal factor que regula la actividad reproductiva de la oveja Pelibuey y Blackbelly.

### **2.4.3. Ciclo estral**

La endocrinología del ciclo estral en la oveja Pelibuey ha sido poco estudiada, pero González *et al.*, (1991), señalan que el pico preovulatorio de la LH se produce antes del inicio del celo, los niveles de LH se incrementa hasta 500 veces su valor basal. También se ha encontrado que las concentraciones de la LH en las ovejas Pelibuey varían en las diferentes épocas del año, encontrando que en la primavera las concentraciones de esta hormona son más bajas, esto coincide con la época en que la manifestación de estros es menor. Las concentraciones de progesterona incrementan al iniciar la fase lútea alcanzando su pico aproximadamente del día 7 a 9 y disminuyendo sus niveles al día 11 a 12 del ciclo (González, 1997).

Pero a pesar de estas diferencias se ha determinado que el ciclo estral de la oveja Pelibuey tiene características similares a las ovejas de lana; presentan un ciclo estral de 16 a 18 días con un promedio de 17 días; la duración del estro es de 24 a 48 horas con un promedio de 36 horas (González, 1997; Cruz *et al.*, 1982; Segura *et al.*, 1991; Ramón, 1993). La oveja Pelibuey alcanza su pubertad entre los 8 y 12 meses de edad con un 40 a 60% de su peso adulto, una fertilidad alta en la época de lluvias (94.3%) y con una prolificidad que varía de 113 a 114 (Devendrá y McLeroy, 1986; González *et al.*, 1991; González-Stagnaro, 1991; Ramón, 1993; Martínez, 1999).

### III. MATERIAL Y MÉTODOS

#### 3.1 Localización

El trabajo se realizó en el Campo Experimental Mocochoá del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) de la SAGARPA, localizado al noroeste de la Península de Yucatán (21° 06' latitud norte y 89° 27' longitud oeste), en condiciones de clima tropical subhúmedo Aw (o) con lluvias en verano, una precipitación pluvial anual de 900 mm y una temperatura promedio de 26.4°C (Duch, 1991).

#### 3.2 Animales

Durante el periodo de estudio, que correspondió del mes de diciembre de 2001 a julio de 2002, se utilizaron 22 ovejas de la raza Pelibuey, no gestantes ni lactantes y clínicamente sanas, con edades entre los 3 y 7 años. Las ovejas se asignaron a uno de los siguientes grupos: grupo de condición corporal mala (CCM) compuesto por ovejas (n=7) cuya condición corporal fue  $\leq 2$  en una escala de CC del 1 al 5 de acuerdo a la técnica descrita por Thompson y Meyer (1994, apéndice 1). El grupo de condición corporal regular (CCR) integrado por ovejas (n=7) con una condición corporal  $> 2$  y hasta 3; finalmente el grupo de condición corporal buena (CCB) constituido por ovejas (n=8) con una condición corporal  $> 3$ .

Antes de iniciar el estudio (noviembre), la cantidad de pasto y alimento se ajustó para conseguir que los animales alcanzaran la CC deseada (buena, media o mala). Posteriormente se les proporcionó una dieta de mantenimiento, para que la condición corporal y el peso de cada grupo se mantuvieran. Los animales permanecieron estabulados, en corrales separados, para mantener un mejor control del consumo de alimento. La dieta fue a base de pasto Taiwán y un alimento concentrado; el cual estuvo compuesto de subproductos de maíz, harina de carne, rastrojo, melaza, sal común y sales minerales, conteniendo un 14% de proteína cruda, 2.40 Mcal de energía metabólica, 1.2% de calcio y 0.5% de fósforo. También, previo al inicio del estudio, se realizó la detección de calores dos veces al día (7:00 a.m. y 6:00 p.m.), con dos hembras androgenizadas y un macho celador con el pene quirúrgicamente desviado, manteniéndolos aproximadamente media hora en cada corral, separando y registrando la identificación de la oveja que manifestara signos de estro.

Durante el periodo de estudio, se evaluó la condición corporal y la actividad ovárica de los animales de la siguiente manera:

Condición corporal.- Cada 15 días se determinó la CC de las ovejas de dos maneras: pesaje de los animales por la mañana, previo ayuno de 12 horas, y la evaluación de la CC de cada oveja. Para evaluar los cambios en peso y la condición corporal durante el estudio, se realizó un análisis de varianza (ANDEVA) para un modelo de medidas repetidas utilizando el paquete estadístico para computadora SAS; considerando como fuente de variación día, oveja dentro de grupo y el grupo.

Actividad ovárica.- El efecto de la CC en la actividad ovárica se evaluó a través de la actividad ovulatoria y las características de la población folicular. La actividad ovulatoria se infirió midiendo las concentraciones séricas de progesterona. Para ello se tomaron muestras de sangre dos veces por semana en días preestablecidos. Las muestras sanguíneas se obtuvieron por punción de la vena yugular en tubos vacutainer. Una vez obtenidas se centrifugaron a 1500g durante 20 minutos, los sueros colectados se mantuvieron a -20° C hasta su análisis. Las concentraciones séricas de progesterona se determinaron por un radioinmunoanálisis (RIA) en fase sólida utilizando un paquete comercial de RIA (Coat- A- Count<sup>®</sup>). La sensibilidad del ensayo fue de 0.1 ng/ml, con un coeficiente de variación (CV) intra ensayo de 5.61% y un CV inter ensayo de 3.37%. Las concentraciones séricas de progesterona permitieron estimar la duración del anestro; se considero que la actividad ovulatoria cesó cuando las concentraciones séricas de progesterona se mantuvieron por debajo de 1 ng/ml, durante un periodo equivalente a dos o más ciclos estrales ó 10 muestreos sanguíneos consecutivos (Cerna *et al.*, 2000). Los datos obtenidos fueron transformados a raíz cuadrada para establecer normalidad en los mismos; una vez que los datos se transformaron se realizó un ANDEVA para un diseño completamente al azar con el paquete estadístico para computadora SAS.

La población folicular se monitoreó por inspección ultrasonográfica cada tercer día comenzando en el mes de febrero, inicio de la época de transición hacia el anestro, y terminando cuando el 90% o más de las ovejas reiniciaron su actividad ovárica (julio 2002). Se utilizó un equipo de ultrasonido marca Aloka modelo SSD 500 con un

transductor de 7.5 mhz que se introdujo por el recto del animal, una vez localizados los ovarios se realizó un barrido de estos, registrando la ubicación de aquellos folículos con un diámetro igual o mayor a 2 mm, (Ravindra *et al.*, 1994; Bartlewski *et al.*, 1998). Los datos permitieron evaluar las siguientes características foliculares; **número de folículos totales**, **número de folículos de acuerdo a su diámetro** (folículos chicos: diámetro igual a 2 mm, folículos medianos: diámetro de 3 mm y folículos grandes: diámetro mayor a 3 mm), así como registrar el **diámetro del folículo mayor**.

Los datos obtenidos de la población folicular se analizaron en cuatro periodos: **pre- anestro**: corresponde a la fase folicular previa a la última fase lútea de la estación reproductiva; **anestro temprano**: fase folicular posterior a la última fase lútea de la estación reproductiva; **anestro tardío**: poblaciones foliculares después de aproximadamente 17 días en anestro (correspondiente a un ciclo estral); **transición anestro – época reproductiva**: fase folicular previa a primera fase lútea de la estación reproductiva siguiente. Estos datos fueron analizados con un diseño tipo parcelas divididas, "split plot", para evaluar el efecto de la CC a través de los diferentes periodos de evaluación, así como su interacción. Adicionalmente, se analizó con ANDEVA para un diseño completamente al azar y se evaluó por separado el efecto de la CC dentro de cada uno de los periodos de evaluación.

## IV. Resultados

### 4.1 Peso y condición corporal

Durante el estudio se logró mantener a las ovejas de cada grupo en la condición corporal predeterminada (figura 1). Se analizó la variación del peso promedio quincenal de cada grupo y se observó que desde diciembre y hasta la primera quincena de febrero los grupos CCR y CCB fueron similares entre sí, presentando pesos mayores en comparación con el grupo CCM. A partir de la primera quincena de marzo se observó que el peso promedio de los tres grupos fue estadísticamente diferente, y así se mantuvo hasta el término del estudio en julio (figura 2).

### 4.2 Actividad ovulatoria

En el presente estudio se observó que, independientemente de la CC en la que se encontraron las ovejas el 85.7% (18/21) de ellas presentaron un periodo anovulatorio, al separar ese porcentaje de acuerdo a la CC se encontró que en el grupo CCM el 100% de ovejas estuvieron en anestro, mientras que en los grupos CCR y CCB el porcentaje de ovejas que presentaron anestro fueron menores (85.7% y 75%, respectivamente). Es decir que 14.2% de las ovejas (3/21), dos del grupo CCB y una del grupo CCR, presentaron actividad ovulatoria cíclica durante todo el periodo de estudio.

El inicio del periodo de anestro fue muy variable, este ocurrió entre los meses de diciembre y mayo. En general las ovejas del grupo CCM lo iniciaron más tempranamente (31 de diciembre) que aquellas que se encontraban en los grupos CCR (4 de marzo) y CCB (15 de febrero). En contraste, el reinicio de la actividad ovulatoria fue muy homogéneo en los tres grupos, el 94.4% de las ovejas (17/18) reiniciaron su actividad entre los meses de junio y julio.

En cuanto a la duración del periodo anovulatorio la duración promedio fue de  $96.3 \pm 40.3$  días o 3.1 meses. La duración del anestro fue afectada por la CC de las ovejas. Aquellas que estuvieron en el grupo CCB presentaron una duración del anestro de  $62 \pm 17.5$  d (promedio  $\pm$  error estándar), y el grupo CCR  $72 \pm 18.7$  d, los cuales fueron significativamente más cortos ( $P < 0.05$ ), que el del grupo CCM ( $122 \pm 19.5$  d) (Cuadro 1).



La duración del anestro no varió significativamente ( $P= 0.6891$ ) entre los grupos CCR y CCB.

Aunque se observó que la duración del anestro varió considerablemente entre individuos, en un rango que va de los 169 d (39 a 208 d); aunque los rangos fueron menores en los grupos CCR y CCB (80 y 91d, respectivamente), que en el grupo CCM (134 d).

La oveja 00-18, perteneciente al grupo CCM, tuvo valores de progesterona sérica por debajo de 1 ng/ml a lo largo del estudio, razón por la cual no se incluyó en el análisis estadístico que permitió detectar diferencias en la duración del anestro, solamente se incluyó las ovejas que al iniciar el estudio presentaron actividad ovulatoria.

#### 4.3 Población folicular

Al analizar los efectos de la CC y del periodo de evaluación reproductiva sólo se detectaron diferencias estadísticas en las características de la población folicular (**número de folículos totales, número de folículos de acuerdo a su diámetro y diámetro folicular mayor**) por efecto del periodo de evaluación: El **número de folículos totales** en el **preanestro**, fue significativamente menor ( $P<0.05$ ) ( $4.4 \pm 0.6$  folículos) (promedio  $\pm$  error estándar) a los periodos de **anestro tardío y transición anestro-época reproductiva**. Mientras que entre el **anestro temprano, anestro tardío y transición anestro-época reproductiva** no hubo diferencias estadísticas, presentando un número de folículos similar entre ellos ( $5.7 \pm 0.6$ ,  $6.6 \pm 0.6$  y  $6.4 \pm 0.7$  folículos en promedio, respectivamente) (figura 3).

El número de folículos chicos que se presentó durante el **anestro tardío** ( $5.5 \pm 0.6$  folículos) fue mayor ( $P<0.05$ ) (figura 4), que en el **preanestro** ( $1.9 \pm 0.6$  folículos) y en la **transición del anestro a la época reproductiva**. Por otra parte, el **preanestro** tuvo un número significativamente mayor de folículos grandes que el periodo de **anestro tardío** ( $1.09 \pm 0.3$  vs.  $0.09 \pm 0.2$  folículos respectivamente). Mientras que durante el periodo de **transición anestro-época reproductiva** el número de folículos

grandes fue mayor ( $P < 0.05$ ) ( $1.8 \pm 0.3$  folículos) que en el **anestro temprano** y **anestro tardío** ( $0.047 \pm 0.3$  y  $0.09 \pm 0.2$ , respectivamente) aunque fue similar con el **preanestro** ( $P > 0.05$ ) ( $1.09 \pm 0.3$  folículos). Para el número de folículos medianos no hubo diferencias estadísticas entre los cuatro periodos de evaluación.

El promedio del diámetro folicular mayor en el **preanestro** fue de  $3.8 \pm 0.13$  mm; durante el **anestro temprano** fue de  $3.2 \pm 0.13$  mm; en el **anestro tardío** de  $2.7 \pm 0.13$  mm; y en la **transición anestro-época reproductiva** fue de  $4.2 \pm 0.15$  mm (figura 5), habiendo diferencias estadísticas ( $P < 0.05$ ) entre los cuatro periodos reproductivos.

Al analizar por separado el efecto de la CC durante cada uno de los periodos, se encontraron diferencias en la población folicular únicamente durante el **anestro temprano**. El número de folículos chicos fue significativamente mayor ( $P < 0.05$ ) en los grupos CCM y CCR comparado con el grupo CCB ( $5.0 \pm 1.1$ ,  $5.5 \pm 1.0$  y  $2.2 \pm 1.0$  folículos, respectivamente; figura 7). Los grupos con CCM y CCR presentaron un número menor ( $P < 0.05$ ) de folículos grandes que el grupo con CCB ( $0.0 \pm 0.3$ ,  $0.2 \pm 0.3$  y  $1.2 \pm 0.3$  folículos, respectivamente; figura 7). El número de folículos medianos fue similar ( $P > 0.05$ ) entre los diferentes grupos de CC (figura 7). En tanto que para el número de folículos totales no se encontraron diferencias estadísticas entre los diferentes grupos (figura 6).

Para el promedio del diámetro folicular mayor se encontraron diferencias estadísticas ( $P < 0.05$ ) los grupos con CCM Y CCR presentaron folículos de menor diámetro ( $3.0 \pm 0.2$  y  $3.1 \pm 0.1$  mm respectivamente) que el grupo de CCB ( $3.6 \pm 0.1$  mm) (figura 8).

## V. Discusión

### 5.1 Actividad ovulatoria

En este estudio el periodo anovulatorio tuvo una duración de 3.1 meses, similar a lo señalado en otros estudios con ovejas Pelibuey (Porrás, 1999; Cerna *et al.*, 2000). Aunque la CC de las ovejas, antes y durante el periodo de menor actividad reproductiva, afectó la duración del anestro de tal manera que los grupos con CCB y en CCR tuvieron en promedio periodos más cortos de inactividad ovulatoria (72 y 62 días respectivamente) que el grupo con CCM (122 días), es decir, que las ovejas en CCM tuvieron un anestro 60 días más largo que las del grupo con CCB.

González-Stagnaro (1991) señala que en regiones tropicales las ovejas que mantienen una CC baja antes y durante la estación de anestro, tienen periodos anovulatorios de mayor duración, que aquellas que se encuentran en una CC alta, además de que su respuesta al estímulo del macho y/o tratamientos hormonales para la inducción del estro es baja. Resultados similares se han encontrado en ovejas de razas mediterráneas; Forcada *et al.*, (1992) observaron en ovejas de la raza Aragonesa que tienen anestros relativamente cortos (100 días), que la duración del mismo fue mayor en hembras con CC baja (113 días) que las de CC alta (64 días). Estos resultados son similares a los del presente estudio, con ovejas Pelibuey, lo que indica claramente que la CC tiene un efecto en la duración del periodo de anestro o anovulatorio en este tipo de oveja. Sin duda la alimentación es uno de los factores que modulan el comportamiento reproductivo de las ovejas, en razas de origen tropical, a partir de los cambios en las reservas energéticas corporales, asociadas a las variaciones estacionales de alimento. Lo anterior se corrobora al observar que animales con una buena CC tuvieron un mejor desempeño reproductivo.

La condición corporal tuvo un efecto en el inicio del anestro, el cual ocurrió de manera más temprana en aquellas ovejas con CCM que en las ovejas de CCR o en CCB, sin afectar el reinicio de la actividad reproductiva ya que este se dio de manera similar en los tres grupos. El hecho de que las ovejas en CCM iniciaran antes su periodo de anestro implica que de alguna manera la CC le indica al eje reproductivo, si las condiciones son las adecuadas para continuar o no la actividad ovulatoria cíclica. Se ha sugerido que la

leptina es una señal interna que podría regular la actividad ovárica, por ser un indicador de las reservas corporales de energía con las que cuenta un individuo (Barash *et al.*, 1996). En bovinos se indica que la glucosa, la insulina y los ácidos grasos no esterificados, son probables señales metabólicas involucradas en la interacción entre la nutrición y la reproducción (Bossis *et al.*, 2000).

Individualmente la duración del periodo anovulatorio tuvo una gran variabilidad (desde 39 a 208 días). Forcada *et al.*, (1992), también encontraron una gran variación individual en la duración del anestro, desde ovejas que presentaron una actividad ovulatoria durante todo el periodo de estudio hasta animales con 200 días en anestro. Esto sugiere que existen otros factores (genéticos, sociales o ambientales) involucrados en regular la actividad ovulatoria de la oveja Pelibuey. Los factores genéticos de manera individual o en interacción con otros originan que algunas ovejas presenten periodos anovulatorios de distinta duración e incluso permiten que haya animales con una actividad cíclica continua (Land, 1978; Land *et al.*, 1979). En este trabajo el 14.2% (3/21) de las ovejas presentaron actividad ovulatoria cíclica, una oveja del grupo de CCR y dos del grupo con CCB, esto indica que independientemente de un posible factor genético, una CC aceptable o buena antes de la época de anestro pueda favorecer que alguna de estas ovejas sigan ciclando sin presentar un periodo de anestro. Por lo tanto, el estado nutricional sería determinante no sólo en la duración del anestro sino también en permitir que algunos animales puedan ciclar continuamente.

El periodo anovulatorio se detectó en el 100% de las ovejas en CCM y aunque el porcentaje se redujo a un 75% en las ovejas con CCB, esto significa que una buena CC podría reducir el porcentaje de hembras en anestro, aunque no asegura que los animales tendrán una actividad cíclica continua. Esto sugiere que no es un simple efecto nutricional el que regula la actividad reproductiva anual en este tipo de ovejas y que existen otros factores que provocan que la actividad ovulatoria cíclica sea interrumpida por un lapso de tiempo y por lo tanto, se está ante un anestro estacional verdadero controlado por el fotoperiodo (Porrás, 1999; Cerna *et al.*, 2000)

## 5.2 Población folicular

En el presente estudio se determinó que la CC de los animales afectó algunas características foliculares únicamente durante el anestro temprano, donde el grupo CCB es el que presenta en promedio un mayor número de folículos grandes y de diámetro folicular que los grupos CCM y CCR.

Aunque no hay estudios en ovejas de lana o pelo que evalúen el efecto de la CC como tal durante el inicio del anestro (anestro temprano), en yeguas se conoce que una baja CC induce que el periodo anovulatorio inicie antes que en la yeguas de alta CC y además este periodo es de mayor duración. Mientras que en las yeguas con una alta CC se presentaron periodos cortos de inactividad ovulatoria, pero, continuaron presentando varios folículos grandes, hasta el final del estudio (enero). Además siete yeguas (58%) del grupo de buena CC mantuvieron su actividad ovulatoria durante el periodo de anestro, lo que no sucedió con ninguna de las yeguas de CC baja (Gentry *et al.*, 2002).

Rhind y McNeilly (1986) al estudiar ovejas Scottish Blackface con alta CC, estas presentaron folículos más grandes y una mayor tasa de ovulación que las ovejas en baja CC. Pero McNeilly *et al.*, (1987), indican que ovejas Scottish Blackface con baja CC no sólo presentan un menor número de folículos grandes, sino que también una baja proporción de esos folículos fueron estrogénicos y potencialmente ovulatorios. Lo anterior indica que probablemente la CC afecta el desarrollo folicular en lo que se refiere a su capacidad estrogénica, además de permitir que la tasa de atresia folicular disminuya.

Los resultados del presente estudio y de los anteriormente mencionados, indican que hay otros factores relacionados, que permiten a las ovejas de CCB presentar folículos grandes. Posiblemente la explicación se encuentre a nivel local, es decir, que los efectos de la CC, como indicador del estado nutricional del animal, se dan en el ovario, pero a través de diferentes señales. La capacidad folicular para producir estrógenos se ha observado que está relacionada con la nutrición de los animales. En bovinos, el factor de crecimiento tipo insulina 1 (IGF-1), y los ácidos grasos no esterificados (AGNE) al parecer influyen de manera importante sobre la secreción hipotalámica de la GnRH, ya que se ha encontrado que al disminuir el IGF-1 hay una disminución en el diámetro folicular y al

aumentar las concentraciones de AGNE la producción de androstenediona se inhibe y con ello la síntesis de estrógenos (Bossis *et al.*, 1999).

En vacas con restricción en el consumo de alimento se observa que incrementa la lipólisis y la liberación de ácidos grasos de los adipositos (Richards *et al.*, 1989), lo que ocasiona que los AGNE se incrementen. Grimard *et al.*, (1995), observaron que hay una correlación negativa entre las concentraciones plasmáticas de AGNE y la frecuencia pulsátil de la LH. También las altas concentraciones de AGNE influyen de manera negativa en la función ovárica, específicamente en la producción de androstenediona en las células de la teca, similar a lo que sucede en la producción de testosterona en las células de Leydig de ratón *in vitro* (Meikle *et al.*, 1996), por lo tanto al haber menos androstenediona la capacidad de sintetizar estrógenos por parte de los folículos disminuye.

También los factores de crecimiento como el IGF-1 se han relacionado con el efecto de la CC sobre el desarrollo folicular, como se ha encontrado en vacas inducidas a un anestro nutricional. En vacas alimentadas con una dieta restringida, se presentó una menor concentración de IGF-1 que en las vacas alimentadas con una dieta de mantenimiento, y esto se relacionó con una reducción en la tasa de crecimiento y en el diámetro máximo del folículo dominante de las vacas del grupo restringido antes de entrar al periodo anovulatorio, además, encontraron que las concentraciones de estradiol disminuyeron conforme se acercaba el inicio del periodo anovulatorio (Bossis *et al.*, 1999). Estos mismos autores observaron que al aumentar la alimentación en las vacas del grupo restringido, hubo un incremento gradual en las concentraciones de IGF-1 en las siguientes oleadas foliculares, así como en las concentraciones de la LH, hasta el momento en que el folículo dominante es ovulado. Esta asociación entre los incrementos graduales en las concentraciones plasmáticas de IGF-1 y de la LH en suero, así como del tamaño del folículo dominante, indican que probablemente el IGF-1 puede actuar como una señal, influyendo en la función ovárica. Es necesario analizar si en ovejas con buena CC las concentraciones intra-foliculares de IGF-1 se mantienen elevadas y es lo que permite que se continúen presentando folículos grandes. Lo anterior lleva a suponer que en la oveja, como en vacas, existen metabolitos que intervienen en regular la actividad reproductiva, ya sea a nivel ovárico o a nivel del hipotálamo.

Por otra parte el periodo de actividad reproductiva en la que se encontraban las ovejas afectó las características de su población folicular (**número de folículos totales, número de folículos con respecto a su diámetro y diámetro del folículo mayor**). Se observó que cuando las ovejas están en **anestro tardío** aumenta el número de folículos chicos y disminuye el diámetro del folículo mayor.

Mientras que durante el periodo de **transición anestro-época reproductiva** el diámetro del folículo mayor significativamente aumentó, también se acompañó con un aumento en el número de folículos grandes. Esto probablemente por un incremento en el patrón de secreción pulsátil de la LH, debido a una disminución de la sensibilidad del hipotálamo hacia el efecto de retroalimentación negativa que ejercen los estrógenos, lo que permite que los folículos continúen su crecimiento hasta el estadio preovulatorio (l'Anson y Legan, 1988).

Los cambios en la población folicular que se encontraron en este estudio son similares a los reportados en ovejas de lana durante el anestro (McNatty *et al.*, 1984), ya que aunque se continúa liberando la FSH, lo que permite el crecimiento folicular, las concentraciones de la LH comienzan a disminuir conforme se acerca el periodo de anestro, por lo que empieza a disminuir el número de folículos grandes así como su diámetro (Souza *et al.*, 1996). Durante el anestro las bajas concentraciones de la LH no permiten el crecimiento y la maduración de los folículos y es por esto que se observa un mayor número de folículos chicos durante el anestro y con un menor diámetro (Bartlewski *et al.*, 1998). Al acercarse la época reproductiva, las concentraciones de la LH poco a poco van aumentando, esto permite que los folículos maduren, hasta alcanzar un estado preovulatorio (Bartlewski *et al.*, 2000). Cuando las concentraciones de LH son suficientemente elevadas, así como las concentraciones de estrógenos, ocurre la ovulación, reiniciando así la actividad ovulatoria (Driancourt, 2001, Evans, 2003).

Resultados similares a este estudio han sido reportados por Bartlewski *et al.*, (1998 y 1999), quienes observaron que el número de folículos chicos incrementa al avanzar el anestro en ovejas de la raza Western White-faced. Bartlewski *et al.*, (2000) y Huchkowsky *et al.*, (2002), observaron que ovejas Finnish Landrace en anestro tardío

presentan un mayor número de folículos grandes (> 5 mm de diámetro), que aquellas ovejas en anestro temprano; estos cambios foliculares aparentemente son debidos a la baja frecuencia de secreción de la LH, esto ocasiona que los folículos no maduren y no adquieren una mayor capacidad estrogénica que permita una oleada preovulatoria de la LH que desencadene la ovulación (Bartlewski *et al.*, 2000).

### **5.3 Peso y condición corporal**

La condición corporal de los tres grupos de ovejas fue diferente desde el inicio del experimento aunque a partir del mes de abril se hace más evidente la diferencia entre ellos. Aunque las evaluaciones de CC las realizó un solo evaluador experimentado, el método empleado para evaluarla es subjetivo. Por eso se determinó tener una evaluación más objetiva, tomando el peso vivo como punto de referencia. Al respecto, se observó que el peso promedio de cada grupo fue estadísticamente diferente a partir del mes de marzo, donde el grupo CCB tuvo en promedio 13 kg más de peso que el grupo CCM, diferencia que se mantuvo durante el resto del estudio.

En el mes de mayo se observó un aumento en el peso de los tres grupos, como sucedió con la CC, aunque el manejo de los grupos fue el mismo durante todo el estudio. En relación a lo anterior en esos meses se cambió el lugar de donde se obtuvo el forraje, debido a que se terminó en el centro experimental, así que se podría suponer que la calidad del forraje cambió. A pesar de las variaciones que se encontraron en el peso vivo de los animales en los tres grupos experimentales a lo largo del estudio, se logró mantener una diferencia en la condición corporal entre ellos por lo que el modelo experimental de diferente estado nutricional y su efecto sobre las respuestas reproductivas evaluadas a su vez se mantuvo.

Aparentemente las ovejas de pelo tienen una actividad reproductiva estacional, ya que presentan en cierta época del año periodos anovulatorios de corta duración (Chemineau *et al.*, 2004), sin embargo existe la posibilidad de que algunos individuos puedan continuar ciclando sin presentar un periodo de anestro, esto podría plantear la posibilidad de contar con una estrategia reproductiva diferente. En los mamíferos se señala que existen especies que siguen una estrategia reproductiva oportunista, es decir, son animales con la facultad de reproducirse o no según las condiciones ambientales que



los rodean, entre las estrategias oportunistas se incluyen las respuestas de corto tiempo a eventos ambientales próximos y entre esos eventos está el factor nutricional, el cual al parecer, puede ejercer grandes efectos sobre procesos reproductivos en los ovinos (Martín, 2003).

## VI. CONCLUSIONES

Se encontró que una CC de regular a buena acorta la época de anestro, en donde las ovejas con buena CC retrasan el inicio del periodo anovulatorio. Además, la CC de regular a buena antes y durante el periodo anovulatorio permite que algunas ovejas puedan continuar su actividad ovulatoria cíclica durante el tiempo correspondiente a dicho periodo.

La condición corporal afectó la población folicular sólo al inicio del anestro, de tal manera que las ovejas en buena condición corporal tuvieron un mayor número de folículos grandes y estos con mayor diámetro folicular que las ovejas que se mantuvieron en una CCM o en CCR.

Con la presente investigación se determinó que las ovejas Pelibuey con una CCB presentan una época reproductiva más larga que el grupo CCM y como consecuencia un periodo anovulatorio de menor duración.

## VII. LITERATURA CITADA

Abe, H., Morimatsu, M., Nikami, H., Miyashige, T., and Saito, M. 1997. Molecular cloning and mRNA expression of the bovine insulin-responsive glucose transporter (GLUT4). *J. Anim. Sci.* 75: 182-188.

Adams, G. P., Matherri, R. L., Kastelic, J. P., Ko, J. C., Ginther, O. J. 1992. Association between surges of follicle stimulating hormone and the emergence of follicular waves in heifers. *J. Reprod. Fertil.* 94. 177-188.

Adashi, E. Y., Resnick, C. E., Svoboda, M. E., and Van Wyk, J. J. 1985. Somatomedin-C enhances induction of luteinizing hormone in cultured rat granulosa cells. *Endocrinology.* 116: 2369-2375.

Álvarez, L. J. 1996. Efecto de la alimentación suplementaria antes y después del parto sobre la actividad ovárica, condición corporal y metabolitos sanguíneos de ovejas Tabasco y sobre el comportamiento productivo de sus crías en el trópico de México. tesis de Maestría. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. UNAM, México, D.F.

Ammar-Khodja, F., and Brudieux, R. 1982. Seasonal variations in the cyclic luteal ovarian activity in the Tadmit ewe in Algeria. *J. Reprod. Fertil.* 65. 305-311.

Arendt, J. 1998. Melatonin and the pineal gland: influence on mammalian seasonal and circadian physiology. *Rev. Reprod.* 3: 13-22.

Balcazar, S. J. A. 1992. Efecto de la suplementación alimenticia sobre la eficiencia reproductiva de corderas Pelibuey inducidas a la pubertad con acetato de melengestrol. Tesis de licenciatura. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Nacional Autónoma de México.

Barash, I. A., Cheung, C. C., Weigle, D. S., Hongping, R., Kabigting, E. B., Kuijper, J. L., Clifton, D. K. and Steiner, R. A. 1996. Leptin is a metabolic signal to the reproductive system. *Endocrinology*. 137: 3144-3147.

Barker-Gibb, M., L., Scott, C. J., Boublik, J. H., Clarke, I. J. 1995. The role of neuropeptide Y (NPY) in the control of LH secretion in the ewe with respect to season, NPY receptor subtype and the site of action in the hypothalamus. *J. Endocrinol.* 147: 565-579.

Barrell, G. K., Thrun, L. A., Brown, M. E., Vigué, C. & Karsch, F. J. 2000. Importance of photoperiodic signal quality to entrainment of the circannual reproductive rhythm of the ewe. *Biol. Reprod.* 63: 769-774.

Bartlewski, P. M., Beard, A. P., Cook, S. J. and Rawlings, N. C. 1998. Ovarian follicular dynamics anoestrus in ewes. *J. Reprod. Fert.* 113: 275-285.

Bartlewski, P.M., Bear, A. P., and Rawlings N. C. 1999. Ovarian function in ewes during the transition from breeding season to anoestrus. *Anim. Reprod. Sci.* 57: 51-66.

Bartlewski, P.M., Vanderpo, J., Bear, A. P., Cook, S. J., and Rawlings N. C. 2000. Ovarian antral follicular dynamics and their associations with peripheral concentrations of gonadotropins and ovarian steroids in anoestrus Finnish Landrace ewes. *Anim. Reprod. Sci.* 58: 273-291.

Beam, S. W., and Butler, W. R. 1999. Effects of energy balance on follicular development and first ovulation in postpartum dairy cows. *J. Reprod. Fert. Suppl.* 54: 411-427.

Beck, B. 2000. Neuropeptides and obesity. *Nutrition*. 16: 916-923.

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

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

Blache, D., Tellam, R., Chagas, L. M., Blackberry, M. A., Vercoe, P. V., and Martin, G. B. 2000. Level of nutrition affects leptin concentrations in plasma and cerebrospinal fluid in sheep. *J. Endocrinol.* 165: 625-637.

Blache, D. 2003. Balance de energía y reproducción en rumiantes: procesos endocrinos y neuroendocrinos. En: Memorias del curso "Fisiología de la reproducción en rumiantes". 23 al 26 de septiembre. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Mpio. De Texcoco, Edo. de México.

Bossis, I., Wettemann, R. P., Welty, S. D., Vizcarra, J., Spicer, L. J. and Diskin, M. G. 1999. Nutritionally induced anovulation in beef heifers: Ovarian and endocrine function preceding cessation of ovulation. *J. Anim. Sci.* 77: 1536-1546.

Bossis, I., Wettemann, R. P., Welty, S. D., Vizcarra, J. and Spicer, L. J. 2000. Nutritionally induced anovulation in beef heifers: Ovarian and endocrine function during realimentation and resumption of ovulation. *Bio. Reprod.* 62: 143

Boukhliq, R., Adams, N. R., Martin, G. B. 1996. Effect of nutrition on the balance of production of ovarian and pituitary hormones in ewes. *Anim. Reprod. Sci.* 45: 59-70.

Boukhliq, R., Miller, D. W., and Martin, G. B. 1996. Relationships between the nutritional stimulation of gonadotrophin secretion and peripheral cerebrospinal fluid (CFS) concentrations of glucose and insulin in rams. *Anim. Reprod. Sci.* 41: 201-204.

Boukhliq, R., and Martin, G. B. 1997. Administration of fatty acids and gonadotrophin secretion in the mature ram. *Anim. Reprod. Sci.* 49: 143-159.

Boukhliq, R., Martin, G. B., White, C. L., Blackberry, M. A. and Murray, P. J. 1997. Role of glucose, fatty acids and protein in regulation of testicular growth and secretion of gonadotrophin, prolactin, somatotrophin and insulin in the mature ram. *Reprod. Fert Dev.* 9: 515-524.

Bronson, F. H., and Heideman, P. D. 1994. Seasonal regulation of reproduction in mammals. In: *The physiology of reproduction*. 2 ed. Ed. Knobil, E. And Neill, J. D. Raven Press, Ltd. New York.

Burns P. D., and Spitzer, J. C. 1992. Influence of biostimulation on reproduction in postpartum beef cows. *J. Anim. Sci.* 70: 358-362.

Butler, W. R. 2000. Nutritional interactions with reproductive performance in dairy cattle. *Anim. Reprod. Sci.* 60-61: 449-457.

Cameron, J. L. 1996. Regulation of reproductive hormone secretion in primates by short-term changes in nutrition. *Reviews of reproduction*. 1: 117-126.

Canfield, R. W., and Butler, W. R. 1990. Energy balance and pulsatile LH secretion in early postpartum dairy cattle. *Dom. Anim. Endocrinol.* 7: 323-330.

Cárdenas, S. J., Bonilla, C. J. y Valencia, Z. M. 1987. Determinación de algunos factores que afectan la prolificidad en la oveja. Reunión de Investigación Pecuaria en México. Unidad de Congresos. México. D. F.

Carro, E., Pinilla, L., Seoane, L., Considine, R. V., Aguilar, E., Casanueva, F. F., and Dieguez, C. 1997. Influence of endogenous leptin tone on the estrous cycle and luteinizing hormone pulsatility in females rats. *Neuroendocrinology*. 66: 375-377.

Carson, R. S., Zhang, Z., Hutchinson, L. A., Herington, A. C. and Findlay, J. K. 1989. Growth factors in ovarian function. *J. Reprod. Fert.* 85: 735-746.

Castillo, R. H., Valencia, Z. M., Berruecos, J. M. 1972. Comportamiento reproductivo del borrego "Tabasco" mantenido en clima tropical y subtropical. I. Índices de fertilidad. *Téc. Pec. Méx.* 20: 52-56.

Castillo, R. H., Hernández, L. J. J., Berruecos, J. M., López, a. J. J. 1977. Comportamiento reproductivo del borrego Tabasco mantenido en clima tropical. III. Pubertad y duración del estro. *Téc. Pec. Méx.* 32: 32-35.

Centro de Investigación, Enseñanza y Extensión en Ganadería Tropical. 1982. Boletín informativo CIEEGT-UNAM. Sección Producción Ovina. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México. p. 161.

Cerna, C., Porras, A., Valencia, M. J., Perera, G., Zarco, L. 2000. Effect of an inverse subtropical (19° 13' N) photoperiod on ovarian activity, melatonin and prolactin secretion in Pelibuey ewes. *Anim. Reprod. Sci.* 60-61: 511-525.

Chemineau, P., Daveau, A., Cognié, Y., Aumont, G., and Chesneau, D. 2004. Seasonal ovulatory activity exists in tropical Creole female goats and Black Belly ewes subjected to a temperate photoperiod. *BMC Physiol.* 4: 12.

Chenoweth, P. J., 1983. Reproductive management procedures in control of breeding. *Aust. J. Animal Prod.* 15: 28-33.

Chilliard, Y., Bonnet, M., Delavaud, C., Faulconnier, Y., Leroux, C., Djiane, J., and Bocquier, F. 2001. Leptin in ruminants. Gene expression in adipose tissue and mammary gland, and regulation of plasma concentration. *Dom. Anim. Endocrinol.* 21: 271-295.

Clarke, I. J., Horton, R. J. E., and Doughton, B. W. 1990. Investigation of the mechanism by which insulin-induced hypoglycemia decreases luteinizing hormone secretion in ovariectomized ewes. *Endocrinology.* 127: 1470-1476.

Cohen-Tannoudji, J., Lavenet, C., Locatelli, A., Tillet, Y., Signoret, J. P. 1989. Non-involvement of accessory olfactory system in the LH response of anoestrus ewes to male odour. *J. Reprod. Fertil.* 86: 135-144.

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

Cruz, L. C., Ramírez, B., y Fernández- Baca, S. 1982. Características reproductivas del ovino Tabasco: Pubertad, actividad ovárica posparto y ciclos estrales. VIII Congreso Nacional de Buiatría. Veracruz, México.



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

Cruz, L. C., Fernández- Baca, S., Álvarez, L. J. A. Ramírez, P. H. 1994. Variaciones estacionales en presentación de ovulación, fertilización y sobrevivencia embrionaria de ovejas Tabasco en el trópico húmedo. Vet. Méx. 1: 23-27.

Delavaud, C. Ferlay, A., Faulconnier, Y., Bocquier, F., Kann, G., and Chilliard, Y. 2002. Plasma leptin concentration in adult cattle: effects of breed, adiposity, feeding level, and meal intake. J. anim. Sci. 80: 1317-1328.

Devendra, C. y McLeroy, G. B. 1986. Producción de cabras y ovejas en los trópicos. El Manual Moderno. México, D.F.

Domański, E., Przekop, F. and Polkowska, J. 1980. hypothalamic centers involved in the control of gonadotrophin secretion. J. Reprod. Fertil. 58: 493-499.

Driancourt, M. A. 2001. Regulation of ovarian follicular dynamics in farm animals. Implications for manipulation of reproduction. Theriogenology. 55: 1211-1239.

Duch, G.J.1991. La conformación territorial del estado de Yucatán. Universidad Autónoma de Chapingo, p.p. 60 - 74.

Dyer, C. J., Simmons, J. M., Matteri, R. L., and Keisler, D. H. 1997. Leptin receptor mRNA is expressed in ewe anterior pituitary and adipose tissues, and is differentially expressed in hypothalamic regions of well-fed and feed-restricted ewes. Dom. Anim. Endocrinol. 14: 119-128.

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

Evans, A. C. O. 2003. Ovarian follicle growth and consequences for fertility in sheep. *Anim. Reprod. Sci.* 78: 289-306.

Finn, P. D., Cunningham, M. J., Pau, K. Y. F., Spies, H. G., Clifton, D. K., and Steiner, R. A. 1998. The stimulatory effect of leptin on the neuroendocrine reproductive axis of the monkey. *Endocrinology*. 139: 4652-4662.

Forcada, F., Abecia, J. A. and Sierra, I. 1992. Seasonal changes in oestrus activity and ovulation rate in Rasa Aragonesa ewes maintained at two different body condition levels. *Small Ruminant Research*. 8: 313-324.

Funston, R. N., Roberts, A. J., Hixon, D. L., Hillford, D. M., Sanson, D. W., and Moss, G. E. 1995. Effect of acute glucose antagonism on hypophyseal hormones and concentrations of insulin-like growth factor (IGF)- I and IGF-binding proteins in serum, anterior pituitary and hypothalamus of ewes. *Biol. Reprod.* 52: 1179-1186.

Galina, C. H. 1986. Reproducción de animales domésticos. Edit. Limusa. 3ª reimpresión. México.

Galina, M. A. Morales, R., Silva, E. López, B. 1996. Reproductive performance of Pelibuey and Blackbelly sheep under tropical management systems in Mexico. *S. Rum. Res.* 22: 31-37.

Gentry, L. R., Thompson, Jr., Gentry, Jr., Davis, K. A., Godke, R. A., and Cartmill, J. A. 2002. The relationship between body condition, leptin, and reproductive and hormonal characteristics of mares during the seasonal anovulatory period. *J. Anim. Sci.* 80: 2695-2703.

González- Stagnaro, C. 1991. Control y manejo de los factores que afectan al comportamiento reproductivo de los pequeños rumiantes en el medio tropical. Publicado en: *Isotope and Related Techniques in Animal Production and Health*. International Atomic Energy Agency Vienna. 15-19 April. Viena.

González, R. A., Valencia, M. J., Foote, W. C., and Murphy B. D. 1991. Hair sheep in Mexico: Reproduction in the Pelibuey sheep. *Animal Breeding Abstracts*. 59 (6): 509-524.

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

González, R. A. 1997. Reproducción en ovinos de pelo en el trópico mexicano. Unidad académica Multidisciplinaria Agronomía Ciencias. Universidad Autónoma de Tamaulipas. Pp. 294-319.

Goodman, R. L. 1994. Neuroendocrine control of the ovine estrous cycle. In: Knobil, E., Neill J. D. (eds) *The Physiology of Reproduction*, ed 2. Raven Press Ltd, New York, vol 2: 659-709.

Goodman, R. L. 1996. Neural systems mediating the negative feedback actions of estradiol and progesterone in the ewe. *Acta neurobiol. Exp.* 56: 727-741.

Grimard, Humblot, P., Ponter, A. A., Mialot, J. P., Sauvant, D. 1995. Influence of postpartum energy restriction on energy status, plasma LH and estradiol secretion and follicular development in suckled beef cows. *J. Reprod. Fertil.* 104: 173-179.

Gunn, R. G., Smith, W. F., Senior, A. J., Barthram, E. and Sim, D. A. 1983. Premating pasture intake and reproductive responses in North Country Cheviot ewes in different body conditions. *Anim. Prod.* 36: 509 (Abst)

Hafez, E. S. E. 1952. Studies on the breeding season and reproduction of the ewe. *J. Agri. Sci. Camb.* 42: 189-265.

Hafez, E.S.E. 1989. Reproducción e inseminación artificial en animales. McGraw-Hill Interamericana. 3ª ed. Maryland, U.S.A.

Hafez, E. S. E. and Hafez, B. 2000. Reproducción e inseminación artificial en animales. Edit. McGraw- Hill. 7ª ed. México.

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

Haynes, N. B., and Haresing, W. 1987. Endocrine aspects of reproduction in the ram important to the male effect. *World Rev. Anim. Prod.* 23: 21-28.

Havern, R. L., Whisnant, C. S., Goodman, R. L. 1994. Dopaminergic structures in the ovine hypothalamus mediating estradiol negative feedback in anoestrus ewes. *Endocrinology.* 134: 1905-1914.

Herbison, A. E., Robinson, J. E., and Skinner, D. C. 1993. Distribution of estrogens receptor-immunoreactive cells in the preoptic area of the ewe co-localizations with glutamic acid decarboxylase but not luteinizing hormone- releasing hormone. *Neuroendocrinol.* 57: 751-759.

Heredia, A. M., Velázquez M. P. A., Quintal, F. J. Rodríguez M. J y Aragón G. A. 1991a. Efecto de dos fuentes de alimentación sobre la estacionalidad reproductiva de la oveja Pelibuey. *Memorias de la reunión Nacional de Investigación Pecuaria.* Tamaulipas. Pp. 96. Universidad Autónoma de Tamaulipas, Cd. Victoria, Tamaulipas, México.

Heredia, A. M., Menéndez, T. M. y Velázquez M. P. 1991b. Factores que influyen en la estacionalidad reproductiva de la oveja Pelibuey en el trópico. *Reunión Nacional de Investigación Pecuaria.* S. A. R. H. – I. N. I. F. A. P. Cd. Victoria, Tamaulipas.

Holtenius, K., Agenas, S., Delavaud, C., and Chilliard, Y. 2003. Effects of feeding intensity during the dry period. 2. Metabolic and hormonal responses. *J. Dairy Sci.* 86: 883-891.

Horvath, T. L., Peyron, C., Diano, S., Ivanov, A., Aston-Jones, G., Kilduff, T., S., and Van den Pol A., N. 1999. Hypocretin (Orexin) activation and synaptic innervation of the locus coeruleus noradrenergic system. *J. Comp. Neur.* 415: 145-159.

Hulet, C. V., Blackwell, R. L., Ercanbrack, S. K., Price D. A., Wilson, L. O. 1962. Mating behavior of the ewe. *J. Anim. Sci.* 21: 870-874.

Huchkowsky, S. L., Bartlewski, P.M., Rawlings N. C. 2002. ovarian follicular development and endocrine function in non-prolific Western White Face ewes with early or late onset of seasonal anoestrus. 46: 191-199.

l'Anson, H., and Legan, S. J. 1988. Changes in LH pulse frequency and serum progesterone concentrations during the transition to breeding season in ewes. J. Reprod. Fert. 82: 341-351.

Igono, M. O., Molokwu, E. C. I., Aliu, Y. O. 1982. Effect of season estrous cycle of Yankasa sheep. Theriogenology. 18. 261-266.

Jolly, D. P., McDougall, S. Fitzpatrick, L. A., Macmillan, K. L. and Entwistle, K. W. 1995. Physiological effects of undernutrition on postpartum anoestrus in cows. J. Reprod. Fert. Suppl. 49: 477-492.

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

Karsch, F. J., Dahl, G. E., Hachigian, T. M., Thrun, L. A. 1995. Involvement of thyroid hormones in seasonal reproduction. J. Reprod. Fertil. Suppl. 49: 409-422.

Kennaway, D. J., Gilmore, T. A. and Seamark, F. 1982. Effect of melatonin feeding on serum prolactin and gonadotropin levels and the onset of seasonal estrous cyclicity in sheep. Endocrinology. 110.5: 1766-1772.

Kennedy, G. C. 1953. The role of depot fat in the hypothalamic control of food intake in the rat. Procc. Roy. Soc. Lond. 140: 578-592.

Kirby, C. J., Thatcher, W. W., Collier, R. J., Simmens, F. A., and Lucy, M. C. 1996. Effects of growth hormone and pregnancy on expression of growth hormone receptor, insulin-like growth factor-I and insulin-like growth factor binding protein-2 and -3 genes in bovine uterus, ovary and oviduct. *Biol. Reprod.* 55: 996-1002.

Kirby, C. J., Smith, M. F., Keisler, D. H., and Lucy, M. C. 1997. Follicular function in lactating dairy cows treated with sustained-release bovine somatotropin. *J. Dairy Sci.* 80: 273-285.

Knight, T. W., Peterson, A. J., Payne, E. 1978. The ovarian and hormonal response of the ewe to stimulation by the ram early in the breeding season. *Theriogenology*. 10: 343-353.

Knight, T. W and Lynch, P. R. 1980. Source of ram pheromones that stimulate ovulation in the ewe. *Anim. Reprod. Sci.* 3: 133-136.

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

Land, R. B., Carr, W. R., and Thompson, R. 1979. Genetic and environmental variation in the LH response of ovariectomized sheep to LH-RH. *J. Reprod. Fert.* 56:243-248.

Le Corre, S., and Chemineau, P. 1993a. Control of photoperiodic inhibition of luteinizing hormone secretion by dopaminergic and serotonergic systems in ovariectomised Ile-de-France ewes supplemented with oestradiol. *J. Reprod. Fertil.* 97: 367-373.

Le Corre, S., and Chemineau, P. 1993b. Serotonergic 5HT<sub>2</sub> receptors mediate the inhibitory action of serotonin on luteinizing hormone secretion in ovariectomised, estradiol-treated ewes that are refractory to short days. *Biol. Reprod.* 49: 140-147.

Legan, S. J., Karsch, F. J., Foster, D. L. 1977. The endocrine control of seasonal reproductive function in the ewe: a marked change in response to the negative feedback action of estradiol on luteinizing hormone secretion. *Endocrinology.* 101: 818-824.

Legan, S. J., and Karsch, F. J. 1980. Photoperiodic control of seasonal breeding in ewes: modulation of the negative feedback action of estradiol. *Biol. Reprod.* 23: 1061-1068.

Leloup, C., Arluison, M., Kassis, N., Lepetit, N., Cartier, N., Ferre, P., and Penicaud, L. 1996. Discrete brain areas express the insulin-responsive glucose transporter GLUT4. *Mol. Brain Res.* 38: 45-53.

Levasseur, M. C., and Thibault, C. 1980. Reproductive life cycles. In: *Reproduction in farm animals*. Ed. Hafez, E. S. E. Lea & Febiger. Philadelphia.

Lévy, F., Meurisse, M., Ferreira, G., Thibault, J. & Tillet, Y. 1999. Afferents to the rostral olfactory bulb in sheep with special emphasis on the cholinergic, noradrenergic and serotonergic connections. *J. Chm. Neuroanat.* 16. 245-263.

Lincoln, G. A., and Wu, F. C. W. 1991. Luteinizing hormone response to N-methyl-D-L-aspartate during a photoperiodically-induced reproductive cycle in the ram. *J. Neuroendocrinol.* 3: 309-317.

Lincoln, G. A. 1992. Photoperiod-pineal-hypothalamic relay in sheep. *Anim. Reprod. Sci.* 28: 203-217.



Lindsay, D. R. 1991. Reproduction in the sheep and goat. In: Reproduction in domestic animals. Ed. Cupps, P. T. Academic Press. California. U. S. A.

López-Barbella, S. F., Martínez-Guillen, N. D., De Combellas, J. B., and Rondon-Morales, Z. 1990. Effect of restricted suckling upon postpartum reproductive activity in sheep. In: Livestock Reproduction in Latin America. International Atomic energy Agency. Vienna. 351-362.

Lucy, M. C., Boyd, C. K., Koenigsfeld, A. T., and Okamura, C. S. 1998. Expression on somatotropin receptor messenger ribonucleic acid in bovine tissues. *J. Dairy Sci.* 81: 1889-1895.

Lucy, M. C., Bilby, C. R., Kirby, C. J., Yuan, W., and Boyd, C. K. 1999. Role of growth hormone in development and maintenance of follicles and corpora lutea. *J. Reprod. Fert. Suppl.* 54: 49-59.

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

Malpaux, B., Daveau, A., Maurice, F., Gayrard, V., Thiéry, J. C. 1993. short-day effects of melatonin on luteinizing-hormone secretion in the ewe: Evidence for central sites of action in the mediobasal hypothalamus. *Biol. Reprod.* 48: 752-760.

Malpaux, B., Daveau, A., Maurice, F., Locatelli, A., Thiéry, J. C. 1994. Evidence that melatonin binding sites in the pars tuberalis do not mediate the photoperiodic actions of melatonin on LH and prolactin secretion in ewes. *J. Reprod. Fert.* 101: 625-632.

Malpaux, B., Viguié, C., Skinner, D. C., Thiéry, J. C., Pelletier, J., Chemineau, P. 1996. Seasonal breeding in sheep: mechanism of action of melatonin. *Anim. Reprod. Sci.* 42: 109-117.

Malpaux, B., Thiéry, J. C., Chemineau, P. 1999. Melatonin and the seasonal control of reproduction. *Reprod. Nut. Dev.* 39: 355-366.

Marchlewska – Koj, A. 1984. Pheromones and mammalian reproduction. *Oxford Rev. Reprod. Biol.* 6: 266-302.

Martin, G. B., Oldham, C. M., Lindsay, D. R. 1980. Increased plasma LH levels in seasonally anovular Merino ewes following the introduction of rams. *Anim. Reprod. Sci.* 3: 125-132.

Martin, G. B., Oldham, C. M., Cognié, Y. & Pearce, D. T. 1986. The physiological responses of anovulatory ewes to the introduction of rams - a review. *Livestock Production Science.* 15: 219-247.

Martin, G. B., Tjondronegoro, S. and Blackberry, M. A. 1994. Effects of nutrition on testicular size and the concentrations of gonadotrophins, testosterone and inhibin in plasma of mature male sheep. *J. Reprod. Fert.* 101: 121-128.

Martin, G. B. 2003. Interacción genotipo-ambiente en el control neuroendocrino del sistema reproductivo en pequeños rumiantes. I. Consideraciones generales. Memorias del curso "Fisiología de la reproducción en rumiantes". 23 al 26 de septiembre. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Mpio. De Texcoco, Edo. de México.

Martínez, R. R. D. 1999. Patrones reproductivos de la oveja Pelibuey en el trópico mexicano. *Agrociencia.* 33 (1): 75-80.

McCusker, R. H. 1998. Controlling insulin-like growth factor activity and the modulation of insulin-like growth factor binding protein and receptor binding. *J. Dairy. Sci.* 81: 1790-1800.

McGuire, M. A., Vicini, J. L., Bauman, D. E., and Veenhuizen, J. J. 1992. Insulin-like growth factors and binding proteins in ruminants and their nutritional regulation. *J. Anim. Sci.* 70: 2901-2910.

McNatty, K. P., Hudson, N. L., Henderson, K M., Lun, S., Heath, D. A., Gibb, M., Ball, K., McDiarmid, J. M., and Thurley, D.C. 1984. Changes in gonadotropin secretion and ovarian antral follicular activity in seasonally breeding sheep throughout the year. *J. Reprod. Fert.* 70: 309-321.

McNeilly, A. S., Jonassen, J. A., and Rhind, S. M. 1987. Reduced ovarian follicular development as a consequence of low body condition in ewes. *Act. Endocrinol.* 115: 75-83.

McShane, T. M., May, T., Miner, J. L., and Keisler, D. H. 1992. Central actions of neuropeptide-Y may provide a neuromodulatory link between nutrition and reproduction. *Biol. Reprod.* 46: 1151-1157.

McShane, T. M., Petersen, S. L., McCrone, S., and Keisler, D. H. 1993. Influence of food restriction on neuropeptide-Y, proopiomelanocortin, and luteinizing hormone-releasing hormone gene expression in sheep hypothalami. *Biol. Reprod.* 49: 831-839.

Medina, C. L., Nagatani, S., Darling, T. A., Bucholtz, D. C., Tsukamura, H., Maeda, K., and Foster, D. L. 1998. Glucose availability modulates the timing of the luteinizing hormone surge in the ewe. *J. Neuroendocrinol.* 10: 785-792.

Meikle, A. W., Cardoso Desouca, J. C., Manzarola, J., and Murria, D. K. 1996. Oleic acid inhibits cholesteryl esterase and cholesterol utilization for testosterone synthesis in mouse Leydig cells. *Metabolism*. 45: 293-299.

Meyer, S. L., and Goodman, R. L. 1985. Neurotransmitters involved in mediating the steroid-dependent suppression of pulsatile luteinizing hormone secretion in anoestrus ewes: effects of receptor antagonists. *Endocrinology*. 116: 2054-2061.

Miller, D. W., Blache, D., Martin, G. B. 1995. The role of intracerebral insulin in the effect of nutrition on gonadotrophin secretion in mature male sheep. *J. Endocrinol.* 147: 321-329.

Mitchell, L. M., King, M. E., Aitken, R. P., Wallace, J. M. 1997. Influence of lambing date on subsequent ovarian cyclicity and ovulation rate in ewes. *Anim. Sci.* 65: 75-81.

Monget, P., and Monniaux, D. 1995. Growth factors and the control of folliculogenesis. *J. Reprod. Fert. Suppl.* 49: 321-333.

Moses, A. C., Nissley, S. P., Shorth, P. A., Rechler, M. M., White, R. M., Krirght, A. B., and Higa, O. Z. 1980. Elevated levels of insulin-like growth multiplication stimulating activity en fetal rat serum. *Proce. Natl. Acad. Sci.* 77: 3649. USA.

Mounzih, k., Lu, R. H., and Chehab, F. F. 1997. Leptin treatment rescues the sterility of genetically obese ob/ob males. *Endocrinology*. 138: 1190-1193.

Nagatani, S., Guthikonda, P., Thompson, R. C., Tsukamura, H., Maeda, K. I. and Foster, D. L. 1998. Evidence for GnRH regulation by leptin-leptin administration prevents reduced pulsatile LH secretion during fasting. *Neuroendocrinology*. 67: 370-376.

Nagatani, S., Zeng, Y., Keisler, D. H., Foster, D. L. and Jaffe, C. A. 2000. Leptin regulates pulsatile luteinizing hormone and growth hormone secretion in the sheep. *Endocrinology*. 141: 3965-3975.

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

O'Callaghan, D., Karsch F. J., Boland, M. P. and Roche, F. 1991. Role of short days in timing the onset and duration of reproductive activity in ewes under artificial photoperiods. *Biol. Reprod.* 44. 23-28.

Oh, Y. M., Nagalla., S. R., Yamanaka, Y., Kim, H. S., Wilson, E., Rosenfeld, R. G. 1996. Synthesis and characterization of insulin-like growth factor-binding protein (IGFBP)-7 recombinant human mac 25 protein specifically binds IGF- I and IGF-II. *J. Biol. Chem.* 271: 30322-30325.

Oldham, C.M., Martin G. B., and Knight, T. W. 1978. Stimulation of seasonally anovular Merino ewes by rams. 1. Time for introduction of the rams to the preovulatory LH surge and ovulation. *Anim. Reprod. Sci.*

Ortavant, R., Bocquier, F., Pelletier, J., Ravault, J. P., Thimonier, J., Volland-Nail, P. 1988. Seasonality of reproduction in sheep and its control by photoperiod. *Aus. J. Biol. Sci.* 41: 69-85.

Oussaid, B., Cognie, Y., Mariana, J. C. 1993. Ovarian stimulation following repeated injections of LH or LH + FSH in Il-de-France sheep in early and mid-seasonal anoestrus. *Anim. Reprod. Sci.* 31: 83-98.

Parr, R. A. 1987. Overfeeding during early pregnancy reduces peripheral progesterone concentration and pregnancy rate in sheep. *J. Reprod. Fert.* 80: 317-320.

Peyron, C., Tighe, D. K., Vandenpol, A. N., Delecea, L., Heller, H. C., Sutcliffe, J. G. and Kilduff, T. S. 1998. Neurons containing hypocretin (orexin) project to multiple neuronal systems. *J. Neurosci.* 18: 996-10015.

Phillips, C. J. C. 1992. Photoperiod. In : *Farm Animals and the Environment*. Ed. Phillips, C., Piggins, D. C. A. B. International. UK.

Pope, W. F., McClure, K. E., Hogue, D. E., Day, M. L. 1989. Effect of season and lactation on postpartum fertility of Polypay, Dorset, St. Croix and Targhee. *J. Anim. Sci.* 67: 1167-1174.

Porrás, A., A. 1999. Efectos del fotoperiodo artificial sobre la actividad reproductiva de la oveja Pelibuey. Tesis de doctorado. Fac. de Med. Vet. y Zoot. Universidad Nacional Autónoma de México.

Pu, S., Jain, M., R., Kalra, S., P. 1998. Orexins, a novel family of hypothalamic neuropeptides, modulate pituitary luteinizing hormone secretion in an ovarian steroid-dependent manner. *Regulatory peptides.* 78: 133-136.

Ramón, J. P. 1993. Descripción del comportamiento reproductivo de la oveja de pelo en América. *Información Técnica Económica Agraria (ITEA).* 89 A (1): 66-77.

Randel, R. D. 1990. Nutrition and postpartum rebreeding in cattle. *J. Anim. Sci.* 68. 853-862.

Ravindra, J.P., Rawlings, N.C., Evans, A.C.O., and Adams, G.P. 1994.

Ultrasonographic study of ovarian follicular dynamics in ewes during the oestrus cycle. *J. Reprod. And Fert.* 101: 501 - 509.

Rekwot, P. I., Ogwu, D., Oyedipe, E. O., Sekoni, V. O. 2001. The role of pheromones and biostimulation in animal reproduction. *Anim. Reprod. Sci.* 65: 157-170.

Restall, B. J. 1992. Seasonal variation in reproductive activity in Australian goats. *Anim. Reprod. Sci.* 27. 305-318.

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

Rhind, S. M. 1992. Nutrition: its effects on reproductive performance and its hormonal control in female sheep and goats. In: *Progress in sheep and goat research*. CAB International, Wallingford, pp. 25-52.

Richards, M. W., Wettemann, R. P., and Schoenemann, H. M. 1989. Nutritional anoestrus in beef cows: Concentrations of glucose and nonesterified fatty acids in plasma and insulin in serum. *J. Anim. Sci.* 67: 2354-2362.

Robinson, J. and Karsch, F., J. 1985. Refractoriness to inhibitory day length initiates the breeding season of the Suffolk ewe. *Bio. Reprod.* 32: 1024-1046.

Robinson, J. J. 1996. Nutrition and reproduction. *Anim. Reprod. Sci.* 42: 25-34.

Roche, J. F., Mackey, D., and Diskin, M. D. 2000. Reproductive management of postpartum cows. *Anim. Reprod. Sci.* 60-61: 703-712.

Rodríguez, M. R. 1991. Efecto de la suplementación sobre el inicio de la pubertad en la borrega Tabasco o Pelibuey. Tesis de doctorado. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México.

Rojas, R. O. Rodríguez, R. O. L., Quintal, F. J. y Celis, G. J. P. 1986. Evaluación de la actividad reproductiva de la borrega Pelibuey durante marzo-abril. Reunión de Investigación Pecuaria. Unidad de Congresos, México, D. F.

Rollag, M. D., Niswender, G., D. 1976. Radioimmunoassay of serum concentrations of melatonin in sheep exposed to different lighting regimens. *Endocrinology*. 98: 482-489.

Rosa, H.J.D., Bryant, M.J. 2002. The 'ram effect' as a way of modifying the reproductive activity in the ewe. *Sm. Rum. Res.* 45: 1-16.

Rushing, P. A., Hagan, M. M., Seeley, R. J., Lutz, T. A. and Woods, S. C. 2000. Amylin: a novel action in the brain to reduce body weight. *Endocrinology*. 141: 850-853.

Russel, A. J. 1977. the use of measurements of energy status in pregnant ewes. In: *The use of blood metabolites in animal production*. Edited by Lister, D., and Gregory, N. G. Occasional publication. British Society of NIMI Production, London. 1: 31.

Russel, A. J. and Wright, I. A. 1983. The use of blood metabolites in the determination of energy status in beef cows. *Anim. Prod.* 37: 335-343.

Salamon, S., Evans, G. Maxwell, W. M. C. 1990. Inseminación artificial de ovejas y cabras. Edit. Acribia, S. A. Zaragoza, España.



Schillo, K. K. 1992. Effects of dietary energy on control of luteinizing hormone secretion in cattle and sheep. *J. Anim. Sci.* 70: 1271-1283.

Scott, C. J., and Clarke, I. J. 1993. Inhibition of luteinizing hormone secretion in ovariectomized ewes during breeding season by  $\gamma$ -aminobutyric acid (GABA) is mediated by GABA A receptors but not GABA B receptors. *Endocrinology*. 132: 1789-1796.

Segura, C. V. M., Quintal, F. J. A. y Sarmiento, F. L. 1991. Duración del estro y momento de ovulación en ovejas Pelibuey. Reunión Nacional de Investigación Pecuaria. S. A. R. H. – I. N. I. F. A. P. Cd. Victoria, Tamaulipas.

Souza, C. J. H., Campbell, B. K. and Baird, D. T. 1996. Follicular dynamics and ovarian steroid secretion in sheep during anoestrus. *J. Reprod. Fert.* 108: 101-106.

Souza, C. J. H., Campbell, B. K. and Baird, D. T. 1997. Follicular dynamics and ovarian steroid secretion in sheep during the follicular and early luteal phases of the estrous cycle. *Biol. Reprod.* 56: 483-488.

Spicer, L.J. and Echterkamp, S. E. 1995. The ovarian insulin and insulin-like growth factor system with an emphasis on domestic animals. *Domest. Anim. Endocrinol.* 12: 223-245.

Spicer, L.J. and Francisco, C.C. 1997. The adipose gene product, leptin: evidence of a direct inhibitory role in ovarian function. *Endocrinology*. 138: 3374-3379.

Steiner, R. A., Cameron, J. C., McNeill, T. H., Clifton, D. K. And Bremner, W. J. 1983. Metabolic signals for the onset of puberty In: *Neuroendocrine aspects of reproduction*, edited by Norman, R. L. 183-227. Academy Press. New York. USA.

Tamura, T., Irahara, M., Tezuka, M., Kiyokama, M., and Aono, T. 1999. Orexins, orexigenic hypothalamic neuropeptides, suppress the pulsatile secretion of luteinizing hormone in ovariectomized female rats. *Bioch. Biophys. Res. Comm.* 264: 759-762.

Thiéry, J. C., Martin, G. B., Tillet, Y., Caldani, M., Quentin, M., Jamain, C., Ravault, J. P. 1989. Role of hypothalamic catecholamines in the regulation of luteinizing hormone and prolactin secretion in the ewe during seasonal anoestrus. *Neuroendocrinology*. 49: 80-87.

Thimonier, J., Brieu, V., Ortavant, R., Pelletier, J. 1985. Daylength measurement in sheep. *Biol. Reprod.* 32 (suppl.): 55.

Thompson, J. and Meyer, H. 1994. Body condition scoring of sheep. Oregon State University Extension Services. p 4.

Thorburn, G. D., COT, R. I., Currie, W. B., Restall, B. J., Schneider, W. 1973. Prostaglandin F and progesterone concentrations in the utero-ovarian venous plasma of the ewe during the oestrus cycle and early pregnancy. *J. Reprod. Fert. Suppl.* 18: 151-158.

Valencia, Z. M., Castillo, R. H., Berruecos, J. M. 1975. Reproducción y manejo del borrego Tabasco o Peligüey. *Téc. Pec.* 29:66-72.

Valencia, Z. M., Heredia, A. M. y González, P. E. 1981. Estacionalidad reproductiva en la oveja Pelibuey. *Mem. XV Reunión Anual de Investigación Pecuaria. México.* pp 34-38.

Valencia, M. Z., and Gonzalez, E. P. 1983. Pelibuey sheep in Mexico. In: Hair sheep of western Africa and the Americas. A genetic resource for the tropics. (Edited by H. A. Fitzhugh & G. E. Bradford). Boulder, Colorado, USA; Westview Press.

Valencia, M. J. y Porras, A. A. 2003. Respuesta al fotoperiodo artificial y capacidad para ciclar en forma continua de la oveja Pelibuey. Memorias del curso "Fisiología de la reproducción en rumiantes". 23 al 26 de septiembre. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Mpio. De Texcoco, Edo. de México.

Viguié, C., Caraty, A., Locatelli, A., Malpoux, B. 1995. Regulation of luteinizing hormone-releasing hormone (LHRH) secretion by melatonina in the ewe. II. Changes in N-methyl-D-L-aspartic acid-induced LHRH release during the stimulation of luteinizing hormone secretion by melatonina. *Biol. Reprod.* 52: 1156-1161.

Viguié, C., Thibault, J., Thiéry, J. C., Tillet, Y., Malpoux, B. 1996. Photoperiodic modulation of monoamines and amino-acids involved in the ewe: evidence for a regulation of tyrosine hydroxylase activity. *J. Neuroendocrinol.* 8: 465-474.

Viguié, C., Thibault, J., Thiéry, J. C., Tillet, Y., Malpoux, B. 1997. Characterization of short day-induced decrease in median eminence tyrosine hydroxylase activity in the ewe: temporal relationship to the changes in luteinizing hormone and prolactin secretion and short-day like effect of melatonina. *Endocrinology*, 138: 499-506.

Viguié, C., Picard, S., Thiéry, J. C., Malpoux, B. 1998. Blockade of tyrosine hydroxylase activity in the median eminence partially reverses the long day-induced inhibition of pulsatile LH secretion in the ewe. *J. Neuroendocrinol.* 10: 551-558.

Walkden-Brown, S. A., Martin, G. B. & Restall, B. J. 1999. Role of male-female interaction in regulating reproduction in sheep and goats. *J. Reprod. Fert. Suppl.* 54: 243–257.

Williams, L. M., Adam, C. L., Mercer, J. G., Moar, K. M., Slater, D., Hunter, L., Findlay, P. A., and Hoggard, N. 1999. Leptin receptor and neuropeptide Y gene expression in the sheep brain. *J. Neuroscience.* 11: 165-169.

Winger, Q. A., De los Rios, P. Ham, V. K. M., Armstrong, D. T., Hill, D. J., Watson, A. J. 1997. Bovine oviductal and embryonic insulin-like growth binding proteins. Possible regulators of embryotrophic insulin-like growth factor circuits. *Biol. Reprod.* 56: 1415-1423.

Wright, P. J., Geytenbeek, P. E. and Clarke, I. J. 1990. The influence of nutrient status of postpartum ewes on ovarian cyclicity and on the oestrus and ovulatory responses to ram introduction. *Anim. Reprod. Sci.* 23: 293-303.

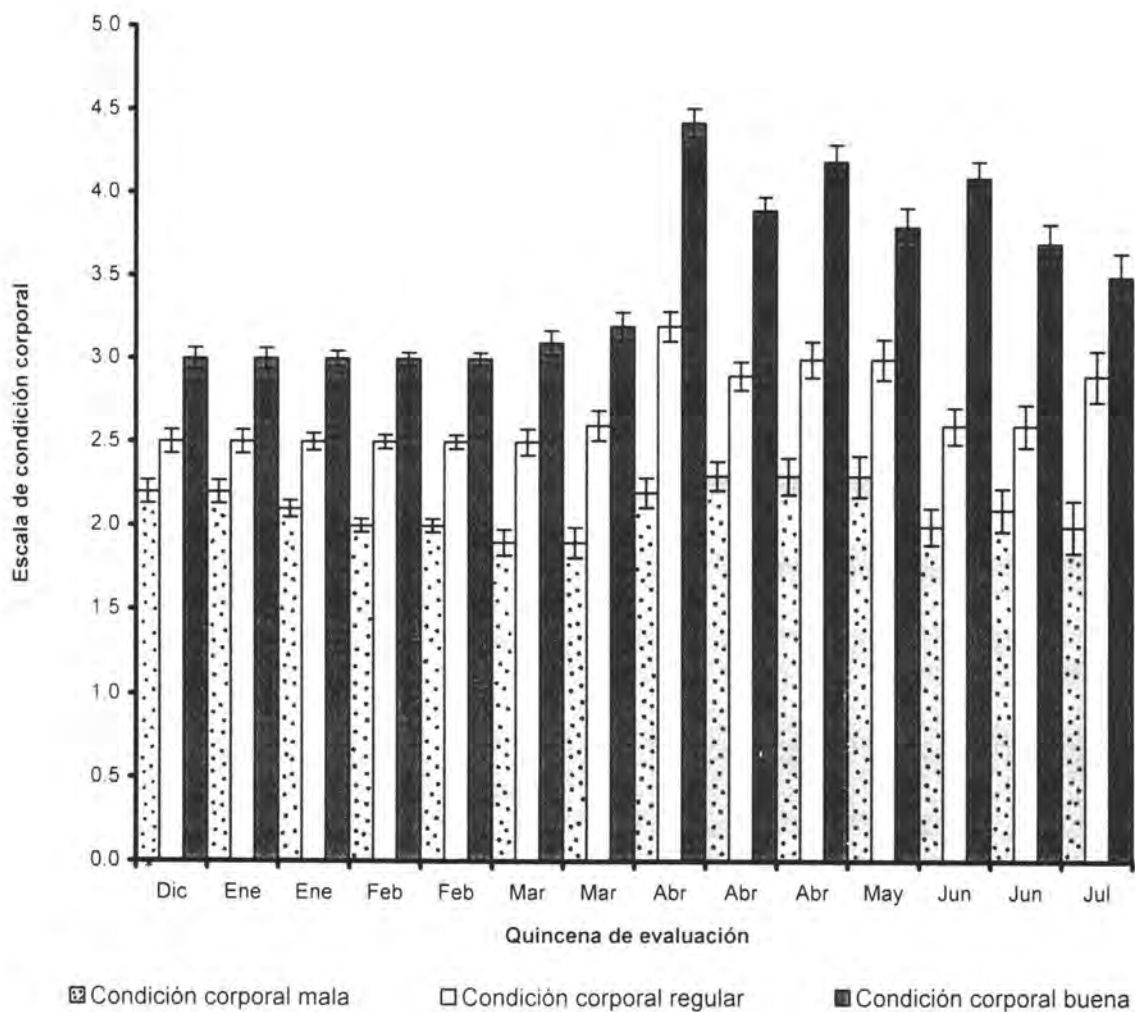
Yu, W., H., Kimura, M., Walezewska, A., Karanth, S., McCann, S. M. 1997. Role of leptin in hypothalamic-pituitary function. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 94: 1023-1028.

Zarco, L., Rodríguez, E. F., Angulo, M. R. B., Valencia, J. 1995. Female to female stimulation of ovarian activity in the ewe. *Anim. Reprod. Sci.* 39, 251-258.

### VIII. ANEXOS

Cuadro 1. Duración del periodo anovulatorio de ovejas Pelibuey en tres condiciones corporales en el trópico (21° LN).

Grupos	N°Oveja	Duración del periodo anovulatorio (días)	Fecha de inicio y termino del periodo anovulatorio
<b>CCM</b>	00-22	120	22 febrero a 21 junio
	0-4	137	1 marzo a 15 julio
	00-42	85	22 marzo a 14 junio
	4-11	110	29 marzo a 29 abril y 13 mayo a 29 julio
	00-43	208	31 diciembre a 26 julio
	00-48	74	29 marzo a 10 junio
<b>CCR</b>	6-160	57	12 abril a 7 junio
	6-109	78	22 marzo a 7 junio
	6-182	137	15 marzo a 29 julio
	7-659	82	25 marzo a 14 junio
	F 7-103	92	4 marzo a 3 junio
	00-31	60	12 abril 10 junio
	6-146	0	No presente
<b>CCB</b>	6-66	130	22 marzo a 29 julio
	6-89	0	No presente
	6-180	99	8 marzo a 14 junio
	7-1	60	5 abril a 3 junio
	7-109	106	15 febrero a 31 mayo
	6-73	39	3 mayo a 10 junio
	6-81	61	8 abril a 7 junio
	6-102	0	No presente



\*Todas las quincenas presentaron diferencias estadísticas ( $P < 0.05$ ).

Figura 1. Comportamiento quincenal de la condición corporal en ovejas Pelibuey mantenidas en tres diferentes condiciones corporales.

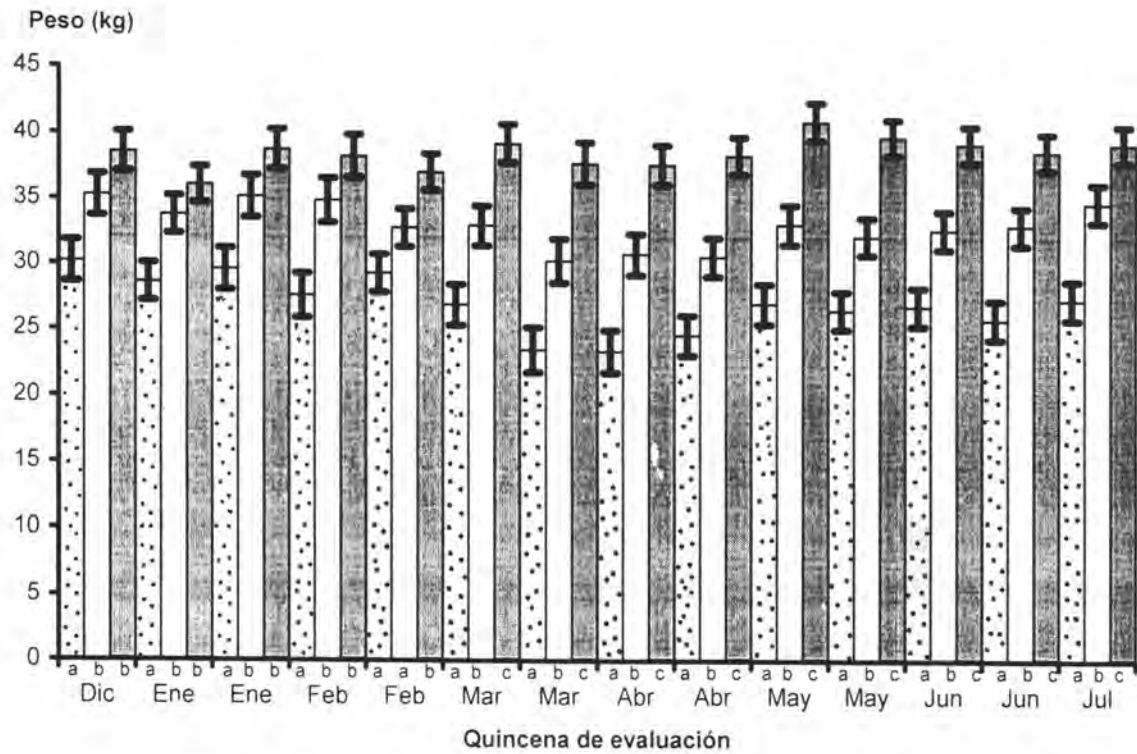
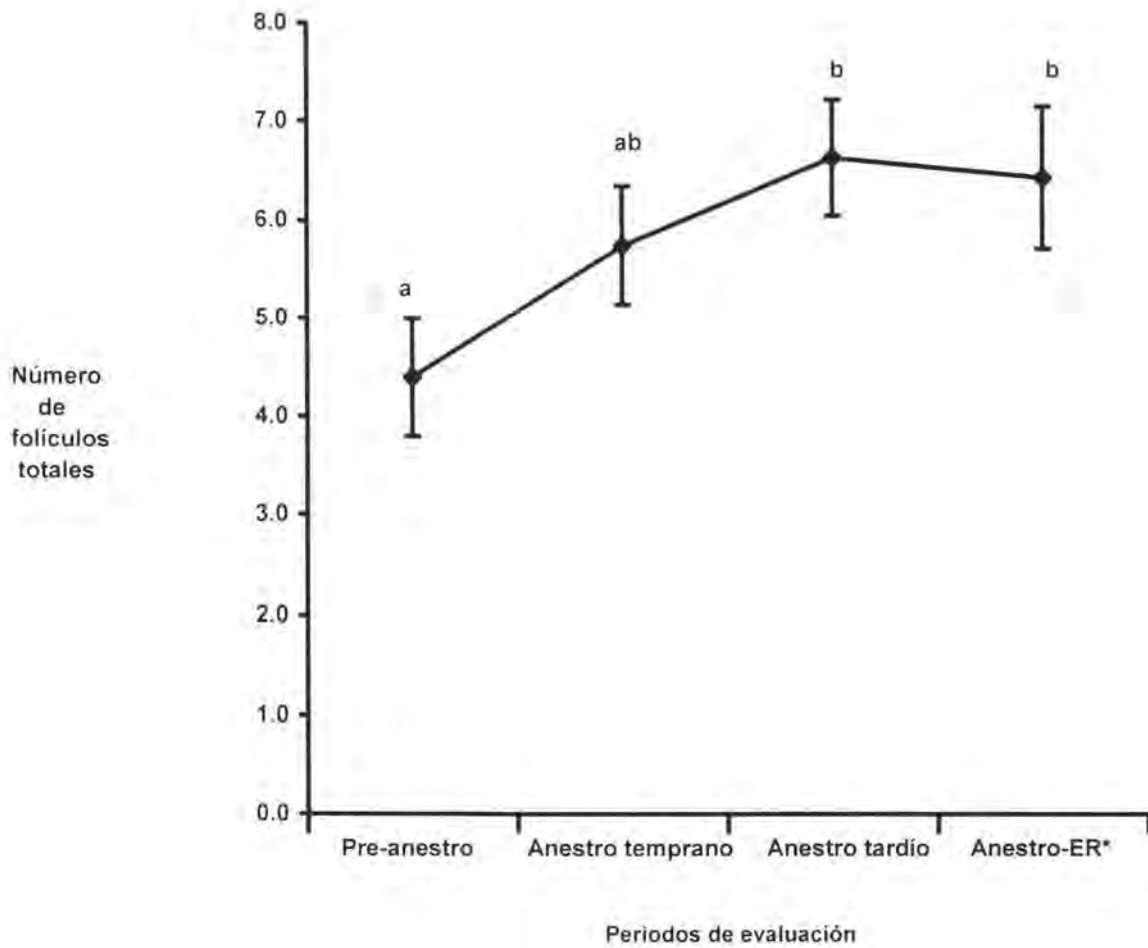


Figura 2. Comportamiento quincenal del peso en ovejas Pelibuey mantenidas en tres diferentes condiciones corporales.

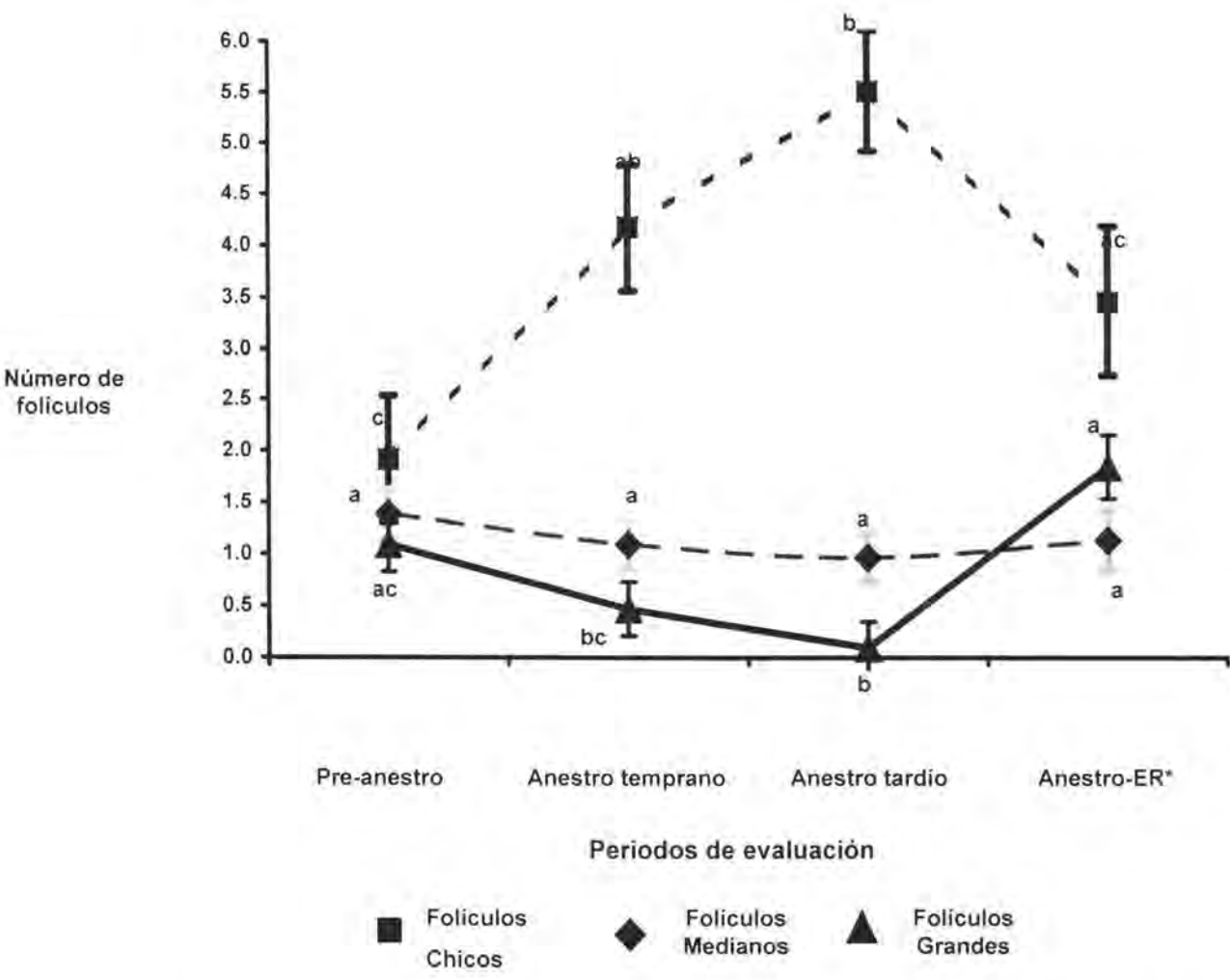


Periodos de evaluación con distinta literal son estadísticamente diferentes ( $P < 0.05$ ).

\*Anestro-ER Transición anestro a época reproductiva

Figura 3. Promedio del número de folículos totales en ovejas Pelibuey durante diferentes periodos de evaluación.

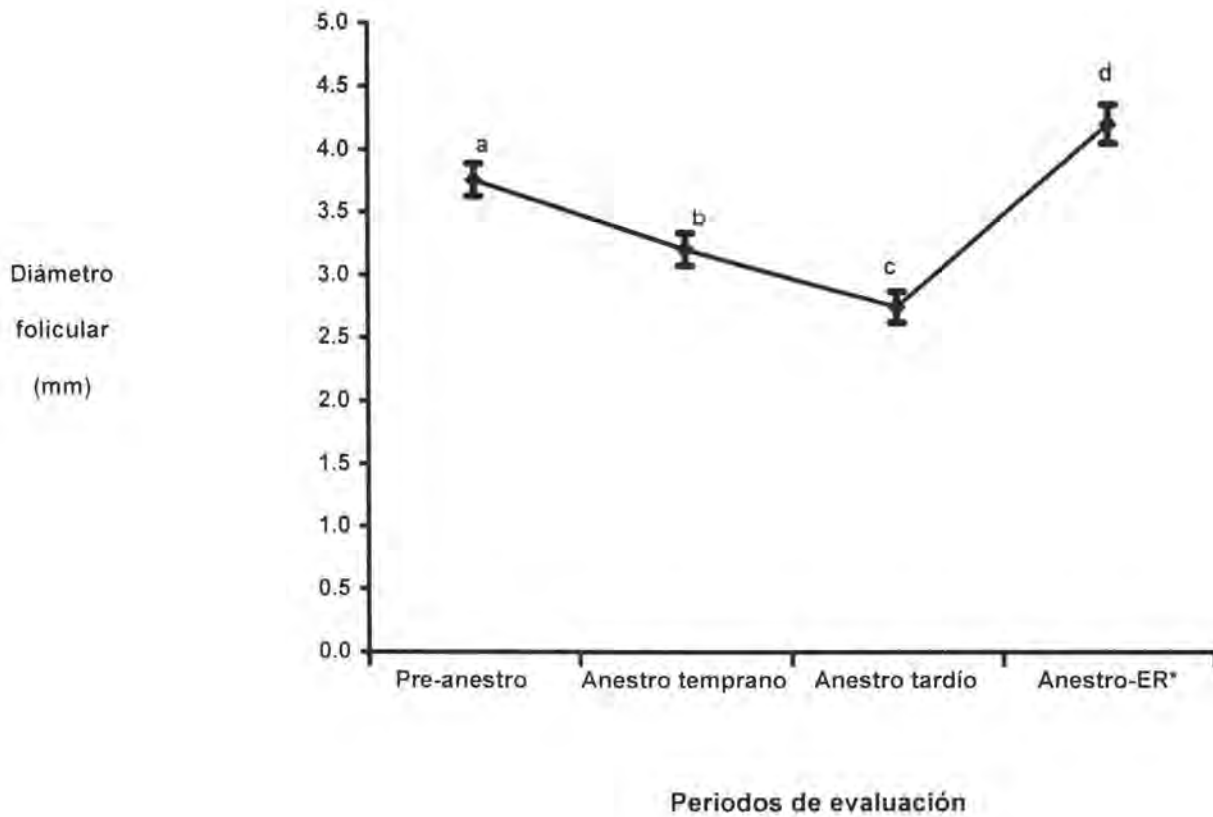




Para el mismo tamaño folicular períodos de evaluación con distinta literal son estadísticamente diferentes ( $P < 0.05$ ).

\*Anestro-ER Transición anestro a época reproductiva

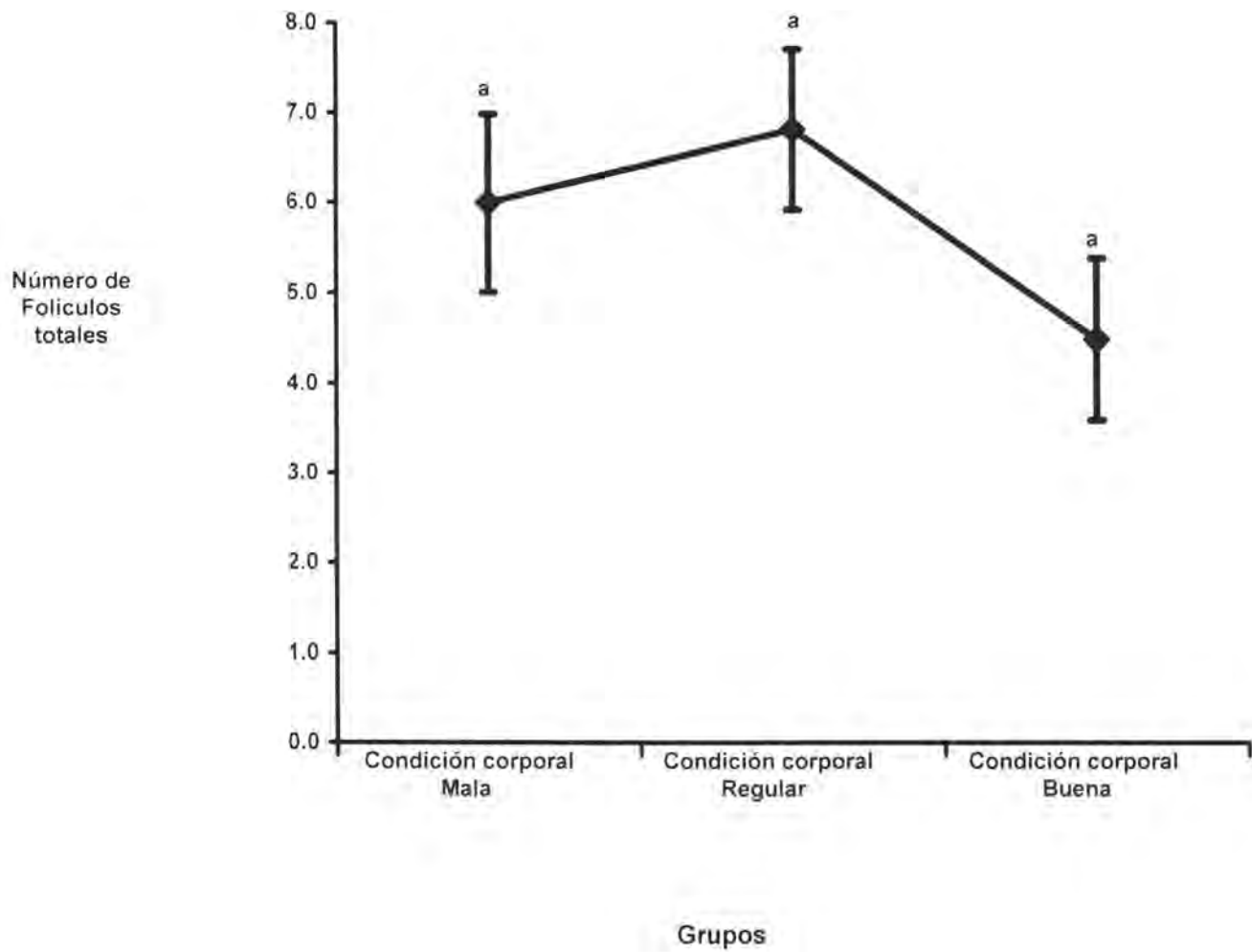
Figura 4. Promedio del número de folículos de acuerdo a su diámetro en diferentes periodos de evaluación de ovejas Pelibuey.



Periodos de evaluación con distinta literal son estadísticamente diferentes ( $P < 0.05$ )

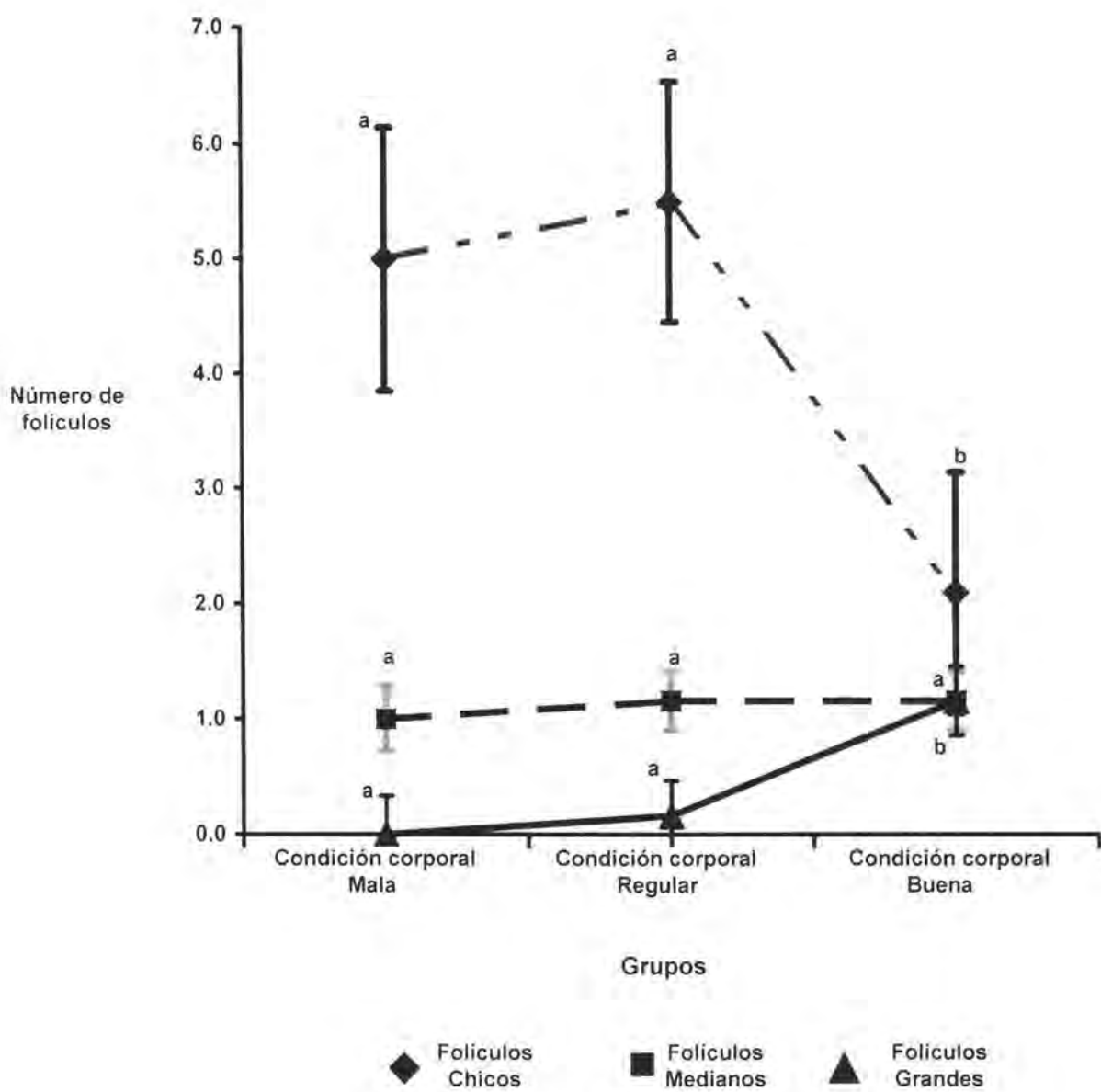
\*Anestro-ER: Transición anestro a época reproductiva

Figura 5. Promedio del diámetro del folículo mayor en ovejas Pelibuey durante diferentes periodos de evaluación.



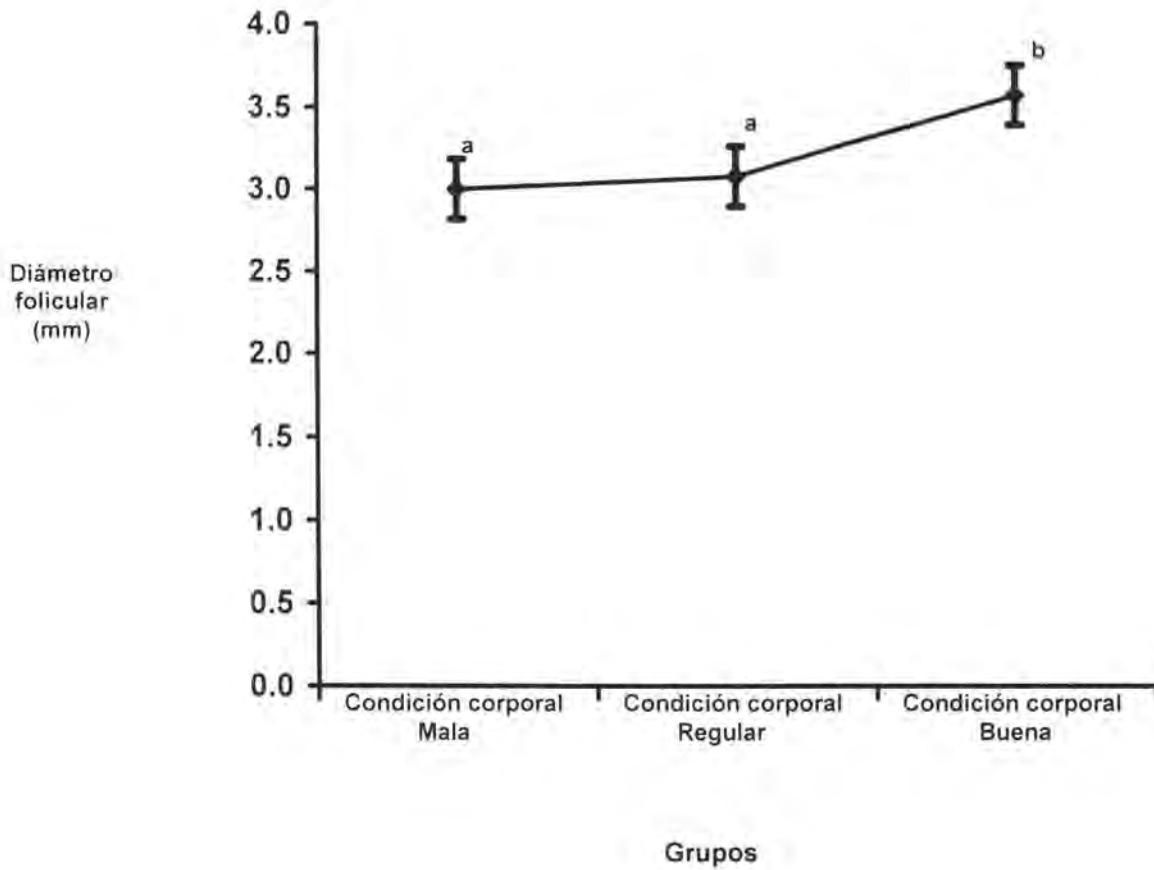
Promedio de grupo con distinta literal son estadísticamente diferentes ( $P < 0.05$ )

Figura 6. Promedio del número de foliculos totales durante el anestro temprano de ovejas Pelibuey en diferente condición corporal.



Promedios de grupo con distinta literal son estadísticamente diferentes ( $P < 0.05$ )

Figura 7. Promedio del número de folículos de acuerdo a su diámetro durante el anestro temprano de ovejas Pelibuey en diferente condición corporal.



Promedios de grupo con distinta literal son estadísticamente diferentes ( $P < 0.05$ )

Figura 8. Promedio del diámetro del folículo mayor durante el anestro temprano de ovejas Pelibuey en diferente condición corporal.

## IX. APÉNDICE

### Evaluación de la condición corporal

Thompson y Meyer (1994) mencionan que el método de evaluación de la condición corporal consiste en palpar la cantidad de músculo y los depósitos de grasa sobre y alrededor de las vértebras en la región del lomo. Se palpa a lo largo de la columna vertebral, además de los procesos transversos y espinosos de las vértebras lumbares. La condición corporal con este sistema se clasifica de la siguiente manera:

Condición corporal 1. Los procesos espinosos son prominentes y agudos, sin cobertura de grasa en el lomo, los procesos transversos se palpan filosos, se pueden pasar los dedos bajo los extremos de estos. Es lo que se considera un animal emaciado.

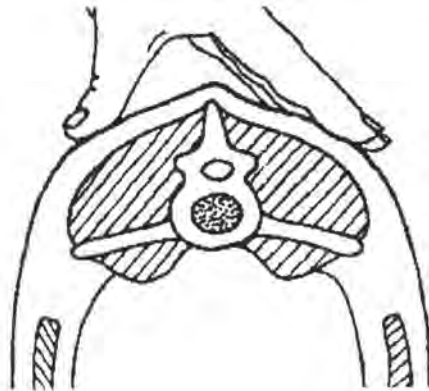
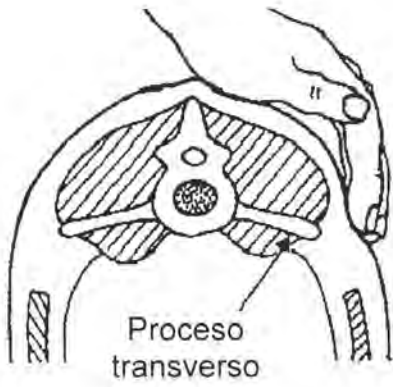
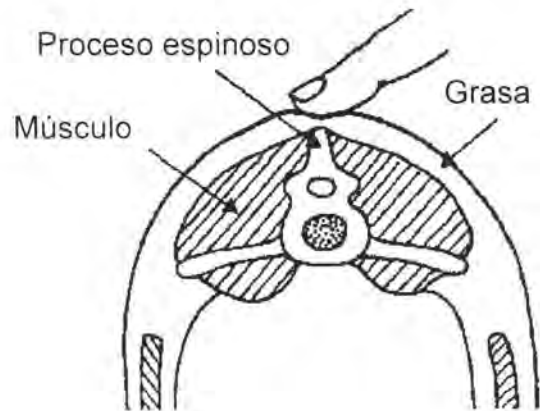
Condición corporal 2. Los procesos espinosos aun se palpan prominentes y agudos, con poca cobertura de grasa sobre el lomo, los procesos transversos se palpan lisos y escasamente redondeados. Es posible pasar los dedos por debajo de los procesos transversos con un poco de presión. Este animal se califica como un individuo delgado.

Condición corporal 3. Los procesos espinosos son uniformes y redondeados, se pueden palpar sólo con presión; los procesos transversos también se encuentran uniformes y bien cubiertos de grasa, necesitando una presión firme para palpar sus extremos. Este es un individuo en estado regular.

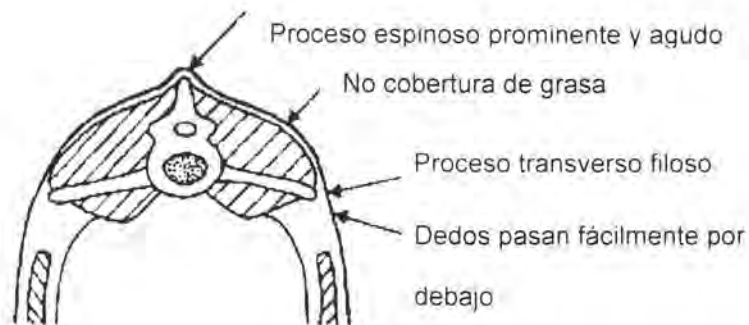
Condición corporal 4. Los procesos espinosos se detectan sólo con presión como una línea dura; los procesos transversos no se pueden palpar y se encuentran cubiertos por una gruesa capa de grasa. Es lo que se conoce como un animal gordo.

Condición corporal 5. Los procesos espinosos y transversos no se palpan y se encuentran cubiertos por una muy gruesa capa de grasa. Este es un individuo obeso.

## Técnica de palpación



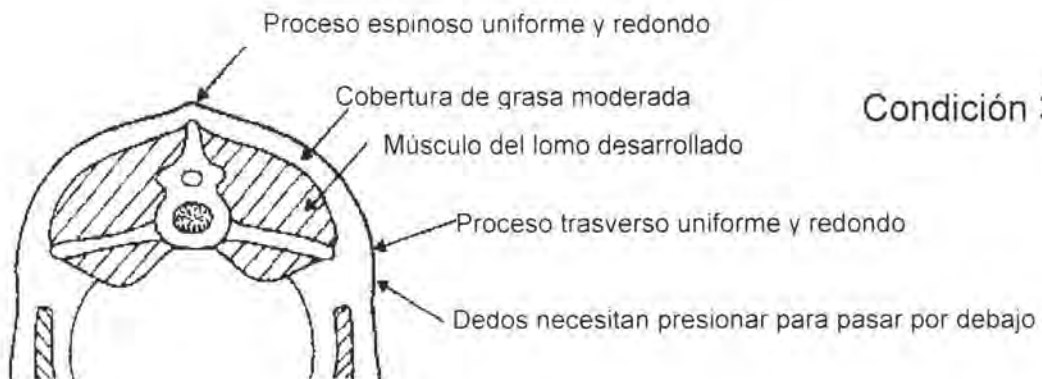
## Escala de condición corporal



Condición 1 (Emaciado)

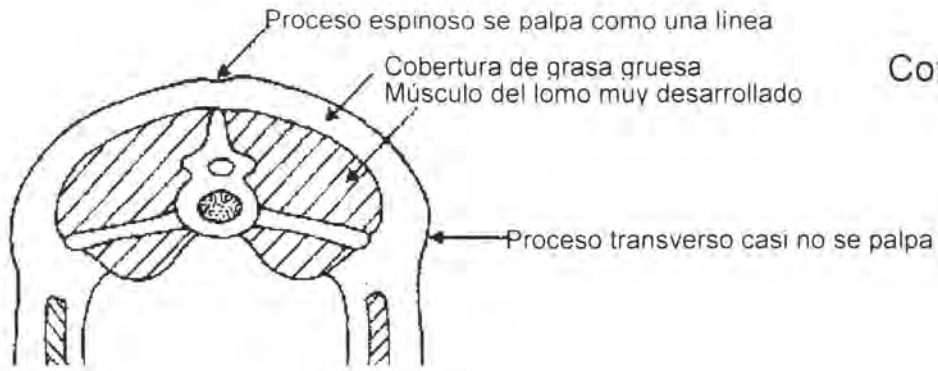


Condición 2 (Delgado)

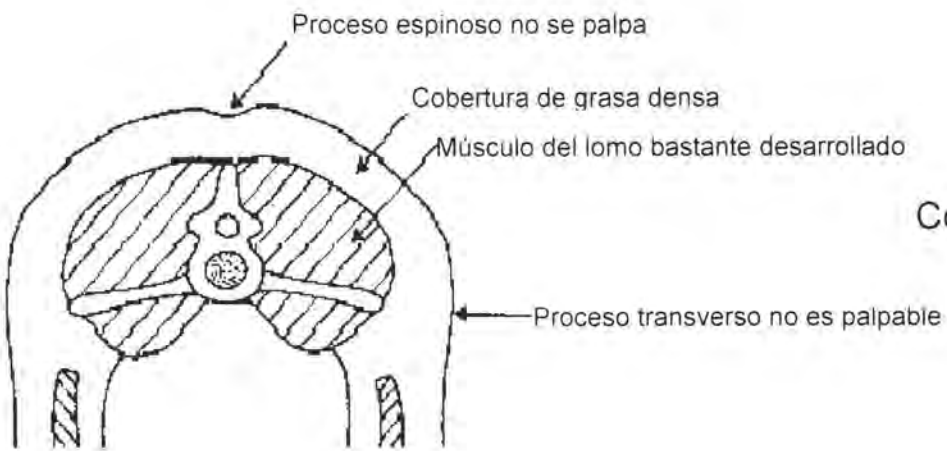


Condición 3 (Regular)





Condición 4 (gordo)



Condición 5 (obeso)

**ESTA TESIS NO SALE  
DE LA BIBLIOTECA**