



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

MAESTRÍA EN CIENCIAS DE LA PRODUCCIÓN Y DE LA SALUD ANIMAL

**EFFECTO DEL FOTOPERIODO ARTIFICIAL SOBRE LA EDAD A LA ENTRADA
A LA PUBERTAD DE CORDERAS PELIBUEY HIJAS DE OVEJAS CON
ACTIVIDAD REPRODUCTIVA CONTINUA O ESTACIONAL**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE

MAESTRA EN CIENCIAS

PRESENTA:

MVZ. ARIANA HERNÁNDEZ DAMIÁN

TUTOR:

Ph. D. JAVIER DE JESÚS VALENCIA MÉNDEZ
Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, UNAM

COMITÉ TUTORAL:

Ph. D. LUIS ALBERTO ZARCO QUINTERO
Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, UNAM

Ph. D. JAIME GALLEGOS SÁNCHEZ
Colegio de Posgraduados, campus Montecillos

MÉXICO D. F.

2014



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECIMIENTOS

Al Programa de Posgrado en Ciencias de la Producción y de la Salud Animal de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia de la Universidad Nacional Autónoma de México (FMVZ-UNAM).

Al PAPIIT por el apoyo brindado al proyecto IN219412-3 del cual el presente estudio forma parte.

Al Programa de becas CONACyT por el apoyo económico brindado al número CVU 378001.

Al Centro de Enseñanza, Práctica e Investigación en Producción y Salud Animal de la FMVZ-UNAM por las instalaciones prestadas para la realización del presente estudio.

Al Dr. Javier de Jesús Valencia Méndez por la dirección, apoyo y formación académica brindada como tutor principal.

Al Dr. Luis Alberto Zarco Quintero y el Dr. Jaime Gallegos Sánchez, por formar parte del Comité tutorial, el apoyo, sugerencias y correcciones durante el desarrollo del presente estudio.

Al jurado revisor del presente estudio formado por el Dr. José De Lucas Trón (FES-Cuauhtitlán-UNAM), el Dr. Antonio Ortiz Hernández (CEIEPO-FMVZ-UNAM), el Dr. Héctor Raymundo Vera Ávila (INIFAP-Querétaro) y el Dr. Lorenzo Álvarez Ramírez (CEIEPAA-FMVZ-UNAM) por las sugerencias y correcciones, las cuales mejoraron la presentación del mismo.

Al Dr. José Manuel Berruecos Villalobos por el apoyo en el análisis estadístico del presente estudio.

Al Laboratorio de Endocrinología del Departamento de Reproducción de la FMVZ-UNAM, especialmente a la técnico MVZ. Clara Murcia Mejía por el apoyo para la realización del presente trabajo.

A los compañeros MC. Antonio Roldán Roldán, MC. Sheila S. Jarquín, MVZ. Eduardo García, pMVZ. Pablo Escorcía y pMVZ Rodrigo González por su apoyo en el desarrollo del presente trabajo.

Al personal académico del Departamento de Reproducción de la FMVZ-UNAM por el compañerismo y apoyo demostrado.

CONTENIDO

| | |
|---|-----------|
| RESUMEN | 1 |
| ABSTRACT | 2 |
| I. INTRODUCCIÓN | 3 |
| II. JUSTIFICACIÓN | 5 |
| III. HIPÓTESIS | 6 |
| IV. OBJETIVOS | 7 |
| V. REVISIÓN DE LITERATURA | 8 |
| 1. Producción ovina en México | 8 |
| 1.1 Origen..... | 8 |
| 1.2 Población ovina..... | 8 |
| 1.3 Sistemas de producción..... | 9 |
| 1.4 Características de los ovinos de pelo..... | 9 |
| 2. Pubertad en la cordera | 9 |
| 2.1 Manifestación de la pubertad..... | 10 |
| 2.2 Secuencia neuroendocrina durante la transición a la pubertad..... | 11 |
| 2.3 Anestro prepuberal y estacional: dos procesos biológicos similares..... | 12 |
| 2.4 Papel del fotoperiodo..... | 14 |
| 2.4.1 Requerimientos fotoperiódicos..... | 15 |
| 3. Neuronas involucradas en la secreción de GnRH | 17 |
| 3.1 Neuronas KNDy..... | 17 |
| 3.2 Neuronas Kisspeptina..... | 18 |
| 3.3 Neuronas GnIH..... | 18 |
| 3.4 Neuronas dopaminérgicas A14/A15..... | 19 |
| 3.5 Neuronas glutamanérgicas y gabaérgicas..... | 19 |
| 3.6 Neuronas PMV..... | 20 |
| 4. Factores que determinan el inicio de la pubertad | 20 |
| 4.1 Determinantes internos..... | 20 |
| 4.1.1 Estado metabólico..... | 21 |
| 4.1.1.1 Reguladores endocrinos involucrados en la señalización metabólica periférica..... | 21 |
| 4.1.1.1.1 Leptina..... | 21 |
| 4.1.1.1.2 Ghrelina..... | 23 |
| 4.1.1.1.3 IGF-1..... | 23 |
| 4.1.1.2 Neuropeptidos anorexigénicos (POMP/CART)..... | 24 |
| 4.1.1.3 Neuropeptidos orexigénicos (NPY/AgRP)..... | 25 |
| 4.1.2 Estrés..... | 25 |

| | | |
|--------------|---|-----------|
| 4.2 | Determinantes externos..... | 26 |
| 4.2.1 | Fotoperiodo y secreción de melatonina..... | 26 |
| 4.2.1.1 | Receptor MT1 de melatonina: posible marcador genético de la estacionalidad..... | 27 |
| 4.2.1.2 | Generación del ritmo circadiano y circannual..... | 29 |
| 4.2.1.3 | Control fotoperiódico de la secreción de prolactina..... | 29 |
| 4.2.1.4 | Control fotoperiódico del metabolismo de las hormonas tiroideas.. | 30 |
| 4.2.2 | Efecto social: “efecto macho”..... | 31 |
| 5. | Comportamiento reproductivo de la oveja pelibuey en México | 33 |
| 5.1 | Pubertad en la cordera pelibuey..... | 35 |
| 5.2 | Selección de hembras pelibuey con actividad reproductiva continua y estacional..... | 36 |
| VI. | MATERIAL Y MÉTODOS | 40 |
| 1. | Localización..... | 40 |
| 2. | Animales y tratamiento..... | 40 |
| 3. | Toma y procesamiento de muestras..... | 41 |
| VII. | ANÁLISIS ESTADÍSTICO | 42 |
| VIII. | RESULTADOS | 43 |
| 1. | Efecto del fotoperiodo..... | 44 |
| 2. | Efecto del genotipo y tipo de fotoperiodo..... | 44 |
| 3. | Efecto del ritmo de crecimiento..... | 46 |
| IX. | DISCUSIÓN | 48 |
| 1. | Efecto del fotoperiodo..... | 48 |
| 2. | Efecto del genotipo..... | 49 |
| 3. | Efecto del genotipo contra el fotoperiodo..... | 50 |
| 4. | Efecto del ritmo de crecimiento..... | 52 |
| X. | CONCLUSIONES | 54 |
| XI. | REFERENCIAS | 55 |
| XII. | ANEXOS | 64 |
| 1. | Cuadros | |
| | Cuadro 1. Edad en días a la primera ovulación de corderas pelibuey nacidas durante el otoño expuestas a una secuencia fotoperiódica natural o invertida (inductora adelantada) (promedio ± error estándar)..... | 44 |
| | Cuadro 2. Edad a la primera ovulación de corderas pelibuey hijas de ovejas con actividad reproductiva estacional o continua expuestas a un fotoperiodo natural o invertido (inductor adelantado) (promedio ± error estándar)..... | 45 |

| | |
|--|----|
| Cuadro 3. Peso al nacimiento, al destete y a la primera ovulación, ganancia diaria de peso, y diferenciales de peso entre el nacimiento y el destete y entre el destete y la primera ovulación en corderas pelibuey hijas de ovejas con actividad reproductiva continua o estacional expuestas a un fotoperiodo natural o invertido (inductor adelantado) (promedio \pm error estándar)..... | 46 |
|--|----|

| | |
|--|----|
| Cuadro 4. Ganancia diaria de peso de corderas pelibuey expuestas a un fotoperiodo natural o invertido (inductor adelantado) (promedio \pm error estándar)..... | 46 |
|--|----|

2. Figuras

| | |
|---|----|
| Figura 1. Secuencias fotoperiodicas a las que fueron expuestas las corderas pelibuey hijas de ovejas con actividad reproductiva continua o estacional desde su nacimiento (noviembre) hasta la edad a pubertad..... | 41 |
|---|----|

| | |
|--|----|
| Figura 2. Inicio de la pubertad individual de corderas pelibuey hijas de ovejas con actividad reproductiva continua o estacional nacidas durante el otoño. Se muestra el mes de ocurrencia de la primera ovulación y rangos de pesos de corderas expuestas a una secuencia fotoperiodica natural (panel A) o inductora adelantada (panel B)..... | 43 |
|--|----|

| | |
|--|----|
| Figura 3. Fecha individual de la ocurrencia de la primera ovulación de corderas pelibuey hijas de ovejas con actividad reproductiva estacional o continua nacidas durante el otoño expuestas a un fotoperiodo natural o invertido (inductor adelantado)..... | 64 |
|--|----|

| | |
|--|----|
| Figura 4. Edad en días a la ocurrencia de la primera ovulación individual de corderas pelibuey hijas de ovejas con actividad reproductiva estacional o continua nacidas durante el otoño expuestas a un fotoperiodo natural o invertido (inductor adelantado)..... | 64 |
|--|----|

| | |
|--|----|
| Figura 5. Peso corporal (kg) a la primera ovulación individual de corderas pelibuey hijas de ovejas con actividad reproductiva continua o estacional expuestas a un fotoperiodo natural o invertido (inductor adelantado)..... | 65 |
|--|----|

| | |
|--|----|
| Figura 6. Ganancia diaria de peso (g) individual de corderas pelibuey hijas de ovejas con actividad reproductiva continua o estacional expuestas a un fotoperiodo natural o invertido (inductor adelantado)..... | 65 |
|--|----|

3. Gráficas

| | |
|---|----|
| Gráfica 1. Efecto de la actividad reproductiva de la madre (continua o estacional) y la exposición fotoperiódica (natural o invertida) sobre la edad a pubertad de corderas pelibuey..... | 43 |
|---|----|

| | |
|--|----|
| Gráfica 2. Gráfica 2. Efecto de la actividad reproductiva de la madre (continua o estacional) y la exposición fotoperiódica (natural o invertida) sobre la edad a pubertad de corderas pelibuey..... | 44 |
|--|----|

| | |
|--|----|
| Gráfica 3. Efecto de la exposición fotoperiódica natural o invertida (inductor adelantado) y el tipo de actividad reproductiva de la madre (continua o estacional) sobre la edad a pubertad de corderas pelibuey nacidas durante el otoño..... | 45 |
|--|----|

| | |
|--|----|
| Gráfica 4. Relación entre la ganancia diaria de peso (g) y la edad a pubertad (días) de corderas pelibuey nacidas en otoño (n=31)..... | 47 |
|--|----|

RESUMEN

Ariana Hernández Damián. **Efecto del fotoperiodo artificial sobre la edad a la entrada a la pubertad de corderas pelibuey hijas de ovejas con actividad reproductiva continua o estacional.** (Bajo la dirección del Ph. D. Javier de Jesús Valencia Méndez. Comité tutorial: Ph. D. Luis Alberto Zarco Quintero y Ph. D. Jaime Gallegos Sánchez).

El objetivo del presente estudio fue determinar el efecto del fotoperiodo artificial (estimulador) para adelantar la pubertad en corderas pelibuey, hijas de ovejas con patrón reproductivo continuo o estacional. Se utilizaron 31 corderas pelibuey nacidas durante el otoño (noviembre), de las cuales 16 eran hijas de ovejas continuas y 15 hijas de estacionales. Las corderas fueron mantenidas bajo las condiciones naturales de fotoperiodo a 19° N, desde su nacimiento hasta el 21 de marzo (equinoccio de primavera), momento en el que se inició el tratamiento fotoperiódico. Las corderas se dividieron en 2 grupos: las del Grupo 1 (n=15; 8 continuas y 7 estacionales) continuaron bajo las condiciones naturales fotoperiódicas durante todo el experimento, mientras que las del Grupo 2 (n=16; 8 continuas y 8 estacionales) se sometieron a un fotoperiodo inverso (decreciente-estimulador), utilizando una cámara de fotoperiodo. El tratamiento de horas luz se ajustó semanalmente hasta el 21 de junio (solsticio de verano), posteriormente se sostuvo en días cortos hasta que la última cordera iniciara la pubertad. A partir de los 5 meses de edad se tomó una muestra sanguínea individual semanalmente. La pubertad se determinó a través de la concentración plasmática de progesterona (P_4) mediante RIA de fase sólida, cuando por primera vez los niveles de P_4 se encontraran ≥ 1 ng/ml. Cada semana se registró el peso individual. El inicio de la edad a pubertad fue comparada entre hijas de continuas y estacionales, expuestas a un fotoperiodo natural o invertido a través de un análisis de varianza de dos vías y arreglo factorial completo (ANOVA 2x2). Las corderas mantenidas en fotoperiodo invertido (estimulador) iniciaron la pubertad antes que las expuestas al fotoperiodo natural (261 ± 6 vs 291 ± 8 días, $P=0.03$). Existió una interacción significativa ($P=0.06$) entre el tipo de fotoperiodo y la actividad reproductiva de la madre. Las corderas hijas de continuas iniciaron la pubertad antes que las de estacionales cuando fueron mantenidas en fotoperiodo natural. Contrariamente, el fotoperiodo invertido provocó el inicio de la pubertad antes en corderas hijas de estacionales que en las continuas. Las corderas mantenidas en fotoperiodo invertido (estimulador) obtuvieron una mayor ganancia diaria de peso que aquellas que fueron mantenidas en fotoperiodo natural (96.0 ± 2.9 y 84.9 ± 4.3 g, respectivamente, $P=0.04$). Se concluye que las corderas expuestas a un fotoperiodo estimulador iniciaron la pubertad antes que aquellas que fueron mantenidas en fotoperiodo natural, sin importar si eran hijas de ovejas continuas o estacionales, lo que sugiere que el patrón reproductivo continuo se expresa solo durante la vida adulta.

Proyecto PAPIIT IN219412-3

ABSTRACT

Ariana Hernández Damián. Effect of the **artificial photoperiod effect on the age at puberty in pelibuey ewe lambs, daughters of ewes with continuous or seasonal reproduction** activity. (Directed by Ph. D. Javier de Jesús Valencia Méndez. Tutorial committee: Ph. D. Luis Alberto Zarco Quintero and Ph. D. Jaime Gallegos Sánchez).

The aim of this study was to determine if exposure to a stimulatory artificial photoperiod can advance puberty in ewe lambs that are daughters of pelibuey ewes with a continuous reproductive pattern. Thirty one ewe lambs born in Autumn (November) were used, sixteen of them were daughters of pelibuey dams with a continuous reproductive pattern and fifteen were the daughters of seasonal ewes. After birth, all ewe-lambs remained under the natural photoperiod characteristic of 19° N until the Spring equinox (21th March), at which time the experiment was initiated. Lambs in Group 1 (n=15; 8 continuous and 7 seasonal daughters) remained under natural photoperiod during the whole experiment, whereas in Group 2 (n=16; 8 continuous, 8 seasonal) the ewe-lambs were exposed to an inverse photoperiod (decreasing-stimulatory) until the Summer solstice (21th June) and remained after that date on short days until the last ewe-lamb reached puberty. Lights in the artificial photoperiod chamber were adjusted every week. Blood samples were taken weekly starting at the age of five months and ending when puberty was attained by all animals. It was considered that the first ovulation occurred when plasma progesterone concentrations first increased above 1 ng/ml. The age at puberty onset was compared between continuous and seasonal daughters, exposed to natural or inverse photoperiod, by a two-way ANOVA (2 x 2 factorial arrangement). The ewe-lambs maintained on inverse photoperiod (stimulatory) attained puberty before those on natural photoperiod (261 ± 6 vs 291 ± 8 days, $P=0.03$). A significant interaction ($P=0.06$) was found between the type of photoperiod and the reproductive pattern of the mothers of the ewe-lambs. Daughters of continuous dams reached puberty before the daughters of seasonal ewes when both were kept in natural photoperiod. In contrast, inverse photoperiod resulted in earlier puberty in the daughters of seasonal ewes than in the daughters of continuous ewes. Ewe-lambs maintained on inverse photoperiod (stimulatory) had a higher daily weight gain than those under natural photoperiod (96.0 ± 2.9 vs 84.9 ± 2.9 g, respectively, $P=0.04$). It is concluded that lambs exposed to an stimulatory photoperiod attained puberty before those maintained on natural photoperiod, regardless of whether they were the daughters of continuous or seasonal dams, thus suggesting that the continuous breeding pattern is only expressed in the adult life.

PAPIIT Project IN219412-3

I. INTRODUCCIÓN

El inicio de la pubertad requiere la integración de una gran variedad de factores externos e internos que proveen la información que el individuo de alguna forma integra para controlar la secreción de la hormona liberadora de gonadotropinas (GnRH). Se han identificado señales permisivas que indican al sistema neurosecretorio de GnRH cuándo debe incrementar su actividad e iniciar la reproducción. Este sistema toma en cuenta si el individuo tiene el suficiente peso corporal (señales metabólicas), si existe relación con otros individuos de su especie (señales sociales), y otras señales específicas por especie (Ebling, 2005). En el caso de las ovejas, el inicio de la pubertad es influenciado por su patrón estacional de reproducción que restringe la ovulación a una época del año específica (Smith y Clarke; 2010). Esto representa una restricción adicional para el inicio de la pubertad en esta especie, ya que solo puede ocurrir durante la época reproductiva (Foster *et al.*, 1985).

El fotoperiodo es el principal factor ambiental que controla la estacionalidad reproductiva tanto en la oveja adulta, para reactivar su reproducción, como en la cordera para iniciar la pubertad (Legan y Winans, 1981; Foster *et al.*, 1988). En la cordera, la exposición a los días largos de la primavera seguida por la disminución en la duración del día, provee la secuencia fotoperiódica que permite alcanzar la pubertad si el animal ya tiene el peso y la edad adecuados (Foster *et al.*, 1988, Ebling y Foster, 1989). En consecuencia, las corderas nacidas a principios de la primavera comienzan su actividad reproductiva en el otoño de ese mismo año, aproximadamente a los 7-8 meses de edad, mientras que las corderas nacidas en otoño retrasan el inicio de sus ciclos reproductivos hasta el siguiente año para sincronizarse con la época reproductiva, con la finalidad de que la primera concepción ocurra en un adecuado momento del año (Foster y Jackson, 2006).

Existen diferencias en el grado de estacionalidad entre razas y esto depende de la latitud de origen de la raza. Por ejemplo, en razas de latitudes mayores a 35°, como la scottish, blackface y suffolk, la estacionalidad es muy marcada. En cambio en otras como la merino, rambouillet y dorset, que provienen de regiones mediterráneas, se presenta una estacionalidad menos marcada, y por último en razas como la pelibuey y la blackbelly, de origen ecuatorial, la estacionalidad

reproductiva es baja o nula (Karsch y Bittman, 1984). Los efectos de la época del año sobre el inicio de la pubertad son más marcados en razas con mayor estacionalidad y poco evidentes en razas con baja estacionalidad (Chemineau *et al.*, 2004).

En México se ha demostrado que la oveja pelibuey presenta una reducción en la actividad ovárica durante los meses de febrero a mayo, siendo abril el mes de menor actividad incluso bajo condiciones de alimentación adecuada (González *et al.*, 2002; Valencia *et al.*, 2006). De la misma manera se han encontrado diferencias importantes en la edad a pubertad dependiendo de la época de nacimiento. A 19° latitud norte, las nacidas en la primavera presentaron el inicio de sus ciclos ováricos a los 7 meses de edad con pesos alrededor de 21 kg (Balcázar, 1992), mientras que las nacidas en el otoño, alcanzaron los mismos 21 kg de peso en la primavera-verano, pero su pubertad se retrasó hasta los 9 o más meses de edad (Rodríguez, 1991).

En la raza merino d'Arless se ha estimado que la capacidad de presentar actividad ovárica durante la época de anestro tiene una heredabilidad de 0.20 y una repetibilidad de 0.30 (Hanocq *et al.*, 1999), dichas características son adecuadas para permitir una selección eficiente realizada en corderas que alcanzan la pubertad durante la primavera. Adicionalmente, se ha observado que los animales seleccionados de acuerdo a esta característica también muestran una reducción en la duración de su anestro estacional.

En la actualidad se cuenta con ovejas pelibuey identificadas con actividad ovárica continua (Valencia *et al.*, 2001; 2003; 2005), ya que mantienen su actividad reproductiva durante los meses de baja actividad. Más tarde se diseñó un estudio con el propósito de caracterizar el ciclo reproductivo anual de la oveja pelibuey, con lo que se demostró que a 19° N existen ovejas pelibuey con la capacidad de ovular continuamente, independientemente de las variaciones de amplitud del fotoperiodo (Valencia y Arroyo, 2005). Sin embargo, en la raza pelibuey no se conoce si la capacidad de una oveja para presentar actividad ovárica en forma continua es heredable y si se expresa en forma temprana en las hijas mediante su habilidad de alcanzar la pubertad durante la época de anestro.

II. JUSTIFICACIÓN

En la actualidad se desconoce si las corderas pelibuey hijas de ovejas con patrón reproductivo continuo heredan esta característica de sus madres, por lo que es importante evaluar el efecto regulador del fotoperiodo sobre la edad al inicio de la pubertad de estas corderas. Ello podría ser incluido como criterio de selección.

III. HIPÓTESIS

La pubertad se alcanzará a la misma edad en las corderas hijas de ovejas con actividad reproductiva continua nacidas durante el otoño independientemente del fotoperiodo al que sean expuestas (natural o invertido), mientras que el inicio de la pubertad de corderas hijas de ovejas estacionales se adelantará si el fotoperiodo es estimulante (invertido) o se retrasará si es inhibitorio (natural).

IV. OBJETIVOS

1. Objetivo general

Evaluar el efecto del fotoperiodo invertido (inductor adelantado) sobre la edad a pubertad de corderas pelibuey hijas de ovejas continuas y estacionales nacidas durante el otoño.

2. Objetivos específicos

- Determinar si el fotoperiodo no afecta la edad a pubertad de corderas continuas.
- Determinar si el fotoperiodo controla el inicio la pubertad en corderas estacionales.

V. REVISIÓN DE LITERATURA

1. Producción ovina en México

1.1 Origen

Los ovinos fueron introducidos a México por los españoles desde 1525 y 1526, transportados de los puertos de Sevilla, Cádiz y de Las Islas Canarias a las islas del Caribe y posteriormente al continente americano. Las principales razas introducidas fueron manchega, lacha y churra, y en menor proporción merino, castellana y aragonesa. A los descendientes de estos animales traídos durante los siglos XV y XVII se les define como criollos. Por otro lado, las razas ovinas de pelo existentes en México, como son la pelibuey y la blackbelly, fueron introducidas al este de México en Yucatán en 1930 desde Cuba, aparentemente originarias de Africa (Mason, 1980 citado por Figueiredo *et al.*, 1990), pero no se les considera como criollos debido a que no provienen de la península ibérica. Durante el siglo XX, ingresaron a México razas como la rambouillet, lincoln y corriedale, las cuales formaron el pool genético del ganado local (Medrano, 2000). Posteriormente se introdujeron razas modernas de origen europeo principalmente suffolk y hampshire (Saucedo, 1984 citado por Ulloa-Arvizu *et al.*, 2009). Sin embargo no se siguió un sistema de cruza por lo que la composición genética de los descendientes tienen diversos grados de absorción o la composición multirracial no está definida.

La raza pelibuey se ha extendido por todo el país debido a su buena capacidad de adaptación al ambiente y alta resistencia a enfermedades, por lo que también ha crecido el interés por buscar el cambio de un sistema de producción tradicional a un sistema empresarial más rentable con estos ovinos (González-Reyna y Solís, 2000).

1.2 Población ovina

El inventario ovino en México creció un 38.6% de 1990 a 2010 pasando de 5.8 millones a 8.1 millones respectivamente. La producción de carne ovina en 2010 fue de 54,965 toneladas con un crecimiento de 122% con respecto a 1990. El estado con el mayor número de ovinos es el Estado de México, seguido de Hidalgo, Veracruz, Oaxaca y San Luis Potosí, en cuanto a la producción por estado el primer lugar le corresponde al Estado de México, seguido de Hidalgo, Veracruz,

Puebla y Jalisco. La ovinocultura de carne se desarrolla bajo un esquema de tipo regional, en la zona central se producen carne y pieles con razas de lana como suffolk, hampshire, rambouillet, dorset y de pelo (katahdin, dorper y pelibuey), la región sur-sureste se orienta principalmente a la producción de carne con razas de pelo (pelibuey, blackbelly, katahdin y dorper) y produce un poco de lana para uso artesanal con animales criollos en Oaxaca y Chiapas, y la zona norte ahora se dedica a la producción de carne, no obstante fue la principal proveedora de lana en épocas pasadas, por lo que aún se mantiene una población de animales de la raza rambouillet (Partida *et al.*, 2013).

Las razas de ovinos de pelo como la pelibuey, blackbelly (barbados), saint croix, dorper, damara y katahdin, inicialmente se criaron en los trópicos de México, pero ya es posible encontrarlos en casi todos los estados del territorio nacional. Las ventajas que observan los ovinocultores con estas razas entre otras son amplia estacionalidad reproductiva, rusticidad para el pastoreo y alta prolificidad (Cuellar, 2010).

1.3 Sistemas de producción

Existen tres sistemas de producción ovina, que se desarrollan en pastoreo, en estabulación o en la combinación de estas dos modalidades. De acuerdo con la intensidad de su régimen de producción se dividen en: intensivo, semi-intensivo y extensivo, y según su propósito fundamental se dividen en comerciales y de autoconsumo. A su vez, los sistemas comerciales pueden ser intensivos, semi-intensivos o extensivos, y por lo general, los de autoconsumo son de traspatio y, en algunos casos muy limitados de trashumancia (Partida *et al.*, 2013).

1.4 Características de los ovinos de pelo

Las principales características de los ovinos de pelo son la ausencia de lana, ausencia de cuernos, gran variación en el color de piel y una extendida estación reproductiva. Su corto periodo de anestro les permite teóricamente tener dos partos por año. Los ovinos de pelo también proporcionan un modelo único para estudiar el proceso reproductivo estacional.

2. Pubertad en la cordera

La pubertad es un proceso que abarca el desarrollo morfológico, fisiológico y de comportamiento del individuo. Para la reactivación del eje hipófisis-gonadal es necesario un incremento en la

frecuencia de la secreción pulsátil de la hormona liberadora de gonadotropinas (GnRH). Alrededor del nacimiento de la cordera existe un periodo en el cual la red neural secretora de GnRH se activa temporalmente, pero poco después es inactivada y no es sino hasta la pubertad que ocurre la reactivación secundaria del sistema. Por lo tanto desde una perspectiva neurobiológica el inicio de la pubertad responde a un cambio funcional en los sistemas neurales que controlan la secreción de GnRH (Ebling, 2005).

Para que una cordera manifieste la pubertad es necesario que tenga un peso corporal mínimo, el cual, expresado como porcentaje del peso adulto no es constante entre razas. Sin embargo, en la mayoría de los casos el primer estro de las corderas se presenta cuando alcanzan entre el 50 y el 70% del peso adulto de la raza (Land, 1978). Dependiendo de la época de nacimiento de la oveja y de su velocidad de crecimiento (debido a diferencias en su alimentación), la edad al primer estro se presenta en un rango muy amplio, entre 6 y 18 meses de edad, debido a que muchas razas de ovejas muestran una reproducción estacional por lo que la pubertad solo puede presentarse durante la época reproductiva (otoño-invierno), de forma que si la oveja alcanza su peso mínimo durante su primera época reproductiva puede llegar de inmediato a la pubertad, pero si no logra alcanzarlo tendrá que esperar hasta la siguiente época reproductiva. A nivel individual existe una heredabilidad considerable para la edad y peso al inicio de la pubertad, pero la integración de información de factores internos y externos (crecimiento, composición de la grasa corporal, dieta, esteroides gonadales, energía gastada en la actividad locomotora, señales olfatorias, estrés, fotoperiodo), interactúan y determinan el momento del inicio de la secreción de GnRH en cada animal (Dyrmodsson, 1981; Ebling, 2005). Así, el inicio de la pubertad no es un evento que solo dependa de una edad cronológica, por lo que se considera como uno de los procesos biológicos más complejos (Foster y Ryan, 1979; Foster y Jackson, 2006).

2.1 Manifestación de la pubertad

La pubertad en la cordera se observa cuando ocurren signos de estro con la primera ovulación. La primera ovulación de la vida de una cordera generalmente no es acompañada por signos de estro, por lo que existe una diferencia temporal entre la ocurrencia de la primera ovulación y el primer estro. Esto se debe a que para que se presente conducta estral se requiere un aumento en las

concentraciones de progesterona circulantes antes de que ocurra el pico preovulatorio de estradiol. Así, generalmente la primera ovulación es silenciosa (no acompañada por comportamiento sexual), debido a que antes de ella no existe progesterona proveniente de un ciclo anterior (Foster y Ryan, 1979). Debido a la misma ausencia de progesterona de un ciclo previo, el cuerpo lúteo que se forma después de la primera ovulación sufre una regresión prematura, lo que resulta en un ciclo corto de tan solo 5 o 6 días. La progesterona producida por este cuerpo lúteo de corta duración no es suficiente para inducir el comportamiento sexual durante el siguiente pico preovulatorio de LH, por lo que la segunda ovulación generalmente tampoco es acompañada por signos de estro. Sin embargo, la duración y producción de progesterona del segundo cuerpo lúteo es normal, por lo que la tercera ovulación si se acompaña de signos de estro. De esta forma, en la mayoría de las corderas la pubertad (ovulación con estro) se manifiesta hasta la tercera ovulación de su vida. Sin embargo, pueden ocurrir variaciones en esta secuencia. En algunos casos una fase lútea corta puede ser seguida por comportamiento estral si la secreción de progesterona durante dicha fase lútea es suficientemente alta. En otros casos algunas corderas pueden presentar una fase lútea de duración normal después de su primera ovulación, la cual permite el comportamiento sexual en la siguiente ovulación (Foster y Jackson, 2006).

2.2 Secuencia neuroendocrina durante la transición a la pubertad

La hipótesis central de la pubertad se basa en que la ovulación requiere de un pico preovulatorio de LH después de un periodo de desarrollo folicular inducido por la hormona folículo estimulante (FSH) y la propia LH (Foster y Ryan, 1979). En la oveja adulta que se encuentra ciclando y en la fase de proestro la frecuencia de secreción de la hormona liberadora de gonadotropinas (GnRH) se acelera gradualmente durante las 48 a 72 horas de la fase de desarrollo folicular final, lo que acelera cada vez la pulsatilidad de LH, hasta llegar a un pulso por hora. El estímulo provocado por el aumento en la frecuencia de secreción de LH lleva a uno o más folículos al estado preovulatorio. La producción de estradiol por los folículos preovulatorios provoca un aumento en los niveles circulantes de esta hormona, que activan el mecanismo de secreción del pico preovulatorio de gonadotropinas. Como resultado ocurre la ovulación y se forman uno o más cuerpos lúteos.

En la oveja inmadura, aunque cada uno de los componentes del sistema es capaz de funcionar a muy temprana edad, dichos componentes están integrados de tal forma que el sistema completo solo se reactiva al llegar a la pubertad. Esto se debe a que en la cordera prepúber la frecuencia de los pulsos de LH es muy baja, y aunque la amplitud de cada pulso es mayor que en la oveja adulta, la baja frecuencia de los mismos no estimula el desarrollo de folículos preovulatorios. Como esta baja frecuencia de pulsos de LH no es suficiente para provocar la maduración folicular, no se produce una liberación sostenida de estradiol que se requiere para activar el mecanismo del pico preovulatorio de GnRH/LH (Foster y Jackson, 2006).

Bajo las condiciones apropiadas, la cordera prepúber es capaz de generar una alta frecuencia de pulsos de GnRH/LH. Sin embargo, en condiciones naturales este patrón de secreción frecuente no se produce porque antes de la pubertad el hipotálamo es muy sensible a la retroalimentación negativa del estradiol, por lo que el folículo en crecimiento no alcanza a madurar debido a que el estradiol inhibe la secreción de GnRH/LH, lo que resulta en la atresia de dicho folículo. Al iniciarse la pubertad ocurre una reducción pronunciada en la sensibilidad del generador de pulsos de GnRH a la retroalimentación negativa del estradiol (teoría del gonadostato), lo que permite mantener una alta frecuencia de secreción de LH (Ramírez y McCann, 1963). Como resultado, la siguiente fase folicular culmina en el primer pico preovulatorio de gonadotropinas y la primera ovulación. Durante la transición a la pubertad es importante considerar que la retroalimentación negativa del estradiol pierde su efectividad, y a partir de entonces las siguientes ovulaciones serán reguladas por la retroalimentación negativa de la progesterona producida por los cuerpos lúteos que se generan a partir de cada folículo ovulado (Foster y Ryan, 1979; Keisler *et al.*, 1985; Huffman *et al.*, 1987).

2.3 Anestro prepupal y estacional: dos procesos biológicos similares

La estacionalidad reproductiva es una estrategia evolutiva de supervivencia, en la cual las ovejas de muchas razas presentan durante el año una alternancia entre un periodo de fertilidad (otoño-invierno) y otro de infertilidad (primavera-verano). En las latitudes templadas en las que se originaron la mayoría de las razas ovinas, esta estrategia de anticoncepción natural limita la ocurrencia de los nacimientos a la época (fin de invierno-primavera) en la que existe una mayor

disponibilidad de alimento y clima favorable para la supervivencia de crías, permitiéndoles alcanzar un suficiente crecimiento y desarrollo para soportar las adversidades del siguiente invierno (Karch y Bittman, 1984; Legan y Winans, 1981).

En las especies estacionales, como la oveja, la pubertad solo puede alcanzarse durante la época reproductiva (otoño-invierno), sincronizándose con el periodo fértil de las ovejas adultas, por lo que la época del año restringe el inicio de la pubertad (Foster *et al.*, 1985). El fotoperiodo es el factor ambiental más influyente para la regulación de la estacionalidad reproductiva y, por lo tanto, de la pubertad en esta especie (Dýrmundsson, 1981; Foster, 1981; Ebling y Foster, 1988).

En la oveja adulta la transición del anestro a la época reproductiva sigue un proceso neuroendocrino similar al que ocurre al inicio de la pubertad (Foster, 1981), siendo un modelo anual recurrente de un estado inactivo a un estado reproductivamente activo (Smith y Clarke, 2010). Existen numerosas similitudes entre estos dos procesos biológicos. En ambos tipos de anestro, prepuberal y estacional, no se presenta un pico preovulatorio de LH aunque la habilidad para producirse en respuesta a concentraciones altas de estradiol está presente (Foster y Ryan, 1979). Tanto en la etapa prepúber como en la oveja adulta en anestro, la frecuencia de secreción de LH es muy reducida. Esta baja frecuencia de pulsos de LH es incapaz de proveer el estímulo necesario para inducir un desarrollo folicular suficiente para producir en forma sostenida las altas concentraciones de estradiol requeridas para inducir un pico preovulatorio de LH. Esta baja frecuencia se debe a que en ambos casos está aumentada la sensibilidad a la retroalimentación negativa de los estrógenos, sensibilidad que se reduce cuando se inicia la pubertad en la cordera o la época reproductiva en la oveja adulta, lo que permite que los folículos en desarrollo sigan siendo estimulados por pulsos frecuentes de LH a pesar de estar produciendo estrógenos (Foster y Ryan, 1979).

La retroalimentación negativa de los estrógenos no es directa sobre las neuronas de GnRH, ya que éstas no expresan el receptor α para estrógenos (ER α) (Shivers *et al.*, 1983), sino que hay neuronas presinápticas (Kiss), que si tienen el receptor y que median el proceso (Smith y Clarke, 2010).

2.4 Papel del fotoperiodo

En varias razas de ovejas la época de nacimiento influye sobre la edad al inicio de la pubertad, que es fuertemente controlada por el fotoperiodo. Sin embargo este fenómeno es más evidente en aquellas razas que exhiben una marcada estacionalidad reproductiva (Derqaoui, 1993 citado por Foster y Jackson, 2006). Existe una variación entre las diversas razas ovinas en su grado de estacionalidad reproductiva. Por ejemplo: las ovejas que se desarrollaron en latitudes altas, como la suffolk y hampshire (>35°) presentan una estacionalidad reproductiva muy marcada. En otra categoría se encuentran las razas como la merino y la dorset que son de origen mediterráneo y que presentan una estacionalidad reproductiva menos marcada en comparación con las del grupo anterior, y por último están las razas que se originaron en latitudes tropicales y subtropicales como la pelibuey y la blackbelly, que tienen un patrón reproductivo estacional muy reducido o ausente (Watson y Gamble, 1961; Wiggins *et al.* 1970).

Bajo condiciones naturales, las corderas suffolk nacidas en la primavera inician su ciclicidad ovárica a una edad promedio de 6 meses durante la primera época reproductiva (otoño) de su vida. En contraste, cuando las corderas de la misma raza nacen durante el otoño y son mantenidas bajo fotoperiodo natural, no inician su actividad reproductiva al llegar a los 6 meses de edad durante la primavera, ya que deben esperar hasta que llegue el otoño para sincronizarse con la época reproductiva, por lo que su pubertad se retrasa hasta el año de edad. Esta diferencia en la edad a la pubertad entre ovejas nacidas en diferente época del año desaparece cuando las corderas nacidas en otoño son mantenidas bajo fotoperiodo artificial invertido, simulando un nacimiento durante la primavera, lo que pone en evidencia que el fotoperiodo controla el inicio de la pubertad en las corderas de la raza suffolk (Foster, 1981).

En algunas razas de origen subtropical, como la d'man bajo condiciones naturales en Marruecos, se ha observado que presentan un patrón reproductivo anual relativamente continuo (con una tasa de concepción del 90% durante primavera-verano), en contraste con lo que ocurre en el mismo sitio en la raza sardi, la cual presentó una estacionalidad reproductiva marcada en la misma latitud. Se observó que si ambas razas nacían durante el invierno iniciaban su pubertad durante el otoño, como lo hacen las corderas suffolk. En contraste, cuando las corderas sardi

nacían durante el verano su pubertad se retrasaba como ocurre con las corderas suffolk nacidas durante el otoño, mientras que las corderas d´man nacidas durante el verano iniciaron su pubertad a la misma edad que las que nacieron durante el invierno, con lo que se concluyó que el fotoperiodo juega un papel importante en el inicio de la pubertad solo si el patrón reproductivo es estacional en el animal adulto (Derqaoui, 1993 citado por Foster y Jackson, 2006).

En las ovejas de razas estacionales se ha demostrado que el fotoperiodo es el determinante estacional para el inicio de la pubertad, ya que es posible provocar una alteración en el inicio de la actividad reproductiva tanto por la interrupción de las vías que comunican la información fotoperiódica como por manipulación artificial del fotoperiodo (Foster y Yellon, 1988)

Tanto en la cordera como en la oveja adulta, el patrón de secreción de melatonina traduce la información de la duración del día en señales humorales. La denervación o eliminación de la glándula pineal o del ganglio cervical superior evita la liberación nocturna normal de melatonina. Las corderas ganglionectomizadas o pinealectomizadas a las 6 semanas de edad atrasan el inicio de su actividad ovulatoria hasta el segundo año de vida (Kennaway *et al.*, 1985; Foster y Yellon, 1988).

En presencia de un sistema funcional que comunica la transmisión de la luz, el fotoperiodo artificial puede ser usado para controlar el inicio de la pubertad en la cordera. Esto se demostró en corderas suffolk nacidas durante el otoño que fueron expuestas a un fotoperiodo estacionalmente invertido (simulando que han nacido en primavera), de tal forma que la edad a la pubertad fue la misma que en las corderas nacidas durante la primavera (Foster, 1981).

2.4.1 Requerimientos fotoperiódicos para el inicio de la pubertad

Se ha sugerido que la oveja normalmente comienza su actividad reproductiva como una consecuencia de dejar de responder (fotorrefractoriedad) a la inhibición provocada por los días largos del verano. En las ovejas suffolk adultas se ha visto que si son expuestas a un fotoperiodo natural hasta que ocurre el solsticio de verano y después se mantienen bajo días largos sostenidos el inicio de la época reproductiva no se altera, ocurriendo al mismo tiempo (30 a 60 días después de la ocurrencia del solsticio de verano) que en las ovejas mantenidas bajo un fotoperiodo natural (Robinson *et al.*, 1985). En cambio, aunque los días cortos estimulan la actividad reproductiva,

eventualmente la reproducción cesará en animales mantenidos bajo un fotoperiodo corto constante (Robinson y Karsh, 1984; Chemineau y Malpoux, 1992).

La reproducción no puede ser simplemente estimulada por días cortos o inhibida por días largos, porque la respuesta al fotoperiodo depende del fotoperiodo al que los animales fueron expuestos previamente (historia fotoperiódica). Para evitar la fotorrefractoriedad, el animal debe experimentar periodos alternados entre días cortos y días largos cada 60 a 90 días (Chemineau y Malpoux, 1992).

Sin embargo este mecanismo no se puede considerar para la regulación fotoperiódica en el inicio de la pubertad. En un estudio realizado en ovejas suffolk, 2 pares de corderas gemelas y sus respectivas madres, un par de gemelas y su madre fueron mantenidas en un fotoperiodo de días largos sostenidos mientras que el otro grupo fue expuesto a un fotoperiodo decreciente simulando condiciones naturales. En este experimento, las madres -como se esperaba- exhibieron actividad reproductiva al tiempo usual, mientras que las corderas que no experimentaron días decrecientes presentaron un marcado retraso en el inicio de la pubertad en comparación con las corderas expuestas al fotoperiodo artificial decreciente, concluyendo que los requerimientos fotoperiódicos de la cordera y la oveja adulta difieren, siendo necesario un fotoperiodo decreciente para que las corderas inicien la pubertad a una edad normal (Ebling y Foster, 1988).

Sin embargo, en otro estudio se demostró que las corderas mantenidas solo en días cortos retrasan el inicio de sus ciclos reproductivos hasta los 2 años de edad, lo que demostró que se requieren algunos días largos antes de la exposición a días cortos para el inicio normal de la pubertad. Se pudo determinar que las corderas expuestas a días largos seguidos de días cortos comienzan la pubertad a tiempo sin presentar un retraso, por lo que se concluyó que no es necesario una primera exposición a días cortos para que las corderas reconozcan los días largos, por lo que el requerimiento fotoperiódico crítico para el inicio de la pubertad es un cambio en la dirección del fotoperiodo, de días crecientes a días decrecientes (Foster *et al.*, 1988). Se ha considerado que el fotoperiodo prenatal experimentado por las especies reproductoras de días cortos podría servir para indicar si es apropiada la reproducción temprana o si la energía almacenada es óptima para la supervivencia, ya que estas especies tienen menos posibilidades

para reproducirse que las especies con reproducción de días largos (Yellon y Longo, 1988; Yellon y Foster, 1992). Herbosa *et al.* (1994) sugirieron que las corderas suffolk son más dependientes del fotoperiodo postnatal para el inicio de la pubertad y que la información fotoperiódica prenatal puede influir experimentalmente en el inicio de la pubertad, pero no en todas las razas de ovejas.

3. Neuronas involucradas en el control de secreción de GnRH

La regulación de la actividad reproductiva a través del patrón de secreción de la hormona liberadora de gonadotropinas (GnRH) y su subsecuente control de la secreción de la hormona luteinizante (LH) aún no se conoce completamente. Sin embargo se han identificado varios grupos de neuronas aferentes y diversos neuropéptidos que transmiten tanto señales internas (hormonas esteroides, hormonas del estrés y señales nutricionales) como externas (señales sociales y fotoperiodo), que controlan el generador de pulsos de GnRH (Clarke, 2011; Parhar *et al.*, 2012).

En la oveja el circuito neuronal que controla la reproducción estacional está comprimido en una vía multisináptica localizada en el área preóptica del hipotálamo, en donde se encuentran neuronas que tienen contacto con las neuronas productoras de GnRH, por lo que se consideran el componente final neuroendocrino que controla la reproducción estacional. Se ha demostrado que existe una plasticidad neural en varios niveles de este circuito, que sufren cambios paralelos con los cambios estacionales de la reproducción (Lehman *et al.*, 2010c).

3.1 Neuronas KNDy

Las neuronas productoras de kisspeptina en el núcleo arcuato del hipotálamo son clave para el cambio en la sensibilidad a la retroalimentación de los esteroides gonadales sobre la actividad neurosecretoria de GnRH, tanto en el inicio de la pubertad, como durante el ciclo estral y las épocas de transición (Lehman *et al.*, 2010a). Otros neuropéptidos considerados con igual importancia también localizados en las mismas neuronas del núcleo arcuato son la Neurokinina B (NKB) y la Dinorfina (DYN). Este último es un péptido opioide endógeno (EOP) que parece mediar la retroalimentación negativa de la progesterona sobre la secreción de GnRH durante la fase lútea del ciclo estral (Lehman *et al.*, 2010b; Merkley *et al.*, 2012). Aunque cada uno de estos péptidos también se encuentran en diferentes regiones del cerebro, se ha evidenciado que su co-localización en las mismas neuronas (células KNDy) del núcleo arcuato está muy conservada entre

especies y constituyen el control central de la reproducción. Estas células tienen la característica de mostrar una alta densidad de receptores para hormonas gonadales, específicamente receptores de la isoforma- α para estrógenos, receptores para progesterona y receptores para andrógenos (Lehman *et al.*, 2010ab). En la oveja se ha demostrado que estas células también tienen conexión directa con las células GnRH y el hipotálamo medio basal.

3.2 Neuronas Kisspeptina

En el núcleo anteroventral periventricular (AVPV) y área preóptico (POA) del hipotálamo de la oveja se localizan las neuronas que expresan el gen KISS 1 y estimulan la secreción de GnRH (Mikkelsen y Simonneaux, 2009; Lehman *et al.*, 2010b). Estas neuronas son esenciales para el inicio de la pubertad y para la regulación de la reproducción estacional (Navarro *et al.*, 2007; Roa *et al.*, 2008; Mikkelsen y Simonneaux, 2009; Smith y Clarke, 2010; Clarkson *et al.*, 2010; De Tassigny y Colledge, 2010; Poling y Kauffman, 2012). En la oveja, tanto la expresión de RNAm para kisspeptina como el número de neuronas productoras de kisspeptina, se elevan durante la época reproductiva y disminuyen durante la época de anestro. Los estrógenos inhiben la expresión del RNAm de Kiss 1 y disminuyen el número de estas células, por lo que se les ha considerado el mecanismo más importante para operar el interruptor entre la época reproductiva y la no reproductiva (Chalivoix *et al.*, 2010; Smith y Clarke, 2010; Smith, 2012). Además esta población de neuronas de kisspeptina también controla el mecanismo de retroalimentación positiva de los estrógenos que causa el pico preovulatorio de LH, que es precedido por la activación de células kisspeptina y un incremento de la expresión de RNAm de Kiss 1 (Goodman *et al.*, 2007; Clarkson *et al.*, 2010).

3.3 Neuronas GnIH

La hormona inhibidora de gonadotropinas (GnIH), en mamíferos llamada RFRP-3 es un neuropéptido producido por neuronas del núcleo dorsomedial del hipotálamo. Esta hormona se correlaciona negativamente con las concentraciones de gonadotropinas durante el desarrollo prepuberal (Smith y Clarke, 2010). En la oveja, las células que expresan RFRP-3 también tienen proyecciones hacia las células GnRH de la eminencia media. Se ha demostrado que una infusión intravenosa de RFRP-3 suprime los pulsos de LH en ovejas ovariectomizadas (OVX) y que existe

una acción directa sobre los gonadotropos de la glándula pituitaria in vitro. Durante la época reproductiva se observa un número bajo de neuronas RFPR-3 y también se presenta una reducción en el número de células GnRH que son contactadas por terminales de neuronas RFPR-3, lo que indica que juega un papel directo en la supresión de la fertilidad durante la época de anestro de la oveja (Lehman *et al.*, 2010a; Smith y Clarke, 2010; Clarke, 2011; Smith, 2012). Los efectos de la época sobre RFRP-3 parecen ser dependientes de los niveles de melatonina en respuesta al fotoperiodo. Sin embargo, como en el caso de las células de kisspeptina, no existe información que demuestre que las células RFRP-3 posean receptores para melatonina (Slominski *et al.*, 2012; Gingerich *et al.*, 2009).

3.4 Neuronas dopaminérgicas A14/A15

La disminución en la liberación de la secreción de GnRH/LH durante los días largos es el resultado del incremento de la sensibilidad hipotalámica a la retroalimentación negativa del estradiol. Si se lesionan las células dopaminérgicas A14/A15 ocurre una interrupción en el cambio estacional de la sensibilidad a la retroalimentación negativa de los estrógenos. La administración local de una neurotoxina dopaminérgica en la región A14/A15 incrementa la frecuencia de pulsos de LH en ovejas anéstricas. También se ha demostrado que un tratamiento con estrógenos estimula la expresión de tirosina hidroxilasa, la cual es la enzima limitante en la síntesis de dopamina en la región A15 de ovejas en anestro. Todos estos estudios sustentan fuertemente la teoría de que las células dopaminérgicas controlan la inhibición del efecto del estradiol sobre las neuronas GnRH durante el cambio estacional en la función reproductiva de la oveja (Skipor *et al.*, 2004; Lehman *et al.*, 2010c). Este grupo de neuronas también presentan cambios en las sinapsis con las neuronas GnRH, los que se relacionan con los cambios estacionales de la reproducción (Lehman *et al.*, 2010a).

3.5 Neuronas glutamanérgicas y gabaérgicas

Se ha demostrado que células glutamanérgicas son importantes reguladores positivos de la función normal de las neuronas GnRH. En la oveja las células GnRH reciben altos niveles de conexión de neuronas glutamanérgicas. Contrariamente las neuronas acido-gamma-amino-butiricogénicas (GABA) modulan negativamente la actividad de las neuronas GnRH (Clarke, 2011).

Las neuronas GnRH pueden ser inhibidas por la activación del receptor GABA_A, lo que disminuye la fertilidad en condiciones de balance energético negativo y es restaurada por la administración de leptina. En este efecto están involucrados otros neuropéptidos inhibitorios como el neuropéptido Y (NPY) y péptidos opioides, que antagonizan a la leptina (Sullivan y Moenter; 2004). Estas observaciones indican que las señales metabólicas actúan agudamente sobre el eje reproductivo (efecto inhibitorio y estimulador) y son comunicadas a las neuronas GnRH vía un sistema aferente neurotransmisor que permite una respuesta excitatoria en células postsinápticas (Sullivan y Moenter, 2004). Se ha considerado que para la activación del sistema neural de GnRH requiere la secuencia de señalización GABA/glutamato para el inicio de la pubertad (Clarkson y Herbison, 2006).

1.6 Neuronas PMV

Las neuronas del núcleo premamilar ventral (PMV) del hipotálamo están fuertemente relacionadas con la integración de todos los componentes regulatorios de la actividad reproductiva, tanto las señales internas (Jovanovic y Yeo, 2010) como las externas. Estas neuronas están directamente conectadas con las que secretan GnRH (núcleo anteroventral periventricular AVPV y neuronas GnRH), el sitio de dimorfismo sexual (núcleo preóptico medial y la cama de estria terminal) y el circuito vomeronasal (núcleo medial de la amígdala), el cual integra los sensores pertinentes a la comunicación de las señales sociosexuales. Se ha demostrado que estas neuronas también son pieza clave en el inicio de la pubertad (Elias, 2012).

4. Factores que determinan el inicio de la pubertad

4.1 Determinantes internos

Todos los organismos requieren alcanzar un determinado crecimiento para comenzar la reproducción. Sin embargo, todavía se ignora cómo el sistema nervioso central percibe la tasa de crecimiento en cualquier especie vertebrada. En los mamíferos, algunas señales somáticas se comunican con el hipotálamo e influyen sobre el control de la secreción de GnRH independientemente de las hormonas esteroides. Si la demanda de energía para la termorregulación y el crecimiento se encuentran en superávit, existirá suficiente energía disponible para iniciar la función reproductiva (Schneider, 2004).

4.1.1 Estado metabólico

Las reservas de energía y el estado metabólico están fuertemente relacionadas con el inicio de la pubertad y la fertilidad. La función reproductiva, especialmente de la hembra, es altamente demandante de energía, por lo que existe un mecanismo sofisticado para inactivar al eje hipotálamo-hipófisis-gonadal en condiciones deficientes de energía. Esta relación directa entre la homeostasis energética y la reproducción está conformada por integradores neuroendocrinos que participan en el control fisiológico que el balance de energía ejerce sobre la función y maduración reproductiva (Roa *et al.*, 2010). En la cordera prepúber, durante el crecimiento, la masa corporal se incrementa relativamente más que la superficie corporal, lo que resulta en la disminución de la tasa metabólica, aumentando la disponibilidad de energía interna para almacenar una mayor reserva de grasa, permitiendo la reproducción (Foster y Jackson, 2006).

4.1.1.1 Reguladores endocrinos involucrados en la señalización metabólica periférica

El cuerpo depende del proceso homeostático para detectar los niveles de energía y el estado nutricional, integrando esta información para coordinar el consumo de alimento con el gasto de energía, lo que impacta sobre el estado reproductivo del individuo. El hipotálamo es una región del cerebro que sirve como sensor nutricional, recibiendo múltiples señales endocrinas del metabolismo periférico. Distintas neuronas del hipotálamo han sido vinculadas con la homeostasis energética, principalmente del núcleo arcuato (Hillebrand *et al.*, 2002). Las señales endocrinas periféricas más importantes del balance energético incluyen a la insulina, leptina, adipocina, y ghrelina, que a su vez activan receptores de sistemas de secreción de neuropéptidos orexigénicos (NPY/AgRP) o anorexigénicos (POMC/CART), los cuales están fuertemente implicados en la regulación de la actividad secretora de GnRH (Budak *et al.*, 2006; Castellano *et al.*, 2010).

4.1.1.1.1 Leptina

Entre los reguladores endocrinos más importantes involucrados en integrar el metabolismo, las reservas de energía y la reproducción, se encuentra la leptina, una hormona secretada por los adipocitos y considerada como señal indispensable para acoplar las reservas de energía con el inicio de la pubertad y el mantenimiento de la función reproductiva (Nagatani *et al.*, 2000; Barb y

Kraeling, 2004; Hausman *et al.*, 2012). Se sabe que la leptina es un factor permisivo que actúa principalmente sobre el hipotálamo, donde estimula la activación neural de GnRH. Sin embargo las neuronas GnRH no detectan directamente los cambios en los niveles plasmáticos de leptina, por lo que se utiliza una vía intermediaria, el sistema kisspeptina, principalmente en las neuronas localizadas en el núcleo arcuato, las cuales sí expresan receptores para leptina, utilizando esta información para controlar la actividad de las neuronas GnRH (Elias, 2012).

La leptina sirve como una señal metabólica que interactúa con los sistemas de neuropéptidos que están vinculados con el nivel de energía y el eje neuroendocrino. Existe suficiente evidencia que soporta un papel regulatorio sobre la expresión del gen *KiSS-1* en el hipotálamo, fenómeno que contribuye positivamente a la reactivación del eje gonadotrópico durante el inicio de la pubertad (Castellano *et al.*, 2009 y 2010; Elias, 2012). Mediante un análisis inmunohistoquímico se demostró que en condiciones de balance energético negativo, como una privación de alimento, se reduce el número de células productoras de kisspeptina en el núcleo arcuato de la rata (Castellano *et al.*, 2010).

Una serie de estudios han demostrado que el núcleo premamilar ventral (PMV) juega un papel clave en los efectos de la leptina sobre el inicio de la pubertad. Existe una alta densidad de neuronas del PMV que expresan receptores para leptina y tienen proyecciones directas a las neuronas GnRH (Jovanovic y Yeo, 2010; Elias, 2012). Estas neuronas coexpresan glutamato y ácido nítrico y son despolarizadas por la leptina, lo que indica que las neuronas del PMV son potencialmente estimuladas por los cambios en las concentraciones circulantes de leptina, lo que induce la liberación excitatoria de estos neurotransmisores (Elias, 2012).

Los receptores para leptina también son expresados en el núcleo arcuato del hipotálamo por neuronas Neuropéptido Y/AgRP y POMC/CART, las cuales tienen un papel importante en la regulación de la homeostasis energética y el consumo de alimento. Parece ser que el efecto de la leptina en la secreción de gonadotropinas es mediado a través de neuronas kisspeptina, existiendo un mecanismo de retroalimentación de las células kisspeptina a las neuronas NPY y POMC (Mercer *et al.*, 2011; Hausman *et al.*, 2012). Las neuronas GABA también podrían estar

involucradas en la señalización de leptina inhibiendo a las células NPY. A nivel *in vitro* se ha visto que la leptina estimula la expresión y secreción de GnRH en neuronas hipotalámicas, lo que confirma la existencia de un efecto directo de la leptina sobre las neuronas GnRH (Barb y Kraeling, 2004).

4.1.1.1.2 Ghrelina

Mientras que la secreción de leptina constituye una señal de abundancia de reservas de energía en el organismo, la ghrelina es un factor orexigénico secretado por el estómago, el cual señala la insuficiencia de energía, por lo que se considera como un factor antagónico a la leptina. Su acción principal es la activación de genes que codifican para sintetizar AgRP/NPY, los cuales estimulan el apetito (Muccioli *et al.*, 2011; Barreiro y Tena-Sempere, 2004). En varias especies, incluyendo la oveja, se ha demostrado que la ghrelina opera como señal inhibitoria para la secreción de LH, y que altos niveles de ghrelina están relacionados con la inhibición de gonadotropinas. Por otra parte, también se ha visto que la ghrelina es capaz de suprimir la expresión del gen Kiss 1 en diferentes áreas hipotalámicas, lo que provee la base endocrinológica de su efecto inhibitorio (Muccioli *et al.*, 2011).

El mecanismo celular por el cual se lleva a cabo la acción de la leptina involucra al transcrito regulado coactivador 1 (Crct1) que al activarse promueve la expresión de Kiss1 (Castellano *et al.*, 2010). También se ha evidenciado la señalización a través de mTor (blanco mamífero de rapamicina), para la expresión de Kiss1, el cual señala la homeostasis energética y el consumo de alimento por efecto de la leptina. El bloqueo de mTOR interrumpe el inicio normal de la pubertad en ratas, el cual posiblemente es inhibido por la ghrelina durante un balance energético negativo. Otro peculiar descubrimiento es que las hembras son más sensibles a las señales de leptina y por el contrario los machos son más sensibles a las señales de ghrelina.

4.1.1.1.3 IGF-1

El factor de crecimiento parecido a insulina 1 (IGF-1) es producido por numerosos tejidos corporales, incluyendo el cerebro, pero los mayores niveles de secreción ocurren en el hígado. Se

sabe que la expresión del gen IGF-1 incrementa durante el desarrollo en varios mamíferos. Se ha demostrado que la administración de IGF-1 durante el desarrollo es capaz de inducir la secreción de GnRH para el inicio de la pubertad, por lo que se ha considerado un componente importante en el proceso de señalización temprana que controla la secreción de GnRH. Algunos estudios han demostrado que IGF-1 junto con el estradiol tienen la habilidad de inducir la expresión del gen Kiss1 vía fosforilación de la proteína Akt (Hiney *et al.*, 2010).

4.1.1.2 Neuropéptidos anorexigénicos (POMC/CART)

Las neuronas proopiomelanocortinas (POMC) están localizadas en el núcleo arcuato del hipotálamo y son importantes reguladores anorexigénicos de la homeostasis energética. Estas células se activan con leptina y provocan una disminución en el consumo de alimento a través de la liberación de péptidos MCH α que se unen a los receptores de melanocortina MC3/MC4 (Hillebrand *et al.*, 2002). Se sabe que el sistema kisspeptina activa directamente a las células POMC a través de un mecanismo de canales no selectivos de calcio/sodio y de los receptores Kiss1 presentes en estas células, y por el contrario las neuronas secretoras de la hormona inhibidora de gonadotropinas (GnIH) inhiben a estas células (Fu y Van del Pon, 2010; Hausman *et al.*, 2012). El transcriptor regulador de cocaína y anfetamina (CART) es otro de los principales neuropéptidos que inhiben el consumo de alimento. Se localiza junto con POMC en el núcleo arcuato y fue por primera vez identificado en el striatum, donde fue inmediatamente regulado después de la administración de drogas psicóticas. Sin embargo, CART es mayormente expresado en el hipotálamo. La administración central de CART permite una inhibición normal aguda de NPY, induciendo el consumo de alimento, mientras que una administración crónica de CART disminuye el consumo de alimento y el peso corporal en ratas. La expresión de CART es pre regulada después de la administración de leptina, lo que sugiere que CART está bajo control del efecto de leptina. Al parecer la administración de CART también activa el eje hipotálamo-hipófisis-adrenal, ya que provoca una actividad incrementada de neuronas CRH en el PVN del hipotálamo. Sin embargo los mecanismos que controlan este neuropéptido son pobremente conocidos (Hillebrand *et al.*, 2002).

4.1.1.3 Neuropeptidos orexigénicos (NPY/AgRP)

Cuando ocurre una restricción calórica, caracterizada por bajos niveles de leptina, se elevan los niveles de neuropeptido Y (NPY), el cual es secretado por neuronas localizadas en el núcleo arcuato y tiene un control central en el consumo de alimento, opuesto a la acción anorexigénica de las células POMC, por lo que también se le ha considerado un importante integrador de la señalización de leptina (Hillebrand *et al.*, 2002; Mercer *et al.*, 2012; Hausman *et al.*, 2012). Se ha demostrado que las neuronas kisspeptina inhiben consistentemente la secreción de NPY, sugiriendo que utilizan una vía presináptica sobre axones GABA. Una infusión crónica de NPY induce una profunda inhibición del eje gonadotropo. Además se ha relacionado a este neuropeptido con el control de secreción de somatotropina en el mecanismo del inicio de la pubertad (Pralong, 2010; Tillet *et al.*, 2010). Las neuronas AgRP al parecer producen una señal regulatoria negativa sobre las neuronas POMC (Stütz *et al.*, 2005).

4.1.2 Estrés

En una variedad de situaciones estresantes, como una pobre condición corporal, temperaturas adversas, procedimientos de manejo (transporte, trasquila), el CRH (hormona liberadora de corticotropinas) estimula la secreción hipofisiaria de ACTH, que a su vez provoca la liberación de cortisol, el cual rápidamente moviliza reservas metabólicas oxidables, incrementa la frecuencia cardíaca y la circulación sanguínea, e inhibe el consumo de alimento, el sistema inmune y el sistema reproductivo. El CRH inhibe al eje hipotálamo-hipofisis-gonadal, actuando directamente sobre la secreción de GnRH. Además puede tener efectos secundarios sobre la ovulación, ciclicidad estral y el comportamiento sexual. Las células noradrenérgicas en el cerebro tienen proyecciones al núcleo paraventricular (centro estresor) y al área preóptica (centro reproductivo). Los estresores activan las neuronas CRH/AVP en el núcleo paraventricular. Los cambios en la actividad de β -endorfinas y neuronas dinorfinas del núcleo arcuato influyen sobre el núcleo paraventricular y el área preóptica. En el núcleo arcuato la actividad del receptor alfa de estradiol (ER α) en las células KNDy es alterada por los estresores, sin embargo su efecto en la interrupción de la actividad de GnRH requiere más investigación (Dobson *et al.*, 2012).

4.2 Determinantes externos

Existe un número de señales ambientales que varían durante el año y que pueden influir en el inicio y cese de la actividad reproductiva de la oveja (temperatura, lluvias, fotoperiodo). Indiscutiblemente la variación de la duración del día luz/oscuridad es el principal parámetro utilizado como predictor de los cambios estacionales, ya que es una señal constante año con año. Así el ciclo circannual intrínseco de la oveja y el fotoperiodo se combinan para regular la estacionalidad reproductiva.

4.2.1 Fotoperiodo y secreción de melatonina

La oveja en desarrollo mantiene una historia fotoperiódica desde muy temprana edad usando la misma vía fotoneuroendocrina que se utiliza en la vida adulta para traducir los cambios estacionales de la duración del día en señales humorales que eventualmente modularán la función reproductiva. La información sobre la duración del día (horas de luz contra horas de oscuridad) es percibida inicialmente por la retina y pasa al tracto retinohipotalámico para llegar al núcleo supraquiasmático, el cual genera, como con otros ritmos circadianos, el ritmo endógeno de melatonina. De ahí la información se dirige al núcleo paraventricular y posteriormente a una vía multisináptica hasta llegar al ganglio cervical superior, el cual durante las horas de oscuridad activa a los receptores α adrenérgicos de la glándula pineal para sintetizar la enzima N-acetil transferasa (NAT), enzima necesaria para la producción de melatonina. La melatonina es sintetizada por los pinealocitos utilizando una serie de enzimas que cambian la estructura del triptófano hasta formar melatonina. La enzima NAT convierte a la 5-hidroxitriptamina (serotonina) en N-acetil serotonina y constituye el paso limitante en la velocidad de síntesis de melatonina. La actividad de esta enzima se incrementa de 30 a 70 veces durante la noche (Arendt, 1998). Se ha demostrado que la interrupción de las vías que comunican la información fotoperiódica o la manipulación del fotoperiodo afectan el inicio de la ciclicidad ovárica en la cordera y en la oveja adulta.

En la oveja, el periodo de días cortos (otoño-invierno) que corresponde a la mayor duración de secreción de melatonina, influye positivamente sobre la secreción de la hormona liberadora de gonadotropinas (GnRH) y consecuentemente en la secreción de hormona luteinizante (LH),

mientras que el periodo de días largos (primavera-verano) disminuye la frecuencia de secreción de estas hormonas, provocando un periodo de activación y otro de quiescencia anual reproductivo.

La melatonina parece actuar en el núcleo premamilar del hipotálamo basal, activando el interruptor del cambio estacional de la reproducción, pero aún se desconoce cómo ésta señal es traducida a un cambio en la secreción de GnRH (Malpaux *et al.*, 1993; Lehman *et al.*, 2010c). Se ha reportado que el tratamiento con melatonina regula la expresión del gen Kiss 1 en líneas celulares inmortalizadas, pero se desconoce si las células de kisspeptina tienen receptores para melatonina. Se ha observado que la melatonina regula la expresión de Kiss 1 en el hámster siberiano. Durante los días cortos una inyección de Kiss 1 es capaz de anular el efecto inhibitorio del fotoperiodo, reactivando la actividad sexual, mientras que durante los días largos, la inyección de melatonina disminuye la expresión de Kiss 1. Estos descubrimientos sugieren que la melatonina podría actuar indirectamente en la expresión de Kiss 1 de las neuronas del núcleo arcuato vía acción interneural (Simonneaux *et al.*, 2009).

4.2.1.1 Receptor MT1 de melatonina: posible marcador genético de la estacionalidad reproductiva

Existe una gran variedad entre razas de ovejas en términos de presencia y duración del anestro; algunas ovejas detienen por completo su actividad ovárica, mientras que otras presentan ovulaciones aisladas durante el anestro o continúan ciclando durante todo el año. En una variante de la raza merino del sur de Francia, d' Arless, se ha estudiado la presencia de actividad ovulatoria espontánea durante la primavera, la cual ocurre aproximadamente en un 30% de la población y es una característica repetible bajo influencia genética, lo que sugiere que existen alelos genéticos específicos que controlan la ausencia o presencia de ovulaciones espontáneas durante el anestro (Hanocq *et al.*, 1999).

La melatonina ejerce su función a través de receptores específicos, clasificados en dos subtipos; ML1 y ML2 con base a su afinidad por el I¹²⁵-2-yodomelatonina. El subtipo ML1 ha sido recientemente reclasificado en dos variantes MT1 y MT2. Estos receptores se encuentran en la membrana plasmática celular y son acoplados a proteína G, los cuales consisten en siete dominios

transmembranales. Al parecer MT1 es el único receptor involucrado en la regulación de la actividad reproductiva estacional. En ovinos este receptor es llamado MTNR1A y se localiza en el cromosoma 26 que codifica para MT1 ovino (oMT1) (Barret *et al.*, 2003), su estructura genómica consiste en dos exones divididos por un intrón, el segundo exón es altamente polimórfico, teniendo una mutación en la posición 612 que induce la ausencia de un sitio restrictivo llamado MnlI en la posición 605 (m o minus) caracterizando un alelo llamado “m”, la presencia o ausencia de esta mutación permite 3 diferentes genotipos “M/M”, “M/m” y “m/m” (Pelletier *et al.*, 2000; Barret *et al.*, 2003, Trecherel *et al.*, 2010). La expresión de estos alelos se han relacionado con el grado de estacionalidad en diferentes razas de ovejas (Notter *et al.*, 2003; 2011; Carcangiu *et al.*, 2009ab; Mateescu *et al.*, 2009; Mura *et al.*, 2010, Teyssier *et al.*, 2006; 2011; Quiñones *et al.*, 2012), el genotipo m/m se ha asociado con individuos que presentan inactividad ovulatoria durante la época de anestro mientras que el genotipo M/M se asocia con animales con reducida estacionalidad reproductiva, por lo que son posibles marcadores genéticos de la estacionalidad en pequeños rumiantes. Además este alelo se caracteriza por otra mutación en la posición 706, la cual no es conservada y cambia una valina por una isoleucina en el quinto dominio de este receptor. Se ha visto que los animales con los genotipos homocigotos M/M y m/m expresan diferentes estructuras en las variantes del receptor de melatonina respectivamente oMT1 val²²⁰ y oMT1Ile²²⁰, sin embargo todavía no se ha demostrado su funcionalidad.

En diversas especies se ha observado una gran variabilidad entre individuos en la concentración nocturna de melatonina, incluyendo la oveja de manera que se han caracterizado individuos adultos “secretores altos” y “secretores bajos” y es altamente heredable. Se ha demostrado que esta variabilidad proviene en las diferencias de la síntesis de melatonina de la glándula pineal y ésta habilidad de la glándula pineal no está relacionada con la actividad enzimática por miligramo de tejido, pero sí por el tamaño de la glándula pineal y número de pinealocitos, por lo que los niveles de secreción altos son la consecuencia de una glándula pineal grande conteniendo un mayor número de pinealocitos (Gómez-Brunet *et al.*, 2002). La razón de esta variación es desconocida, pero las concentraciones de melatonina nocturna es muy estable en cada uno, lo que podría indicar otra base genética (Gómez-Brunet *et al.*, 2010).

4.2.1.2 Generación del ritmo circadiano y circannual

La habilidad de la melatonina para poner en fase el reloj circadiano es mediada por sus receptores localizados en el Núcleo Supraquiasmático (SCN) del hipotálamo. El ritmo circadiano se genera endógenamente por un mecanismo celular autónomo que involucra un número de genes reloj que interactúan con el control de su propia transcripción. El control positivo del reloj está constituido por dos dominios básicos que contienen los factores de transcripción de los genes llamados *Clock* y *Bmal 1*. Los productos proteicos de estos genes forman los complejos heterodiméricos que controlan la transcripción de otros genes reloj, los genes Periodo (*Per1/Per2/Per3*) cuyo pico de expresión ocurre durante las primeras horas luz del día, mientras que los genes Criptocromo (*Cry1/Cry2*) se expresan durante las primeras horas de oscuridad, dando las señales que activan el control del reloj *Bmal* para completar el ciclo circadiano (Lincoln *et al.*, 2003).

La densidad más alta de receptores para melatonina se encuentra en el *Pars tuberalis* de la hipófisis. Esta estructura no se ha involucrado en la regulación de la actividad reproductiva estacional pero sí en el control fotoperiódico de la secreción de prolactina. Se han identificado receptores para melatonina en la región premamilar del hipotálamo (Malpoux *et al.*, 1993; Lehman *et al.*, 2010b), los cuales podrían estar involucrados en el control reproductivo. Sin embargo, hasta la fecha se desconoce el mecanismo de acción de la melatonina sobre el control de la actividad reproductiva; solamente se ha comprobado que una pequeña proporción (<4%) de las neuronas kisspeptina del ARC expresan el receptor de melatonina MTNR1A, pero su función es irrelevante, mientras que estas mismas neuronas sí expresan receptores para prolactina, por lo que se ha considerado la hipótesis de que el control estacional de la reproducción de la melatonina se lleva a cabo en forma indirecta a través de la secreción estacional de prolactina. Sin embargo no se ha evidenciado que la infusión de prolactina tenga algún efecto sobre el control de GnRH (Li *et al.*, 2011).

4.2.1.3 Control fotoperiódico de la secreción de prolactina

En la mayoría de los mamíferos el fotoperiodo de días largos activa la liberación de prolactina en el verano mientras que los días cortos del invierno la suprimen. El *Pars tuberalis* es el sitio de acción

de la melatonina más importante para la regulación de la liberación de la prolactina. Los tejidos que expresan receptores para melatonina (MT1) registran la señalización sistémica y diferencian entre días cortos (6-10 horas) y días largos (12-16 horas). Este mecanismo está determinado por células calendario que tienen la capacidad para registrar cambios en la duración del día y generar a largo plazo una respuesta fisiológica (Lincoln *et al.*, 2003).

Al unirse la melatonina a su receptor MT1, localizado en la superficie de las células del *Pars tuberalis*, suprime la acumulación de AMPc inducida por fosfolin, lo que provoca la inhibición de adenil ciclasa y por lo tanto una declinación dosis dependiente de las concentraciones de AMPc. Este proceso finalmente activa la expresión de genes reloj. En la oveja se ha determinado que la expresión de estos genes reloj es regulada en respuesta a la exposición fotoperiódica (días largo y cortos). Se ha visto que el pico de expresión de los genes Periodo (Per1 y Per2) ocurre en la fase temprana de luz, mientras que el pico de expresión de los genes criptocromo (Cry1 y Cry2) ocurre en la fase de oscuridad en ambos tipos de fotoperiodo (días largos o cortos). Estos cambios se correlacionan fuertemente con las concentraciones de melatonina en sangre. Las diferencias en la regulación de los genes Per y Cry proveen un mecanismo de control para codificar la duración de la secreción de melatonina en los tejidos blanco. La activación de los genes Per no es posible hasta el amanecer, y la activación de los genes Cry no es posible hasta el anochecer. Por lo que el intervalo Per/Cry (Ψ) varía directamente con la duración del fotoperiodo (Lincoln *et al.*, 2003).

4.2.1.4 Control fotoperiódico del metabolismo de las hormonas tiroideas

Se ha sugerido que las señales del *Pars tuberalis* podría actuar en el hipotálamo para regular la síntesis y liberación de GnRH. El *Pars tuberalis* señala al hipotálamo por medio de la liberación paracrina de la subunidad beta de la hormona estimuladora de la tiroides (TSH β) para expresar receptores en los tanicitos de la capa de las células endocelulares y regular el metabolismo de las hormonas tiroideas. La glándula tiroides está fuertemente implicada en la maduración de la reproducción estacional de la oveja, ya que la expresión de un gen que codifica a las enzimas dependientes de selenio regula la disponibilidad local de la hormona tiroidea en el cerebro y es regulada por el fotoperiodo. Se sabe que todas las células del cerebro expresan receptores para

TSH α y expresan el transportador de monocarboxilasa MCT8, el cual facilita transportar tiroxina (T₄) de la circulación hacia el interior del cerebro. También expresan Deyodinasa Tipo II que cataliza la conversión de T₄ a triyodotironina (T₃) en los tanicitos del hipotálamo (Ebling, 2010).

La regulación fotoperiódica de la expresión del gen Deyodinasa demuestra que durante los días cortos se incrementa la disponibilidad de T₃ mientras que en los días largos disminuye. La diyodinasa tipo II (DIO2) promueve la conversión de T₄ a la más bioactiva T₃, mientras que la diyodinasa tipo III (DIO3) promueve la conversión de T₄ a la forma inactiva T₃ reversa y cataboliza la conversión de T₃ a T₂. En fotoperiodo de días largos los niveles de T₃ en células ependimales son indetectables, mientras que en un fotoperiodo de días cortos, los niveles de T₃ fueron perceptibles y los niveles de T₄ no variaron entre fotoperiodos, por lo que la biodisponibilidad de T₃ es la variable endocrina regulada por el fotoperiodo (Ebling y Barret, 2008; Ebling, 2010; Lehman *et al.*, 2010c).

4.2.2 Efecto social: “efecto macho”

En varias razas de ovejas la introducción de machos induce un aumento en la secreción de LH, lo que puede llegar a provocar la ovulación en ovejas en anestro estacional o lactacional, y en el caso de las corderas induce el inicio de la pubertad. Esto es conocido como “efecto macho”. Las feromonas del macho están fuertemente implicadas en la activación sexual de las hembras por el efecto macho. Otro tipo de señales, como los estímulos auditivos y visuales, complementan o tienen un papel sinérgico, pero por si solas son incapaces de sustituir a las feromonas (Delgadillo *et al.*, 2009)

Se ha visto que la frecuencia de pulsos de LH incrementa dramáticamente tan solo unos minutos después de la introducción del carnero, lo que sugiere que es un mecanismo directo independiente del efecto de retroalimentación negativa de los estrógenos. El efecto macho es convertido vía núcleo medial de la amígdala a las neuronas kisspeptina del núcleo arcuato, en donde se estimula la actividad del pulso generador de GnRH a través de un mecanismo mediado por la señalización de neurokinina B (Sakamoto *et al.*, 2013). También se ha demostrado que el efecto macho estimula la secreción de LH tanto en época reproductiva como de anestro, pero en el

caso de ovejas con actividad reproductiva no se ha comprobado la ocurrencia de una ovulación sincronizada en respuesta al efecto macho.

La primera ovulación inducida por la introducción de machos a ovejas en anestro normalmente no es acompañada por comportamiento estral. Sin embargo, en muchos casos esta primera ovulación puede ser seguida por una secuencia de ciclos similar a la que normalmente se produce cuando un animal alcanza la pubertad o tiene su primera ovulación de la época reproductiva, de tal forma que una segunda o tercera ovulación puede acompañarse por signos de estro y ser fértil. La continuación de los ciclos estrales y las subsecuentes ovulaciones depende de la estimulación percibida por las ovejas (Ungerfeld *et al.*, 2004).

Se sabe que existen factores que modifican la respuesta al efecto macho. Durante décadas se asumió que las hembras deben permanecer totalmente aisladas de los machos durante varias semanas antes de la introducción de los machos para provocar el efecto macho, y que se necesita un periodo y una distancia mínima de aislamiento entre hembras y machos. Sin embargo, se ha demostrado que es más importante si el estímulo es “familiar” o “novedoso”, ya que las hembras tienen la capacidad de distinguir a un macho conocido de uno nuevo. Esto significa que un macho novedoso puede inducir el efecto macho aunque las hembras hayan estado en contacto con otros machos (Delgadillo, 2009).

El grado de actividad sexual del macho también es importante, siendo que un carnero sin actividad sexual no puede inducir la ovulación. También se tiene que tomar en cuenta que las ovejas necesitan un contacto continuo con el estímulo para mantener una alta frecuencia de pulsos de LH durante un tiempo suficiente para permitir el desarrollo de folículos hasta llegar al estado preovulatorio. (Hawken y Martin, 2012).

En la oveja las señales olfatorias llegan al generador de pulsos de GnRH a través de dos vías, el bulbo olfatorio primario (bulbo olfatorio primario) y el bulbo olfatorio accesorio, ambos sistemas reciben y transmiten información de las señales olfatorias a diferentes regiones del cerebro (Gelez y Fabre-Nys, 2004). Sin embargo la vía predominante para el efecto macho es el sistema olfatorio primario (Keller y Lévy, 2012).

Se ha demostrado que la introducción de un carnero a corderas prepúberes que tienen la edad y peso necesarios para iniciar la pubertad, puede adelantar la ocurrencia de la primera ovulación para el inicio de la pubertad sin importar si las corderas se encuentran en un fotoperiodo estimulador o inhibitorio. Sin embargo, se ha encontrado que las corderas responden menos al efecto macho que las ovejas adultas, y que las corderas que previamente habían estado en contacto con machos también fueron más responsivas que las que toda su vida habían estado completamente aisladas de ellos (Ungerfeld *et al.* 2004).

5. Comportamiento reproductivo de la oveja pelibuey en México

Estudios iniciales sobre el patrón reproductivo anual de la oveja pelibuey en México desarrollados por Valencia *et al.* (1975) sugirieron que tenía un patrón reproductivo anual continuo pero podría presentar un periodo de baja actividad ovárica durante la época con baja disponibilidad de forraje, por lo que esta baja actividad estral se asoció fuertemente con factores nutricionales.

En 1981, Valencia *et al.* (citado por Heredia *et al.*, 1991b y Arroyo 2011) estudiaron la actividad estral de ovejas pelibuey mantenidas en alimentación controlada durante tres años y observaron que en los meses de enero a abril sólo el 17% de las ovejas mostró signos de estro, mientras que entre mayo y agosto el 95% lo hicieron, y de septiembre a diciembre el 100% presentaban estro regularmente, lo que demostró que la oveja pelibuey presenta una baja actividad estral asociada al fotoperiodo independiente del estado nutricional. Similarmente, Heredia *et al.* (1991a, citado por Porras *et al.*, 2003) encontraron que durante los meses de enero a mayo solo el 15% de las ovejas pelibuey presentaban actividad ovulatoria mientras que durante los meses de agosto a diciembre el 95% presentó estro, lo que confirmó que existe una reducción en la actividad ovárica durante la primavera, independientemente del estado nutricional de las ovejas pelibuey.

González *et al.* (2002) encontraron que los meses de menor actividad estral fueron durante marzo (34%) y abril (24%) y los de mayor actividad fueron agosto (97%) y septiembre (88%). Sin embargo en ese estudio concluyeron que estas diferencias estaban más relacionadas con variaciones ambientales (temperatura y humedad) propias de la región que con una estacionalidad verdadera. Cruz *et al.* (1994) realizaron un estudio similar, reportando que la menor actividad estral fue durante el mes de abril (81.2%) y la mayor en agosto (100%), sin embargo estas variaciones no

fueron significativas, por lo que concluyeron que la oveja pelibuey puede tener actividad reproductiva durante todo el año.

Martínez y Zarco (2001) determinaron la actividad ovulatoria, los cambios de peso y de condición corporal durante un año en ovejas pelibuey en condiciones de pastoreo. Se observó una disminución significativa en la actividad ovulatoria en los meses de abril (50%) y mayo (75%), justamente cuando los animales tenían los mejores pesos y condiciones corporales, concluyendo que la disminución de la actividad ovárica durante la primavera podría estar regulada por el fotoperiodo, ya que se presenta a pesar de que las ovejas tenían el mejor peso y condición corporal.

Martínez *et al.*, (2011) observaron que la tasa de fertilidad durante el empadre de octubre a noviembre fue mayor (93.7%) en comparación del empadre de junio a julio (84.6%) y febrero a marzo (75.5%).

A pesar de que en todos estos estudios se observaron variaciones estacionales en el porcentaje de hembras con actividad ovárica y estral, todos coinciden en que existe un número de hembras que dejan de ovular durante los meses de abril y mayo, pero que también existe una proporción de ovejas que presentan actividad reproductiva durante todo el año.

Porras (1999) sometió a un grupo de ovejas de esta raza a un fotoperiodo artificial alternado de días largos a días cortos (16hL/8 hO y 8hL/16hO respectivamente) cada tres meses durante dos años, demostrando que los días largos disminuyen la actividad reproductiva de la oveja pelibuey mientras que los días cortos la estimulan.

Cerna (2000) demostró que las ovejas pelibuey son sensibles a la reducida variación fotoperiódica de 2 horas y 18 minutos que existe en la latitud 19° 13' N, utilizando para ello fotoperiodo artificial invertido al que ocurría naturalmente. El autor concluyó que la actividad reproductiva, la secreción melatonina y la de prolactina de las ovejas pelibuey son controladas por el fotoperiodo, y que bajo condiciones naturales el fotoperiodo parece ser el principal regulador de la actividad reproductiva en esta latitud. Tanto en el estudio de Porras (1999) como en el de Cerna (2000) se encontraron individuos que ciclaron durante todo el año independientemente de las

variaciones fotoperiódicas a las que fueron expuestas, por lo que se demostró que existen ovejas pelibuey con un patrón reproductivo continuo.

También se ha observado que las ovejas pelibuey que paren durante los primeros meses del año tienden a presentar periodos de anestro posparto e intervalos entre partos más prolongados que las que paren entre el verano y el otoño y este efecto se mantiene aun bajo condiciones de alimentación controlada, lo que también ha sugerido que existe un papel del fotoperiodo como regulador de la actividad reproductiva en esta raza (Cortés, 1993). Posteriormente, Cerna *et al.* (2004) realizaron un experimento en el que utilizaron fotoperiodo artificial invertido para evaluar sus efectos sobre el reinicio de la actividad ovárica posparto en ovejas pelibuey que parieron durante la primavera; el grupo de ovejas mantenidas bajo fotoperiodo invertido (estimulador) redujo significativamente el periodo de anestro posparto en comparación con las ovejas mantenidas bajo fotoperiodo natural (inhibitorio), constatando el efecto del fotoperiodo sobre la actividad ovulatoria en esta raza.

5.1 Pubertad en la cordera pelibuey

La pubertad en la mayoría de las razas tropicales fluctúa entre los 7 y 12 meses de edad con un peso entre 18 y 28 kg. Los primeros estudios sobre pubertad en la oveja pelibuey mantenidas bajo condiciones de pastoreo demostraron que ocurre a los 300 días y 22.8 kg (Rojas *et al.*, 1977). Castillo *et al.*, (1977) reportó que la pubertad en corderas semiestabuladas comienza a los 300 días de edad. En el caso de ovejas en estabulación total, la pubertad ocurrió a los 320 cuando fueron suplementadas y 405 días alimentadas solo con pastura nativa (Ponce de León *et al.*, 1981). Estos autores concluyen que la pubertad en esta raza está determinada por efecto nutricional.

Balcázar (1992) estudió la edad a pubertad en esta raza nacidas durante primavera, encontrando un promedio de 195 días de edad en corderas suplementadas y 216 días en el grupo no suplementado. En cambio, en ovejas pelibuey nacidas en el otoño la suplementación alimenticia no adelantó la pubertad debido a que tuvieron que esperar hasta que ocurra el otoño a pesar de haber alcanzado el peso y la edad mínimas meses antes (Rodríguez, 1991). Zavala *et al.* (2008) observaron que las ovejas pelibuey nacidas durante los meses de septiembre-octubre iniciaron su

pubertad a los 231 días de edad pero si nacían durante el verano retrasaban el inicio de sus ciclos ováricos 30 días más. Velázquez *et al.* (1995) también encontraron un retraso a pubertad en corderas nacidas durante el verano con una edad promedio de 301 días y demostraron que algunas corderas pelibuey nacidas durante el verano aun siendo suplementadas no logran presentar la pubertad tempranamente. Estos trabajos muestran que la edad a pubertad de corderas pelibuey se puede presentar independientemente del nivel de nutrición y el ritmo de ganancia de peso corporal, ya que las corderas que nacen durante la primavera alcanzan la pubertad a una edad más temprana que las que nacen en el verano o en el otoño (Velázquez *et al.*, 1995; Rodríguez, 1991; Balcázar, 1992).

Álvarez y Andrade (2008) utilizaron el efecto macho para reducir la edad al inicio de la pubertad de corderas pelibuey nacidas durante los meses de agosto-septiembre. Ellos encontraron que la edad y el peso a la primera ovulación no fueron diferentes entre el grupo en contacto con el macho (231 días, 32 kg) y sin contacto con el macho (234 días, 37 kg) durante los meses de abril y mayo.

5.2 Selección de hembras pelibuey con actividad reproductiva continua y estacional

Al-Shorepy y Notter (1997) realizaron selección de ovejas para aumentar el porcentaje de fertilidad durante la primavera bajo un sistema producción anual de nacimientos durante el otoño, y las compararon con ovejas no seleccionadas que fueron transferidas a este mismo sistema. Ellos encontraron que el patrón reproductivo de las hembras y el de su descendencia están significativamente relacionados, sugiriendo que se puede aumentar la fertilidad durante la época de anestro y en consecuencia el rendimiento de corderos haciendo una selección a través de este sistema.

La heredabilidad de la característica de continuidad ha sido estudiada en una variante de la raza merino d'Arless del sur de Francia, en la que se ha demostrado que ocurre aproximadamente en un 30% de la población y es repetible bajo influencia genética, lo que sugiere que existen alelos genéticos específicos que controlan la ausencia o presencia de ovulaciones espontáneas durante el anestro (Hanocq *et al.*, 1999).

Algo similar se ha estudiado en otras otras razas. Por ejemplo Vincent *et al.* (2000) realizaron un estudio sobre la duración del anestro y el porcentaje de fertilidad durante la primavera en ovejas cruzadas (dorset $\frac{1}{2}$, rambouillet $\frac{1}{4}$, finisheep $\frac{1}{4}$). Ellos reportaron que las ovejas seleccionadas por alta fertilidad durante la primavera tuvieron en promedio 28 días de anestro, siendo significativamente menor que el de las ovejas seleccionadas por su baja fertilidad en esta época (70 días); también mencionaron que cinco ovejas del estudio ciclaron continuamente. Arroyo *et al.* (2007) compararon el ciclo reproductivo anual de ovejas suffolk y el de ovejas pelibuey nativas. Ambas razas de ovejas fueron mantenidas bajo condiciones naturales en la latitud 19° N, con un plan de nutrición constante y aisladas de los machos durante dos años. El 60% de las ovejas pelibuey presentaron un patrón reproductivo continuo mientras que el 30% presentó periodos de anestro de 65-70 días. En cambio el 100% de las ovejas suffolk presentaron anestro estacional cada año. Los autores concluyeron que existe un alto porcentaje de ovejas pelibuey presentan actividad ovulatoria continua y que las ovejas suffolk presentan un anestro estacional asociado con el reducido cambio fotoperiódico de la latitud 19°.

Porras (1999), reportó que existen tres diferentes tipos de ovejas pelibuey desde el punto de vista de su estacionalidad reproductiva. El primer tipo incluye aproximadamente al 40% de la población, y manifiesta una alta sensibilidad a los cambios fotoperiódicos característicos de regiones tropicales, por lo que presentan un periodo de inactividad ovárica regular año con año. El segundo grupo son aquellas ovejas que son insensibles a la reducida variación fotoperiódica de regiones tropicales, presentando ovulaciones continuas durante todo el año en dichas latitudes; y un tercer grupo (20%) que ovula continuamente a pesar de ser expuestas a fotoperiodos artificiales de latitudes altas (35°). Este último grupo es prácticamente insensible a los cambios de fotoperiodo, por lo que se puede decir que son animales programados para ciclar en forma continua. Sin embargo, Trujillo *et al.* (2007) realizaron una investigación similar exponiendo ovejas pelibuey identificadas como estacionales o continuas a un tratamiento fotoperiodico artificial también intensificando el cambio fotoperiodico (16 h luz/8 oscuridad) y concluyeron que las ovejas pelibuey pueden detectar esa señal y activar el mecanismo neuroendocrino para iniciar el anestro estacional independientemente de su patrón reproductivo continuo o estacional.

Hace varios años en el departamento de reproducción de la FMVZ de la UNAM, se iniciaron una serie de estudios en esta raza con el objetivo de identificar individuos que presentan un patrón reproductivo continuo, a fin de seleccionar animales en los que se tuviera plena seguridad de su capacidad de ciclar continuamente y poder determinar las bases neuroendocrinas de la actividad reproductiva en estas ovejas. Para llevar a cabo la selección de ovejas pelibuey se consideró como continuas a aquellas ovejas que fueron concebidas en forma natural durante la época de menor actividad ovárica, indicando que manifestaron actividad en esta época, mientras que las ovejas seleccionadas como estacionales solo concibieron durante la época reproductiva. Posteriormente, a los dos grupos de ovejas seleccionados se les monitoreó la actividad ovulatoria por medio de la determinación de los niveles plasmáticos de progesterona mientras eran mantenidas en un completo aislamiento de los machos. Durante todo el periodo de evaluación la actividad ovulatoria disminuyó en ambos grupos durante la primavera-verano, sin embargo una proporción de ovejas mantuvieron actividad ovárica durante todo el monitoreo, las cuales se consideraron como continuas en comparación con las ovejas estacionales que mostraron un periodo de inactividad reproductiva definida.

Roldán (2009) estableció el reinicio de la actividad ovárica posparto de ovejas pelibuey durante el mes de abril para identificar ovejas con un temprano reinicio de su actividad ovárica. El autor reportó un promedio de 76 días posparto para el reinicio de su actividad con un rango de 20-108 días y encontró que existen ovejas que presentan un reinicio temprano de la actividad ovárica a pesar de encontrarse bajo fotoperiodo inhibitorio, estar amamantando y estar aisladas de los machos, por lo que estas ovejas podrían considerarse con patrón reproductivo continuo.

Se han utilizado tres métodos para la identificación de ovejas pelibuey con un patrón reproductivo continuo. El primer método, que se describió anteriormente, consistió en elegir a las ovejas que habían sido concebidas durante la época de baja actividad ovárica, habían parido durante el otoño y posteriormente observar su actividad estral durante los meses de diciembre a junio. La desventaja de este método es que tiene baja confiabilidad para identificar las ovejas estacionales pues si el empadre controlado se hacía en época de alta actividad estral no

descartaba la posibilidad de que pudieran ser continuas. El segundo método se basó en la identificación de hembras con reinicio temprano de la actividad ovárica postparto durante la época de menor actividad ovárica; con este método se determinó que dos ovejas con reinicio temprano de actividad ovárica posparto se comportaron como continuas. En el tercer método, se realizó un seguimiento por tres años consecutivos de la actividad ovárica durante la época de menor actividad ovárica (tercera y cuarta semana del mes de abril) en hembras recién destetadas. Sin embargo, para obtener resultados confiables se requiere el monitoreo de la actividad ovárica de las ovejas por varios años. Una alternativa más práctica sería identificar la actividad reproductiva continua o estacional mediante marcadores moleculares que permitan encontrar diferencias entre individuos y acortar el tiempo de selección de ovejas continuas. Aun no se han identificado marcadores moleculares para esta característica en la oveja pelibuey.

Debido a que el inicio de la pubertad en la oveja pelibuey parece estar controlada en parte por el fotoperiodo, este parámetro podría incluirse para la identificación de ovejas continuas o estacionales. En este sentido, García (2011) y Del Río (2011) determinaron el inicio de la pubertad en corderas pelibuey hijas de ovejas seleccionadas con actividad reproductiva continua o estacional, nacidas durante el otoño e invierno respectivamente, con el objetivo de encontrar diferencias en la edad a la pubertad de acuerdo al tipo de actividad reproductiva de la madre, esperando que las corderas hijas de ovejas con patrón reproductivo continuo iniciaran primero la pubertad que las hijas de ovejas estacionales. Sin embargo, en ninguno de los estudios se encontró diferencia significativa, aunque en ambos se identificaron individuos que iniciaron antes la pubertad independientemente de la época en la que nacieron, por lo que el inicio de la pubertad precoz podría ser otro parámetro utilizado para la selección de hembras con actividad reproductiva continua.

VI. MATERIALES Y MÉTODOS

1. Localización

El estudio se realizó en el Centro de Enseñanza, Práctica e Investigación en Producción y Salud Animal (CEPIPSA), de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia (FMVZ) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) ubicado en el Km 28.5 de la carretera federal a Cuernavaca, delegación Tlalpan, México, D.F., a una latitud 19° 13' N y una altura de 2,760 metros sobre el nivel del mar. La región tiene un clima semifrío-semihúmedo con lluvias en verano y con una precipitación pluvial de 800 a 1,200 milímetros anuales y una temperatura promedio de 19°C.

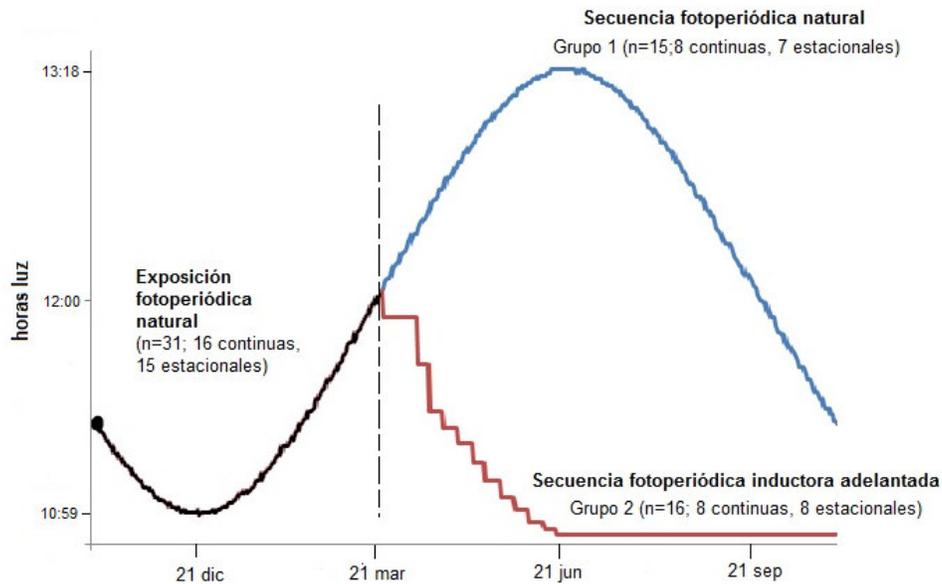
2. Animales y tratamiento

Se utilizaron 31 corderas pelibuey hijas de ovejas con actividad reproductiva continua (n=16) y estacional (n=15) nacidas en el mes de noviembre. Las corderas fueron mantenidas en estabulación total durante todo el experimento, con una alimentación a base de heno de alfalfa, ensilado de maíz, avena enmelazada y un concentrado comercial con 16% proteína cruda, cubriendo los requerimientos nutricionales de los animales.

Desde su nacimiento, las corderas fueron expuestas a las condiciones naturales de la latitud 19° N hasta el 21 de marzo (12hL/12hO), momento en el que se dividieron en 2 grupos; el grupo 1 (n=15; 8 continuas, 7 estacionales), se mantuvo bajo las condiciones naturales fotoperiódicas de la latitud durante todo el experimento, en tanto que el grupo 2 (n=16; 8 continuas, 8 estacionales) fue sometido a un fotoperiodo artificial en el que se adelantó la secuencia inductora (fotoperiodo invertido) necesaria para el inicio de la pubertad (Gráfica 1). El fotoperiodo artificial se ajustó disminuyendo 4-5 min/semana hasta el 21 de junio del mismo año, momento en el que se limitó a días cortos constantes (10h 51min L/13h 9min O) hasta que todas las corderas de este grupo iniciaran la pubertad. Se utilizó una cámara de fotoperiodo artificial diseñada para evitar la entrada de luz natural, equipado con lámparas de luz blanca, que proporcionaban una intensidad mínima de 350 lux a nivel de los ojos de las corderas. El horario de administración de luz fue controlado por un sistema de interruptores automáticos, que encendían a las 8:00 horas y apagaban a la hora determinada por el ajuste semanal, estos interruptores también controlaban un

sistema de ventilación. Las corderas salían a los corrales diariamente a las 8:00 horas y regresaban a la cámara de fotoperiodo a las 18:00 horas para continuar con el tratamiento de luz, esta cámara contenía comederos y bebederos. Durante todo el estudio las corderas se aislaron de los machos.

Figura 1. Secuencias fotoperiodicas a las que fueron expuestas las corderas pelibuey hijas de ovejas con actividad reproductiva continua o estacional desde su nacimiento (noviembre) hasta la edad a pubertad.



3. Toma y procesamiento de muestras

Se estimó el inicio de la pubertad a través de la concentración plasmática de progesterona, para lo cual se tomó una muestra sanguínea individual mediante punción yugular semanalmente desde los 5 meses de edad de los animales, utilizando tubos colectores con heparina como anticoagulante. Cada muestra se centrifugó durante 10 minutos para separar el plasma y se mantuvo a -20°C hasta su posterior análisis en el laboratorio mediante radioinmunoanálisis de fase sólida utilizando un kit comercial (Coat-A-Count.® Diagnostic Products Co., Los Angeles, CA). Los coeficientes de variación intraensayo y extraensayo fueron de 2.47% y 3.66% respectivamente. Se consideró que la pubertad había ocurrido cuando por primera vez los niveles de P_4 se encontraran $\geq 1\text{ng/ml}$ (Srikandakumar *et al.*, 1986), por lo que en el presente trabajo no se detectaron estros para evitar el efecto macho para el inicio de la pubertad. Se monitoreó el peso de los animales.

VII. ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Se realizó un análisis de varianza de dos vías y arreglo factorial completo para determinar diferencias en la edad a pubertad de corderas hijas continuas y estacionales expuestas a una secuencia fotoperiódica natural o invertido. El mismo análisis se aplicó para peso al nacimiento, peso al destete, peso a pubertad, diferencia de peso entre destete y nacimiento, diferencia de peso entre pubertad y destete, así como la GDP entre nacimiento y pubertad. Se aplicó análisis de regresión lineal simple sobre la edad a pubertad dependiente del peso a pubertad, GDP y tipo de parto (Sencillo o doble). Se utilizó el programa estadístico SAS 17.0 (1988).

Modelo factorial: $Y = \mu + \alpha\beta + \alpha + \beta + e$

Y = edad a la primera ovulación

μ = promedio edad a la primera ovulación.

$\alpha\beta$ = interacción entre el tipo de exposición fotoperiódica (natural o artificial) y la actividad reproductiva de la madre (continua o estacional).

α = tipo de exposición fotoperiódica.

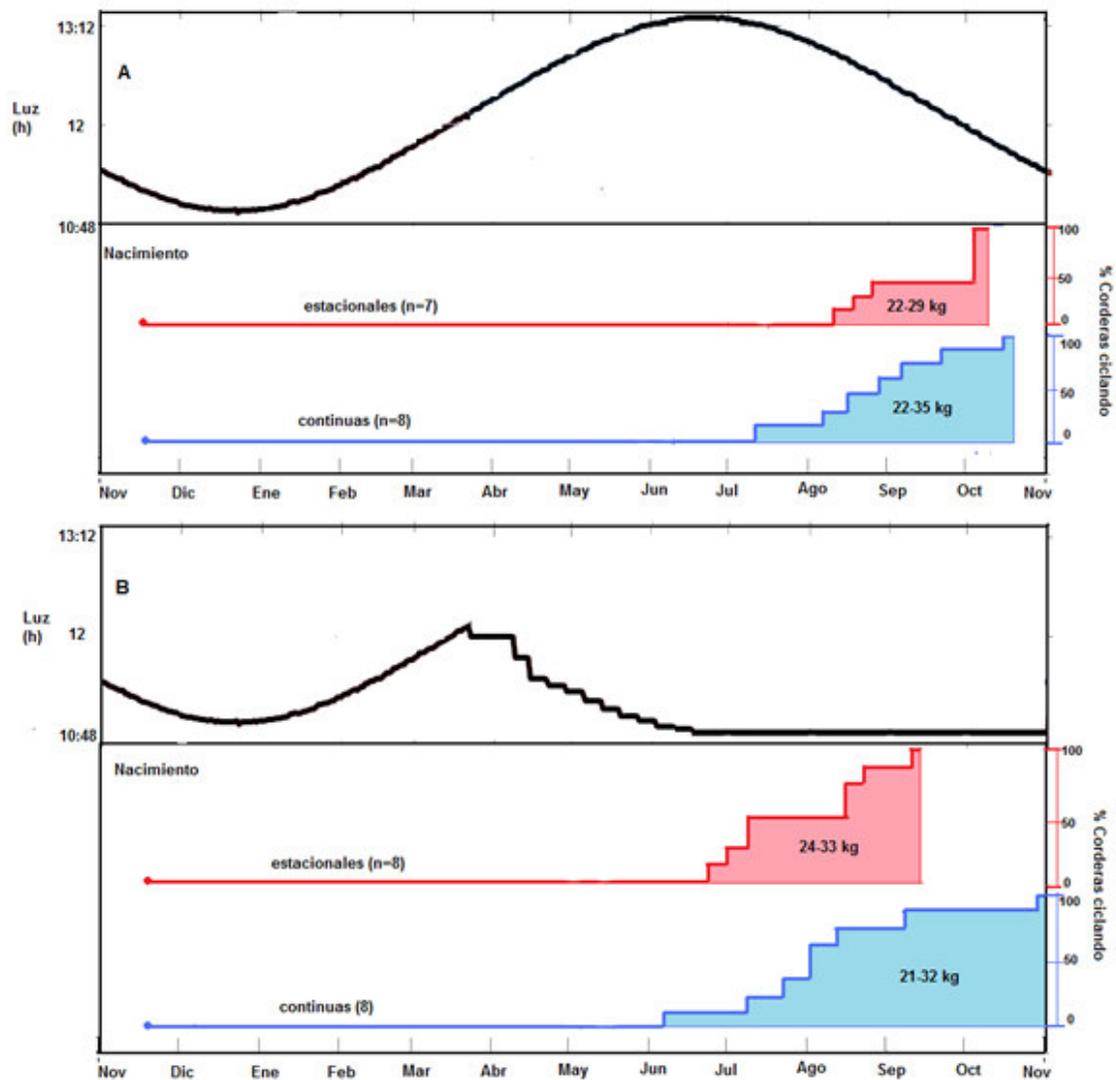
β = tipo de actividad reproductiva de la madre.

e = residual.

VIII. RESULTADOS

En la Figura 1 se representa la secuencia del inicio de la pubertad de corderas pelibuey nacidas durante el otoño, hijas de ovejas con patrón reproductivo continuo o estacional expuestas a una secuencia fotoperiodica natural o invertida.

Figura 2. Inicio de la pubertad individual de corderas pelibuey hijas de ovejas con actividad reproductiva continua o estacional nacidas durante el otoño. Se muestra el mes de ocurrencia de la primera ovulación y rangos de pesos de corderas expuestas a una secuencia fotoperiodica natural (panel A) o inductora adelantada (panel B).



1. Efecto de fotoperiodo

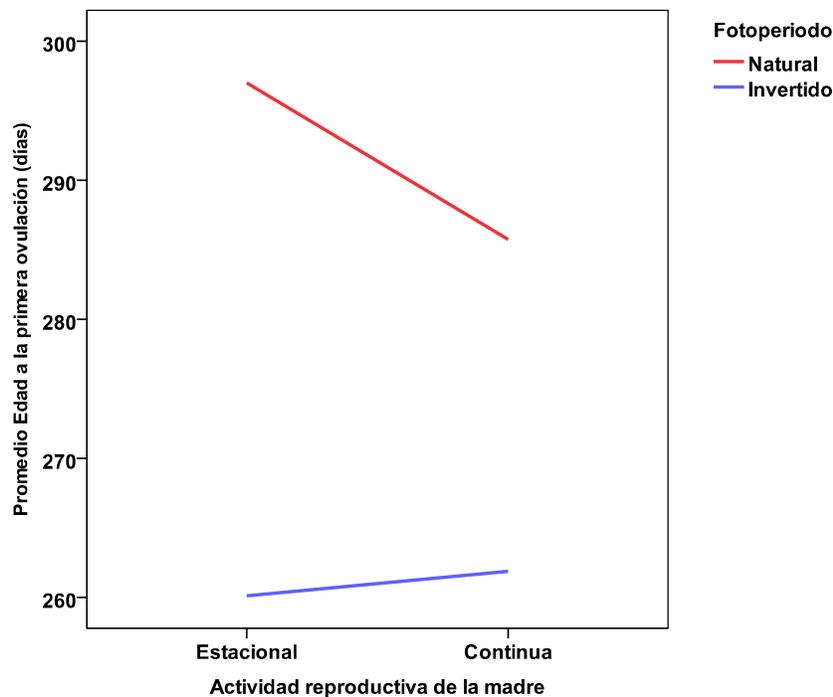
Las corderas pelibuey expuestas a una secuencia fotoperiódica inductora adelantada, iniciaron la pubertad 30 días antes que las corderas mantenidas bajo fotoperiodo natural (Cuadro 1, $P < 0.01$) independientemente del genotipo (Gráfica 2).

Cuadro 1. Edad en días a la primera ovulación de corderas pelibuey nacidas durante el otoño, expuestas a una secuencia fotoperiódica natural o invertido (inductora adelantada) (promedio \pm error estándar).

| Exposición fotoperiódica | Natural (n=15) | Artificial (n=16) |
|------------------------------------|--------------------------|--------------------------|
| Edad a la primera ovulación (días) | 291 \pm 6 ^a | 261 \pm 8 ^b |
| Mínimo | 250 | 200 |
| Máximo | 327 | 348 |

^{a, b} Valores con diferente literal, son significativamente distintos ($P < 0.01$)

Gráfica 2. Efecto de la actividad reproductiva de la madre (continua o estacional) y la exposición fotoperiódica (natural o invertida) sobre la edad a pubertad de corderas pelibuey.

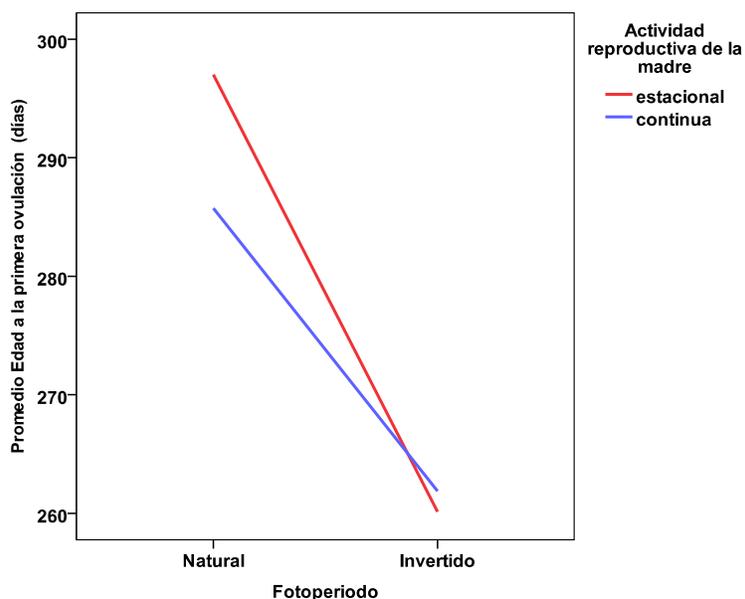


2. Efecto de genotipo y tipo de fotoperiodo

Existió una interacción entre el efecto del fotoperiodo (natural o invertido) y el genotipo de la madre (continua o estacional) ($P = 0.06$). Las corderas hijas de ovejas continuas iniciaron la pubertad antes que las estacionales cuando fueron mantenidas bajo un fotoperiodo natural, contrariamente cuando

fueron expuestas a un fotoperiodo artificial las corderas estacionales iniciaron antes la pubertad que las continuas (Gráfica 3).

Gráfica 3. Efecto de la exposición fotoperiódica natural (inhibitorio) o invertido (inductor adelantado) y el tipo de actividad reproductiva de la madre (continua o estacional) sobre la edad a pubertad de corderas pelibuey nacidas durante el otoño.



Las corderas estacionales iniciaron la pubertad antes bajo un fotoperiodo invertido que bajo un fotoperiodo natural (260 ± 8 y 297 ± 8 días respectivamente, $P < 0.05$). En el caso de las corderas continuas no existió diferencia significativa en la edad a pubertad por efecto del fotoperiodo (Cuadro 2).

Cuadro 2. Edad a la primera ovulación de corderas pelibuey hijas de ovejas con actividad reproductiva estacional o continua expuestas a un fotoperiodo natural o invertido (inductor adelantado) (promedio \pm error estándar).

| Exposición fotoperiódica | Natural | | Artificial | |
|------------------------------------|--------------------------|---------------------------|--------------------------|---------------------------|
| | Estacional (n=7) | Continua (n=8) | Estacional (n=8) | Continua (n=8) |
| Edad a la primera ovulación (días) | 297 \pm 8 ^a | 286 \pm 9 ^{ab} | 260 \pm 8 ^b | 262 \pm 15 ^b |
| Mínimo | 266 | 250 | 234 | 200 |
| Máximo | 327 | 325 | 291 | 348 |

^{a, b} Valores que no comparten por lo menos una literal son significativamente diferentes ($P < 0.05$).

3. Efecto de ritmo de crecimiento

No se encontró diferencia significativa en el peso al nacimiento, peso al destete o el peso a la primera ovulación por efecto de genotipo (continua o estacional) o fotoperiodo (natural o invertido). Sin embargo, las corderas estacionales que fueron mantenidas bajo fotoperiodo natural obtuvieron una menor GDP que los demás grupos (Cuadro 3).

Cuadro 3. Peso al nacimiento, al destete y a la primera ovulación, ganancia diaria de peso, y diferenciales de peso entre el nacimiento y el destete y entre el destete y la primera ovulación en corderas pelibuey hijas de ovejas con actividad reproductiva continua o estacional expuestas a un fotoperiodo natural o invertido (inductor adelantado) (promedio \pm error estándar).

| Exposición fotoperiódica | Natural | | Invertido | |
|---|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|
| | Estacional | Continua | Estacional | Continua |
| Actividad reproductiva | | | | |
| Peso al nacimiento (kg) | 2.5 \pm 0.2 | 2.6 \pm 0.1 | 2.9 \pm 0.2 | 2.5 \pm 0.2 |
| Peso al destete(kg, 90 días de edad) | 12.4 \pm 1.2 | 13.6 \pm 1.3 | 14.1 \pm 1.0 | 13.1 \pm 1.3 |
| Peso a la primera ovulación (kg) | 25.2 \pm 0.9 | 28.7 \pm 1.6 | 27.9 \pm 0.9 | 27.3 \pm 1.2 |
| Ganancia Diaria de Peso (g) | 76.4 \pm 4.2 ^a | 92.0 \pm 6.7 ^b | 96.6 \pm 3.6 ^b | 95.3 \pm 4.2 ^b |
| Diferencia del peso nacimiento-destete (kg) | 9.8 \pm 1.3 | 11.0 \pm 1.2 | 11.1 \pm 1.0 | 10.5 \pm 1.1 |
| Diferencial del peso destete-primera ovulación (kg) | 12.8 \pm 1.2 | 15.0 \pm 0.9 | 13.8 \pm 0.9 | 14.1 \pm 1.4 |

^{a, b} Valores con diferente literal, son significativamente distintos (P<0.05).

Existió un efecto significativo por la exposición fotoperiódica (natural o invertida) sobre la GDP (84.9 \pm 4.3 y 96.0 \pm 2.9 g respectivamente, P=0.04, Cuadro 4) sin considerar la actividad reproductiva de la madre.

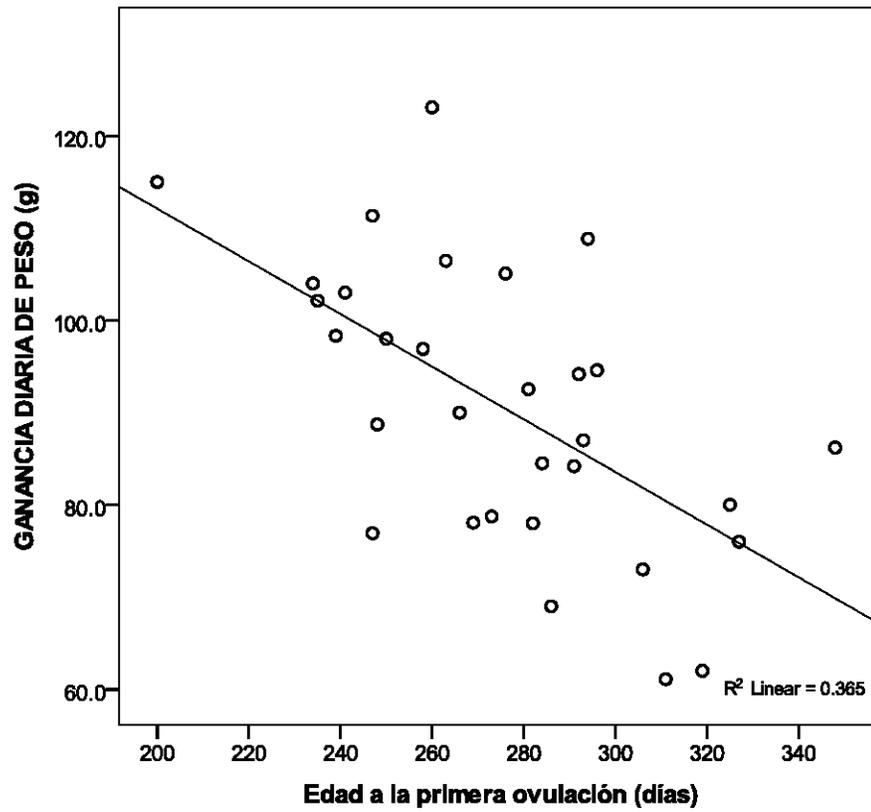
Cuadro 4. Ganancia diaria de peso de corderas Pelibuey expuestas a un fotoperiodo natural o invertido (inductor adelantado) (promedio \pm error estándar).

| Fotoperiodo | Natural | Artificial |
|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|
| Ganancia diaria de peso (g) | 84.9 \pm 4.3 ^a | 96.0 \pm 2.9 ^b |

^{a, b} Valores con diferente literal, son significativamente distintos (P=0.04).

Se presentó una relación lineal entre una GDP mayor y una menor edad al inicio de la pubertad en el 36% de las corderas (Gráfica 4). No existió relación entre el peso y edad a pubertad ($R^2=0.00$) o en el tipo de parto (sencillo o doble) y edad a pubertad ($R^2=0.08$).

Gráfica 4. Relación entre la ganancia diaria de peso (g) y la edad a pubertad (días) de corderas pelibuey nacidas en otoño (n=31).



IX. DISCUSIÓN

1. Efecto del tipo de fotoperiodo

Las corderas pelibuey nacidas en el otoño (noviembre) que fueron sometidas a una secuencia fotoperiódica invertida (inductora adelantada) iniciaron la pubertad a menor edad (261 días) en comparación con las expuestas al fotoperiodo natural de 291 días ($P < 0.01$), independientemente de si eran continuas o estacionales. Esta diferencia probablemente se debe a que las corderas mantenidas bajo un fotoperiodo artificial respondieron a la secuencia estimuladora simulando al fotoperiodo invernal. En cambio, en ese mismo momento las ovejas en fotoperiodo natural estaban expuestas a los días más largos del año (fotoperiodo inhibitorio), por lo que su pubertad se retrasó hasta que el fotoperiodo se hizo permisivo. Estos resultados coinciden con el efecto del fotoperiodo en corderas suffolk, en las que las corderas nacidas en el otoño retrasan la pubertad hasta el siguiente otoño para sincronizarse con la siguiente época reproductiva, pero si éstas mismas corderas son expuestas a un fotoperiodo invertido comienzan la pubertad a una menor edad (Foster, 1981).

Estudios previos realizados en México se han encontrado efectos importantes de la época de nacimiento sobre la edad a pubertad de corderas pelibuey. En general las corderas que nacen en la época natural de partos (invierno-primavera) alcanzan la pubertad a menor edad que las que nacen fuera de época (verano-otoño), ya que las primeras alcanzan la pubertad durante el primer otoño de su vida, mientras que las segundas tienen que esperar hasta la época reproductiva del año siguiente. Así, en corderas nacidas en invierno Del Rio (2011) encontró una edad promedio de 230 días para el inicio de la pubertad, Ordóñez (1985) encontró 263 días para animales suplementados en pastoreo. Por su parte, Balcázar (1992) reportó una edad de 179 días para animales nacidos durante la primavera y mantenidos en estabulación con suplementación.

Velázquez *et al.* (1995) realizaron un estudio con corderas pelibuey nacidas durante el verano (fuera de época temprana) encontrando un retraso mayor para el inicio de la pubertad, que fue alcanzada hasta los 303 días, con pesos alrededor de 24 kg. Álvarez y Andrade (2008) también

determinaron la edad a pubertad de corderas pelibuey nacidas en el verano, siendo de 234 días. García (2011) y Rodríguez (1991) estudiaron la edad a pubertad de corderas pelibuey nacidas durante el otoño, encontrando una edad de 239 días.

Los resultados del presente estudio sugieren el fotoperiodo invertido (inductor adelantado) estimuló el inicio de la pubertad en corderas pelibuey nacidas en noviembre (otoño) en comparación con las corderas que fueron expuestas a un fotoperiodo natural.

2. Efecto del genotipo

Contrario a lo esperado, no se encontró diferencia significativa en la edad al inicio de la pubertad entre las corderas que eran hijas de hembras previamente seleccionadas por su capacidad para ciclar en forma continua a lo largo del año y las corderas que eran hijas de ovejas con estacionalidad reproductiva. Aunque en animales estacionales el inicio de la pubertad es regulado por una interacción entre edad, peso corporal y época del año (fotoperiodo), es difícil comparar el inicio de la pubertad de individuos que presentan estacionalidad reproductiva con aquellos que tienen un patrón reproductivo continuo. Por ejemplo, en especies que no son reconocidos normalmente como reproductores estacionales, como es el caso de la vaca (*Bos taurus*), se ha demostrado que el fotoperiodo también influye fuertemente en el inicio de la pubertad. Las vaquillas nacidas durante el otoño inician la pubertad a una edad más temprana que aquellas que nacen durante la primavera y aunque el efecto de estación sobre la edad a la pubertad en la vaquilla no es tan marcado como en la cordera, se ha evidenciado que también está dictado por el fotoperiodo (Schillo y Hall, 1992).

Se debe considerar que la característica de actividad reproductiva continua no se hereda directa y únicamente de la madre, ya que el macho también puede heredar características reproductivas a sus hijas, por lo que es necesario mejorar la selección de machos continuos. Adicionalmente, es posible que diversas interacciones con el medio ambiente durante el desarrollo de las corderas, aún desde la vida fetal, puedan tener efectos epigenéticos sobre la actividad reproductiva posterior.

El presente estudio sugiere que las corderas pelibuey continuas también son afectadas por el fotoperiodo para el inicio de la pubertad aunque no es tan marcado como en las corderas estacionales, por lo que esta característica solo se expresa durante la vida adulta.

3. Efecto del genotipo contra el fotoperiodo

Un estudio que comparó la edad a pubertad en ovejas finnish landrace y merino nacidas en diferentes épocas, se encontró que cuando el nacimiento era en primavera las corderas finnish landrace presentaban la pubertad 54 días más tarde que las merino. En cambio, si nacían fuera de época (otoño), las corderas merino presentaban la pubertad hasta el siguiente otoño (1 año de edad), mientras que las corderas finnish landrace iniciaban su primer ciclo reproductivo a la edad normal de 7 meses, lo que sugirió que el fotoperiodo afecta fuertemente la edad a pubertad de las corderas merino, mientras que en las corderas finnish landrace la pubertad se presenta a la misma edad independientemente del fotoperiodo presente durante su desarrollo prepuberal (Land, 1978).

Se propuso la siguiente hipótesis para explicar esta situación: existen 2 aspectos genéticos, uno de ellos controla la respuesta al fotoperiodo cuando el individuo es suficientemente maduro para responder, y el segundo determina si el individuo es capaz de responder o no. En las corderas finnish landrace y merino estas dos características interactúan de forma distinta. La raza finnish landrace tiene una respuesta al fotoperiodo tardía, pero es capaz de responder a una edad temprana a pesar del fotoperiodo inhibitorio (este sería el mismo caso de las corderas pelibuey continuas); y la raza merino tiene una pronta respuesta al fotoperiodo estimulador, por lo que es incapaz de iniciar su pubertad a una edad temprana bajo un fotoperiodo inhibitorio (similar a lo ocurrido en este trabajo en las corderas pelibuey estacionales) (Land, 1978).

Derqaoui (1993) realizó un estudio similar relacionado con la interacción entre el efecto de estación en condiciones naturales de Marruecos y los efectos genéticos sobre el inicio de la pubertad, comparando la raza d'man, (la cual presenta un patrón reproductivo casi continuo) con la raza sardi, que tiene una estacionalidad más marcada. Las corderas de ambas razas nacidas en el invierno iniciaron la pubertad durante el otoño, sin encontrarse diferencias entre las razas, pero si estas mismas corderas nacían durante el verano las corderas sardi presentaron la pubertad hasta

el siguiente año de vida, mientras que las corderas d' man iniciaban sus ciclos reproductivos a la misma edad que las nacidas durante el invierno. El autor encontró individuos de la raza sardi nacidos fuera de época en la que se adelantó su pubertad a una edad normal a pesar del fotoperiodo inhibitorio, por lo que concluyó que el inicio de la pubertad en la oveja es afectada por la estación solo si en la vida adulta el individuo es reproductor estacional.

Zavala *et al.* (2008) compararon el inicio de la pubertad de ovejas pelibuey con el de otras razas de pelo (blackbelly, dorper, katahdin y santa cruz) bajo condiciones de trópico y nacidas en dos diferentes épocas. Los autores encontraron que las corderas pelibuey son más precoces que las demás razas. En ese estudio las corderas pelibuey nacidas durante los meses de septiembre-octubre iniciaron la pubertad hasta 59 días antes que las otras razas. Por el contrario, si estas mismas corderas nacían durante el verano todos los grupos de corderas presentaron un retraso en el inicio de sus ciclos ováricos, sin encontrarse diferencias entre razas.

Del Río (2011) realizó un estudio similar sobre el inicio de la pubertad de corderas pelibuey hijas de ovejas continuas o estacionales nacidas durante el invierno y mantenidas en condiciones naturales. A pesar de que ambos grupos se mantuvieron bajo un fotoperiodo estimuladorio, las corderas hijas de ovejas estacionales iniciaron 29 días antes la pubertad que las hijas de ovejas continuas, lo que podría atribuirse a que el fotoperiodo estimuladorio fue reconocido inmediatamente por las corderas estacionales, mientras que las hijas de ovejas continuas no reconocieron el fotoperiodo estimuladorio, iniciando la pubertad a una edad normal (Land, 1978). Contrariamente, García (2011) comparó el inicio de la pubertad de corderas pelibuey hijas de ovejas continuas o estacionales nacidas durante el otoño. En ese estudio no se encontró diferencia en la edad al inicio de la pubertad por el tipo de actividad reproductiva de la madre, por lo que concluyó que las corderas hijas de ovejas con patrón reproductivo continuo también fueron afectadas por el fotoperiodo para iniciar la pubertad, y que solo expresarían esta característica durante la vida adulta.

Tanto Del Río (2011) como García (2011) coinciden en que existen corderas que inician la pubertad antes de que ocurra el cambio de dirección fotoperiódica que tradicionalmente se

considera necesario para reactivar el eje reproductivo en la oveja, por lo que existen individuos que no requieren de días largos seguidos de días cortos para iniciar su pubertad, lo que sugeriría que en la vida adulta tendrán actividad reproductiva continua o por lo menos extendida. Sin embargo, también el peso corporal de los individuos estudiados pudo haber inferido en los resultados.

Otro factor importante es que en las ovejas de origen ecuatorial se ha encontrado un mayor retraso en el inicio de la pubertad cuando nacen durante el verano (Velázquez *et al.*, 1995), ya que son expuestos a más días inhibitorios (días decrecientes-días crecientes-días decrecientes), por lo que se deberían realizar estudios similares sobre la edad a pubertad en corderas pelibuey continuas nacidas durante el verano.

En el presente estudio las corderas pelibuey estacionales nacidas durante el otoño (noviembre) iniciaron la pubertad a una edad menor bajo un fotoperiodo invertido (inductor adelantado) que bajo un fotoperiodo natural (260 ± 8 y 297 ± 8 días respectivamente, $P < 0.05$) lo que sugiere que el fotoperiodo afecta fuertemente la edad a pubertad de corderas estacionales, mientras que las corderas continuas iniciaron la pubertad a la misma edad independiente del fotoperiodo.

4. Efecto del ritmo de crecimiento

La ganancia acelerada de peso puede adelantar la pubertad cuando permite alcanzar el peso mínimo durante un fotoperiodo permisivo (Land, 1978). Experimentos realizados sobre GDP de la cordera pelibuey han encontrado que tiene una ganancia de peso muy lenta después del destete y comienza a mejorar aproximadamente a los 180 días de edad con 100g por día (Cadenas *et al.*, 2010; González *et al.*, 1997; Pascual-Córdova *et al.*, 2009). En el presente trabajo no se encontraron diferencias en el ritmo de crecimiento antes o después de los 180 días de edad. Sin embargo se debe considerar que este crecimiento lento, coincide cronológicamente con el efecto inhibitorio del fotoperiodo en corderas nacidas durante el otoño, lo que sugiere realizar estudios similares en corderas pelibuey nacidas durante el verano con el objetivo de aumentar el tiempo de exposición a días inhibitorios para iniciar la pubertad y evitar el efecto negativo de la tasa de crecimiento antes de los 180 días de edad.

Las corderas estacionales expuestas a un fotoperiodo natural obtuvieron una GDP menor que los demás grupos ($P \leq 0.05$), sin embargo solo el 36% de los individuos retrasaron su pubertad relacionado con una menor GDP ($n=31$, $P < 0.05$).

Una secuencia fotoperiódica inductora adelantada provocó una mayor tasa de crecimiento, mientras que el fotoperiodo natural (inhibitorio) provocó un crecimiento lento y este efecto fue mayor en las corderas estacionales, lo que coincide con estudios realizados en las razas soay y suffolk y en otras especies como el ciervo rojo (*Cervus elaphus*), donde existe un ritmo estacional en el consumo voluntario de alimento en animales alimentados *al libitum* con alimento de buena calidad, lo que indica que existe una regulación fotoperiódica del apetito en estas especies con reproducción estacional (Thiéry *et al.*, 2003).

El presente estudio sugiere que existe un efecto del fotoperiodo sobre la tasa de crecimiento de corderas pelibuey; un fotoperiodo invertido (estimulador) provocó una mayor tasa de crecimiento, mientras que el fotoperiodo natural (inhibitorio) provocó una menor tasa de crecimiento y este efecto es mayor en las corderas estacionales.

X. CONCLUSIONES

La exposición a una secuencia fotoperiódica invertida provocó un adelanto en la edad a pubertad y una mayor GDP tanto en corderas pelibuey continuas como estacionales nacidas durante el otoño. Sin embargo, el fotoperiodo afectó mayormente la pubertad y el ritmo de crecimiento de corderas estacionales. Al parecer, el patrón reproductivo continuo solo se expresa durante la vida adulta.

XI. REFERENCIAS

- Al-Shorepy, Notter DR. Response to selection for fertility in a fall-lambing sheep Flock. *J. Anim. Sci.* 1997, 75: 2033-2040.
- Alvarez L, Andrade S. El efecto macho reduce la edad al primer estro y ovulación en corderas pelibuey. *Arch. Zootec.* 2008; 57: 91-94.
- Arendt J. Melatonin and the pineal gland: influence on mammalian seasonal and circadian physiology. *Rev. Reprod.* 1998; 3: 13-22.
- Arroyo J. Estacionalidad reproductiva de la oveja pelibuey en México. *Trop. Subtrop. Agroecosyst.* 2011; 14: 829-845.
- Arroyo LJ, Gallegos-Sanchez J, Villa-Godoy A, Berruecos MJ, Perera G, Valencia J. Reproductive activity of Pelibuey and Suffolk ewes at 19° north latitude. *Ani. Reprod. Sci.* 2007; 102: 24-30.
- Arteaga J. Diagnostico actual de la situación de los ovinos en México. *La Revista del borrego. Méx. D. F.* 2007; 46: 18-19.
- Arteaga J. Situación de la ovinocultura y sus perspectivas. *Memorias Primera Semana Nacional de Ovinocultura. Hidalgo, Méx.* 2006: 610-623.
- Balcázar SJ: Efecto de la suplementación alimenticia sobre la eficiencia reproductiva de corderas pelibuey inducidas a la pubertad con acetato de melengestrol. Tesis de licenciatura. *Fac. de Med. Ver. Y Zoot. Universidad Nacional Autónoma de México. México,* 1992.
- Barb CR, Kraeling RR. Role of leptinin the regulation of gonadotropin secretion in farm animals. *Ani. Reprod. Sci.* 2004; 82-83: 155-167
- Barreiro ML, Tena-Sempere M. Ghrelin and reproduction: a novel signal linking energy status and fertility. *Mol. Cell. Endocrinol.* 2004; 226: 1–9.
- Barret P, Conway S, Morgan PJ. Digging deep-structure- function relationship in the melatonin receptor family. *J. Pineal Res.* 2003; 35: 221-230.
- Budak E, Fernández M, Bellver J, Cerveró A, Simón C, Pellicer A. Interactions of the hormones leptin, ghrelin, adiponectin, resistin, and PYY3-36 with the reproductive system. *Fert. Ster.* 2006; 85: 1563-1581.
- Cadenas JA, Oliva-Hernández J, Hinojosa JA, Torres-Hernández G. Suplementación postdestete de corderas pelibuey x blackbelly en pastoreo en el trópico húmedo. *Arch. Zootec.* 2010; 59: 303-306.
- Carcangiu V, Mura MC, Vacca GM, Pazzola M, Dettori ML, Luridiana S, Bini PP. Polymorphism of the melatonin receptor MT1 gene and its relationship with seasonal reproductive activity in the sarda sheep breed. *Ani. Reprod. Sci.* 2009; 116: 65–72.a
- Carcangiu V, Vacca GM, Mura MC, Dettori ML, Pazzola M, Luridiana S, Bini PP. Relationship between MTNR1A melatonin receptor gene polymorphism and seasonal reproduction. *Ani. Reprod. Sci.* 2009; 110: 71-78.b
- Castellano JM, Bentsen AH, Mikkelsen JD, Tena-Sempere M. Review Kisspeptins: Bridging energy homeostasis and reproduction. *Brain Res.* 2010; 1364: 129-134.

- Castellano JM, Roa J, Luque RM, Dieguez C, Aguilar E, Pinilla L, Tena-Sampere M. Kiss-1/kisspeptins and the metabolic control of reproduction: physiologic roles and putative physiopathological implications. *Peptides*. 2009; 30: 139-145.
- Castillo RH, Hernández LJJ, Berruecos JM, López AJJ. Comportamiento reproductivo del borrego tabasco mantenido en climas tropicales. III. Pubertad y duración del estro. *Téc. Pec. Méx.* 1977; 32-35.
- Cerna C, Porras A, Valencia MJ, Perera G, and Zarco, L. Effect of an inverse subtropical (19° 13' N) photoperiod on ovarian activity, melatonin and prolactin secretion in pelibuey ewes. *Anim. Reprod. Sci.* 2000; 60–61: 511–525.
- Cerna CC, Porras AA, Zarco QL, Valencia MJ. Efecto del fotoperiodo artificial sobre el reinicio de la actividad ovárica postparto en la oveja pelibuey. *Vet. Méx.* 2004; 35: 179-185.
- Chalivoix S, Bagnolini A, Caraty A, Cognie J, Malpoux B, Dufourny L. Effects of Photoperiod on Kisspeptin Neuronal Populations of the Ewe Diencephalon in Connection with Reproductive Function. *J. Neuroendocrinol.* 2010, 22, 110–118.
- Chemineau P, Daveau A, Cognié Y, Aumont G and Chesneau D. Seasonal ovulatory activity exists in tropical creole female goats and black belly ewes subjected to a temperate photoperiod. *BMC Physiol.* 2004, 4:12.
- Chemineau P, Malpoux B. Control of sheep and goat reproduction: use of light and melatonin. *Ani. Reprod. Sci.* 1992; 30:157-184.
- Clarke JL. Control of GnRH secretion: One step back. *Front. Neuroendocrinol.* 2011; 32: 367-375.
- Clarkson J, Han SK, Liu X, Lee K, Herbison AE. Neurobiological mechanisms underlying kisspeptin activation of gonadotropin-releasing hormone (GnRH) neurons at puberty. *Mol. Cell. Endocrinol.* 2010; 324: 45-50.
- Clarkson J, Herbison AE. Development of GABA and glutamate signaling at the GnRH neuron in relation to puberty. *Mol. Cell. Endocrinol.* 2006; 244-255: 32–38.
- Cortés ZJ. Reinicio de la actividad ovárica posparto en ovejas pelibuey paridas en diferentes épocas del año. Tesis de Doctorado. Fac. de Med. Vet. y Zoot. Universidad Nacional Autónoma de México. México, 1993.
- Cruz LC, Fernández-Baca S, Álvarez LJ, Perez RH. Variaciones estacionales en la presentación de la ovulación, fertilización y sobrevivencia embrionaria de ovejas tabasco en el trópico húmedo. *Vet. Méx.* 1994; 25: 23-27.
- Cuellar A. Perspectivas de la producción ovina en México para el año 2010. *Rev. del Borrego.* 2010; 86: 1-5.
- De Tassigny XD, Colledge WH. The roll of kisseptin signaling in reproduction. *Physiology.* 2010; 25: 207-217.
- Del Río AV. Edad a la pubertad durante la época reproductiva en corderas pelibuey hijas de ovejas con actividad reproductiva estacional o continua. Tesis de licenciatura. Fac. de Med. Vet. y Zoot. Universidad Nacional Autónoma de México. México, 2011.
- Delgadillo JA, Gelez H, Ungerfeld R, Hauken PAR, Martin GB. The 'male effect' in sheep and goats- Revisiting the dogmas. *Behav. Brain Res.* 2009; 200: 304-314.

- Derqaoui, L. (1993). Onset of puberty and development of reproductive capacity in d'man and sardi breeds of sheep and their crosses. Ph.D. Thesis, Agronomy and Veterinary Medicine Institute, Rabat.
- Dobson H, Fergani C, Routly JE, Smith RF. Effects of stress on reproduction in ewes. *Ani. Reprod. Sci.* 130 (2012) 135-140.
- Dýrmundsson OR. Natural factors affecting puberty and reproductive performance in ewe lambs: a review. *Livest. Prod. Sci.* 1981; 8: 55-65.
- Ebling EJ, Barrett P. The Regulation of Seasonal Changes in Food Intake and Body Weight. *J. Neuroendocrinol.* 2008; 20: 827-833.
- Ebling EJ, Foster DL. Photoperiod requirements for puberty differ from those for the onset of the adult breeding seasonal in female sheep. *J. Reprod. Fertil.* 1988; 84: 283-293.
- Ebling EJ, Foster DL. Pineal melatonin rhythms and the timing of puberty in mammals. *Experientia.* 1989; 45: 946-954.
- Ebling EJ. Fotoperiodic regulation of puberty in seasonal species. *Mol. Cell. Endocrinol.* 2010; 324: 95-101.
- Ebling EJ. The neuroendocrine timing of puberty. *Reproduction.* 2005; 129: 675-683.
- Elias CF. Review Leptin action in pubertal development: recent advances and unanswered questions. *Trends Endocrinol. Metabol.* 2012; 23: 9-15.
- Eloy AMX, Simplicio AA, Foote WC. Chapter 7: Reproduction in sheep. Hair sheep production in tropical and subtropical regions. University of California. 1990. 97-111.
- Figueiredo EAP, Shelton M, Barbieri ME. Chapter 2. Available Genetic Resources: the origin and classification of the world's sheep. Hair Sheep Production in tropical and sub-tropical regions, University of California, Davis. 1990: 6-23.
- Foster DL, Ebling FJ, Claypool LE. Timing of puberty by photoperiod. *Reprod. Nutr. Dévelop.* 1988; 28: 349-364.
- Foster DL, Jackson ML. Puberty in Sheep. In: *The Physiology of Reproduction*. Knobil E, Neill JD, (Eds), 3rd Ed. Academic Press, New York, 2006: 2127-2176.
- Foster DL, Ryan K. Mechanisms governing onset on ovarian cyclicity at puberty in the lamb. *Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys.* 1979, 1369-1380.
- Foster DL, Yellon MS and Hoslter OD. Internal and external determinants of the timing of puberty in the female. *J. Reprod. Fertil.* 1985; 75: 327-344.
- Foster DL, Yellon MS, Holster DH. Internal and external determinants of the timing of puberty in the female. *J. Reprod. Fertil.* 1985; 75: 327-344.
- Foster DL, Yellon SM. Are ambient short-day cues necessary for puberty in a short-day breeder? *Biol. Reprod.* 1988; 30: 821-829.
- Foster DL. Mechanism for delay of first ovulation in lambs born in the wrong season (Fall). *Biol. Reprod.* 1981, 25: 85-92.
- Fu L, Van del Pon AN. Kisspeptin Directly Excites Anorexigenic Proopiomelanocortin Neurons but Inhibits Orexigenic Neuropeptide Y Cells by an Indirect Synaptic Mechanism. *J. of Neurosci.* 2010, 30:10205-10219.

- García ME. Efecto de la edad a la pubertad durante la época de anestro en corderas pelibuey hijas de ovejas con actividad reproductiva estacional o continua. Tesis de licenciatura. Escuela de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Autónoma "Benito Juárez" de Oaxaca. Oaxaca, Oax. 2011.
- Gelez H, Fabre-Nys C. The "male effect" in sheep and goats: a review of the respective roles of the two olfactory systems. *Horm. Behav.* 2004; 46: 257-271.
- Gingerich S, Wang X, Lee PKP, Dhillon SS, Chalmers JA, Koletar MM, Belsham DD. The generation of an array of clonal, immortalized cell models from the rat hypothalamus: analysis of melatonin effects on kisspeptin and gonadotropin-inhibitory hormone neurons. *Neuroscience.* 2009; 162: 1134-1140.
- Gómez-Brunet A, Malpoux B, Daveau A, Tragnat C, Chemineau P. Genetic variability in melatonin secretion originates in the number of pinealocytes in sheep. *J. Endocrinol.* 2002;172: 397-404.
- Gómez-Brunet A, Santiago-Moreno J, Chemineau P, Malpoux B, López-Sebastián A. Melatonin secretion during postnatal development in wild and domestic female lambs. *Ani. Reprod. Sci.* 2010, 119: 24-30.
- Gómez-Brunet A, Santiago-Moreno J, Malpoux B, Chemineau P, Tortonese DJ, Lopez-Sebastian A. Ovulatory activity and plasma prolactin concentrations in wild and domestic ewes exposed to artificial photoperiods between the winter and summer solstices. *Ani. Reprod. Sci.* 2012; 132: 36-43.
- González A, Murphy BD, Foote WC, Ortega E. Circannual estrous variations and ovulation rate in pelibuey ewes. *Small Ruminant Res.* 2002; 8: 225-232.
- González GE, Castillo E, Cruz L, Bestem JA. Efecto del nivel de complementación sobre la ganancia de peso de corderos pelibuey estabulados. *Vet. Méx.* 1997; 28: 137-145.
- Gonzalez-Reyna A., Solís R. J. Los sistemas de reproducción ovina en México: estado actual y perspectivas. Memoria 1er Taller sobre ovinos de pelo del Golfo y Noroeste de México: hacia un programa nacional de mejoramiento ovino". UAT-UAM, Ciudad Victoria, Tamaulipas México. 2000; 2-29.
- Goodman RL, Lehman MN, Smith, JT, Coolen, LM, De Oliveira CV, Jafarzadehshirazi MR, Pereira A, Iqbal J, Caraty A, Ciofi P, Clarke IJ. Kisspeptin neurons in the arcuate nucleus of the ewe express both dynorphin and neurokinin B. *Endocrinology.* 2007; 148: 5752-5760.
- Hanocq E, Bodin L, Thimonier J, Malpoux B, Chemineau P. Genetic parameters of spontaneous spring ovulatory activity in mérinos d'Arless sheep. *Genet. Select. Evol.* 1999; 31: 77-90.
- Hausman GJ, Barb CR, Lents CA. Leptin and reproductive function. *Biochimie.* 2012; 94: 2075-2081.
- Hawken PAR, Martin GB. Sociosexual stimuli and gonadotropin-releasing hormone/luteinizing hormone secretion in sheep and goats. *Domest. Anim. Endocrin.* 2012; 43: 85-94.
- Herbosa CG, Wood RI, l'anso E, Foster DL. Prenatal photoperiod and the timing of puberty in the female lamb. *Biol. Reprod.* 1994; 50: 1367-1376.
- Heredia A, Méndez TM, Velázquez MA. Factores que influyen en la estacionalidad reproductiva de la oveja pelibuey. Memorias Reunión Nacional de investigación Pecuaria. Tamaulipas, México. 1991a: 15.
- Heredia AM, Méndez T, Velázquez M. Actividad ovarica de la oveja pelibuey durante el anestro estacional. Memorias V Congreso Nacional de Producción Ovina. San Cristobal de las Casas, Chiapas, Méx. 1991b: 153-161.

- Hillebrand JJG, De Wied D, Adan RAH. Review Neuropeptides, food intake and body weight regulation: a hypothalamic focus. *Peptides*. 2002; 23: 2283-2306.
- Hiney JK, Srivastava VK, Dees WL. Insulin-like growth factor-1 stimulation of hypothalamic kiss-1 gene expression is mediated by Akt: effect of alcohol. *Neuroscience*. 2010; 166: 625-632.
- Huffman LJ, Inskeep EK, Goodman RL. Changes in episodic luteinizing hormone secretion leading to puberty in the lamb. *Biol. Reprod.* 1987; 37: 755-761.
- Jovanovic Z, Yeo GSH. Central leptin signaling: Beyond the arcuate nucleus. *Auton. Neurosci.* 2010; 156: 8-14.
- Karsch FJ, Bittman EL. Neuroendocrine basis of seasonal reproduction. *Recent Prog. Horm. Res.* 1984; 40: 185-229.
- Keisler DH, Inskeep EK, Dailey RA. Roles of pattern of secretion of luteinizing hormone and the ovary in attainment of puberty in ewe lambs. *Domest. Anim. Endocrin.* 1985; 2: 123-132.
- Keller M, Lévy F. The main but not accessory olfactory system is involved in the processing of socially relevant chemosignals in ungulates. *Front Neuroanat.* 2012; 6: 1-8.
- Kennaway DJ, Gilmore TA, Dunstan EA. Pinealectomy delays puberty in ewe lambs. *J. Reprod. Fert.* 1985; 74: 119-125.
- Land RB. Reproduction in young sheep: some genetic and environmental sources of variation. *J. Reprod. Fert.* 1978; 52: 427-436.
- Legan SJ, Winans SS. The Photoneuroendocrine Control of Seasonal Breeding in the Ewe. *General and Comparative. Endocrinology.* 1981; 45, 317-328.
- Lehman MN, Coolen LM, Goodman RL. Minireview: Kisspeptin/Neurokinin B/Dynorphin (KNDy) Cells of the Arcuate Nucleus: A Central Node in the Control of Gonadotropin-Releasing Hormone Secretion. *Endocrinology* 2010a; 151: 3479-3489.
- Lehman MN, Ladha Z, Coolen LM, Hileman SM, Connors JM, Goodman RL. Neuronal plasticity and seasonal reproduction in sheep. *Eur. Jour. Neuros.* 2010b; 32: 2152-2164.
- Lehman MN, Merkley CM, Coolen LM, Goodman RL. Anatomy of kisspeptin neural network in mammals. *Brain Res.* 2010c; 1364: 90-102.
- Li Q, Rao A, Pereira A, Clarke IJ, Smith JT. Kisspeptin Cells in the Ovine Arcuate Nucleus Express Prolactin Receptor but not Melatonin Receptor. *J. Neuroendocrinol.* 2011; 23: 871-882.
- Lincoln GA, Andersson H, Loudon A. Review, Clock genes in calendar cells as the basis of annual timekeeping in mammals a unifying hypothesis. *J. Endocrinol.* 2003; 179: 1-13.
- Malpoux, B., Chemineau, P., Pelletier, J. Melatonin and reproduction in sheep and goats. *Melatonin: Biosynthesis, Physiological Effects and Clinical Applications.* CRC Press, Boca Raton, FL, 1993; 253-287.
- Martinez RR, Reyna SL, Torres HG, Mastache LA, Michel AA. Evaluación de la fertilidad en ciclos reproductivos de ocho meses durante tres estaciones en ovejas pelibuey en el trópico seco mexicano. *Rev. Científica.* 2001; 5: 383-387.

- Martinez RR, Zarco QL. Efecto de los implantes subcutáneos de melatonina y la suplementación alimentaria, sobre la inducción de la actividad ovárica en ovejas pelibuey durante la época de anestro. *Vet. Méx.* 2001; 32: 237-247.
- Mason IL. White Virgin Island sheep. In: Mason IL, Prolific tropical sheep. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome, 1980: 48.
- Mateescu RG, Lunsford AK, Thonney, ML. Association between melatonin receptor 1A gene polymorphism and reproductive performance in Dorset ewes. *J. Anim. Sci.* 2009; 87:2485-2488.
- Medrano JA. Recursos animales locales del centro de México. *Arch. Zootec.* 49: 385-390. 2000
- Mercer RE, Chee MJS, Colmers WF. The role of NPY in hypothalamic mediated food intake. *Frontiers Neuroendocrinol.* 2011; 32: 398-415.
- Merkley CM, Porter KL, Coolen ML, Hileman SM, Billings HJ, Drews S, Goodman RL, Lehman MN. KNDy (kisspeptin/neurokinin B/Dynorphin) neurons are activated during both pulsatile and surge secretion of LH in the ewe. *Endocrinology* 2012; 153: 5406-5414.
- Mikkelsen JD, Simonneaux V. The neuroanatomy of the kisspeptin system in the mammalian brain. *Peptides.* 2009; 30: 26-33.
- Muccioli M, Lorenzi T, Lorenzi M, Ghe C, Arnoletti E, Raso GI, Castellucci M, Gualillo O, Meli R. Review Beyond the metabolic role of ghrelin: A new player in the regulation of reproductive function. *Peptides.* 2011; 32: 2514-2521.
- Mura MC, Luridiana S, Vacca GM, Bini PP, Cargangiu V. Effect of genotype at the MTNR1A locus and melatonin treatment of first conception in Sarda ewe lamb. *Theriogenology.* 2010; 74: 1579-1586.
- Nagatani S, Zeng Y, Keisler DH, Foster DL, Jaffe CA. Leptin regulates pulsatile luteinizing hormone and growth hormone secretion in the sheep. *Endocrinology.* 2000; 141: 3965-3975.
- Navarro VM, Castellano JM, Tena-Sempere M. Nuevas señales en pubertad: sistema KiSS-1/GPR54. *Endocrinol. Nutr.* 2007; 54: 299-306.
- Notter DR, Cockett NE, Hadfield. Evaluation of melatonin receptor 1a as a candidate gene influencing reproduction in an autumn-lambing flock. *J. Anim. Sci.* 2003; 81: 912-917.
- Notter DR, Smith JK, Akers MR. Patterns of estrous cycles, estrous behavior, and circulating prolactin in spring and summer in ewes selected for autumn lambing and exposed to ambient or long-day photoperiods. *Ani. Reprod. Sci.* 2011; 129: 30– 36.
- Ordóñez MR. Efecto de la suplementación sobre la edad a la pubertad en ovejas Tabasco a pastoreo en trópico húmedo. *Fac. Med. Vet. Zoot. Universidad Veracruzana,* 1985.
- Parhar I, Ogawa S, Kitahashi T. RFamide peptides as mediators in environmental control of GnRH neurons. *Prog. Neurobiol.* 2012; 98: 176-196.
- Partida DJ, Braña VD, Jiménez SH, Ríos RF, Buendía RG. Producción de carne ovina. Centro Nacional de investigación Disciplinaria en Fisiología y Mejoramiento Animal, SAGARPA. Ajuchitlán, Querétaro 2005; Libro Técnico N° 5.
- Pascual-Córdova A, Oliva-Hernández J, Hernández-Sánchez D, Torres-Hernández D, Suárez-Oporta ME, Hinojosa-Cuellar JA. Crecimiento postdestete y eficiencia reproductiva de corderas pelibuey con un sistema de alimentación intensiva. *Arch. Med. Vet.* 2009; 41: 205-212.

- Pelletier J, Bodin L, Hanocq E, Malpoux B, Teyssier J, Thimonier J, Chemineau P. Association between expression of reproductive seasonality and alleles of the gene for mel1a receptor in the ewe. *Biol. Reprod.* 2000; 62: 1096-1101.
- Poling MC, Kauffman AS. Organizational and activational effects of sex steroids on kisspeptin neuron development. *Front. Neuroendocrinol.* 2012; 34: 3-17.
- Ponce de León JM, Valencia ZM, Rodríguez AA, González PE. Efecto del sistema de alimentación y época de nacimiento sobre la aparición del primer celo en borregas pelibuey. *Memorias de la XV Reunión Anual del Instituto Nacional de Investigaciones Pecuarias.* 1981; 15: 39.
- Porras AA, Zarco QLA, Valencia MJ. Estacionalidad reproductiva en ovejas. *Ciencia Veterinaria.* 2003; 9: 1-33.
- Porras, AA. Efectos del fotoperiodo artificial sobre la actividad reproductiva de la oveja pelibuey. D. Vet. Sci. Tesis, Universidad Nacional Autónoma de México, 1999.
- Pralong FP. Review Insulin and NPY pathways and the control of GnRH function and puberty onset. *Mol. Cell. Endocrinol.* 2010; 324: 82–86.
- Quiñones J, Bravo S, Paz E, Sepúlveda N. Detección en el polimorfismo en el gen del receptor de melatonina (MT1) en la oveja criolla aurauca. *Int. J. Morphol.* 2012; 30: 546-549.
- Ramirez DV, McCann SM. Comparison of the regulation of luteinizing hormone (LH) secretion in immature and adult rats. *Endocrinol.* 1963; 72: 452-464.
- Roa J, Aguilar E, Dieguez C, Pinilla L, Tena-Sempere M. New frontiers in kisspeptin/GPR54 physiology as fundamental gatekeepers of reproduction function. *Front. Neuroendocrinol.* 2008; 28: 48-69.
- Roa J, García-Galiano D, Castellano JM, Gaytan F, Pinilla L, Tena-Sempere M. Metabolic control of puberty onset: New players, new mechanisms. *Mol. Cell. Endocrinol.* 2010; 324: 87-94.
- Robinson JE, Karsh FJ. Refractoriness to inductive day lengths terminates the breeding season of the Suffolk ewe. *Biol. Reprod.* 1984; 31: 656-663.
- Robinson JE, Wayne NL, Karsch FJ. Refractoriness to inhibitory day lengths initiates the breeding season of the Suffolk ewe. *Biol. Reprod.* 1985, 32; 1024-1030.
- Rodríguez MR. Efecto de la suplementación sobre el inicio de la pubertad en la borrega tabasco o pelibuey. Tesis de doctorado. Fac. de Med. Vet. Y Zoot. Universidad Nacional Autónoma de México. México, 1991.
- Rojas HC, Ledezma JJH, Berruecos JM, Angeles JLL. Comportamiento reproductivo del borrego tabasco mantenido en clima tropical. III. Pubertad y duración del estro. *Tec. Pec. Méx.* 1977; 32:32.
- Roldán RA. Identificación de ovejas pelibuey paridas en la época de anestro con reinicio temprano de la actividad ovárica posparto. Tesis de licenciatura. Fac. de Med. Vet. y Zoot. Universidad Nacional Autónoma de México. México, 2009.
- Sakamoto K, Wakabayashi Y, Yamamura T, Tanaka T, Takeuchi Y, Mori Y, Okamura H. A population of kisspeptin/neurokinin B neurons in the arcuate nucleus may be the central target of the male effect phenomenon in goats. *Plos One.* 2013; 1-12.
- SAS/STAT User's Guide (computer program) version 6.05 Edición SAS Institute INC, Cary NC. USA, 1988.

- Saucedo MP. Historia de la ganadería en México. 1ra Edición Méx. D. F. UNAM, Dirección General de Publicaciones, 1984.
- Schillo KK, Hall, Effects of nutrition and season on the onset of puberty in the beef heifer. *J. Anim. Sci.* 1992; 70: 3994-4005.
- Schneider JE. Energy balance and reproduction. *Physiol. Behav.* 2004; 81: 289-317.
- Shivers BD, Harlan RE, Morrell JI, Pfaff DW. Absence of oestradiol concentration in cell nuclei of LHRH-immunoreactive neurons. *Nature.* 1983; 304: 345-7.
- Simonneaux V, Ansel L, Revel FG, Klosen P, Pévet P, Mikkelsen JD. Kisspeptin and seasonal control of reproduction in hamsters. *Peptides.* 2009; 30: 146-153.
- Skipor J, Wasowska B, Picard S, Thiéry J. Access of dopamine to the median eminence and brain throughout local vascular pathways in sheep. *Reprod. Biol.* 2004; 4: 91-106.
- Smith JT, Clarke LJ. Seasonal breeding as a neuroendocrine model for puberty in sheep. *Mol. Cell. Endocrinol.* 2010; 324: 102-109.
- Smith JT. The role of kisspeptin and gonadotropin inhibitory hormone in the seasonal regulation of reproduction in sheep. *Domest. Anim. Endocrinol.* 2012; 43: 75-84.
- Srikandakumar A, Ingraham RH, Ellsworth M, Arachabald LF, Liao A, Godke RA. Comparison of a solid phase, no extraction radioimmunoassay for progesterone with extraction for monitoring luteal function in the mare, bitch and cow. *Theorology* 1986; 26: 779-793.
- Stütz AM, Morrison CD, Argyropoulos G. Review The Agouti-related protein and its role in energy homeostasis. *Peptides.* 2005; 26: 1771-1781.
- Sullivan SD, Moenter SM. Gamma-Amino butyric acid neurons integrate and rapidly transmit permissive and inhibitory metabolic cues to gonadotropin-releasing hormone neurons. *Endocrinology.* 2004; 145: 1194-1202.
- Teyssier J, Migaud M, Debus N, Maton C, Bouquet PM, Bocquier F, Chemineau P, Malpoux P, Bodin L. Expression of seasonality in the merinos d'Arles ewe according to the genotype of the melatonin receptor (MT1) gene and feeding level. *World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, August 13-18, 2006, Belo Horizonte, MG, Brasil.*
- Teyssier J, Migaud M, Debus N, Maton C, Tillard E, Malpoux B, Chemineau P and Bodin L. Expression of seasonality in merinos d'Arles ewes of different genotypes at the MT1 melatonin receptor gene. *Animal.* 2011; 5: 329-336.
- Thiéry CJ, Chemineau P. Neuroendocrine interactions and seasonality. *Domest. Anim. Endocrinol.* 2002; 23: 87-100.
- Tillet Y, Picard S, Bruneau G, Ciofi P, Wanskowska M, Wójcik-Gładysz A, Polkowska J. Hypothalamic arcuate Neuropeptide Y-neurons decrease periventricular somatostatin-neuronal activity before puberty in the female lamb: Morphological arguments. *J. Chem. Neuroanat.* 2010; 40: 265-271.
- Trecherel E, Batailler M, Chesneau D, Delagrangé P, Malpoux B, Chemineau P, Migaud M. Functional characterization of polymorphic variants for ovine MT1 melatonin receptors: Possible implication for seasonal reproduction in sheep. *Ani. Reprod. Sci.* 2010; 122: 328-334.
- Trujillo QM, Gallegos SJ. Los días artificiales largos inducen el anestro en ovejas pelibuey con patrón reproductivo continuo. *Agrociencia* 2007; 41: 513-519.

- Ulloa-Arvizu R, Gayosso-Vázquez A, Alonso MR. Origen genético del ovino criollo mexicano (*Ovis aries*) por el análisis del gen Citocromo C oxidasa subunidad I. *Téc. Pecu. Méx.* 2009; 47: 323-328.
- Ungerfeld R, Forsberg M, Rubianes E. Overview of the response of the anoestrous ewes to the ram effect. *Reprod. Fertil. Dev.* 2004; 16: 479-490.
- Valencia MJ, Arroyo LJ. ¿Existe actividad reproductiva anual continua en la oveja pelibuey?. *Memorias del Curso Internacional Fisiología de la Reproducción en Rumiantes*; 2005; Montecillos, Texcoco (Edo. de Mex) México: Colegio de postgraduados, 2005:106-116.
- Valencia MJ, Porras AA, Mejía O, Berruecos JM, Trujillo, Zarco L. Actividad reproductiva de la oveja pelibuey durante la época de anestro: influencia de la presencia del macho. *Revista científica* 2006; 16:136-141.
- Valencia MJ, Porras AA, Mejía VO, Berruecos JM, Zarco QL. Estacionalidad reproductiva de ovejas pelibuey (madres e hijas) seleccionadas para ciclar de manera continua. *Memorias del XXV Congreso Nacional de Buiatría*; 2001 agosto 16-18; Veracruz (Ver.) México. México (DF): Asociación de Médicos Veterinarios Especialistas en Bovinos, AC, 2001.
- Valencia MJ, Porras AA, Trujillo QJ, Berruecos JM, Zarco QL. Actividad ovárica de ovejas pelibuey seleccionadas o no para ciclar en forma continua en ausencia del macho. *Memorias del XXVII Congreso Nacional de Buiatría*; 2003 junio 12-14; 630 Villahermosa (Tabasco) México. México (DF): Asociación de Médicos Veterinarios Especialistas en Bovinos, AC, 2003:265.
- Valencia ZM, Castillo RH, Berruecos VJ. Reproducción y manejo del borrego tabasco o peligüey. *Tec. Pecu. Méx.* 1975; 29: 66-72.
- Valencia ZM, Gonzalez PE, Heredia AM. Estacionalidad reproductiva en la oveja pelibuey. *XV Reunión anual del INIP.* 1981.
- Velázquez IA, Cruz LC, Álvarez LJA. Efecto del nivel de suplementación sobre la presentación del primer estro en ovejas tabasco nacidas en verano. *Vet. Méx.* 1995; 26: 107-111.
- Vincent JN, McQuown EC, Notter DR. Duration of the seasonal anestrus in sheep selected for fertility in a fall-lambing system. *J. Anim. Sci.* 2000, 78: 1149-1154.
- Watson JH, Gamble LC, Puberty in the merino ewe with special reference to the influence of the season of the birth upon its occurrence. *Aust. J. Agris. Res.* 1961, 12: 124-138.
- Wiggins EL, Barker HB, Miller WW. Estrual activity in open rambouillet ewes. *J. Anim. Sci.* 1970; 30: 405-408.
- Yellon SM, Foster DL. Ontogeny of the pineal melatonin rhythm and implications for reproductive development in domestic ruminants. *Anita. Reprod. Sci.* 1992; 30: 91-112.
- Yellon SM, Longo LD. Effect of maternal pinealectomy and reverse photoperiod on the circadian melatonin rhythm in the sheep and fetus during the last trimester of pregnancy. *Biol. Reprod.* 1988; 39: 1093-1099.
- Zavala ER, Ortiz OJ, Ramón UJ, Montalvo MP, Sierra VA, Sanginés GJ. Pubertad en hembras de cinco razas ovinas de pelo en condiciones de trópico seco. *Zootecnia Trop.* 2008; 26: 465-473.

XI. ANEXOS

Figura 3. Fecha individual de la ocurrencia de la primera ovulación de corderas pelibuey hijas de ovejas con actividad reproductiva estacional o continua nacidas durante el otoño expuestas a un fotoperiodo natural o invertido (inductor adelantado).

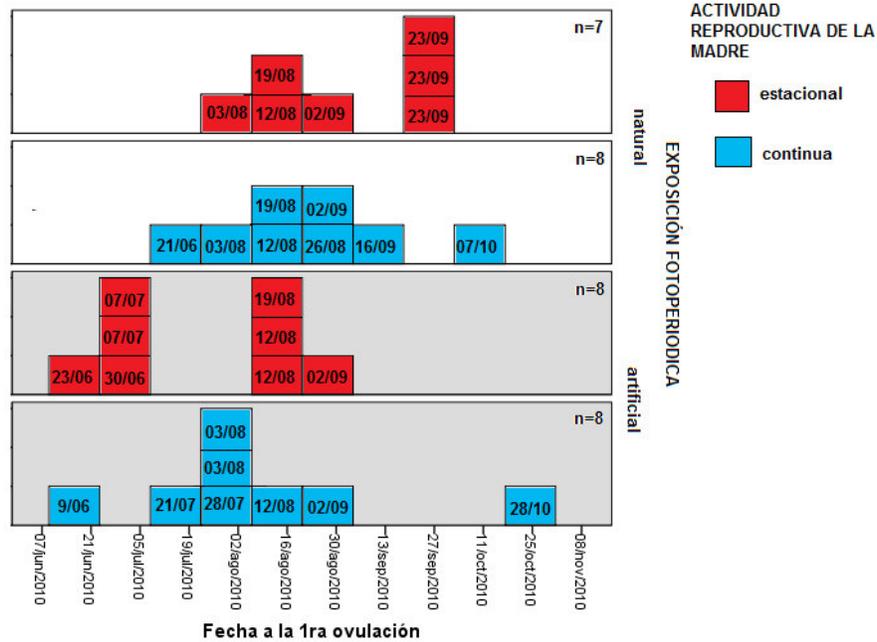


Figura 4. Edad en días a la primera ovulación individual de corderas pelibuey hijas de ovejas con actividad reproductiva estacional o continua nacidas durante el otoño expuestas a un fotoperiodo natural o invertido (inductor adelantado).

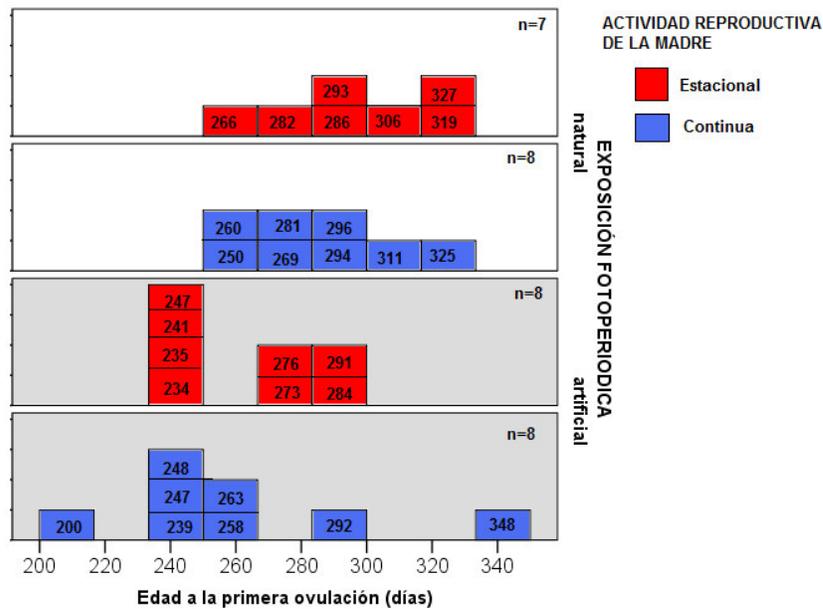


Figura 5. Peso corporal (kg) a la primera ovulación individual de corderas pelibuey hijas de ovejas con actividad reproductiva continua o estacional expuestas a un fotoperiodo natural o invertido (inductor adelantado).

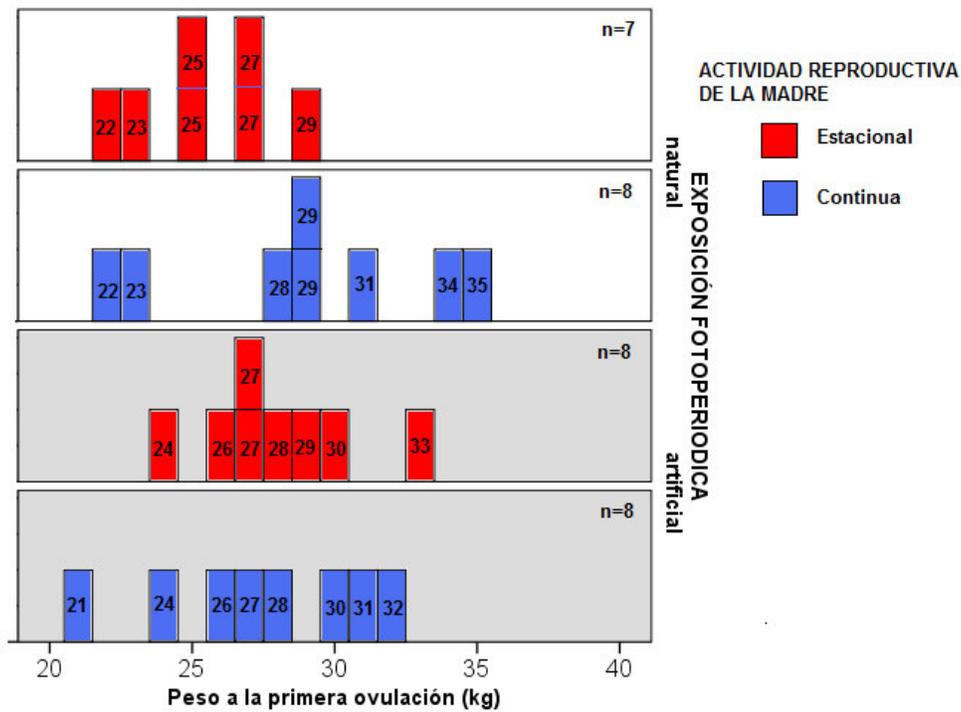


Figura 6. Ganancia diaria de peso (g) individual de corderas pelibuey hijas de ovejas con actividad reproductiva continua o estacional expuestas a un fotoperiodo natural o invertido (inductor adelantado).

