

11674

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO



MAESTRÍA EN CIENCIAS DE LA
PRODUCCIÓN Y DE LA SALUD ANIMAL

FES Cuautitlan

Efecto de la condición corporal sobre la
manifestación del comportamiento estral en
ovejas Pelibuey mantenidas en clima
subtropical húmedo durante dos épocas del
año

TESIS

PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRA EN CIENCIAS

PRESENTA

SARA OLAZARÁN JENKINS

TUTOR:

EUGENIO VILLAGÓMEZ AMEZCUA

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

MÉXICO D.F.

2005

m. 345236



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.

DECLARACIÓN.

El autor da consentimiento a la División de Estudios de Posgrado e Investigación de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia de la Universidad Nacional Autónoma de México, para que esta tesis esté disponible para cualquier tipo de intercambio bibliotecario.

MVZ Sara Olazarán Jenkins

AGRADECIMIENTOS

A Dios, en todas sus manifestaciones.

Al Dr. Eugenio Villagómez Amezcua Manjarrez, porque gracias a sus amplios conocimientos, gran empeño y disposición en la conducción de el presente trabajo, se ha logrado la realización del mismo.

Al M.V.Z. Juvencio Lagunes Lagunes, por el total apoyo brindado para el desarrollo de la fase experimental, y particularmente por representar para mi, un ejemplo de trabajo, honestidad y disciplina con gran sentido humanitario.

Al M.V. Z. Felipe Marcos Sánchez, porque con gran disposición, fue un excelente colaborador en la fase experimental.

A los Doctores Carlos Vega y Murguía, Vicente Vega Murillo, Gonzálo Díaz de León Tobías y René Calderón Robles, por su apoyo y comprensión.

A mi jurado: Dr. Everardo González Padilla, Dr. Héctor Vera Ávila, Dr Héctor Jiménez Severiano, Dr. César A. Mejía Guadarrama, por sus acertadas observaciones y buena disposición en la revisión del presente trabajo.

A mis maestros y compañeros de la maestría, fue una etapa difícil pero llena de demostraciones de amistad.

CONTENIDO

RESUMEN	VI
ABSTRACT.....	VII
CAPITULO 1	
INTRODUCCIÓN.....	1
CAPÍTULO 2	
REVISIÓN DE LITERATURA.....	5
2.1 CARACTERÍSTICAS REPRODUCTIVAS DE LOS OVINOS DE PELO.....	5
2.1.1 Duración del estro y ciclo estral en ovinos de pelo.	
2.1.2 Duración de la gestación en ovinos de pelo.	
2.1.3 Aparición del primer estro posparto en ovinos de pelo.	
2.1.4 Intervalo entre partos en ovinos de pelo.	
2.1.5 Fertilidad y prolificidad en ovinos de pelo.	
2.1.6 Épocas de menor y mayor actividad reproductiva en ovinos de pelo.	
2.2 ESTACIONALIDAD REPRODUCTIVA EN PEQUEÑOS RUMIANTES.....	9
2.2.1 Mecanismos fisiológicos responsables de la estacionalidad en pequeños rumiantes.	
2.3 CICLO ESTRAL DE LA OVEJA.....	13
2.4 DESARROLLO FOLICULAR Y SU DIFERENCIACIÓN.....	14
2.4.1 Clases de folículos funcionales.	

2.4.1.1 Folículos primordiales.	
2.4.1.2 Folículos emergentes.	
2.4.1.3 Folículos que responden a gonadotropinas.	
2.4.1.4 Folículos dependientes de gonadotropinas.	
2.4.1.5 Folículo ovulatorio.	
2.4.2 Conversión del folículo que responde a gonadotropinas al folículo ovulatorio.	
2.4.2.1 Patrones “tipo onda” de desarrollo folicular en ovejas	
2.4.3 El mecanismo de selección y dominancia en la oveja.	
2.4.4 Co-dominancia: El desarrollo de más de un folículo dominante.	
2.5 MANIPULACIÓN DE LA NUTRICIÓN.....	24
2.5.1 Incremento de la tasa ovulatoria mediante la suplementación con energía-proteína.	
2.5.2 Efectos de los componentes de la dieta.	
2.6 INFLUENCIA DE LA NUTRICIÓN SOBRE EL EJE REPRODUCTIVO.....	26
2.6.1 Vías dependientes de Gonadotropinas y de Factores de Liberación.	
2.6.2 Vías independientes de Gonadotropina y de Factores de Liberación .	
2.6.3 Glucosa y metabolismo de hormonas.	
2.7 CONDICIÓN CORPORAL (CC) EN LA OVEJA.....	35
2.7.1 Efecto de la condición corporal en la tasa ovulatoria.	
2.7.2 Relación de la pérdida de grasa corporal con la fertilidad y prolificidad,	
 CAPÍTULO 3	
MATERIALES Y MÉTODOS.....	41
3.1 Generales.	
3.2 Animales.	

3.3	Incidencia de la presentación de estros y duración del ciclo estral.	
3.4	Duración e intensidad del estro.	
3.5	Número ovulaciones , volumen ovárico y población folicular.	
3.6	ANÁLISIS ESTADÍSTICO.....	45

CAPÍTULO 4

RESULTADOS.....	47
------------------------	-----------

4.1 MANIFESTACIÓN ESTRAL

4.1.1	Duración e intensidad del estro.	
4.1.2	Duración del Ciclo Estral.	
4.1.3	Número de Cuerpos lúteos, Población folicular y Volumen ovárico.	

CAPÍTULO 5

DISCUSIÓN.....	49
-----------------------	-----------

5.1 MANIFESTACIÓN ESTRAL

5.1.1	Duración del estro.	
5.1.2	Duración del Ciclo Estral.	
5.1.3	Número de Cuerpos Lúteos, Población folicular y Volumen ovárico.	

CAPÍTULO 6

SUMARIO Y CONCLUSIONES.....	57
------------------------------------	-----------

CAPÍTULO 7

REFERENCIAS	58
--------------------------	-----------

CAPÍTULO 8

CUADROS Y FIGURAS 94

Cuadro 1 Composición del suplemento energético..... 94

Cuadro 2 Efecto de la época sobre la duración
e intensidad del estro..... 95

Cuadro 3 Efecto de la condición corporal sobre
la duración e intensidad del estro..... 96

Cuadro 4 Estructuras ováricas durante los días 11 a 13 del
ciclo estral en ovejas pelibuey..... 97

Cuadro 5 Efecto de la condición corporal (CC) sobre las estructuras
ováricas de ovejas pelibuey durante el mes de abril..... 98

Figura 1 Perfil de la variación en el número de estros al mes..... 99

Figura 2 Perfil de la variación en la duración del ciclo estral..... 100

RESUMEN

SARA OLAZARÁN JENKINS. EFECTO DE LA CONDICIÓN CORPORAL SOBRE LA MANIFESTACIÓN DEL COMPORTAMIENTO ESTRAL EN OVEJAS PELIBUEY MANTENIDAS EN CLIMA SUBTROPICAL HÚMEDO DURANTE DOS ÉPOCAS DEL AÑO. (Dirigida por: Eugenio Villagómez Amezcua).

Se estudió el efecto de la condición corporal (CC) agrupada en CC2 y CC3 durante marzo, abril, mayo (época seca; E1) y junio, julio, agosto (época de lluvias; E2) sobre la presentación de estros/mes (PEM), duración del ciclo estral (DCE), duración del estro (DE) y su intensidad (IE) y estructuras ováricas (EO), en 114 ovejas Pelibuey no lactantes, no gestantes, suplementadas energéticamente y mantenidas en clima subtropical húmedo. La CC se estimó cada 15 días. La PEM se registró diariamente, utilizando hembras androgenizadas (HA) y con la misma información se estimó DCE. DE e IE, se estimaron por observación de 20 ovejas con ayuda de HA, 1 h de cada 3, en cada una de las 2 épocas. Para EO, en abril se examinaron el número de cuerpos lúteos (CL), folículos chicos (FCH), grandes (FG) y volumen ovárico (VO), mediante laparotomías en 5 ovejas con manifestación estral (CME) y 5 sin manifestación estral (SME); VO y el diámetro de FCH y FG fueron obtenidos con un vernier. Las EO fueron analizadas por la opción Wilcoxon de SAS. La PEM fue transformada a porcentaje y se realizó un ANDEVA por GLM de SAS donde los efectos principales fueron mes o la E, CC y sus interacciones. El mes afectó la PEM ($P < .05$) y se observó una interacción ($P = .08$) en la cual las ovejas con CC 2 tuvieron menor PEM durante marzo y abril. DCE no fue afectada por el mes ni por la CC. DE e IE no fueron afectadas por las épocas seleccionadas ni por CC. El tratamiento afectó CL (CME=1.8±.5 y SME=1±.7; $P < 0.05$) y VO (CME=4.5 ± 1.8 y SME=1.7±1.5; $P < 0.05$). La CC afectó CL (CC2=1±.2 y CC3= 2±.31; $P < 0.05$) y el VO (CC2=1.8 ± .5 y CC3=5.4±.7). Los resultados del presente estudio indican que la disminución de la manifestación estral observada en los meses de seca, se debe en parte a una interacción entre la época de menor disponibilidad de forrajes con una menor cantidad de reservas corporales en el animal.

Palabras claves: Estacionalidad, Condición Corporal, Estro, Pelibuey

ABSTRACT

SARA OLAZARÁN JENKINS. EFFECT OF BODY CONDITION ON ESTRAL MANIFESTATION IN PELIBUEY EWES KEPT UNDER SUBTROPICAL HUMID CONDITIONS OVER TWO SEASONS OF THE YEAR. (Directed by: Eugenio Villagómez Amezcua).

The effect of body condition (CC), grouped in CC2 and CC3 during March to May (dry season; E1) and June to August (rainy season; E2), on number of estrus/month presentation (PEM), length of estrous cycle (DCE), length of estrus (DE), its intensity (IE) and ovary structures (EO) were studied in 114 non lactating, non pregnant Pelibuey ewes, supplemented with energy and kept under subtropical humid weather. CC was measured every 15 days. PEM was registered daily using androgenized females (HA), with this information DCE was estimated. DE and IE were estimated, by observation of 20 ewes, using HA, during 1h every 3 h in each of the two seasons. To evaluate EO, during the month of April, the number of luteal cells (CL), small follicles (FCH), large follicles (FG) and ovaric volume (VO), through laparotomy, were examined in 5 ewes showing estral activity (CME) and 5 without it (SME). VO and FCH and FG diameter were measured using a vernier. EO was analyzed with the Wilcoxon option of SAS. The PEM were transformed to the percentage scale and an ANOVA was performed using GLM procedure of SAS, where the main effects were month or E, CC and their interactions. Month was significant for PEM ($P < .05$). An interaction ($P=.08$) was observed where CC2 ewes had less PEM during March and April. DCE was not affected neither by the month nor by CC. DE and IE were not affected by the seasons studied or by CC. Treatment affected CL (CME= $1.8 \pm .5$ and SME= $1 \pm .7$; $P < 0.05$), and VO (CME= 4.5 ± 1.8 and SME= 1.7 ± 1.5 ; $P < 0.05$). CC affected CL (CC2= $1 \pm .2$ and CC3= $2 \pm .31$; $P < 0.05$), and VO (CC2= $1.8 \pm .5$ and CC3= $5.4 \pm .7$). These results suggest that the diminution of estral manifestation observed during the dry season, is partially due to an interaction between the season with lower availability of forages and the low body reserves of the animals.

Key words: Seasonality, body condition, estrus, Pelibuey.

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN

De acuerdo a la Asociación Mexicana de Criadores de Ovinos (AMCO), en el país existen aproximadamente 50 mil productores con pequeños rebaños de ovinos. El rebaño nacional es de 6,045,999 cabezas, distribuidos en el centro (55%), norte (23%), sureste (16%) y resto del país (4%). (C.E.A. SAGARPA, 2000). Sin embargo a pesar de la importante población ovina con que se cuenta, en nuestro país se gastan al año aproximadamente 57 millones de pesos en importaciones de productos ovinos provenientes de Oceanía, Estados Unidos y Chile principalmente. Las regiones tropicales representan un potencial importante para la producción ovina debido principalmente a la cantidad de forraje que ahí se produce (Shelton y Figuereido, 1990). En estas regiones los ovinos de razas de pelo se han adaptado y desarrollado debido a que manifiestan características productivas tales como adaptabilidad al medio, buena prolificidad y precocidad (Alvarez y col., 1993) y aceptable eficiencia reproductiva a través del año (Acosta, 1982; Albuérne y col., 1996). Sin embargo, algunos investigadores han encontrado evidencias experimentales que indican que en las ovejas Pelibuey se presenta una disminución de la actividad reproductiva durante ciertas épocas del año (Goodman, 1988; Heredia y col., 2002) Existe vasta información sobre el comportamiento reproductivo estacional de las ovejas de razas de lana originarias de climas templados y (o) fríos (Bittman y col, 1983; Perret, 1986; Karsch y col. 1989). De acuerdo a dicha información, se sabe que las ovejas de estas razas comienzan su estación reproductiva cuando los días se van acortando, condición que permite el establecimiento de los nacimientos de las crías en la primavera (Ortavant y col., 1985; Martinet y Mondain-Monval M, 1993). En estos animales durante la época de actividad reproductiva, el ciclo estral dura de 16 a 17 días e implica una secuencia de eventos regulados por el eje hipotálamo – hipófisis - gónadas. Las variaciones en el fotoperiodo que se manifiestan de forma evidente

en latitudes extremas y son prácticamente nulas a nivel del ecuador, determinan la expresión de la actividad reproductiva estacional en los ovinos de razas de lana originarias de climas templados. Esta actividad estacional representa un ritmo biológico circanual que aparentemente es de carácter endógeno y por lo tanto el fotoperiodo solo parece ser un elemento ambiental que sincroniza su expresión. Lo anterior, de tal manera que la exposición al fotoperiodo en aumento que ocurre a partir de primavera, seguido por el cambio en el sentido de variación del fotoperiodo como el que ocurre después del solsticio de verano (cambio de aumento a disminución del fotoperiodo) y la exposición por tiempo variable al fotoperiodo en disminución, son los elementos ambientales que aparentemente sincronizan el inicio de la fase de actividad reproductiva. Por otra parte, la terminación de la fase de actividad reproductiva no parece estar determinada por el cambio opuesto en el sentido de variación del fotoperiodo (disminución a aumento) y exposición a fotoperiodo en aumento, sino que parece depender de un fenómeno de refractoriedad al fotoperiodo y requerir del funcionamiento tiroideo normal como elemento permisivo. La duración de la fase de actividad reproductiva varía considerablemente dependiendo de la raza y de la localización geográfica (3 a 9 meses), sin embargo en todos los casos abarca por lo menos gran parte del otoño (Bronson, 1988; Alabart, 1991).

Para el caso de las ovejas de razas de pelo, la existencia o no de un patrón estacional en su actividad reproductiva es controversial. En ovejas West African estabuladas, con buen manejo alimenticio y separadas del macho, se ha descrito una ausencia de estacionalidad reproductiva con continua actividad cíclica ovárica a través del año (Delpino y col., 1993). Asimismo, en ovejas de pelo (Santa Inés, Rahamani) con un manejo tradicional en zonas subtropicales y tropicales, se ha encontrado también actividad cíclica ovárica a través de todo el año (Figuereido y col., 1980; Girao y col., 1984; Aboul-Naga y col., 1987; Coelho, 2001; Sasa y col., 2001;). En contraste, diversos grupos de investigadores han observado en ovejas Pelibuey una disminución en la presentación de estros al final del invierno y primavera (Peña, 1976; Valencia, 1981; Acosta, 1982; Rodríguez y col., 1989;

Castillo, 1990; Heredia, 1994;). Asimismo, se ha observado que en rebaños de ovejas Pelibuey la frecuencia de servicios, varía a través de los meses del año (Fuentes, 1983; González-Reyna, 1990; González-Stagnaro, 1991; Galina y col., 1996). En general, en los rebaños de ovejas Pelibuey se han documentado variaciones estacionales en la presentación de celos y de montas fértiles. Estas variaciones se expresan como incrementos y decrementos graduales en la frecuencia de estos eventos reproductivos en el rebaño a través del año, con épocas relativamente definidas y repetibles entre años en las que se presenta una mayor concentración de celos y montas fértiles. Sin embargo, esta aparente estacionalidad reproductiva no parece estar asociada con la variación anual del fotoperiodo (González-Reyna, 1990; González-Stagnaro, 1991), sino más bien con los patrones de precipitación pluvial, alcanzándose los máximos de actividad estral, fertilidad y precipitación pluvial en forma simultánea (González-Stagnaro, 1980; González-Stagnaro, 1991). Así, aunque algunos investigadores han señalado entre dos y cuatro épocas anuales de mayor actividad sexual y fertilidad, a diferencia de la clásica estacionalidad observada en ovejas de razas de lana (González-Stagnaro, 1983), en algunos casos la variación estacional de los celos y la ocurrencia individual de tres partos cada dos años, hace que las épocas de parto varíen para el mismo animal de año a año (González-Stagnaro, 1983).

Las investigaciones realizadas a la fecha, dejan serias dudas en cuanto a la existencia de un comportamiento reproductivo estacional en la raza Pelibuey, que represente un ritmo biológico endógeno sincronizado en su expresión por el fotoperiodo, al igual que en las razas francamente estacionales. Asimismo, dichos estudios permiten suponer que los cambios en la disposición de alimento determinan de alguna manera la variación en el comportamiento reproductivo de las ovejas Pelibuey. Sin embargo, no existe información suficiente que permita concluir si en realidad los cambios en las reservas corporales del animal determinan la variación en la incidencia de estros observada en diversos estudios o si éstas interactúan con la estación del año. Estudios en otras especies indican que eventos reproductivos, tales como son la duración del ciclo estral, la duración

y presentación del estro y la función ovárica son afectados por las estaciones del año y son importantes por estar asociados con la fertilidad (Zakari y col. 1981; Villagómez y col.2000).

Por todo lo anterior, el objetivo del presente trabajo fue determinar el efecto de la condición corporal sobre la duración e incidencia del estro, duración del ciclo estral y la función ovárica en ovejas pelibuey durante los meses comprendidos entre la época de seca y la de lluvia en un clima subtropical húmedo.

CAPÍTULO 2

REVISIÓN DE LITERATURA

2.1. CARACTERÍSTICAS REPRODUCTIVAS DE LOS OVINOS DE PELO.

Edad a la pubertad en ovinos de pelo. Los estudios en ovejas de pelo como la Pelibuey y Santa Inés indican que la pubertad se presenta entre los 190 y 420 días de edad, con un peso entre los 13.6 y 23.6 Kg. y una media de 20.9 ± 2.4 Kg., lo cual representa el 69.0% del peso vivo adulto (González-Stagnaro y Goicochea, 1989; González-Reyna y col., 1991). Así por ejemplo, en un estudio con ovejas Pelibuey mantenidas en un sistema estabulado y con dietas integrales se obtuvo la pubertad a los 226 días de edad con 31.0 kg de peso vivo y en aquellas mantenidas en pastoreo y suplementadas el evento se observó hasta los 300 días con 22.8 kg (Fuentes y col., 1989). Por otro lado, Ponce de León y col. (1981), observaron que las corderas nacidas de enero a marzo presentan su primer estro antes que las nacidas entre junio y julio. Asimismo, Balcázar (1992) observó que la época del año en que nacen las corderas en el norte de Veracruz, influye en la edad y el peso en que alcanzan la pubertad. Independientemente del uso de suplementos, las corderas que nacieron a finales del invierno y principios de primavera alcanzan la pubertad a edad más temprana (siete meses y con menor peso (21 a 22 kg) comparadas con las que nacieron en el verano o el otoño, en las que el suplemento no adelantó el inicio de la pubertad (9 a 11 meses y 27 a 29 kg) por lo que este autor concluyó que el suplemento puede adelantar el inicio de la pubertad solo en ovejas nacidas durante la primavera, debido a que las ovejas nacidas en otras épocas tienen que esperar el inicio de la estación reproductiva, aunque superen el peso mínimo para empezar a ciclar al recibir un suplemento. Sin embargo, se ha observado que la edad a la pubertad de la oveja pelibuey tiene una alta correlación con el peso al nacer (Castillo y col., 1977; Rodríguez, 1979; Ortega, 1981)

2.1.1. Duración del estro y ciclo estral en ovinos de pelo.

La duración media del estro de la oveja pelibuey es de 27 h con un rango de 16 a 48 h (Cruz y col., 1982; Segura y col., 1991). Estos autores observaron que la duración del estro fue más corta en ovejas púberes y lactantes en comparación con las ovejas no lactantes. De la misma manera Castillo y col. (1977), evaluaron el comportamiento de la oveja Pelibuey y observaron que la duración del estro fue significativamente más corta en ovejas lactando (25.8 h), aunque en corderas fue de 29.7 h y al igual que los autores citados en un inicio, las ovejas no lactantes tuvieron una duración del estro mayor (31.2 h). Por otro lado, Valencia y col. (1975) observaron en Yucatán que la duración del estro en todo el rebaño de ovejas Pelibuey estudiado fue de 34.3 ± 12.8 h.

El ciclo estral en la oveja Pelibuey normalmente tiene una duración promedio de 17 días. Sin embargo, se puede encontrar un rango de 16 a 20 días, lo cual puede atribuirse a la edad de la oveja y (o) al estrés calórico (González, 1977; Cruz y col., 1982; Padilla, 1987; Rodríguez y col., 1991).

2.1.2. Duración de la gestación en ovinos de pelo.

La duración de la gestación de las ovejas Pelibuey es de 149 ± 2 días (Castillo y col. 1972), valor similar a los encontrados en otras razas ovinas. Valencia y col. (1985) reportaron que el rango de duración de la gestación de un rebaño en Yucatán fue de 140 a 158 d. Esta característica es más corta en ovejas con trillizos (148.9 días) en comparación con partos simples (149.5) o dobles (149.3 días); (Valencia y González, 1983). En el primer parto la duración de la gestación es mas corta que en las ovejas multiparas (González-Stagnaro, 1984).

2.1.3. Aparición del primer estro posparto en ovinos de pelo.

El intervalo comprendido entre el parto y la presentación del primer estro fluctúa entre 25 y 60 días (Castillo y col., 1972; Fuentes y col., 1983; Valencia, 1983; Rodríguez, 1983), por lo que es posible que éste se presente antes del destete, una vez que se ha completado la involución uterina.

2.1.4. Intervalo entre partos en ovinos de pelo.

El intervalo entre partos, bajo un sistema de monta natural en promedio es de 248.5 días (Castillo y col., 1972). El intervalo entre partos está afectado por la época de partos y la presencia de lluvias. Una variación en la disponibilidad de nutrimentos, hace que la estacionalidad sea un factor que repercute directamente en el intervalo parto- 1er servicio, prolongándolo en aquellas ovejas que parieron durante el otoño, invierno y primavera, respecto a las que paren en verano (Valencia y col., 1981).

2.1.5. Fertilidad y prolificidad en ovinos de pelo.

La fertilidad y la prolificidad están afectados por la edad, estadio de lactación y amamantamiento, intervalo parto-servicio, alimentación, época, lluvias y en especial por la CC; una CC entre 2-3 o >3 al momento del servicio permite mejorar la fertilidad en borregas (González-Stagnaro, 1991). Una media de 90-96% de fertilidad se considera una excelente respuesta de ovejas tropicales (Figuereido y col., 1983; González-Stagnaro, 1983). En nuestro país se reporta una mayor fertilidad en época de pastos abundantes, agosto-septiembre (80-100%; Valencia y col., 1981; Heredia y col., 1988), mientras que en Cuba es superior en marzo-abril lo que se atribuye a un efecto hembra (estimulación de hembras ciclando a hembras en anestro), antes que a un efecto estacional (Fuentes y col., 1983). En Venezuela el efecto estacional de las lluvias es evidente sobre la fertilidad (94.4 vs. 80.5% en época de lluvias y seca), así como sobre la prolificidad (1.43, 1.23 y 1.27 crías para ovejas paridas en enero-abril, mayo-agosto y septiembre-diciembre (González-Stagnaro, 1991), lo que concuerda con otros estudios con Pelibuey (Fuentes y col., 1983). Ovejas multíparas bajo suplementación, aumentaron su fertilidad de 64.3 a 75.9% pero no la prolificidad (González-Stagnaro, 1983). La prolificidad es más elevada en ovejas adultas que en las primíparas (1.14 vs 1.07) (González-Stagnaro, 1983). La fertilidad es mayor en las hembras no lactando o que amamantan una cría que en las que amamantan dos o

más: 94 y 91.6 vs 83% y varía en relación directa con el intervalo parto-servicio; para lapsos entre 45 y 60 días se consigue la mayor fertilidad y prolificidad: 88.2% y 1.21 crías, disminuyendo con intervalos menores (González-Stagnaro, 1983). El pobre comportamiento de ovejas con baja condición corporal al parto (< 2, escala 1-5), mejora ampliamente para CC entre 2-3 al reducir el lapso parto-celo en 20 días, aumentar la fertilidad en 16%, la prolificidad en 6% y peso al nacimiento en 18% (González-Stagnaro, 1991).

2.1.6. Épocas de menor y mayor actividad reproductiva en ovinos de pelo.

La existencia o no de un patrón estacional en el comportamiento reproductivo de las ovejas de razas de pelo es controversial. Distintos grupos de autores concluyen que las ovejas de pelo mantenidas en clima tropical son animales que poseen actividad reproductiva durante todo el año. Así por ejemplo, se ha reportado que ovejas de pelo en Indonesia, no presentan una estación reproductiva definida (Obst y col., 1980). En ovejas de la raza Peulth en Nigeria, no detectaron hembras en anestro a través del año (Yenikoye y col., 1982), En nuestro continente, en la región sudeste de Brasil, reportan no encontrar estacionalidad reproductiva en ovejas de pelo de la raza Santa inés (Traldi, 1990; Coelho y col, 2000). Sin embargo en otros estudios se ha observado una disminución de la actividad reproductiva de ovejas de pelo durante ciertas épocas del año. Así, en un rebaño en Veracruz con 1400 ovejas Pelibuey en pastoreo, Ferrer y col., (2002) encontraron mayor presentación de estros en junio (90%), octubre (69%) y noviembre (84.3%) que en febrero (55%) aunque concluyen que probablemente se deba a factores como efectos de fotoperiodo, manejo del rebaño y de la alimentación. En el sureste mexicano, Heredia y col., 1991, observaron que independientemente del nivel de alimentación, la manifestación de estros fue menor en los meses de febrero a mayo (15%) con respecto al período de junio a enero (93%) en ovejas Pelibuey. González y col., (1992), trabajando con ovejas Pelibuey en Tamaulipas observaron que la proporción de ovejas en estro fue menor en los meses de marzo (40%) y abril (25%) con respecto al resto del

año; además estos autores mencionan que la tasa de ovulación también disminuyó en el período de menor actividad estral. Sin embargo, posteriormente los autores reportaron que ovejas de pelo de la región antes mencionada no tuvieron diferencias en el porcentaje de presentación de estros entre los meses de agosto (73.7%), octubre (71,9%), diciembre (86%), febrero (75%) abril (73.7%) y Junio (73.7%) (González y col., 2002). Sin embargo, los autores no precisan con claridad las posibles causas a los disentimientos obtenidos en sus estudios.

En otros países del Caribe también existen estudios que indican un comportamiento estacional de las ovejas de pelo. En Venezuela se reporta un 7.5% en la presentación de estros en las ovejas tropicales de la raza West African, entre los meses de enero-mayo (González, 1983). Asimismo, diversos estudios en Cuba indican que se presenta una disminución de la actividad reproductiva durante los primeros meses del año; no obstante Fuentes y col., 1986, estudiando ovejas en sistemas intensivos en Cuba, con buen manejo nutricional observaron que la presentación de estros fue superior al 96 % durante todos los meses del año y concluyeron que el déficit nutricional imperante en ovejas de ese país durante los primeros meses del año es la causa del bajo nivel de actividad ovárica de las ovejas. En contraste a lo anterior, en Yucatán, Valencia y col. (1981) observaron en ovejas Pelibuey estabuladas y con buen manejo nutricional una disminución de la presentación de estros en los meses de enero-abril (17%), no así de mayo a agosto (97%) y septiembre a diciembre (100%) (Valencia, 1981).

2.2. ESTACIONALIDAD REPRODUCTIVA EN PEQUEÑOS RUMIANTES.

Las hembras de pequeños rumiantes, como son algunas razas de ovejas de lana estrictamente estacionales y las cabras, presentan un anestro estacional, probablemente heredado de sus ancestros salvajes. En estos últimos, la estacionalidad reproductiva representa un mecanismo de adaptación para que el nacimiento de los jóvenes ocurra en un período favorable del año para su sobrevivencia y crecimiento. Entre las razas de ovinos y caprinos domésticos existe una variabilidad importante en cuanto a la duración y la intensidad del

anestro estacional. Este anestro tiene consecuencias importantes sobre la conducta reproductiva de los rebaños y la economía de las explotaciones. La elucidación de una parte de los mecanismos fisiológicos responsables de este anestro, ha permitido desarrollar técnicas simples para el control de las fecundaciones, especialmente utilizando la asociación entre tratamientos fotoperiódicos aplicables en edificios cerrados y el efecto macho que induce y sincroniza las ovulaciones, únicamente con la manipulación de los contactos entre ambos sexos.

En las razas originarias y criadas en zonas templadas (>35° en latitud), cuando los machos permanecen en contacto con las hembras, los partos ocurren únicamente durante algunos meses en el año (Perret, 1986). Esto se debe a que ambos sexos presentan variaciones estacionales marcadas de su actividad sexual. Así por ejemplo, las ovejas de la raza Ile-de-France, aisladas de machos enteros, manifiestan períodos prolongados de anovulación y anestro, alternados con períodos de ciclos ovulatorios y estrales (Thimonier y Mauleon, 1969). Por otro lado, las actividades ovulatoria y estral de cabras Alpinas están ausentes durante la mayoría del año (259 y 245 días, respectivamente); estas actividades empiezan a principios de octubre en el hemisferio norte (Chimineau y col., 1992). En estudios realizados en una misma región, se ha observado que dentro de cada especie, existen diferencias entre razas en relación a la duración y las fechas de inicio y fin de las actividades ovulatoria y estral (Avdi y col., 1993).

La fecha de inicio de estación sexual (Ricordeau 1982; Hanrahan 1987), la presencia de una actividad cíclica en abril (primavera; Hanocq y col., 1999) y la fertilidad después de una cubrición en mayo (50% Dorset, 25% Rambouillet y 25% Finnsheep) (primavera; Al-Shorepy y Notter, 1996), tienen una mediana heredabilidad (h^2 .20) que permite una selección eficaz para incrementar la fertilidad después de una cubrición en primavera (Al-Shorepy y Notter, 1997). Los machos ovinos y caprinos presentan también variaciones importantes de su

actividad sexual a lo largo del año. La actividad espermatogénica de los borregos Ile-de-France, medida directamente en términos de producción espermática por testículo o por la estimación del peso o volumen del testículo por palpación, es máxima en el verano e inicio del otoño y mínima al final del invierno y durante la primavera (Pelletier, 1971; Dacheux y col. 1981). La calidad espermática varía también; los corderos producen más espermatozoides anormales y los machos cabríos tienen menor motilidad progresiva de su esperma en primavera que en otoño, lo que produce una reducción muy marcada de la fertilidad del semen en las dos especies, ya sea en monta dirigida o en inseminación artificial (Corteel, 1977; Colas, 1980).

2.2.1. Mecanismos fisiológicos responsables de la estacionalidad en pequeños rumiantes.

En las razas de pequeños rumiantes domésticos originarias de zonas templadas, criadas en estas mismas zonas o en zonas subtropicales, la variación anual de la duración del día (fotoperíodo), es el factor principal del ambiente utilizado para sincronizar las variaciones de actividad sexual en el año. Los otros factores como la temperatura o la disponibilidad alimentaria desempeñan un papel secundario y son considerados como moduladores de esta actividad. En cambio en las zonas tropicales, donde la amplitud de las variaciones fotoperiódicas es menor, estos últimos factores determinan la actividad sexual de las razas de dichas regiones y existen indicios de que estos animales carecen de un ritmo biológico circanual sincronizado por el fotoperíodo presentando una estrategia reproductiva de tipo oportunista. En zonas tropicales, aunque las variaciones son menos marcadas que en las zonas templadas, resultados recientes muestran que el fotoperíodo tiene un papel bastante importante en el control de las variaciones estacionales reproductivas de especies estrictamente estacionales (Delgadillo y col., 2000).

Dos mecanismos principales controlan las variaciones estacionales: (a) un ritmo endógeno circanual de actividad neuroendócrina que aparece cuando los animales son mantenidos experimentalmente en fotoperíodo constante; (b) los cambios en

secreción de melatonina por la glándula pineal que de hecho son una transducción hacia el medio interno de la señal fotoperiódica externa.

a.- Cuando ovejas Suffolk ovariectomizadas y tratadas permanentemente con implante de estradiol (lo que permite medir la concentración plasmática de LH que varia paralelamente con la actividad ovulatoria de ovejas enteras) son mantenidas en días cortos constantes durante mas de tres años, aparece un ritmo circanual (de alrededor de 10 meses), desincronizado de una oveja a otra y del calendario anual (Karsch y col., 1989). Dicho fenómeno ocurre de manera similar en las cabras (Aguilar y col., 2001). La presencia de tiroxina (T_4) es esencial para que este ritmo se manifieste en ovejas (Dahl y col., 1995). Se han documentado cambios importantes en la plasticidad neuronal del sistema GnRh-érgico, asociados a este ritmo (Viguié y col., 2001). Posiblemente otros neurotransmisores (dopamina, serotonina) y receptores de neurotransmisores (5HT_{2A}) estén implicados en este fenómeno, aunque a la fecha no existe una base anatómica identificada.

b.- Las variaciones en la duración del día permiten a los animales establecer este ritmo a través del año, utilizando las variaciones diarias de la secreción de melatonina. Esta hormona es sintetizada y liberada únicamente durante la parte oscura del día. Así, la duración de la secreción de melatonina es mayor en días cortos (noches largas) y menor en días largos (noches cortas; Chemineau y col., 1993). La percepción de esta duración permite a los animales inducir o inhibir su actividad neuroendócrina sexual (Bittman y col., 1983; Viguié y col., 1995). Liberada al mismo tiempo en la circulación general y en el líquido cerebroespinal (Tricoire y col., 2002), la melatonina aparentemente actúa en el hipotálamo posterior preamilar para controlar la actividad pulsátil de GnRH-LH (Malpoux y col., 1998). Esta acción necesita más de 40 días en ovejas Ile-de-France para que la actividad pulsátil de GnRH se incremente de un pulso cada seis horas a un pulso cada hora (Viguié y col., 1995). El fotoperiodo cambia la sensibilidad a la

retroalimentación negativa del estradiol sobre la actividad pulsátil de GnRH-LH: los días largos aumentan la sensibilidad y los días cortos la disminuyen de una manera aguda. El núcleo dopaminérgico A15, localizado en la región hipotalámica anterior, desempeña un papel importante como mediador del efecto inhibitorio de estradiol sobre la secreción pulsátil de GnRH/LH (Thiery y col., 2001). Así, existe una red, que actualmente no es bien conocida, de sitios del sistema nervioso central a donde pasa la información fotoperiódica y que controla la actividad sexual estacional. En estos sitios, o en otros aún no conocidos, varios neurotransmisores (dopamina, noradrenalina, serotonina, aminoácidos inhibidores y excitadores, entre otros.) y receptores de neurotransmisores (R-MT1, R-D2, R-5HT2A, etc.) han sido involucrados en esta cadena de control de la actividad pulsátil de GnRH-LH. Las diferencias entre razas probablemente se originan en algunos de los genes que controlan estos fenómenos. Así recientemente, un polimorfismo genético del receptor 1 de la melatonina (R-MT1) fue descrito, asociando un alelo específico con la aptitud de ovular a contra-estación en ovejas Merino (Pelletier y col., 2000) o con una mejor fertilidad y prolificidad después de una cubrición en primavera en una raza sintética (Notter y col., 2003).

2.3. CICLO ESTRAL DE LA OVEJA

La oveja está considerada como un rumiante poliéstrico estacional cuyos patrones de función reproductiva están determinados por dos diferentes ciclos. El primero es el Ciclo Estral (CE) que va de 16 a 17 días y fue descrito por Marshall desde 1903; el segundo es un ciclo anual de actividad ovárica determinado por el fotoperíodo, particularmente en ovejas estrictamente estacionales (Goodman, 1994). En estas últimas, los ciclos ovulatorios normales ocurren a partir de finales del verano y durante el otoño (estación reproductiva), pero la ovulación disminuye en gran medida a partir de finales de invierno y durante la primavera (estación de anestro). Desde un punto de vista de adaptación, la actividad ovárica que se presenta durante el final del verano y el otoño asegura que los corderos nazcan al final del invierno y durante la primavera, cuando las condiciones del medio

ambiente son favorables para su sobrevivencia. El Ciclo Estral es una secuencia de eventos endocrinos regulado por el hipotálamo y su secreción de GnRH (hormona reguladora de gonadotropinas), la glándula pituitaria (con su secreción de hormona luteinizante [LH] y la hormona folículo estimulante [FSH]), el folículo (el cual secreta esteroides e inhibina), el cuerpo lúteo (CL; que secreta progesterona [P_4] y oxitocina) y el útero (responsable de la producción de prostaglandinas [$F2\alpha$]), con cada evento dentro de la secuencia dando inicio a el cambio hormonal subsiguiente. El GnRH hipotalámico, estimula la secreción de LH desde la hipófisis anterior, lo cual produce la ovulación de los folículos y favorece la regresión de los folículos subordinados (dependientes de gonadotropinas). A medida que el CL se desarrolla las concentraciones de P_4 comienzan a elevarse, manteniéndose elevadas durante la fase luteal. En los días 11 y 13 del ciclo, el apoyo luteotrópico, disminuido permite el incremento de prostaglandinas para inducir la luteólisis y consecuentemente las concentraciones de P_4 disminuyen (Goodman, 1994). La luteólisis indica el inicio de las oleadas de desarrollo folicular. La disminución de las concentraciones de P_4 permiten un incremento en la frecuencia de pulsos de LH y la estimulación de la secreción de estradiol de los folículos estrogénicamente activos provocando el estro y la oleada preovulatoria de LH (Baird y Scaramuzzi, 1976; Karsch y col., 1980). La oleada preovulatoria de LH, a su vez, da término a la secreción de estradiol debido a que induce la ovulación y la luteinización de tal manera que el siguiente ciclo puede iniciar. Los productos secretados por el CL y el folículo ovulatorio, dan lugar al inicio de los eventos que permiten la destrucción de cada una de estas estructuras.

2.4. DESARROLLO FOLICULAR Y SU DIFERENCIACIÓN

La proliferación de oogonias es restringida a el desarrollo prenatal o un poco después del nacimiento, tiempo en el cual son transformadas en oocitos primarios (Hafez, 1993). La nutrición durante la vida fetal en la borrega puede tener influencia sobre el número de folículos y el subsecuente número de la camada

(Robinson, y col., 2002). En la época pospuberal de la oveja, la transformación de un folículo primordial a folículo ovulatorio se lleva a cabo en cerca de seis meses (Cahill, 1981). El plano nutricional del animal durante dicho periodo, tiene influencia sobre el número de folículos que alcanzan el final del estado de crecimiento (Oldham, y col., 1990). Una vez que un folículo es llevado a dicha etapa de crecimiento tiene dos alternativas: degenerar mediante el proceso de atresia u ovular. Debido a que más del 99% de los folículos sufren atresia, el proceso normal es que un folículo muera en vez de ovular (Hsueh y col., 1994). Por lo tanto, la tasa de ovulación en borregas es determinada por el número de folículos que escapan de la atresia.

Un modelo que describe la función del crecimiento folicular (Scaramuzzi y col., 1993), considera cinco clases de folículos funcionales, basadas en su dependencia y sensibilidad a las gonadotropinas.

2.4.1. Clases de folículos funcionales:

2.4.1.1. (1) Folículos primordiales.

Los folículos primordiales constituyen la reserva de folículos en reposo y se reducen en número progresivamente a medida que van siendo reclutados para entrar en el "pool" de folículos en crecimiento través de la vida reproductiva del animal (Greenwald y Shyamal, 1994).

Los folículos primordiales son pequeños y existen en gran número en los ovarios. Estos folículos se caracterizan por tener un oocito desprovisto de una zona pelúcida, pero están rodeados por una capa aplanada de células de la pregranulosa. Estas estructuras carecen de una red de capilares sanguíneos (Scaramuzzi y col., 1993).

2.4.1.2. (2) Folículos emergentes.

Los folículos abandonan la fase primordial de desarrollo en una secuencia ordenada y entonces son destinados a un crecimiento irreversible. Antes de la formación del antro, los folículos poseen una tasa de crecimiento muy lenta,

tomándoseles 130 días para pasar a través de esta fase (Cahill y Mauleon, 1980). Los cambios primarios en esta etapa de desarrollo ocurren en el oocito, con engrosamiento y desarrollo de la zona pelúcida. Una vez que se forman dos a tres capas de células de la granulosa, las células de la teca se diferencian del estroma que las rodea (Scaramuzzi y col., 1993). El factor de crecimiento parecido a Insulina II (IGF II), está probablemente involucrado en la diferenciación de células del estroma a células de la teca que secretan esteroides (Perks y col., 1995). Los receptores para FSH pueden ser identificados sobre las células de la granulosa en folículos de esta clase, y los receptores para LH se expresan en las células de la teca. Sin embargo el crecimiento de estos folículos primarios no depende de las gonadotropinas, sino que están influenciado por factores autócrinos y parácrinos (Mc Neilly y col., 1991; Findlay y col., 2000).

2.4.1.3. (3) Folículos que responden a gonadotropinas.

Después de la formación del antro, la tasa de crecimiento de los folículos es lenta y al folículo le toma cerca de 30 días para llegar de 0.2 mm a 0.7 mm. Sin embargo, para el final de esta etapa, la velocidad de crecimiento aumenta requiriendo 5 días para crecer de 0.8 mm a 2.5 mm (Fig. 1). El modelo describe este periodo como "fase de crecimiento rápido". La tasa máxima de proliferación de células de la granulosa se alcanza cuando el folículo tiene 0.85 mm de diámetro y después decrece (Turnbull y col., 1977; Cahill y Mauleon, 1980). La inducción de la actividad de la aromatasa es un paso crucial para el desarrollo folicular y ocurre en esta clase de folículo. Sin embargo, cantidades altas de estradiol son detectadas una vez que el folículo alcanza aproximadamente 0.5 mm (Scaramuzzi y col., 1993). La actividad de la aromatasa se incrementa en forma paralela con el incremento de la sensibilidad a la FSH de las células de la granulosa (Scaramuzzi y col., 1993). El factor de crecimiento parecido a la insulina I (IGF I) estimula la proliferación de la granulosa y, sinérgicamente con FSH, actúa en la diferenciación de células de la granulosa (Monget y Monniaux, 1995). La mayoría de los folículos que responden a gonadotropinas contienen

andrógenos en el fluido folicular (Poretsky y col., 1995) y uno, el más adelantado, tiene alguna actividad de aromatasa y consecuentemente posee estradiol en su fluido folicular. El grupo de esta clase está constituido por aproximadamente 25 folículos, los cuales responden a las gonadotropinas y constituyen el *pool* de folículos con capacidad de desarrollo ovulatorio (Mc Natty y col., 1982; Scaramuzzi y col., 1993). Lo anterior indica una clara relación entre el tamaño con el que los folículos se hacen folículos dependientes de las gonadotropinas y el tamaño con el que los folículos son reclutados para ovular (Drancourt, 2001). El reclutamiento en ovinos se lleva a cabo en las últimas 36-48 h (Souza y col., 1998; Bartlewski y col., 1999).

2.4.1.4. (4) Folículos dependientes de gonadotropinas

Para que un folículo progrese de folículo que responde a gonadotropinas a folículo estrictamente dependiente de gonadotropinas, existe un absoluto requerimiento de FSH. Con un adecuado sostén de FSH, se presenta un marcado incremento de la actividad de la aromatasa y los folículos secretan estradiol en cantidades crecientes. Los receptores de LH (LHrs) aparecen sobre las células de la granulosa en esta clase de folículos. En la rata los LHrs son inducidos por la combinación de estradiol y FSH (Richards, 1980). Sin adecuado sostén de la FSH, la actividad de la aromatasa no se mantiene, la secreción de estradiol cae y los andrógenos acumulados en el folículo provocan la atresia (Scaramuzzi y Cambell, 1990).

Los folículos en etapa de dependencia de gonadotropinas, tienen grandes requerimientos de FSH que los distingue de los folículos que responden a gonadotropinas y de los folículos ovulatorios, y esta es una característica que los vuelve más vulnerables a la atresia (Scaramuzzi y col., 1993).

Existen algunos problemas para la evaluación de la velocidad promedio de crecimiento de los folículos grandes por medios histológicos (Cahill y Mauleon, 1980). Los avances tecnológicos que permiten el estudio sobre el desarrollo

folicular en rumiantes, son las imágenes tomadas por medio de ultrasonografía rectal (Pierson y Ginther, 1984). Utilizando esta metodología nos permite visualizar folículos ováricos igual o > 2 mm de diámetro, por lo que ha sido posible describir que la velocidad de crecimiento de un folículo desde su reclutamiento hasta que alcanza su tamaño preovulatorio es aproximadamente de 1 mm/ día (Bartlewski y col., 1999; Evans y col., 2000).

2.4.1.5. (5) Folículo ovulatorio.

En ovejas de ovulación simple, el folículo preovulatorio generalmente alcanza un diámetro \geq a 5 mm. En ovejas de ovulación múltiple (gen Boorola), pueden tener más de cinco ovulaciones por ciclo, con folículos que alcanzan tamaño de folículo preovulatorio de 2 a 4 mm (Scaramuzzi y Radford, 1983; Montgomery y col., 2001; Souza y col., 2001). La transformación de folículo dependiente de gonadotropinas a folículo capaz de ovular requiere concentraciones bajas pero críticas de FSH (Cambell y col., 1999). Los folículos ovulatorios tienen células de la granulosa con gran número de LHrs y FSHrs. El incremento del tamaño del folículo ovulatorio es debido a un incremento en el número de células de la granulosa y a la acumulación de líquido folicular en el antro (Turnbull y col., 1977). La actividad de la aromatasa es máxima y por esta razón el folículo ovulatorio tiene muy elevadas concentraciones de estradiol intrafolicular; (Hsueh y col., 1984). Los folículos ovulatorios son los responsables del 90% de las concentraciones circulantes de esta hormona (Baird y Scaramuzzi, 1976; Baird y col., 1991).

El factor determinante para la continuidad en el desarrollo del folículo ovulatorio es su habilidad para sintetizar estradiol (Baird, 1983).

Para el bovino se ha sugerido un modelo de esteroidogénesis, que involucra acciones coordinadas de FSH y LH (Fortune y Quirk, 1988). Las células tecaes, en respuesta a LH producen la pregnenolona y la progesterona que son precursores de la síntesis de androstenediona en las células de la teca; los andrógenos producidos atraviesan la membrana basal del folículo. Ya en las

células de la granulosa los andrógenos son metabolizados a estradiol 17β (Fortune y Quirk, 1988). El número de folículos que pasa de una etapa a la siguiente durante el desarrollo, disminuye con cada paso y la mayoría de los folículos se pierden mediante el proceso de atresia. El número de folículos destinados a la ovulación y la cuota de los que realmente ovulan son regulados de manera estricta. Durante el proceso total de desarrollo, los folículos se vuelven sensibles a las gonadotropinas de manera secuencial (Webb y col., 1999). La etapa de desarrollo folicular que puede ser modulada por gonadotropinas ocurre de manera cíclica y organizada y es conocida como "el desarrollo de una onda folicular".

2.4.2. Conversión del folículo que responde a gonadotropinas al folículo ovulatorio.

2.4.2.1. Patrones "tipo onda" de desarrollo folicular en ovejas.

El papel que juega la FSH en la regulación del ciclo estral (CE) fue conocido después que se confirmó la existencia del desarrollo de ondas foliculares. Se ha descrito un ritmo endógeno de cinco días, observando tres elevaciones dentro de los 17 días del CE en la oveja (Bister y Paguay, 1983). Los autores proponen que estas 3 oleadas en 5-6 días de secreción de FSH probablemente se asocian con la onda de desarrollo folicular observada en otros estudios (Smeaton y Robertson, 1971; Brand y De Jong, 1973).

Inicialmente, por medio de endoscopia, se ha observado que el crecimiento de folículos > 5 mm de diámetro ocurrió en forma constante y aproximadamente a intervalos de cinco días a través del CE de la oveja (Noel y col., 1993). Posteriormente, el patrón "tipo onda" de crecimiento folicular y la asociación temporal entre una elevación de FSH y la emergencia de cada onda en ovinos, fue confirmada por medio de la ultrasonografía (Ginther y col., 1995; Bartlewski y col., 1998; Leyva y col., 1998; Souza y col., 1998).

La onda folicular caracterizada por ultrasonografía involucra el reclutamiento inicial de un grupo de folículos que responden a gonadotropinas, hasta el momento en que uno de éstos (ovulación simple) es seleccionado para continuar el crecimiento hasta convertirse en un folículo dominante. De manera colateral al crecimiento del folículo dominante, éste promueve la atresia de los otros folículos de esa onda (Driancourt y col., 1985). Dependiendo de si el CL presente sufre regresión o no, el folículo dominante puede volverse atrésico u ovular (Sirois y Fortune, 1988).

En ovejas, una limitante para el estudio de aspectos de dinámica folicular por ultrasonografía es el tamaño de los ovarios y de sus estructuras. Por esta razón los patrones de ondas foliculares son detectados de manera adecuada únicamente en folículos en crecimiento que rebasan los 5 mm. Consecuentemente, muy pocos folículos (1 a 3 por onda) son detectados en la caracterización de patrones completos de ondas foliculares, selección y dominancia (Adams, 1999). Otro obstáculo para el estudio de los mecanismos de dominancia folicular en ovejas es que la diferencia en tamaño entre el folículo grande y el que le sigue en tamaño dentro de una onda folicular es muy pequeña (1-2 mm). Muchos estudios de dinámica folicular en ovejas no examinan los cambios en el número de folículos en el ciclo como sucede en la definición de ondas foliculares en los bovinos (Rjakoski, 1960). Algunos estudios en ovejas revelaron el incremento en el número de folículos pequeños al momento de la emergencia de la onda (Schirick y col., 1993; Viñoles y col., 1999b; Evans y col., 2000), sin embargo otros investigadores fueron incapaces de describir dicho fenómeno (Ginther y col., 1995; Bartlewski y col., 1999). Una explicación de la diversidad de resultados podría ser que la exactitud de descripción por medio de ultrasonografía varía entre las diferentes clases de folículos y los diferentes tamaños, por lo que la precisión de esta metodología requiere una mayor validación.

2.4.3. El mecanismo de selección y dominancia en la oveja.

Cada onda folicular es precedida por un ascenso de la concentración de FSH (Souza y col., 1998). A lo anterior sigue la estimulación de un grupo de folículos que responden a las gonadotropinas para ser transformados en folículos dependientes de gonadotropinas (Souza y col., 1997a; Viñoles y col., 1999b). En esta etapa todos los folículos en crecimiento secretan inhibina, la cual promueve una reducción en la concentración de FSH (Souza y col., 1998). La caída de la concentración de FSH juega un papel importante limitando el número de folículos que podrían eventualmente ovular (Braid, 1983). La habilidad del folículo a responder a el cambio en el apoyo gonadotrópico es el mecanismo central de la selección folicular (Cambell y col., 1999). Lo anterior implica que las células de la granulosa en el folículo seleccionado adquieren la capacidad de responder a LH y por lo mismo son capaces de sobrevivir y continuar creciendo bajo concentraciones bajas de FSH (Mc Neilly y col., 1991). A la vez que el folículo seleccionado incrementa en tamaño, se presenta de manera paralela un incremento en la producción de estradiol, androstenediona e inhibina hasta que se alcanza el tamaño máximo (Souza y col., 1997a; Souza y col., 1998). La inhibina determina el nivel total de retroalimentación negativa mientras que el estradiol es responsable de las fluctuaciones día a día de la concentración de FSH lo cual determina la emergencia de las ondas foliculares (Braid y col., 1991). Tres días después de convertirse en dominantes, los folículos alcanzan 5 mm de diámetro y detienen su producción de estradiol lo cual indica el final de su dominancia funcional. No obstante, el período de dominancia morfológica dura más tiempo, ya que el folículo puede ser identificado por ultrasonografía algunos días después que fue detenida la producción de estradiol (Souza y col., 1997a; Viñoles y col., 1999b).

Los efectos inhibitorios de niveles altos de Progesterona (P4) y los efectos estimulantes de niveles bajos de P4 en el crecimiento de los folículos grandes han sido documentados en ovinos (Johnson y col., 1996; Rubianes y col., 1996; Viñoles y col., 1999b; Flynn y col., 2000; Viñoles y col., 2001). Estas evidencias

permiten generar la hipótesis de que el tamaño pequeño que mantienen los folículos a mitad del ciclo de la onda folicular es resultado de la supresión de LH inducida por P4.

La existencia de la dominancia folicular en la oveja generó controversia en el pasado (Driancourt y col., 1985; Scrick y col., 1993; López-Sebastián y col., 1997). La razón de los disentimientos fue que la magnitud de la dominancia es definida por la diferencia de tamaño entre el folículo dominante y el folículo grande subordinado, cuya diferencia es muy pequeña en borregas (Driancourt, 2001). Sin embargo, existen suficientes evidencias que apoyan la hipótesis del fenómeno de la dominancia, particularmente durante la primera y última onda del ciclo. Dentro de cada onda mono-ovular en ovejas, un folículo crece más grande que el resto de los folículos, y un folículo por oleada contiene más estradiol y tiene un mayor cociente estradiol:progesterona que los demás folículos de la misma onda (Evans y col., 2000). Dependiendo del número de ondas en desarrollo durante un ciclo, uno o dos días después de la emergencia de la onda, cuando el folículo grande alcanza 4 mm de diámetro, éste continúa su crecimiento a una alta velocidad y se convierte en folículo dominante, mientras que el siguiente folículo grande entra a un proceso de regresión que es llamado "desviación" (Ginther y col., 1996; Evans y col., 2000).

El fin de la dominancia funcional indica el inicio de la muerte del folículo. La muerte celular por apoptosis es el mecanismo previo a la atresia del folículo. Las gonadotropinas y los estrógenos juegan un papel como factores de sobrevivencia folicular, mientras que los andrógenos tienen un papel como factores atretogénicos en los roedores. La atresia está asociada con una disminución en la síntesis de estrógenos concomitante a una elevación de la producción de P4 (Hsueh y col., 1984).

Al terminar la secreción de estradiol por el folículo dominante, se presenta un nuevo pico de la FSH y se estimula la emergencia de una nueva onda. Estudios en borregas discrepan sobre el número de ondas foliculares que se desarrollan durante el CE. Distintos estudios reportan entre 2 y 4 ondas por cada CE (Ginther

y col., 1995; Leyva y col., 1998; Souza y col., 1998; Bartlewski y col., 1999; Evans y col., 2000). Debido a el número variable de ondas que se desarrollan durante el C E, la onda ovulatoria emerge entre el día 9 y el día 14 (Viñoles, 2000).

No obstante no es claro el porque se presenta una variación en el número de ondas que se desarrollaron durante el CE, la condición corporal de las ovejas puede tener efectos sobre los perfiles hormonales y en consecuencia sobre el recambio folicular (Viñoles y col., 1999a). La desviación ocurre mas rápido en ovejas con tres ondas que en ovejas con dos ondas por ciclo, sugiriendo que la duración de la dominancia es mas corta en ovejas con tres ondas por ciclo que en ovejas con dos ondas. La atresia temprana del folículo dominante, permite incrementos tempranos en FSH promoviendo la emergencia de la siguiente onda (Evans y col., 2000).

En los bovinos, el número de ondas foliculares parece estar relacionada a la tasa de ovulación. La ocurrencia de ovulación doble está asociada con tres ondas más que con patrones de dos ondas de desarrollo folicular (Bleach y col., 1998). En ovejas, patrones de tres ondas de desarrollo folicular están asociadas con un incremento en el número y la velocidad de recambio de folículos (Evans, 2003). Si existe una asociación positiva entre el número de ondas foliculares y la tasa de ovulación, ello tal vez se deba a la existencia de mas folículos disponibles para su reclutamiento en la onda folicular. Sin embargo se carece de información sobre como diferentes tratamientos nutricionales, aplicados para incrementar la tasa ovulatoria, afectan el reclutamiento y selección de folículos.

2.4.4. Co-dominancia: El desarrollo de más de un folículo dominante.

Scaramuzzi y col., (1993), han propuesto dos mecanismos para explicar porque ocurre la ovulación múltiple en ovejas: un incremento en el número de folículos que responden a las gonadotropinas disponibles a un mayor crecimiento y una amplia ventana de oportunidad para que la FSH actúe sobre ellos.

Se ha documentado que las ovejas que acarrean el gen Booroola seleccionan un gran número de folículos dentro de la primera onda de desarrollo folicular del .

ciclo, en comparación con las ovejas que no lo portan (Souza y col., 1997b). Normalmente la última onda folicular del CE es la que contiene folículos ovulatorios. Sin embargo, en un estudio en el cual ocurrieron ovulaciones múltiples, la penúltima onda folicular contenía folículos ovulatorios en el 10% de las ovejas de la raza Western white face y en el 57% de ovejas Finn (Bartlewski y col., 1999). El incremento en la tasa de ovulación, aparentemente se debió principalmente a un período extenso de reclutamiento de folículos destinados a ovular (Bartlewski y col., 1999)

2.5. MANIPULACIÓN DE LA NUTRICIÓN.

Las ovejas y las cabras, pueden modificar su respuesta reproductiva, en función de la percepción del ambiente nutricional a través del número de ovocitos que producen en cada ciclo ovulatorio. Este fenómeno es utilizado para sacar ventaja a través de la sobrealimentación o "flushing" previo del empadre, el cual, es una de las técnicas más antiguas empleadas en la ganadería, en la que los animales son correctamente alimentados, de modo que pueden ganar peso o mejorar su condición corporal antes del apareamiento (Martin y Hunziker, 1999).

2.5.1. Incremento de la tasa ovulatoria mediante la suplementación con energía-proteína.

La tasa ovulatoria es influenciada por varios factores, siendo uno de los de mayor importancia la nutrición. Que la nutrición tiene influencia en la producción de corderos fue documentada por Marshall desde 1905 quien escribió "la diferencia en la alimentación y medio ambiente ejercen una influencia en la fertilidad de la oveja como se ha observado en otros animales desde hace tiempo". A través de los años, varias definiciones del efecto de la nutrición han sido formuladas. Estas incluyen el "efecto estático, el "efecto dinámico" y el "efecto inmediato". El término efecto estático se refiere a la alta tasa ovulatoria observada en ovejas pesadas en comparación con las ovejas livianas mientras que el "efecto

dinámico" se refiere al incremento de la tasa ovulatoria al aumentar el peso vivo y la condición corporal durante periodos cortos (3 semanas) antes del apareamiento (Smith y Stewart, 1990). Además se ha demostrado que 4 a 6 días de suplementación con grano de lupino (suplemento alto en energía y proteína) incrementa la tasa ovulatoria sin cambios en el peso corporal y la condición corporal (Knigh y col., 1975; Lindsay, 1976; Oldham y Lindsay, 1984; Stewart y Oldsham, 1986; Downing y col., 1995a). Este efecto ha sido llamado el "efecto de los nutrientes inmediato".

Los diferentes efectos de la nutrición sobre la tasa de ovulación forman parte de un *continuum* nutricional, medido a diferentes tiempos en relación al inicio de la alimentación (Smith y Stewart, 1990). El efecto de la nutrición sobre los procesos reproductivos pueden depender del "estado nutricional neto", término el cual engloba fuentes endógenas y exógenas de nutrientes disponibles para la oveja (Downing y Scaramuzzi, 1991).

2.5.2. Efectos de los componentes de la dieta.

Cuando Knight y col. (1975), reportaron por primera vez un incremento de la tasa ovulatoria después de la suplementación con lupino, no quedó claro si la respuesta a la suplementación con lupino fue debido a la energía, a la proteína o a algún otro componente específico de la dieta.

La mayoría de los intentos para determinar la importancia relativa del contenido de proteína y energía de las dietas han indicado que la energía es más importante (Teleni y col., 1989a; b). En rumiantes, arriba del 35% de los requerimientos de glucosa pueden ser aportados por aminoácidos. Un incremento en la proteína por lo tanto resulta en un incremento de glucosa. Teleni y col. (1989b), han demostrado que infusiones intravenosas de sustratos energéticos, incluida la glucosa, incrementan la tasa ovulatoria en ovejas. Ellos concluyen que la energía provee importantes señales reguladoras de la ovulación.

El efecto inmediato de la nutrición puede ser logrado con suplementos y una mezcla de granos cuyo contenido de energía y proteína sea equivalente a el que contiene el suplemento de lupino (Davis y col., 1981; Pearse y col., 1994; Teleni y col., 1989b). Al suministrar una infusión en un período corto de glucosa y una mezcla de aminoácidos de cadena ramificada también han arrojado resultados donde se obtienen incrementos en la tasa ovulatoria (Downing y col., 1995b; c; 1997).

2.6. INFLUENCIA DE LA NUTRICIÓN SOBRE EL EJE REPRODUCTIVO.

2.6.1. Vías dependientes de Gonadotropinas y de Factores de Liberación.

Ya que la FSH y la LH son necesarias para el desarrollo y crecimiento folicular, se esperaría que el efecto del nivel de consumo de alimento sobre la tasa de ovulación fuera mediado por cambios en las concentraciones de estas hormonas. En general, los esfuerzos para encontrar la correlación entre gonadotropinas y tasa ovulatoria han producido resultados negativos.

En el estudio del "efecto estático" de la nutrición se ha observado que la frecuencia y amplitud de pulsos de LH fueron más altos en ovejas con buena condición corporal durante la fase folicular, que en ovejas con baja condición corporal (Rhind y col., 1985; Rhind y Mc Neilly, 1986). Los mismos autores no encontraron efectos de la condición corporal sobre la frecuencia y amplitud media de los pulsos de LH durante el ciclo (Rhind y col., 1989). Estudiando el "efecto inmediato" se observó que la suplementación en períodos cortos con lupino no produjo efectos significativos sobre la frecuencia de pulsos de LH pero sí incrementó la amplitud del día 8 al 5 antes de la ovulación en las ovejas suplementadas (Stewart, 1990). Por otro lado, se ha reportado que la frecuencia de pulsos de LH es más alta durante la fase lútea en ovejas de ovulación doble que en las de ovulación simple (Thomas y col., 1984; Rhind y Mc Neilly, 1986). Sin

embargo, debido a que el incremento de la frecuencia de pulsos de GnRH provocados artificialmente en los días 11-13 del C E, no muestran efectos sobre la tasa ovulatoria, se ha concluido que la frecuencia de pulsos de GnRH no controla la tasa ovulatoria (Martín y Thomas, 1990).

Los efectos de la nutrición sobre las concentraciones de FSH durante el ciclo, son equívocas, con resultados a favor y en contra de la inducción de algún cambio. En algunos estudios con un mayor consumo de alimento se observó un incremento en la concentración de FSH durante la fase lútea tardía y la fase folicular del ciclo y fue asociado a un incremento de la tasa ovulatoria (Rhind y col., 1985; Smith y Stewart, 1990). Sin embargo, se ha observado mayor concentración de FSH en la fase lútea y menor concentración en la fase folicular en ovejas de ovulación doble en comparación con las de ovulación simple (Scaramuzzi y Redford, 1983; Thomas y col., 1984; Lindsay y col., 1993). Se pudiera esperar que un incremento en el crecimiento folicular ovárico pueda generar una secreción extra de estrógenos e inhibina, lo cual podría disminuir la secreción de gonadotropinas. Por consiguiente, los niveles normales observados de gonadotropinas cuando la tasa ovulatoria es modificada, pudieran reflejar de manera aguda un cambio en el equilibrio del sistema de retroalimentación (Monget y Martín, 1997).

Existe evidencia de que se presentan cambios en el metabolismo hepático asociados al nivel de alimentación (Farningham y Whyte, 1993). Smith y Stewart (1990) observaron que el incremento en la ingestión de nutrientes produjo un aumento en el tamaño del hígado y en la concentración de las enzimas hepáticas. Lo anterior resulta en un aumento del metabolismo de las hormonas esteroideas, lo cual a su vez puede disminuir los efectos de retroalimentación negativa sobre las gonadotropinas. Se ha sugerido que el aumento de la nutrición, puede incrementar la desaparición de estradiol por el hígado. En un estudio el estradiol en la circulación periférica fue 10% mas bajo en ovejas con un plano nutricional

alto que en ovejas con un plano nutricional bajo. La disminución del estradiol se asoció con un aumento de la FSH (Adams y col., 1997).

La velocidad de la desaparición metabólica de progesterona cambia con la alimentación, y está directamente relacionada con el nivel de alimentación ofrecido a las ovejas (Parr y col., 1993). Una disminución en la concentración de P_4 está asociada a una alta ingestión de alimentos, pero su relación con los patrones de secreción de LH todavía no son entendidos (Parr y col., 1992; Lozano y col., 1998).

2.6.2. Vías independientes de Gonadotropina y de Factores de Liberación .

Los tratamientos nutricionales que promueven un incremento en la tasa ovulatoria parecen afectar particularmente las dos etapas finales del desarrollo folicular (los folículos dependientes de gonadotropinas y los folículos ovulatorios). En esta etapa los folículos son dependientes de la FSH para su crecimiento y desarrollo; sin embargo, en varios estudios de suplementación nutricional no se modificaron las concentraciones de FSH (Findlay y Cumming, 1976; Knight, 1980; Redford y col., 1980; Scaramuzzi y Redford, 1983; Downing y col., 1995a). Por esta razón, el mecanismo que traduce el estado energético a la respuesta ovárica, pudiera no estar basado en cambios en el sistema de retroalimentación hipotálamo-pituitaria. Pareciera entonces, que la nutrición altera la sensibilidad de estos folículos a la acción de FSH a nivel de ovario (Scaramuzzi y Cambell, 1990).

Al estudiar el "efecto estático" de la nutrición, Rhind y col., (1986; 1989) encontraron que las ovejas con alta condición corporal tuvieron una mayor tasa ovulatoria y mayor número de folículos grandes (definiendo como grandes el rango de ≥ 4 mm en unos estudios y como >2.5 mm en otros estudios, por los mismos autores), que ovejas con baja condición corporal pero con un número similar de folículos pequeños. Por otro lado, ovejas con mayor peso vivo tuvieron mas folículos ≥ 2 mm, mayor número de folículos reclutados para ovular y la tasa de

atresia fue mas baja que en ovejas con peso vivo bajo (Xu y col., 1989). El "efecto dinámico" de la nutrición promovió cambios similares en la población folicular. Un tratamiento nutricional aplicado durante un CE en ovejas no produjo cambios en el número de folículos de 1-2 mm, pero incrementó el número de folículos de 2-3 mm en las ovejas con suplemento. En dicho estudio se concluyó que el efecto del *flushing* fue ejercido a través de la prevención de la atresia de los folículos grandes durante las últimas 30 h previas a la ovulación (Haresign, 1981).

El "efecto inmediato" de la nutrición también promueve cambios en la población folicular. En ovejas suplementadas con lupino por 7 días, hubo una significativa reducción del número de folículos que sufren atresia (Nottle y col., 1985). De manera similar ovejas suplementadas con lupino por 4 días tuvieron mas folículos > 2 mm visibles en los ovarios que ovejas que fueron suplementadas con avena (Stewart, 1990).

A partir de una serie de estudios para determinar el período efectivo para el suministro de tratamientos nutricionales a corto plazo, éste se ha reducido en la oveja. La mayor demanda en la investigación ovina se encamina a una reducción en el costo de la alimentación y suplementación, lo cual es importante en términos de rentabilidad de las empresas de ovinos (Young y col., 1990). Sin embargo, debido a que la suplementación por períodos cortos para aumentar la tasa ovulatoria, se debe realizar durante un momento crítico del CE, la investigación se está enfocando a determinar, mediante la sincronización del estro, el período efectivo de suplementación, así como su asociación con la emergencia de la oleada ovulatoria (Gherardi y Lindsay, 1982; Oldham y Lindsay, 1984; Nottle y col., 1985; Stewart y Oldham, 1986; Teleni y col., 1989b; Nottle y col., 1990; Parr y col., 1992).

2.6.3. Glucosa y metabolismo de hormonas.

Los cambios en las concentraciones circulantes de las hormonas metabólicas, son señales importantes del estado metabólico del animal (Lindsay y col., 1993). Hormonas metabólicas tales como la insulina, hormona del crecimiento, IGF-I y leptina juegan un papel importante en el control del desarrollo folicular y son probablemente mediadores de el efecto de la dieta ingerida sobre la tasa ovulatoria (Muñoz-Gutiérrez y col., 2002).

La insulina asociada al sistema de regulación ovárico juega un papel importante en la respuesta ovárica a las gonadotropinas. Este sistema se compone de la insulina, IGF-I e IGF-II, cuyos receptores están presentes en las células de la granulosa y de la teca (Poretsky y col., 1999). La insulina se une a sus receptores dando como resultado ciertos efectos metabólicos, de los cuales el más importante es la estimulación del transporte de la glucosa dentro de las células. La glucosa es la principal fuente de energía para el ovario (Rabiee y col., 1977).

En un estudio se observaron incrementos de insulina y glucosa en plasma en ovejas suplementadas con lupino por 8 días (Teleni y col., 1989a). El pico de insulina ocurrió durante el tercer día de suplementación y decreció poco después hasta alcanzar niveles basales 5 a 6 días después de iniciada la suplementación. Se ha generado la hipótesis de que el dramático y transitorio incremento de insulina puede proveer la señal para el inicio de procesos anabólicos con un subsecuente incremento de deposición de grasa y proteína (Teleni y col., 1989a).

La relación positiva entre la nutrición y la tasa ovulatoria ha sido investigada en ovejas que se les aplicaron infusiones intravenosas con glucosa por 5 días a partir del día 8 al 12 del ciclo estral. Este tratamiento incrementó los niveles de glucosa e insulina en suero e incrementó la tasa ovulatoria. Los autores concluyeron que la insulina estuvo involucrada como mediador en la respuesta ovulatoria al estímulo

nutricional, ya sea de manera directa o por la captación de glucosa mediada por la insulina. (Downing y col., 1995a). De manera similar, un incremento en la tasa ovulatoria promovida por la infusión intravenosa de una mezcla de leucina, isoleucina y valina se asoció a un incremento en la concentración de insulina (Downing y col., 1995c).

Sin embargo, los resultados que arguyen sobre un efecto directo de la insulina sobre la tasa ovulatoria son contradictorios. Hinch y Roelofs, (1986) observaron un incremento en tasa ovulatoria, cuando las ovejas recibieron infusiones diarias con insulina durante la fase luteal del ciclo estral. En contraste Leury y col., (1990) no observaron efectos sobre la tasa de ovulación en respuesta a inyecciones de insulina en la ausencia de suplementación con lupino; además no encontraron relación entre la concentración de insulina y la presencia de 1 o 2 cuerpos lúteos.

El factor de crecimiento parecido a la insulina I, el cual incrementa su concentración después de periodos cortos de suplementación, afecta la respuesta de los folículos a las gonadotropinas (Blanche y col., 1996; Monget y Martin, 1997; Poretsky y col., 1999). El IGF-1 suprime la apoptosis en los folículos ováricos, por ende reduciendo su tasa de atresia e incrementando el número de folículos que se desarrollan hacia la fase ovulatoria (Poretsky y col., 1999; Scaramuzzi y col., 1999). El IGF-1 es producido en su mayoría a nivel hepático después de la estimulación por la hormona del crecimiento (GH). Se ha sugerido que IGF-I puede alcanzar el ovario ovino a través de una ruta local puesto que el estradiol folicular incrementa la IGF-I sintetizada en el útero, la cual puede actuar de manera endocrina para afectar el desarrollo de células foliculares (Perks y col., 1995).

Otra señal metabólica que afecta la función reproductiva es la leptina, una hormona proteica que producen las células adiposas (Zhang y col., 1994; Dyer y col., 1997). La leptina actúa directamente en el hipotálamo para regular el

consumo de alimento y el balance energético y tiene acción directa a nivel de ovario (Spicer, 2003). Se piensa que esta hormona pudiera ser la señal metabólica que regula los efectos del estado nutricional sobre la función reproductiva (Houseknecht y Portocarrero, 1998). Las concentraciones en plasma de leptina varían con cambios agudos en la nutrición y se correlaciona con la grasa corporal en ovejas (Chilliard y col., 1998; Blache y col., 2000).

Existe un control dual de la leptina en rumiantes: la concentración en el animal alimentado refleja la adiposidad, y al mismo tiempo existe una sensibilidad aguda a alteraciones por periodos cortos en el consumo de alimento (Marie y col., 2001). La insulina estimula la secreción de leptina por los adipositos. Mediante la promoción de la lipogénesis, la insulina puede indirectamente incrementar la producción de leptina (Poretsky y col., 1999). Además, la leptina incrementa su concentración de 2 a 8 horas después del alimento, apoyando aún más la asociación entre insulina y leptina (Marie y col., 2001). En un estudio se observó un incremento en plasma de insulina y de leptina cuando las ovejas se alimentaron con lupino; la concentración de leptina en plasma se incrementaron 24 horas después que se inició la alimentación y se mantuvo alta por 72 horas, retornando después a su concentración basal (Muñoz-Gutiérrez y col., 2002).

Las hormonas metabólicas también regulan la esteroidogénesis. Actuando a nivel de ovario, el sistema regulatorio ovárico relacionado con la insulina parece potenciar los efectos de las gonadotropinas sobre la esteroidogénesis (Poretsky y col., 1999). Asimismo, la infusión de IGF-I via la arteria ovárica, incrementó la secreción de estradiol durante la fase folicular, mostrando que IGF-I es un potente estimulador de esteroidogénesis en ovejas (Scaramuzzi y col., 1999). Por el contrario, en otro estudio la infusión de insulina y glucosa juntas disminuyeron la secreción de androstenediona y en mucho menor extensión la de estradiol, sugiriendo que excedentes nutricionales pueden modular la capacidad de la esteroidogénesis en el folículo (Downing y col., 1999). La leptina antagoniza los

efectos estimulatorios de la insulina sobre la esteroidogénesis de las células de la teca. La leptina puede ejercer un efecto directo inhibitorio sobre la función ovárica de bovinos por la inhibición de la esteroidogénesis en las células de la teca y las de la granulosa, teniendo como consecuencia final una disminución en la secreción de estradiol (Spicer y Francisco, 1997). Sin embargo, el papel que juega en forma precisa y los mecanismos de acción de la leptina en la regulación de la esteroidogénesis ovárica inducida por hormonas, requiere de más estudios para su aclaración (Spicer, 2003). En un ambiente de baja concentración de leptina (animales con baja condición y [o] baja ingesta de alimentos), la función ovárica es determinada principalmente por gonadotropinas e insulina/IGF-I. En moderada o alta presencia de leptina (animales con alta condición corporal y alta ingestión de alimento) el ovario modifica la producción de estradiol, vía la inhibición por leptina de la producción de androstenediona inducida por insulina en las células de la teca y de la actividad de la aromatasa en células de la granulosa (Spicer, 2001).

El papel de las gonadotropinas en la determinación de la tasa de ovulación en ovejas, es confuso a causa de que ha sido difícil demostrar en forma consistente la asociación entre la nutrición, la secreción de gonadotropinas y la tasa ovulatoria. Una razón de esta confusión puede ser la dificultad de estudiar dos variables discontinuas (tasa ovulatoria y frecuencia de pulsos) como puntos finales de la estimulación nutricional (Lindsay y col., 1993). Además los diseños experimentales para el estudio de estas dos variables no son compatibles, puesto que un gran número de ovejas serían necesarias para evaluar tasa ovulatoria, mientras que un pequeño número de ovejas se requiere para un muestreo sanguíneo frecuente para medir pulsos de LH. Aunque hay consistencia respecto a la disminución de la concentración de progesterona en ovejas alimentadas con altos niveles de consumo, existen dificultades para evaluar frecuencia de pulsos de LH. En muestras sanguíneas tomadas en serie para medir frecuencia de pulsos de GnRH/LH parece que el incremento o la disminución en la tasa ovulatoria depende del momento del ciclo en el cual son tomadas las muestras (Adams, 1993).

No obstante un incremento en la concentración de insulina es una respuesta endocrina común a una variedad de tratamientos nutricionales (Downing y Scaramuzzi, 1991) se ha reportado que la administración de insulina en ovejas no tiene efectos sobre tasa ovulatoria, probablemente por causa de la consecuente reducción en la concentración de glucosa (Leary y col., 1990; Downing y Scaramuzzi, 1997). Se piensa que ovejas en condición corporal 2 (escala de 1 a 5) responden mejor a la suplementación nutricional, pero pocos autores mencionan la condición corporal de los animales utilizados en sus experimentos. Sin embargo, una mejor respuesta de las ovejas a la suplementación nutricional ha sido documentada en animales de alta condición corporal, que en los de condición corporal baja (Leary y col., 1990). Si la concentración de leptina está asociada de manera positiva con las reservas de grasa y la leptina indirectamente inhibe la producción de estradiol por los folículos, entonces la leptina puede ser la variable que mejor describa el equilibrio de los sistemas de retroalimentación (entendiendo por "equilibrio" la ausencia de cambios en las concentraciones de estradiol y FSH).

A pesar de considerables investigaciones, los esfuerzos por describir los mecanismos de la respuesta a la nutrición todavía no son completamente entendidos. El efecto de nutrición sobre tasa ovulatoria no es promovido por un nutriente específico, hormona y (o) metabolito, ya que una relación causa-efecto no ha sido demostrada. Por lo tanto, el control de la tasa ovulatoria proporciona un buen ejemplo de la necesidad de una aproximación holística para el manejo nutricional y reproductivo del ganado (Robinson y col., 2002). Debido a que las respuestas a nivel gonadal a la nutrición son complejas, Blache y col. (2000) han generado el concepto de un "sensor integrador" central, el cual puede procesar la información sobre estado nutricional y traducir ésta a una respuesta reproductiva apropiada.

2.7. CÓNDCIÓN CORPORAL (CC) EN LA OVEJA

Murria (1919) citado por Russel y col. (1969) definió la CC como la cantidad de grasa en relación a la cantidad de materia no grasa en el cuerpo del animal en vivo.

Para evaluar la CC en vivo en ovinos se han desarrollado diversas técnicas (Reid, 1968), pero pocas se han podido utilizar en condiciones de campo. El empleo de agua tritiada como diluyente del agua corporal se ha usado en forma amplia en ovinos (Searle, 1970), pero solo con fines de investigación; ya que se emplean sustancias radioactivas. La medición de la profundidad de diversos tejidos por medio de ultrasonido, se ha empleado frecuentemente en los últimos años (Stouffer y Westervelt, 1977) pero su aplicación se ha limitado prácticamente a cerdos y bovinos. Los resultados en ovinos no han sido precisos debido al escaso grosor de la grasa, la presencia de lana y la movilidad de la piel. Sin embargo, la medición de la profundidad de la grasa, particularmente en la región de la última costilla, puede ser un buen indicativo de la CC (Kirton y Jonson, 1979). Gooden y col. (1980) luego de medir el grosor de la grasa dorsal en la 12^a costilla con la ayuda de ultrasonido encontraron un coeficiente de correlación de 0.91 cuando se comparó esta medición encima del *M. Longissimus* en la última costilla y la profundidad de la grasa en la canal, y 0.76 cuando de correlacionó la medición del ultrasonido con el total de grasa de la canal.

La evaluación subjetiva de la CC puede estimar de manera muy práctica la proporción de grasa en el cuerpo del animal. La predicción de la grasa corporal, medida como CC es mejor que la que da el peso vivo (Russel y col., 1969). A través del tiempo, diversos autores han realizado una gran cantidad de estudios, tratando de obtener un método preciso para evaluar esta característica.

Investigaciones preliminares realizadas por Russel y col., (1968) y Doney y Russel (1968) en un lapso de tres años, en los cuales contaron con la colaboración de seis observadores, demostraron, que la repetibilidad del grado de condición corporal dentro de observadores fue mayor del 80%, de tal manera que menos del

15% de las observaciones difirieron más de 0.5 grado de CC y menos del 5% difirieron de 1,0 grado. La repetibilidad entre observadores fue mas del 70% difiriendo menos del 20% por 0.5 grado y menos del 10% en 1.0 grado.

Russel y col., (1969) realizaron un estudio con ovejas de raza Scottish Blackface para evaluar la CC utilizando el método de apreciación subjetiva propuesto por Jefferies, (1961) y correlacionaron las observaciones con la proporción de grasa en las canales desprovistas de lana. En este estudio la inclusión del peso vivo como una variable independiente en una regresión múltiple con grado de CC no mejoró la eficiencia de la predicción.

El método referido es el siguiente: primero se debe juzgar la prominencia de las apófisis espinosas de las vértebras lumbares mediante palpación; la angulosidad y grado de cobertura al final de las apófisis transversas de las vértebras lumbares. La cantidad del tejido muscular y grasa por debajo de las apófisis transversas de las vértebras lumbares, se evalúa sujetando las vértebras lumbares entre los dedos medio, índice y pulgar. Para apreciar la profundidad del músculo *Longissimus dorsi* y la cantidad de grasa subcutánea, se palpa el tejido que queda entre las apófisis espinosas y transversas.

Grado 0: Es muy difícil de encontrar, ya que los animales están extremadamente emaciadas y a punto de morir.

Grado 1: Las apófisis espinosas están prominentes y angulosas; las apófisis transversas también están angulosas, los dedos pasan fácilmente por debajo de los extremos de las apófisis pudiendo sentir cada apófisis; el músculo *Longissimus dorsi* es poco profundo y casi no tiene grasa subcutánea encima.

Grado 2: Las apófisis espinosas se sienten prominentes. Debajo de la piel un tejido liso se puede sentir con corrugaciones finas; las apófisis transversas están lisas y redondeadas, y se pueden pasar los dedos por debajo de los extremos de las apófisis ejerciendo poca presión; la profundidad del *Longissimus dorsi* es moderada y la grasa subcutánea es escasa.

Grado 3: Las apófisis espinosas tienen una pequeña elevación, están lisas y redondeadas, se puede sentir un poco de tejido si se ejerce una ligera presión con los dedos; las apófisis transversas están lisas y bien cubiertas, se requiere de una presión firme para sentir sus extremos; el músculo *Longissimus dorsi* está totalmente cubierto con una moderada cantidad de grasa subcutánea.

Grado 4: Las apófisis espinosas se detectan solo si se ejerce una presión firme en sus extremos; el músculo *Longissimus dorsi* está completamente cubierto con una capa gruesa de grasa subcutánea, las apófisis transversas no se sienten.

Grado 5: Las apófisis espinosas no se pueden sentir a menos que se ejerza una presión muy intensa, hay una depresión en la grasa subcutánea cuando las apófisis espinosas podrían sentirse normalmente; las apófisis transversas no pueden sentirse; el músculo *Longissimus dorsi* está completamente cubierto por una muy gruesa capa de grasa subcutánea; puede haber grandes depósitos de grasa sobre pelvis y base de la cola.

2.7.1. Efecto de la condición corporal en la tasa ovulatoria.

La CC y la tasa ovulatoria (TO) de las ovejas antes de la monta, está asociada de manera positiva, sobre todo en los animales que se encuentran en un nivel moderado, pudiendo o no estar relacionado a el nivel de consumo (Gun y Doney, 1975; Gun y col., 1984). Forcada y col., (1990) reportaron que a medida que la CC de ovejas de lana se incrementó, la TO aumentó, concluyendo que la CC tiene un papel muy importante en la actividad sexual de las ovejas, por lo que el suministro adicional de alimento al final del anestro, sobre todo en animales con baja CC resulta idóneo para mejorar su eficiencia reproductiva.

Rhind y col., (1984) y Rhind y McNeilly, (1986), estudiaron el efecto de dos grados de CC (baja y alta) y en ambos experimentos observaron que la TO del grupo con buena CC fue mayor ($P < 0.001$) que las ovejas con baja condición.

Asimismo se ha observado que el número de folículos grandes (≥ 4.0 mm) con capacidad estrogénica aumenta conforme se incrementa la CC (Mc Neilly y col., 1987; Rhind y McNeilly, 1986).

2.7.2. Relación de la pérdida de grasa corporal con la fertilidad y prolificidad,

Existen cambios marcados en la cantidad y metabolismo del tejido graso en los rumiantes sub-alimentados y tienen éstos un mayor efecto durante la lactancia. El depósito de grasa en la cola de algunas razas ovinas como la Barbary y Damara, juega un papel importante en la adaptación a la subnutrición (Chilliard y col., 2000). Además, estas razas poseen adipositos más pequeños, los cuales tienen una mayor sensibilidad al efecto lipolítico de las catecolaminas. Así mismo, la movilización de grasa en las ovejas secas está relacionada con la pérdida de grasa corporal y con el balance energético. El nivel plasmático de los ácidos grasos no esterificados (NEFA) está relacionado con la pérdida de grasa corporal, por lo que el nivel de NEFA preprandrial resulta el mejor indicador de la pérdida de grasa corporal que tiene el animal en ese momento (Chilliard y col., 2000).

Beckett y col. (1997) encontraron que la restricción alimenticia crónica incrementa la concentración de NEFA de manera similar a como ocurre durante la movilización de energía a partir de la grasa e hipotetizaron que este incremento pudiera promover en el hipotálamo un aumento en la sensibilidad a la retroalimentación negativa de los estrógenos.

La movilización de grasa corporal varía de acuerdo a la severidad de la desnutrición (nivel alimenticio y duración). Boucquier y col., (datos no publicados) citado por Chilliard y col., (2000), encontraron que en ovejas subnutridas o alimentadas por abajo o cerca del nivel de mantenimiento, la velocidad de la pérdida de grasa fue menor en comparación con las que estaban obesas.

Estudios en diversas especies indican que la desnutrición provoca una disminución en la secreción de gonadotropinas (Kennedy y Mitra, 1963; Cameron

y col., 1993). El mecanismo encargado de comunicar el estado nutricional al sistema reproductivo ha sido buscado por muchos años. Como se mencionó anteriormente, diversas hormonas pueden actuar como posibles señales del estado nutricional al sistema reproductivo (Pettigrew y Tokack, 1991). Recientes investigaciones han mostrado que los cambios metabólicos o nutricionales que afectan la función reproductiva pueden ocurrir sin que se observe variación en la cantidad de grasa corporal (Pettigrew y Tokack, 1991; Beltranena y col., 1993). Algunos metabolitos junto con hormonas metabólicas y otros neuropéptidos han sido implicados en el control de la secreción de gonadotropinas (Pettigrew y Tokack, 1991; Widmaier, 1992).

HIPÓTESIS

La hipótesis del presente estudio fue que una disminución en la calificación de la condición corporal de las ovejas Pelibuey durante los meses de marzo, abril y mayo (época seca) en un clima subtropical húmedo, afecta la función ovárica y consecuentemente reduce la manifestación del comportamiento estral.

OBJETIVO GENERAL

Determinar si en ovejas pelibuey mantenidas en condiciones de clima subtropical húmedo se presenta un cambio estacional en la actividad reproductiva y si este cambio está influenciado por la condición corporal de los animales.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- 1) Determinar si el mes del año y (o) la condición corporal afectan la presentación de estros y la duración del ciclo estral .
- 2) Determinar si la época y (o) la condición corporal afectan la intensidad y la duración del estro.
- 3) Examinar el efecto de la condición corporal sobre estructuras ováricas en ovejas con y sin manifestación estral.

CAPÍTULO 3

MATERIAL Y MÉTODOS

3.1. Generales

El presente trabajo se realizó en el Campo Experimental “Las Margaritas”, del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias – SAGARPA. Este Campo se ubica en la región de la Sierra Oriente del Estado de Puebla a 500 msnm y a 19° 45' de latitud norte y 97° 20' de longitud oeste; tiene un clima subtropical húmedo Af (c) (García, 1973), con una temperatura media anual de 21 °C, una precipitación pluvial de 3000 mm anuales y una humedad relativa del 90%.

La investigación se realizó entre marzo y agosto de 1994. Para efectos de análisis estadístico y de la realización de muestreos intensivos, las épocas se establecieron en base a información climatológica generada en el Campo Experimental Las Margaritas (Cruz, 1990), la observación de algunas variables se realizó durante dos períodos divididos de la siguiente manera: marzo, abril y mayo (época de secas) y junio, julio y agosto (época de lluvias).

3.2. Animales

Se utilizaron 120 ovejas de la raza pelibuey con 1 a 7 partos, no gestantes y sin cría al pie. Al inicio del estudio la condición corporal de las ovejas fue de 2.7 ± 0.5 (en una clasificación de 1 a 5; (Russel y col., 1969), con un peso corporal de 38.1 ± 4.9 kg

Los animales fueron mantenidos en pastoreo diurno (7:00 a 17:00 h) en praderas de pasto estrella *Cynodon plectostachyus*, con agua y sal mineralizada dispuestas a libertad en el corral de estancia. Con el fin de eliminar en lo posible, los efectos confundidos por pérdida de peso, las borregas fueron suplementadas con un concentrado a base de subproductos agroindustriales con un 16% de P.C. y 2.85 Mcal/kg EM (Cuadro 1); el suplemento se ofreció en cantidades variables en

función de los cambios de condición corporal, con el fin de mantener a las borregas en la medida de lo posible en una calificación de 3 a 3.5 puntos de CC. La calificación de CC se llevó a cabo cada 15 días. Los animales experimentales se desparasitaron internamente cada 21 días de acuerdo al calendario de desparasitación de la explotación, utilizando productos a base de levamisol.

3.3. Incidencia de la presentación de estros y duración del ciclo estral.

Para cumplir con el objetivo 1 se registró la presentación de estros a través del período de estudio y a partir de dicha información se determinó la duración del ciclo estral. Para lo anterior, con el auxilio de tres hembras androgenizadas marcadoras (Quintal y col., 1986), se realizó la observación diaria para detectar estros de 6:00 a 7:00 y de 17:00 a 18:00 h.

El criterio para clasificar a una oveja en estro fue la aceptación de la monta de alguna hembra androgenizada. La duración del ciclo estral se estimó con el número de días transcurridos entre dos estros consecutivos.

Para confirmar si las borregas presentaban actividad ovulatoria cíclica a través del período de estudio, se cuantificó la progesterona en suero de 20 ovejas mediante la técnica de radioinmunoanálisis en fase sólida. Se utilizó un estuche comercial de progesterona marcada con 125 I (FAO/IAEA) de acuerdo a las instrucciones del fabricante y de la División de Técnicas Nucleares para la Alimentación y la Agricultura (FAO, 1993); el sistema es altamente sensible y específico para progesterona (100% de unión); posee baja actividad cruzada para el reconocimiento de otros esteroides (1.7% para la 11-Deoxycorticosterona, 2.4%, para 11-Deoxycortisol y 2.0% para 20-alfa-Dihydroprogesterona). La sensibilidad mínima de los ensayos fue de 0.03 ng/ml y los coeficientes de variación intraensayo e interensayo fueron de 4.9 % y 8.2 %, respectivamente. La obtención de la muestra sanguínea se hizo por punción yugular en las ovejas, una vez por semana a lo largo del período de estudio. El suero obtenido por centrifugación 20 minutos a 1000 x g se conservó en congelación (-20°C) hasta su

análisis. Se consideró que no existía actividad ovárica cuando la concentración sérica de progesterona fue menor a 1 ng/ ml durante 2 fechas consecutivas, en tanto que concentraciones mayores a 1 ng/ ml indicaron actividad lútea (Mc Neilly y col., 1982).

Las variables de respuesta fueron:

Incidencia de estros.- Fue el número de estros por animal observados durante cada mes del período de estudio.

Duración del ciclo estral.- El tiempo en días transcurrido entre dos estros consecutivos.

3.4. Duración e intensidad del estro.

La determinación de la duración e intensidad del estro se realizó dentro de dos épocas; la primera entre el 26 de abril y el 3 de mayo (época de secas) y la segunda entre el 22 y 31 de agosto (época de lluvias). Con la finalidad de evitar el efecto macho (Ramón, 1991), se utilizaron hembras androgenizadas como detectoras del estro, las cuales han demostrado una mayor eficiencia para la detección de celos en comparación de los machos (Quintal y col., 1986). Tres ovejas androgenizadas fueron introducidas al grupo experimental durante los períodos de observación (1 de cada 3 h), en ambas épocas.

Para el estudio de estas variables, previamente se identificó un grupo de 20 ovejas que presentaron estro en un espacio de 6 días al inicio de la primera época (seca). Cuando la primera oveja de este grupo llegó al día 13 del ciclo estral se inició el período de observación, registrándose desde la primera hasta la última monta aceptadas y a partir de ello se estimó el inicio y el término del comportamiento estral (Castillo y col., 1977; Padilla y col., 1987; Segura y col., 1991); el mismo grupo de ovejas fue utilizado durante la segunda época de estudio (lluvias).

La intensidad del estro fue determinada por el número de montas aceptadas por hora cuyo cálculo se describe en variables de respuesta.

Las variables de respuesta fueron:

Duración del estro en horas .- Se consideró el inicio del estro, el momento en que las ovejas permitieron la primera monta y el final cuando aceptaron la última, seguido de dos períodos de observación sin aceptación de monta. La duración del estro se estimó en horas transcurridas entre la primera y la última montas aceptadas.

El número de montas aceptadas por hora.- Se estimó mediante la suma de las montas aceptadas por cada animal durante todos los períodos en que se observó en estro, dividida entre el número total de períodos del mismo animal.

3.5. Número ovulaciones , volumen ovárico y población folicular.

Para determinar el número de ovulaciones ocurridas, volumen ovárico y población folicular se utilizaron 10 ovejas de las cuales 5 estaban aparentemente en inactividad ovárica (sin manifestación de estro detectada durante más de 31 días [SME]) y 5 de ellas estaban ciclando normalmente (con manifestación de estro detectada a intervalos normales [CME]). Se les realizó una laparotomía exploratoria vía línea media ventral, previa anestesia con propiopromacín (Combelén, Bayer) entre el día 11 y 13 del ciclo estral de las ovejas CME y en el caso de las SME se estimaron éstos días (11 y 13), a partir de la fecha en que presentaron su último estro. El número de ovulaciones ocurridas se estimó a partir del número total de cuerpos lúteos presentes. El volumen ovárico se obtuvo al multiplicar el largo por ancho por grueso tomando las medidas con ayuda de un vernier. La población folicular se determinó por el número de folículos presentes clasificándolos como grandes ≥ 5 mm y pequeños <5 mm (Heredia y col., 1992);

los diámetros fueron medidos con un vernier. Las laparotomías se realizaron el 21 y 22 de abril de 1994, dentro de la época de seca.

Las variables de respuesta fueron:

Número de cuerpos lúteos presentes

Número de folículos grandes

Número de folículos chicos

Volumen ovárico

3.6. ANÁLISIS ESTADÍSTICO.

Para efectos de análisis estadístico se determinó la frecuencia (Proc Freq, SAS 1989) de los valores de CC que se presentaron a través del estudio y a partir de ahí, en cada uno de los análisis, se realizó un ajuste para generar dos niveles de CC: CC2 y CC3.

El número de estros por mes y número de cuerpos lúteos, de folículos grandes, de folículos chicos y volumen ovárico fueron examinados para ver si presentaban una distribución normal con la prueba para normalidad de Shapiro-Wilk (SAS, 1989). Debido a que el número de estros por mes no presentó una distribución normal, los datos fueron transformados como porcentajes de estros presentados al mes en cada uno de los animales para ser sometidos al análisis de varianza descrito posteriormente. Asimismo las estructuras ováricas tampoco superaron la prueba de normalidad por lo que fueron analizadas por un modelo no paramétrico utilizando la opción Wilcoxon (SAS, 1989).

Para cumplir con los objetivos 1 y 2 se realizó un diseño completamente al azar bajo el siguiente modelo de efectos fijos:

$$Y = \mu + M_i + C_j + MC_{ij} + e_{(ij)k}$$

Donde: Y es el número de estros por mes, duración del estros o del ciclo estral,

CAPÍTULO 4

RESULTADOS

4.1. MANIFESTACIÓN ESTRAL

El número de estros observados al mes fue afectado por el mes del año ($P < .05$); no obstante se observó una interacción entre el mes y la CC de los animales. ($P = .08$). La interacción se debió a que las borregas con la menor CC (2), presentaron un menor número de estros en los meses de marzo y abril en comparación de las ovejas con mejor CC (3). Al comparar a los animales con la misma calificación de CC a través de los meses de estudio se observó que las de CC3 presentaron un número de estros estadísticamente similar a través de los meses en que fueron observadas y en contraste las de CC2 presentaron una reducción de la manifestación estral en los meses previamente mencionados ($P < .05$; Fig. 1).

4.1.1. Duración e intensidad del estro.

En el Cuadro 2 se puede observar que la duración del estro no fue afectada por la época del año ($P > .05$; época seca = 28.79 ± 1.31 h y época de lluvias = 31.62 ± 1.31 h). Asimismo, la condición corporal no afectó a la citada variable ($P > 0.05$; Cuadro 3). Al examinar la intensidad del estro, el número estimado de montas por hora aceptadas durante el tiempo que duró el estro no fue afectados por la época del año ($P > .05$; Cuadro 2), ni por la calificación de CC de los animales (Cuadro 3; $P > 0.05$), obteniendo 16.02 ± 1.06 montas aceptadas por hora en la época de secas y 16.92 ± 1.06 en la época de lluvias (Cuadro 2).

4.1.2. Duración del Ciclo Estral

El mes y la CC de los animales no afectaron la duración del ciclo estral ($P > 0.05$, Fig. 2). La duración del ciclo estral en el presente estudio, fue en promedio 17.35 ± 3.19 días para todos los animales y durante los meses en que se llevó a cabo el estudio.

4.1.3. Número de Cuerpos lúteos, Población folicular y Volumen ovárico.

En el Cuadro 4, se puede observar que el tratamiento (CME vs. SME) no afectó la población folicular, pero sí el número de cuerpos lúteos totales siendo mayor el valor en el grupo de ovejas con manifestación estral ($P < 0.05$). Consecuentemente el volumen ovárico mostró diferencias significativas ($P < 0.05$), donde el valor en cm^3 fue mayor en las ovejas CME en comparación de las SME (Cuadro 4).

Asimismo, la calificación de CC afectó el número de cuerpos lúteos totales ($P < 0.05$), siendo mayor en las ovejas con CC3 que las calificadas con CC2 (Cuadro 5). El volumen ovárico mostró diferencias significativas ($P < 0.05$) entre las ovejas con CC3 ($5.39 \pm .7$) y las calificadas con CC2 ($1.81 \pm .5$; Cuadro 5).

CAPÍTULO 5

DISCUSIÓN

En los trabajos realizados anteriormente para estudiar los efectos de la época del año sobre la actividad reproductiva de las ovejas de pelo, existe gran controversia en los resultados obtenidos. Las razones de tales disentimientos pueden deberse a un inadecuado control sobre la nutrición, el manejo y (o) la condición fisiológica de los animales. En el presente estudio se utilizaron ovejas sin gestar y sin lactar para evitar los efectos confundidos debidos al estado fisiológico. Por lo tanto, se pudieron examinar los efectos estacionales y (o) de la condición corporal en ausencia de factores cuyas influencias pudieran estar confundidas.

5.1. MANIFESTACIÓN ESTRAL

El número de estros observados al mes fue afectado por el mes del año, no obstante, se observó una interacción entre el mes y la CC de los animales. Dicha interacción se debió a que las borregas con la menor CC (2), presentaron un menor número de estros en los meses de marzo y abril en comparación de las ovejas con mejor CC (3). Cabe mencionar que la base de la alimentación fue pastoreo diurno, y que se ofreció una suplementación energética a la hora del encierro con la intención de mantener a las ovejas entre 3 y 3.5 puntos de CC. No obstante, para el tamaño de muestra requerido por el diseño del estudio se incluyeron animales que recientemente habían finalizado una lactación. Además, la cantidad de ovejas en estudio para determinar la incidencia de estros (114) y el hecho de que fueron alimentadas en grupo pudo haber influido en el consumo voluntario individual debido a aspectos tal como la jerarquía dentro del rebaño (De Elia, 2004). Es evidente entonces, que en las borregas que sufren una disminución de sus reservas corporales se reduce la expresión de la manifestación estral durante ciertos meses del año que pueden estar asociados a cambios en variables climáticas que afectan la cantidad y (o) calidad de pastos disponibles a el animal.

Como se mencionó anteriormente, existe controversia en la literatura en cuanto a la estacionalidad de la expresión del estro en ovejas de pelo. De tal manera, en Yucatán Valencia, (1981) trabajando con ovejas Pelibuey a las cuales se les proporcionó un suplemento alimenticio, observó una disminución de la presentación de estros en los meses de enero-abril (17%), no así de mayo a agosto (97%) y septiembre a diciembre (100%). Asimismo, Heredia y col. (1991) observaron en la misma región que independientemente de la fuente de alimentación, la manifestación de estros fue menor en los meses de febrero a mayo (15%) con respecto al período de junio a enero (93%). En contraste, en un estudio realizado en el mismo centro de investigación de los trabajos antes citados, durante un empadre que abarcó los meses de marzo-abril, Rojas y col., (1986) no observaron una marcada disminución en la presentación de estros en dichos meses, siendo de 89.6% y 64.8% para ovejas Pelibuey con condición corporal buena y regular respectivamente. Por otro lado, en un estudio en Veracruz en el cual se analizaron los datos de 1312 estros de ovejas Pelibuey en empadre continuo durante un período de 9 años, se detectó una disminución de la presentación de estros durante el invierno y la primavera en contraste a el verano y el otoño (Cruz y Castillo, 1991). Aunque en el estudio antes referido no se determinó la condición corporal de las ovejas en las diferentes épocas del año, se sabe que durante el invierno y la primavera se presenta una disminución en la cantidad y la calidad de pastos en las regiones tropicales. (Ortega, 1990; Poppi y Mc Lennan, 1995). Efectivamente, en un estudio realizado en Cuba para determinar el efecto estacional sobre el comportamiento reproductivo en ovejas Pelibuey, los autores atribuyeron a el déficit nutricional imperante durante los primeros meses del año, la disminución de la actividad ovárica observada durante este período (Fuentes y col., 1984). Asimismo, Perón y col. (1989), mencionan que en Cuba la oveja Pelibuey bajo condiciones intensivas de alimentación manifiesta estro durante todo el año, y en contraste, en explotaciones extensivas se presenta una reducción de la actividad sexual durante los meses de invierno, debido probablemente a una reducción de la disponibilidad de forrajes, la cual está

altamente influenciada por las condiciones climáticas en dicha región. En un estudio realizado en zona templada (19^o Latitud Norte) con ovejas Pelibuey confinadas y con alimentación constante, Arroyo y col. (2004), observaron que la proporción de ciclos fue superior al 90 % en todos los meses del año. Por lo tanto, los resultados del presente estudio indican que la disminución de la manifestación de la expresión del estro observada en otros estudios durante ciertos meses del año, particularmente en los de seca, se debe en parte a una interacción entre la época de menor disponibilidad de forrajes en el año y una inadecuada cantidad de reservas corporales en el animal.

Se ha documentado que el anestro observado en ovejas Pelibuey durante los meses de menor disponibilidad de pasto o en ovejas Santa Inés, sujetas a una restricción nutricional, puede ser revertido mediante la bioestimulación del macho, (Martínez y col., 2001; Sasa, 2003). Cabe reiterar, que en el presente estudio la detección de celos se realizó con la ayuda de hembras androgenizadas. Se sabe que en ovejas y cabras existe un papel inductor a la actividad sexual por parte de las hembras de forma independiente de los machos (efecto hembra directo; Oldham, 1980; Bouillon y col., 1982); sin embargo, a diferencia del efecto macho, las hembras que ovulan ante la presencia de compañeras en celo regresan a un estado de anestro (Walkden-Brown y col., 1993; Alvarez y col., 1999). Además, la estimulación de las hembras rumiantes anéstricas mediante el efecto macho o el efecto hembra requiere de un período de aislamiento previo que depende de la especie, lo que sugiere que el efecto debe representar un estímulo "novedoso" (Oldham y Cognie, 1980; Amoah y Bryant, 1984; Marin y col., 1986; Chemineau, 1987;). En base a lo anterior, se puede pensar que la variación en el número de estros observada en el presente estudio se debió exclusivamente al efecto de la condición corporal y a la menor disponibilidad de pastos.

De acuerdo a los estudios revisados, en aquellos donde se observan épocas de mayor actividad reproductiva de la oveja Pelibuey, éstas coinciden con los meses de mayor duración de horas/luz, elevadas temperaturas y alta humedad, por lo que la existencia del efecto fotoperiódico en las ovejas de esta especie es

cuestionable. Así, los resultados del presente estudio permiten suponer que la oveja Pelibuey, al igual que se ha documentado para la oveja de raza Merino, más que mostrar una reproducción estrictamente estacional presenta una estrategia reproductiva oportunista (Martín y Thomas, 1990), en el sentido de que las variaciones en la actividad reproductiva que presenta a través del año se explican más por la disponibilidad de alimento que por los cambios en el fotoperiodo. De tal manera, las lluvias favorecen una mayor disponibilidad y calidad de pastos, suficiente para modular el efecto nutricional sobre la actividad ovárica y la expresión del estro, actuando la CC como un factor desencadenante.

5.1.1. Duración del estro

Ni la época (seca o lluvias), ni la condición corporal (2 o 3) afectaron la duración del estro y aunque no se observó un efecto estadístico para la CC, llama la atención que, al menos numéricamente, la duración del estro fue mayor en hembras con un mayor puntaje de CC.

En promedio la duración del estro observado en el presente estudio es similar al documentado en otros estudios (Castillo y col., 1977; Cruz y col., 1991; Segura y col., 1991). Asimismo, los resultados coinciden con los de un estudio diseñado en Cuba para determinar el efecto estacional sobre la duración del estro en ovejas Pelibuey en el cual se observó que la duración del estro (31.2 ± 6.7 h) no fue afectada por la estación del año (Perón y col., 1989). En estudios realizados en el sureste mexicano, se observó que la duración del estro fue mas corto en ovejas púberes y lactantes en comparación de las ovejas no lactantes (Castillo y col., 1977; Cruz y col. 1982; Segura y col. 1991;). No se encontraron estudios diseñados específicamente para determinar el efecto de la interacción entre la estación y el estado fisiológico sobre la duración de estro en ovejas de pelo. En vacas cebú que son consideradas poliéstricas pero con cambios en la frecuencia anual de fecundaciones, se observó que la duración del estro fue afectada por una interacción en la cual las vaquillas presentan una disminución en la duración del estro durante los últimos meses del año (Villagómez y col. 2000).

Por lo tanto, en base a lo antes discutido, los resultados en ovejas pelibuey hacen suponer que el estado fisiológico más que los cambios en las reservas de energía derivados de los cambios estacionales en la disponibilidad de alimentos, afectan la duración del estro en estos animales.

Ni la época ni la CC afectaron el número de montas por hora aceptadas durante el tiempo que duró el estro. No se encontró información de estudios previos para determinar la intensidad del estro en ovejas Pelibuey. No obstante, es de llamar la atención el número de montas relativamente alto registrado en el presente estudio, lo cual pudiera atribuirse a la agresiva conducta sexual que mostraron las hembras que recibieron esteroides exógenos.

5.1.2. Duración del Ciclo Estral

La duración del ciclo estral fue similar durante los meses en que se llevó a cabo el estudio. Estos resultados coinciden con los reportados por Heredia, (1994) quien observó que la duración del ciclo estral no presentó cambios en ovejas Pelibuey que tuvieron actividad estral continua y las que tuvieron actividad estral interrumpida, siendo de 17.7 ± 0.1 y 18.0 ± 0.1 días respectivamente. De la misma manera, Cruz y col. (1994), observaron que la duración del ciclo estral fue de 17.8 ± 0.9 días en ovejas Pelibuey en pastoreo y no encontraron diferencias entre los meses del año. Cabe mencionar que la cantidad de ciclos estrales de mayor longitud, observados en el presente estudio, fue muy reducido y en general fue la suma en días de dos ciclos estrales. Estudios en bovinos con cierto comportamiento reproductivo estacional y mantenidos en clima tropical indican que alteraciones de la longitud del ciclo estral se atribuyen principalmente a la escasez y (o) a la calidad del forraje presente durante la época de sequía presente en dichas regiones (Zakari, 1981). Sin embargo, en el presente estudio la condición corporal de las borregas no afectó la duración de la citada variable. Por otro lado, se ha señalado que la vida del cuerpo lúteo en bovinos determina la duración del ciclo estral (Smith, 1985). Desafortunadamente en el presente trabajo no se examinó la vida media del cuerpo lúteo, pero es posible que ésta no sufriera

variaciones en virtud de los resultados obtenidos. Sin embargo, en ovejas de lana estrictamente estacionales se ha observado hasta un 30% de ciclos estrales cortos al inicio y al final de la época reproductiva (Eldon, 1993) y se ha documentado que las diferencias en regímenes de fotoperíodo inducen variaciones en la longitud del ciclo estral que no van acompañadas de cambios en la vida media del cuerpo lúteo (Jackson, 1990). Los últimos autores sugieren que los efectos del fotoperíodo pueden deberse a variaciones en el intervalo entre la regresión del cuerpo lúteo y la siguiente ovulación. Por lo tanto, se puede pensar que en ovejas Pelibuey en un estado nutricional óptimo, las variaciones anuales del fotoperíodo no inducen cambios en la longitud del ciclo estral como se observa en ovejas de lana.

5.1.3. Número de Cuerpos Lúteos, Población folicular y Volumen ovárico.

Para determinar los cambios en la población folicular y en el número de cuerpos lúteos durante las época de estudio seleccionada, se requería comparar la estructuras ováricas de ovejas ciclando contra las que estuvieran en anestro. Durante el mes de abril del total de animales en el rebaño (114 ovejas) únicamente se logró obtener cinco borregas en aparente anestro (SME) y, sin mayor dificultad, un grupo control de cinco borregas que sí manifestaron celos (CME). De tal manera, las laparatomías exploratorias se realizaron durante el mes de abril el cual coincide con la época de seca en la región de estudio.

Todas las estructuras relacionadas al desarrollo folicular fueron similares entre los dos grupos analizados (SME y CME), observando únicamente que el número de cuerpos lúteos y el volumen ovárico fueron mayores en las ovejas CME que en las SME. De la misma manera, una mayor CC de las ovejas aumentó el número de CL y el volumen ovárico

En un estudio realizado con ovejas Pelibuey se observó diferencias en el número de CL entre la época de lluvias y la época seca (2.5 vs 2.3; Rojas y col., 1992). Por otro lado, Heredia (1994), no encontró un efecto estacional sobre la población folicular o las estructuras lúteas en ovejas con manifestación del estro,

pero el número de folículos grandes fue menor en enero (1.0) que en mayo, junio y agosto (1.9, 1.6, 1.9, respectivamente). Es evidente que el efecto de la estación sobre las estructuras ováricas, observado en los estudios antes citados, coincide con los meses de mayor disponibilidad de forrajes.

Por lo tanto, los resultados del presente estudio indican que a una mayor cantidad de reservas grasas en la borrega pelibuey aumenta el número de estructuras lúteas. De acuerdo a lo anterior, existen varios estudios en ovejas de lana en los que se ha observado que la tasa ovulatoria (TO), previa a la época de apareamiento es determinada en mayor medida por la condición corporal de las ovejas, que por el nivel de alimentación de las mismas, siendo menor el número de cuerpos lúteos en animales con una pobre condición corporal (Rhind y col. 1984; Rhind y McNeilly 1986; Forcada y col. 1990; Rhind y Schabacher 1991). Asimismo, Nottle y col. (1997) observaron que la TO en respuesta al suplemento con grano de lupino depende de la CC antes del empadre, debido a que la TO de las ovejas en baja CC y sin sobrealimentación fue menor con respecto a las de baja CC que se sobrealimentaron (1.06 ± 0.07 y 1.63 ± 0.09 CL, respectivamente). De la misma manera, las ovejas con buena CC y sin alimento adicional presentaron una menor TO que las que tuvieron una CC adecuada y fueron sobrealimentadas (1.28 ± 0.09 y 1.57 ± 0.08 CL, respectivamente).

En contraste a lo previamente discutido, en otros estudios tanto en ovejas de pelo (Germán, 2002) y de lana (Gunn y col., 1984; Folch, y col 1987; Abecia 1993) se observó que la alimentación de la borrega por arriba de sus necesidades de mantenimiento antes de la época de apareamiento incrementa la TO sin que esto necesariamente vaya acompañado de cambios en la CC o un incremento en el peso vivo del animal.

Se sabe que los efectos nutricionales en el comportamiento reproductivo pueden operar por meses y (o) días antes de la ovulación (Gunn y col., 1983). Se ha documentado que el peso corporal y la número de CL se correlacionan de manera positiva y que dicha relación lineal puede alcanzar una meseta, que depende del potencial genético del animal (Edey, 1968; Morley y col. 1978; Gunn, 1982).

Schneider y col. (2000) mencionan que la integración a nivel sistema nervioso central (SNC) de las señales metabólicas relacionadas con las reservas corporales de energía (estado energético estático) y con su movilización o el ingreso de energía al organismo a partir del consumo de alimento (estado energético dinámico) puede jugar un papel determinante en los procesos reproductivos (Schneider y col. 2000). Una posible causa de los disentimientos sobre los efectos nutricionales crónico y agudo, puede ser la falta de consistencia del efecto de la restricción alimenticia sobre la frecuencia de secreción pulsátil de LH en hembras rumiantes (Rhind y col., 1989; Stewart, 1990) No obstante, en estas especies existen evidencias de la interacción entre los estados energéticos estático y dinámico en términos de la regulación de secreción de LH, donde la CC determina el efecto del ayuno sobre la secreción de la citada hormona (Stewart, 1990, Tanaka y col., 2002).

Finalmente, el hecho de que en el presente estudio la CC haya afectado únicamente a los CL y no a las variables de desarrollo folicular puede deberse a que se ha observado que el incremento en el número de CL de las ovejas en respuesta a la interacción del efecto dinámico con el estático, al parecer no guarda relación con el aumento en el número de folículos que se desarrollan, sino más bien con el incremento en la capacidad esteroidogénica de los folículos grandes (≥ 4 mm); ya que en los animales subalimentados el cociente estrógenos/andrógenos es más bajo, lo que posiblemente indica una menor actividad de la aromatasa en tales folículos (Rhind y McNeilly, 1986; Mc Neilly y col., 1987; Rhind y McNeilly, 1998).

CAPÍTULO 6

SUMARIO Y CONCLUSIONES

La duración del ciclo estral y del estro así como la incidencia y la intensidad de la expresión estral fueron similares durante los meses y (o) las épocas seleccionadas. El mes del año interactuó con la condición corporal debido a que las borregas con la menor CC presentaron un menor número de estros en los meses de marzo y abril en comparación de las ovejas mejor calificadas. Al seleccionar ovejas en base a si expresaban o no el estro, la población folicular fue similar en ambos grupos y no fue afectada por la condición corporal de los animales y en contraste el número de cuerpos lúteos y por ende el volumen ovárico fue mayor en las que sí manifestaron celo y en las de mejor condición corporal. Por lo tanto, los resultados del presente estudio indican que la disminución de la manifestación del comportamiento estral de las ovejas Pelibuey observada durante algunos meses del año puede explicarse, al menos de manera parcial, por una interacción entre la época del año en que se disminuye la disponibilidad de forrajes y una reducida cantidad de reservas corporales en el animal.

CAPÍTULO 7

REFERENCIAS

Abecia JA, Forcada F, Zarazaga L. Variación del peso vivo durante la lactación: Efecto sobre la reactivación ciclica y ovárica en ovejas paridas en anestro estacionario. ITEA. 1993;89 (1):78-89.

Aboul-Naga AM, Aboul-Ela MB, El-Nakhla SM. Oestrous and ovarian activity of subtropical fat-tailed Rahamani sheep and their response to light treatment. J. Agric. Sci. 1987;108:617-621.

Acosta JC, Verdura T. Influencia de la condición corporal sobre la tasa de ovulación y el comportamiento reproductivo de ovejas pelibuey. Rev. Cub. Reprod. Animal. 1993.19:76-85.

Acosta C. Comportamiento reproductivo del borrego Pelibuey. Tesis de Licenciatura I.A.Z. Universidad Autónoma de Chapingo. 1982; 22-26.

Adams GP. Comparative patterns of follicle development and selection in ruminants. Journal of Reproduction and fertility suppl. 54, 1999;17-32.

Adams NR, Atkinson S, Martin GB, Briegel JR, Boukhliq R, Sanders MR. Frequent blood sampling changes the plasma concentration of LH and FSH and the ovulation rate in merino ewes. Journal of Reproduction and Fertility. 1993;99:689-694.

Adams NR, Briegel JR, Sanders MR, Blackberry MA, Martin GB. Level of nutrition modulates the dynamics of oestradiol feedback on plasma FSH in ovariectomized ewes. Animal Reproduction Science. 1997; 47:59-70.

Aguilar J, De la Torre S, Duarte G, Malpaux B, Delgadillo JA. Las hembras caprinas del subtropico mexicano manifiestan un ritmo endogeno de reproduccion. XIV Congreso Nacional de la Sociedad Mexicana de Ciencias Fisiológicas. 26 al 30 de agosto, Monterrey, N. L., Mex., 2001:27.

Alabart A J L. Bases Endocrinológicas de la Reproducción Ovina. Memorias del III Curso internacional sobre Producción de Ganado Ovino. Secretaria de Investigación Agraria-D.G.A., Zaragoza, España. 1991:1-14.

Albuerne R, Perón N. Condición corporal y peso vivo de la oveja Pelibuey. 2. Efecto sobre la tasa reproductiva. Rev. Cub. Reprod. Animal. 1996; 22:21-26

Al-Shorepy SA, Notter DR. Response to selection for fertility in a fall-lambing sheep flock. J. Anim. Sci. 1997; 75:2033-2040.

Al-Shorepy SA, Notter DR. Genetic variation and covariation for ewe reproduction, lamb growth and lamb scrotal circumference in a fall-lambing sheep flock. J. Anim. Sci. 1996; 74:1490-1498.

Álvarez J, Zarco L, Rubio I, Cruz C. Use to inexpensive feed supplementation to improve reproductive efficiency of pelibuey sheep in the tropics. Effects of pre and post-partum supplementation. In: Developed of feed supplementation strategies for improving ruminant productivity on small-holder farm In Latin-America through the use of immunoassay technique. Proc, Rest, Coord, Meet, Joint-FAO/IAEA. Piracicaba, Brasil, sep. IAEA, Tec Doc. 1993; 877:45-52.

Álvarez RL, Ducoing WAE, Zarco QL, Trujillo GAM. Conducta estral, concentraciones de LH y función lútea en cabras en anestro estacional inducidas a ciclar mediante el contacto con cabras en estro. Vet. Mex. 1999. 30:25-31.

Amoah EA, Bryant MJ. A note on the effect of contact with male goats on occurrence of puberty in female goat kids. *Anim. Prod. Sci.* 1984; 38:141-144.

Amstalden M, Garcia MR, Stanko RL, Nizielski SE, Morrison CD, Keisler DH, Williams GL. Central infusion of recombinant ovine leptin a novel hipersecretion of luteinizing hormone after short-term fasting in mature beef cows. *Biol Reprod* 2002;66:1555.

Arroyo LJ, Gallegos SJ, Villa GA, Valencia MJ. Caracterización del ciclo reproductivo anual de ovejas Pelibuey y Suffolk. XL Reunión Nacional de Investigación Pecuaria. Mérida. Yucatán. 2004;147.

Aydi M, Driancourt MA, Chemineau P. Variations saisonnières du comportement d'oestrous et de l'activité ovulatoire chez les brebis Chios et Serres en Grèce. *Reprod Nutr. Develop.* 1993; 33:15-24.

Baird y Scaramuzzi RJ. The source of ovarian oestradiol and androstenedione in the sheep during the luteal phase. *Acta Endocrinológica (Copenhague)* 83, 1976; 402-409.

Balcázar SJA. Efecto de la suplementación alimenticia sobre la eficiencia de corderas Pelibuey inducidas a la pubertad con Acetato de Melegestrol. Tesis Profesional Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Nacional Autónoma de México, D.F. 1992:78.

Barash IA, Cheung CC, Weigle DS, Ren H, Kabigting EB, Kuijper JL, Clofton DK, Steiner RA. Leptin is a metabolic signal to the reproductive system. *Endocrinol.* 1996; 137:3144-3147.

Bartlewski PM, Beard AP, Cook SJ, Chandolia RK, Honoramooz A, Rawlings NC. Ovarian antral follicular dynamics and their relationships with endocrine variables throughout the oestrus cycle in breeds of sheep differing in prolificacy. *Journal of Reproduction and Fertility*, 1999; 115:111-124.

Bartlewski PM, Beard AP, Cook SJ, Chandolia RK, Rawlings NC. Ovarian follicular dynamics during anoestrus in ewes. *Journal of Reproduction and Fertility* 113, 1998;275-285.

Beckett JL, Sakurai H, Adams BM, Adams TE. Moderate and severe nutrient restriction has divergent effects on gonadotroph function in orchidectomized sheep. *Biol. Reprod.* 1997; 57: 415-419.

Beltranena E, Aherne FX, Foxcroft GR. Innate variability in sexual development irrespective of body fatness in gilts. *J. Anim. Sci.* 1993;71:471-480.

Billington CA, Briggs JE, Grace M, Levine AS. Effects of intracerebroventricular injection of neuropeptide Y on energy metabolism. *Am J. Physiol.* 1991;260:321-327.

Bister JL, Paguay R. Fluctuations in the plasma levels of follicle-stimulating hormone during estrous cycle, anestrus, gestation and lactation: evidence for an endogenous rhythm of FSH release. *Theriogenology* 1983; 19:565-582.

Bittman EL, Dempsey RJ, Karsch FJ. Pineal melatonin secretion drives the reproductive response to daylength in the ewe. *Endocrinology*. 1983;113:2276-2283.

Blache D, Chagas LM, Blackberry MA, Vercoe PE, Martin GB. Metabolic factors affecting the reproductive axis in male sheep. *Journal of Reproduction and Fertility*. 2000;120:1-11.

Blache D, Miller DW, Milton JTB, Marin GB. The secretion of gonadotrophins, insulin and insulin-like growth factor I by Merino rams supplemented with different legume seeds. *Australian Journal of Agricultural Research*. 1996;47:843-852.

Bleach ECL, Glencross RG, Knight PG. Comparison of ovarian follicular dynamics in dairy cows with single or twin ovulations. *Journal of Reproduction and Fertility Abstract series*. 1998:13.

Bouillon J, Lajous A, Fourcaud P. Mise en evidence d' un effet "chevres induites" comparable a' l' "effet bouc" chez les caprin. 7^{emes} Journees de la Recherche Ovine et Caprine; 1982 d'ecembre 1-2; Paris, France. Paris, France: Institut National de la Recherche Agronomique, 1982; 325-333.

Baird DT, Campbell BK, Man GE, McNeilly AS. Inhibin and oestradiol in the control of FSH secretion in the sheep. *Journal of Reproduction and Fertility*, suppl., 1991;43:125-138.

Baird DT, Scaramuzzi RJ. The source of ovarian oestradiol and androstenedione in the sheep during the luteal phase *Acta Endocrinologica (Copenhagen)* 1976;83:402-409.

Brand A, de Jong WH. Qualitative and quantitative micromorphological investigations of the tertiary follicle population during the oestrus cycle in sheep. *Journal of Reproduction and Fertility* 33. 1973;431-439.

Bronson FH. Seasonal Regulation of Reproduction in mammals. In: Knobil and Neill editor. 1a ed. New York, USA. 1988. Vol. 2; p1852-1853.

C.E.A. (Centro de Estadística Agropecuaria). Información disponible en la página de internet WWW.sagar.gob.mx/cea.htm. Centro de Estadística Agropecuaria (CEA) de la Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. (SAGARPA). 2001.

Cahill LP, Mauleon P. Influences of season, cycle and breed on follicular growth rates in sheep. *Journal of Reproduction and Fertility*. 1980;58:321-328.

Cahill LP. Folliculogenesis in the sheep as influenced by breed, seasonal and the oestrus cycle. *Journal of Reproduction and Fertility*, suppl., 30, 1981;135-142.

Cambell BK, Dobson H, Baird DT, Scaramuzzi RJ. Examination of the relative role of FSH and LH in the mechanism of ovulatory follicle selection in sheep. *Journal of Reproduction and Fertility*. 1999;117:355-367.

Cameron JL, Helmreich DL, Schreihof DA. Modulation of reproductive hormone secretion by nutritional intake: Stress signals versus metabolic signals. *Human Reprod*. 1993;8:162-167.

Campfield LA, Smith FJ, Burn P. The OB protein (leptin) pathway-A link between adipose tissue mass and central neural networks. *Horm. Metab. Res*. 1996;28:619-632.

Castillo RH, Hernández JJ, Berruecos JM, López JJ. Comportamiento reproductivo del borrego Tabasco mantenido en clima tropical. III Pubertad y duración del estro., *Tec. Pec. Mex*. 1977;32:32-35,

Castillo RH, Valencia M, Berruecos JM. Comportamiento reproductivo del borrego Tabasco mantenido en clima tropical y subtropical. I. Índices de fertilidad. Tec. Pec. Mex. 1972;20: 199955-56

Castillo CM, Aparicio GE, Urrutia MJ, García DCA. Caracterización de la ovinocultura en agostadero semiárido en San Luis Potosí. Memoria del III Cong. Nal. de Prod. Ovina, AMTEO. Tlaxcala, Tlax., 1990;265-267.

Chemineau P, Maurice F, Daveau A. Re-initiation of ovulatory activity by melatonin given as a constant-release implant in long-day treated Ile-de-France ewes, depends on endogenous secretion of melatonin. In Melatonin and the pineal gland-From basic science to clinical application. Ed Touitou Y, Arendt J, Pévet P, Publ Chemineau P. Possibilities for using bucks to stimulate ovarian and oestrus cycles in anovulatory goats –a review. Livest Prod Sci, 1987; 17: 135-147.

Chilliard Y, Bocquier F, Doreau M. Digestive and metabolic adaptations of ruminants to under nutrition, and consequences on reproduction. Reproduction Nutrition and Development. 1998; 38:131-152.

Chilliard Y, Faerlay A, Fauconnier M, Bonnet J, Rouel , Bocquier F. Adipose tissue metabolims and its role in adaptations undernutrition in ruminants. Ruminant Physiology: Digestion, Metabolims, Growth and Reproduction. 2000;59:127-134.

Chimineau P. Daveau A, Maurice F, Delgadillo JA. Seasonality of oestrous and ovulation is not deeply modified by submitting Alpine goats to a tropical photoperiod. Small Rum Res. 1992; 8:299-312.

Coelho LA, Rodriguez PA, Sasa A. Concentrações plasmáticas de progesterona eu borregas lanadas e deslanadas durante a estacao reproductiva. In Reuniao Anual da Sociedade Brasileira de Zootecnia. Vivosa, Vicoso SBZ. 2000;37:153.

Coelho LA. Estudo sobre a atividade cíclica reprodutiva e o perfil plasmático de melatonina em fêmeas ovinas, sob fotoperíodo natural, no estado de São Paulo. Pirassununga. Tese (Livre Docência) – Faculdade de Zootecnia e Engenharia de Alimentos, Universidade de São Paulo, 2001:127.

Colas G. Variations saisonnières de la qualité du sperme chez le bélier Ile-de-France. I. Etude de la morphologie cellulaire et de la motilité massale. *Reprod Nutr. Develop.* 1980 20:1789-1799.

Coop IE. Effect of flushing on reproductive performance of ewes. *J. Agric. Sci. (Cambr.)* 1966; 67:305-323

Corteel JM. Production, storage and insemination of gotas semen. In: Management of Reproduction in sheep and goats Symposium, University of Wisconsin, Madison 24 and 25 July, 1977:41-57.

Cruz LC, Fernández-Baca S, Alvarez AJA, Pérez RH. Variaciones estacionales en la presentación de la ovulación, fertilización y sobrevivencia embrionaria de ovejas Tabasco en el trópico húmedo. *Vet Mex.*, 1994;25:23-27.

Cruz LC, Ramírez B, Fernández-Baca S. Características reproductivas del ovino Tabasco: Actividad ovárica posparto y ciclos estrales. *Memorias del VIII Congreso Nacional de Buiatría. Veracruz, Ver., México* 1982: 485-488.

Cruz FM, Castillo RH. Ciclo anual de estros y concepciones de boregas Pelibuey en clima tropical. *IV Congreso de Producción Nacional Ovina.* 1991:145-147.

Dacheux JL, Pisselet C, Blanc M, Hochereau-de-Reviere MT, Courot M. Seasonal variations in rete testis fluid secretion and sperm production in different breeds of rams. *J. Reprod. Fertil.* 1981; 61: 363-371.

Dahl GE, Evans NP, Thrun LA, Karsch FJ. Thyroxine is permissive to seasonal transitions in reproductive neuroendocrine activity in the ewe. *Biol. Reprod.* 1995; 52:690-696.

Davis IF, Brien FD, Findlay JK, Cumming IA. Interactions between dietary protein, ovulation rate and follicle stimulating level in the ewe. *Animal Reproduction Science.* 1981;4:19-28.

Delgadillo JA, Cortez-Lopez ME, Duarte G, Malpoux B. El fotoperíodo modifica la actividad sexual de los machos cabrios Criollos del subtrópico mexicano. XLII Congreso Nacional de Ciencias Fisiológicas y XX Congreso Latinoamericano de Ciencias Fisiológicas. Septiembre 3 al 7, Can Cún , Q. Roo, Méx. 2000:191.

Delpino A, González-Stagnaro C. Evaluación del comportamiento reproductivo en pequeños rumiantes tropicales utilizando los perfiles de progesterona. *Rev. Científica FCV-LUZ (Maracaibo-Venezuela).* 1993; III 3:231-247.

Doney JM, Russel AJF. Differences amongst breeds of sheep in food requirements for maintenance and live weight change. *J. Agric. Sci. Camb.* 1968;71:343-349.

Downing JA, Joss J, Scaramuzzi RJ. Ovulation rate and the concentrations of LH, FSH, GH, prolactin and insulin in ewes infused with tryptophan, tyrosine or tyrosine plus phenylalanine during the luteal phase of the oestrous cycle. *Animal Reproduction Science.* 1997a; 45: 283-297.

Downing JA, Joss J, Connell P, Scaramuzzi RJ. Ovulation rate and the concentrations of gonadotrophic and metabolic hormones in ewes fed lupin grain. *Journal of Reproduction and Fertility*. 1995a; 103: 137-145.

Downing JA, Joss J, Scaramuzzi RJ. The effect of a direct arterial infusion of insulin and glucose on the ovarian secretion rates of androstenedione and oestradiol in ewes with an autotransplanted ovary. *Journal of Endocrinology*. 1999; 163:531-541.

Downing JA, Scaramuzzi RJ. Nutrients effects on ovulation rate, ovarian function and the secretion of gonadotrophic and metabolic hormones in sheep. *Journal of Reproduction and Fertility*. 1991; supplement 43:209-227.

- Downing JA, Scaramuzzi RJ. The effect of infusion of insulin during the luteal phase of the estrous cycle on the ovulation rate and on plasma concentrations of LH, FSH and glucose in ewes. *Theriogenology*. 1997b; 47:747-759.

Downing JA, Joss J, Scaramuzzi RJ. A mixture of the branched chain amino acids leucine, isoleucine and valine increases ovulation rate in ewes when infused during the late luteal phase of the oestrus cycle: An effect that may be mediated by insulin. *Journal of Endocrinology*. 1995c; 145:315-323.

Downing JA, Joss J, Scaramuzzi RJ. Ovulation rate and the concentrations of gonadotrophins and metabolic hormones in ewes infused with glucose during the late luteal phase of the oestrous cycle. *Journal of Endocrinology*. 1995b; 146:403-410.

Driancourt MA. Regulation of ovarian follicular dynamics in farm animals. Implications for manipulation of reproduction. *Theriogenology*, 2001; 55:208-217.

Driancourt MA, Gibson WR, Cahill LP. Follicular dynamics throughout the oestrous cycle in sheep. A Review. *Reproduction Nutrition and Development* 1985;25:1-15.

Dyer CJ, Simmons JM, Matteri RL, Keisler DH. cDNA cloning and tissue-specific gene expression of ovine leptin, NPY-Y2 receptor. *Domestic Animal Endocrinology*. 1997;14(5):295-303.

Edey TN. Body weight and ovulation rate in sheep. *Proc. Aust. Soc. Anim. Prod.*, 1968; 7:188-190.

Eldon J. Effect of exogenous melatonin and exposure to a ram on the time of onset and duration of the breeding season in Iceland sheep. *J. Reprod. Fertil.*, 1993;99:1-6.

Erickson JC, Hollopeter G, Palmiter RD. Attenuation of the obesity syndrome of ob/ob mice by the loss of neuropeptide Y. *Science*. 1996; 264: 1704-1707.

Evans AC, Duffy P, Hynes N, Boland MP. Waves of follicle development during the estrous cycle in sheep. *Theriogenology*. 2000; 53:699-715.

Evans AC. Ovarian follicle growth and consequences for fertility in sheep. *Animal Reproduction Science.*, 2003; 78:289-306.

Farningham DA, Whyte CC. The role of propionate and acetate in the control of food intake in sheep. *British Journal of Nutrition*. 1993;70:37-46.

Ferrer AA, Lucero MFA, González R A. Estadísticas de comportamiento productivo y reproductivo de ovejas F1 Katahdin, Pelibuey y Blackbelly en trópico húmedo. *Memorias del II Taller Ovino del Golfo y Noreste de México*, UAT, Cd Victoria, Tamps., 2002:13-14

Ferrel CL, Nutricional Influences on Reproduction. In: Reproduction in Domestic Animals. Edited by Perry T. Cupps. 4° Ed. Davis, Calif. 1991; 588.

Figueiredo EAD, Oliveira ER, Bellaver C. Performance de ovinos deslanados no Brasil. Sobral: EMBRAPA – CNPC. 1980;1:32.

Findlay JK, Dremmond AE, Britt KL, Dyson M, Wreford NG, Robertson DM, Groome NP, Jones ME, Simpson ER. The roles of activins, inhibins and estrogen in early committed follicles. Molecular and Cellular Endocrinology. 2000;163:81-87.

Flynn JD, Duffy P, Boland MP, Evans AC. Progestagen synchronization in the absence of a corpus luteum results in the ovulation of a persistent follicle in cyclic ewe lambs. Animal Reproduction Science, 2000; 62:285-296.

Folch J, Paramio MT, Muñoz F, Sainz Cidoncha F. Influencia de la alimentación sobre la actividad reproductiva de la oveja Raza Aragonesa en primavera. II. Efecto del nivel alimenticio y del "Flushing" en estabulación permanente. ITEA, 1987; 68: 3-14.

Forcada F, Abecia JA, Sierra I. Variación de los parámetros reproductivos en ovejas de Raza Aragonesa en función de la condición corporal. ITEA. 1990; 86 N°2: 123-132.

Fortune JE, Quirk SM. Regulation of steroidogenesis in bovine preovulatory follicles. Journal of Animal Science. 1988; 66:1-8.

Fuentes JL. Algunas consideraciones de la actividad reproductiva de la oveja pelibuey en Cuba. In: Colloque "Reproduction des Ruminants en zone tropicale". Guadeloupe, FWI. INRA-CRAAG. 1983.

Fuentes JL, Chemineau P. Fertilité de brebis Pelibuey et Suffolk en climat tropicale. Ann Zootech. 1989;38:5-9.

Fuentes JL, Lima T, Pulenetes N, Albuérne R, Saus V, Perón N. Some aspects of the reproductive performance of the pelibuey ewe in Cuba Rep. des ruminants en zone tropicale. Guadalupe, 8-10 june. 1983 ,

Fuentes JL, Cognie Y, Lima T. The effect of oestrus synchronization and mating season on the productivity of pelibuey ewes. Ann. Zootech. 1984;33:545.

Galina MA, Morales R, Silva E, López B. Reproductive performance of pelibuey and Blackbelly sheep under tropical management systems in México. Small Ruminant Res. 1996;22:31-37.

García E. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. 2a Ed. Universidad Nacional Autónoma de México. 1973.

Germán ACG. Influencia de la condición corporal y la alimentación en el comportamiento reproductivo de las ovejas de pelo. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados, Montecillo, Texcoco, Edo de Mex., 2002.

Gherardi PB, Lindsay DR. Response of ewes to lupin supplementation at different times of the breeding season. Australian Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry. 1982;22:264-267.

Ginther OJ, Kot K, Willbank MC. Associations between emergence of follicular waves and fluctuations in FSH concentrations during the estrous cycle in ewes. *Theriogenology*, 1995; 43:689-703.

Ginther OJ, Willbank MC, Fricke PM, Gibbons JR, Kot K. Selection of the dominant follicle in cattle. *Biol Reprod*. 1996; 55: 1187 – 1194.

Girão, Medeiros LP, Girão ES. Índices produtivos de ovinos de raça Santa Inés no Estado do Piauí. Teresina: EMBRAPA – UEPAE. 1984: 5.

Godfrey RW, Weis AJ, Dodson RE. Effect of Flushing Hair Sheep Ewes During the Dry and Wet Seasons in the U.S. Virgin Island. *Journal of Animal and Veterinary Advances* 2003; 2(3):184-190.

González RA. Reproduction in Pelibuey sheep in the Mexican Tropics. MSc. Thesis Utah State University. U.S.A. 1977;93.

González Reyna A, Murphy BD, Ortega R. Factors determining the reproductive potential of Pelibuey sheep: Effects of season and parturition on reproductive performance. *Livestock Reproduction en Latin América*. International Atomic Energy Agency. Viena. 1990.

González SC. Comercial hair sheep production in a semiarid region of Venezuela. In: HA Fitzhugh and GE Bradford (eds), *Hair sheep of Western African and the Americas A Genetic Resource for the Tropics*. Westview Press Inc. Boulder, Co., U.S.A., 1983: 85-104.

González SC. In reproduction des ruminants en zone tropicale. *Pointe-à-pitré. les Colloques de l'INRA*. 1983;20:1

González-Reyna A, Valencia JM, Foote WC, Murphy BC. Hair sheep in México: Reproduction in the Pelibuey sheep. Anim. Breed. Abs. 1991, 59:511-524.

González-Reyna. Factors determining the reproductive potential of pelibuey sheep. In: Livestock Reproduction in Latin-America. Proc Res Co-ord Meet, IAEA, Bogotá, 1988:335.

González-Stagnaro C, Goicochea N. Comportamiento reproductivo de ovinos West African en una zona tropical. IX Congreso Internacional de Reproducción Animal e Inseminación Artificial. Madrid, España. Junio 1980. IV: 161-167.

González-Stagnaro C. Comercial hair sheep production in a semi-arid zone of Venezuela. En "Hair sheep in Western Africa and the Américas". Ed HA Fitzhug y GE 1989.

González-Stagnaro C. Control y manejo de los factores que afectan el comportamiento reproductivo de los pequeños rumiantes en el medio tropical. In: Isotope and related techniques in animal production and health. Viena, Austria. 1991; Publ IAEA, SM-318/41: 405-421.

González-Stagnaro C.. Comportamiento reproductivo de las razas locales de rumiantes en el trópico americano. Reproduction des Ruminants en Zone Tropicale. Pointe-à-Pitre (F.W.I), 8-10 juin 1983 Ed. INRA Publ. (Les Colloques del l'INRA n° 20, 1984; 1-83 1984 a).

Gooden JM, Beach AD, Purchas RW. Measurement of subcutaneous backfat depth in live lambs with an ultrasonic probe. N.Z. J. Agric. Res. 1980; 23: 161-165.

Goodman RL. Neuroendocrine control of the ovine estrous cycle. In: The physiology of reproduction. Knobil E., JD. (eds), Raven Press Ltd. 1994; 659-709.

Goodman RL. Neuroendocrine control of the ovine estrous cycle. In: Knobil E. and Nelly J (eds). *The Physiology of Reproduction*. USA Raven Press, Ltd. 1988: 1929-1969.

Greenwald GS, Shyamal KR. Follicular development and its control. In *The physiology of reproduction*. Knobil E, Neill JD, (eds) Raven Press Ltd., New York 1994; 629-724.

Gun RG, Doney JM, Smith WF. The level of different durations and times of high-level feeding prior to mating on the reproductive performance of Scottish Blackface ewes. *Anim. Prod.* 1984; 39: 99-105.

Gun RG, Doney JM. The interaction of nutrition and body condition at mating on ovulation rate and early embryo mortality in Scottish Blackface ewes. *J. Agric. Sci. Camb.* 1975; 85: 465-470.

Gunn RG, Smith WF, Señor AJ, Barthram E, Sim DA. Premating pasture intake and reproductive responses in North Country Cheviot ewes in different body conditions. *Anim. Prod. Abstract*, 1983;36:509

Gunn RG. The influence of nutrition on the reproductive performance of ewes. In: *Sheep Production* (Ed: Haresing W) Butterworths, London 1982:99-110.

Hafez ESE. Folliculogenesis, egg maturation, and ovulation. In: *Reproduction in farm animals*, Hafez ESE ed, Lea & Febiger Press, Philadelphia, 1993:114-143.

Hammann A, Matthaei S. Regulation of energy balance by leptin. *Exp. Clin. Endocrinol. Diabetes.* 1996;104:293-300.

Hanocq E, Bodin L, Thimonier J, Teyssier J, Malpoux B, Chemineau P. Genetic parameters of spontaneous spring ovulatory activity in Merinos d'Arles sheep. *Gen Sel Evol.* 1999;31:77-90.

Hanrahan JP. Genetic variation in seasonal reproduction in sheep. In: 38th Annu. Meet. EAAP, Lisbon, Portugal, September 28-october 1.1987:14.

Haresign W. The influence of nutrition on reproduction in the ewe. 1 Effects on ovulation rate, follicle development and luteinizing hormone release. *Animal Production.* 1981;32:197-202.

Heredia AM, Velázquez MP, Quintal FJ, Aragón GA. Efecto de dos fuentes de alimentación sobre la estacionalidad reproductiva de la oveja Pelibuey Reunión anual del Instituto nacional de investigaciones pecuarias. Cd Victoria, Tamps. 1991;96.

Heredia AM, Fajardo MM, Rodríguez RO. Estacionalidad en la oveja Pelibuey. Efecto de la sobrealimentación. Memorias de la Primera Reunión Científica, Forestal y Agropecuaria CIFAP-Yucatán, INIFAP-SARH. Mérida, Yuc., Méx 1988:131.

Heredia AM. Determinación de la época de menor actividad estral de la oveja Pelibuey en el trópico. Tesis de Maestría. Facultad de Estudios Superiores-Cuautitlán. UNAM. Cuautitlán Izcalli, Edo de Méx., 1994

Hinch GN, Roelofs JHW. Lupin feeding and insulin infusion during the late luteal phase can increase ovulation rate in seep. *Proceedings of the Australian Society of Reproductive Biology.* 1986;18:43.

Houseknecht KL, Portocarrero CP. Leptin and its receptors: Regulators of whole-body energy homeostasis. *Domestic Animal Endocrinology*. 1998; 15:457-475.

Hsueh AJ, Adashi EY, Jones PB, Welsh TH. Hormonal regulation of the differentiation of cultured ovarian granulosa cells. *Endocrinology Review*, 1984; 5:76-127.

Hsueh AJ, Billing H, Tsafiri A. Ovarian follicle atresia: A hormonally controlled apoptotic process. *Endocrinology Review* 1994; 15:707-724.

Jackson GL, Jansen H, Kao C. Continuous exposure of Suffolk ewes to an equatorial photoperiod disrupt expression of the of the annual breeding season. *Biol. Reprod.* 1990; 42:50-63.

Jefferies BC. Body condition scoring and its use in management. *Tasm. J. Agric.* 1961; 32:19-21.

Johnson SK, Dailey RA, Inskoop EK, Lewis PE. Effect of peripheral concentrations of progesterone on follicular growth and fertility in ewes. *Domestic Animal Endocrinology*. 1996; 13:69-79.

Karsch FJ, Legan SJ, Ryan KD, Foster DL. Importance of estradiol and progesterone in regulating LH secretion and estrous behavior during the sheep estrous cycle. *Biology of Reproduction*, 1980; 23:404-414.

Karsch FJ, Robinson JE, Woodfill CJI, Brown MB. Circannual cycles of luteinizing hormone and prolactin secretion in ewes during prolonged exposure to a fixed photoperiod: evidence for an endogenous reproductive rhythm. *Biol. Reprod.* 1989; 41:1034-1046.

Kennedy CG, Mitra J. Body weight and food intake as initiating factors for puberty in the rat. *J. Physiol.* 1963;166:408-416.

Kirton AH, Jonson DL. Interrrelationships between GR and other lamb carcass fatness measurements. *Proceedings of the N.Z. Soc. Anim. Prod.* 1979;39:194-201.

Knighth TW, Oldham CM, Lindsay DR. Studies in ovine infertility in agricultural regions in Western Australia: The influence of a supplement of lupins (*lupinus angustifolius* cv. Unwhite) at joining on the reproductive performance of ewes. *Australian Journal of Agricultural Research.* 1975;26:567-575.

Leury BJ, Murria PJ, Rowe JB. Effect of nutrition on the response in ovulation rate in Merino ewes following short-term lupin supplementation and insulin administration. *Australian Journal of Agricultural Research.* 1990;41:751-759.

Leyva V, Buckrell BC, Walton JS. Regulation of follicular activity and ovulation in ewes by exogenous progestagen. *Theriogenology.* 1998;50:395-416.

Lindsay D, Martin G, Williams I. Nutrition and reproduction. *Reproduction in Domesticated Animals: World Animal Sciences Series* Ed. GJ King. Elsevier Science Publishers, Amsterdam. 1993:459-491.

Lindsay D. The usefulness to the animal producer of research findings in nutrition on reproduction. *Proceedings of the Australian Society of Animal Production.* 1976; 9:217-224.

Lindsay D. Reproduction in the sheep and goat. In: *Reproduction in Domestic Animals.* Edited by Perry T Cupps. 4^o Ed. Davis, Calif. Año: 496-501.

López-Sebastián A, González de Bulnes A, Santiago moreno J, Gómez- Brunet A, Townsend EC, Inskip EK. Patterns of follicular development during the estrous cycle in monovular Merino del Pais ewes. *Animal Reproduction Science*.1997;48:279-291.

Lozano JM, Abecia JA, Forcada F, Zarazaga L Alfaro B. Effect of undernutrition on the distribution of progesterone in the uterus of ewe during the luteal phase of the estrous cycle. *Theriogenology*. 1998; 49: 539-546.

Malpoux B, Daveau A, Maurice-Mandon F, Duarte G, Chemineau P. Evidence that melatonin acts in the pre-mammillary hypothalamic area to control reproduction in the ewe: presence of binding sites and stimulation of LH secretion by in situ microimplant delivery. *Endocrinol*. 1998; 139:1508-1516.

Marie M, Findlay PA, Thomas L, Adam CL. Daily patterns of plasma leptin in sheep: Effects on photoperiod and food intake. *Journal of Endocrinology* 2001; 170:277-286.

Marshall FHA. Fertility in Scottish sheep. *Proceedings of the Royal Society of London*. 1905; 77:58-62.

Marshall FHA. The oestrus cycle and the formation of the corpus luteum in the sheep. *Philosophical Transaction of the Royal Society London*. 1903; 196:58-62

Martin GB, Oldham CM, Cognié Y, Pearse DT. The physiological response of anovulatory ewes to the introduction of ram-a review. *Livest Prod Sci*, 1986;15:219-247.

Martin GB, Thomas GB. Roles of communication between the hypothalamus, pituitary gland and ovary in the breeding activity of ewes. In: *Reproductive*

physiology of Merino sheep. Concepts and consequences. Oldham CM, Martin GB, Purvis IW. (eds), School of Agriculture (Animal Science). The University of Western Australia. 1990; 23-40.

Martín GG, y Hunziker GB. Nutrición y Reproducción en Rumiantes. En: Memorias del Curso Internacional de Fisiología de la Reproducción en Rumiantes. Colegio de Posgraduados, Montecillo, Méx. 1999: 36.

Martinet L, Mondain-Monval M. Seasonal reproduction and photoperiodism. En: Thibault, C., M-C Levasseur, RHF, Hunter (eds). Reproduction in mammals and mas. Ellipses. Paris. 1993 :605-626.

Martínez RRD, Zarco QLA, Rubio GI, Cruz LC, Valencia MJ. Efectos de los implantes subcutáneos de melatonina y la suplementación alimenaiia, sobre la inducción de la actividad ováica en ovejas Pelibuey durante la época de anestro. Vet. Méx. 2001; 32(4):237-247.

Mc Natty KP, Gibb M, Dobson C, Ball K, Coster J, Heath D, Thurley DC. Preovulatory follicular development in sheep treated with PMSG and/or prostaglandin. Journal of Reproduction and Fertility. 1982;65:111-123.

Mc Neilly AS, Jonassen JA, Rhind SM. Reduced ovarian follicular development as consequence of low condition in ewes. Ac. Endocrinol. (Copen).1987;115:75-83.

Mc Neilly AS, Picton HM, Campbell BK, Baird DT. Gonadotrophic control of follicle growth in the ewe. Journal of Reproduction and Fertility supplement, 1991;43:177-186.

McDonald JK, Lumpki ML, DePaulo LV. Neuropeptide-Y suppresses pulsatile secretion of luteinizing hormone in ovariectomized rats: Possible site of action. *Endocrinol.* 1989;125:186-191.

McShane TM, May T, Miner JL, Keisler DH. Central actions of neuropeptide Y may provide a neuromodulatory link between nutrition and reproduction. *Biol. Reprod.* 1992;46:1151-1157.

Miner JL, Della-Ferra MA, Paterson JA, Baile CA. Lateral cerebroventricular injection of neuropeptide Y stimulated feeding in sheep. *Am. J. Physiol.* 1989;257:383-387.

Monget P, Martin GB. Involvement of insulin-like growth factors in the interactions between nutrition and reproduction in female mammals. *Human Reproduction.* 1997; 12 Supplement 1: 33-52.

Monget P, Monniaux D. Growth factors and control of folliculogenesis. *Journal of Reproduction and Fertility Supplement*, 1995; 49:321-333.

Montgomery GW, Galloway SM, Davis GH, McNatty KP. Genes controlling ovulation rate in sheep. *Reproductio*, 2001;121:843-852.

Moraes JCF. Emprego do "efeito macho" na inducao e manipulacao do ciclo estral em ovelhas durante o anestro. *A Hora Veterinaria.* 1991;11:32-34.

Morley FHW, Kenney DH, Davis IF. Predicting ovulation rate from live weight in ewes. *Agric. System.* 1978;3:27-45

Muñoz-Gutiérrez M, Blache D, Martin GB, Scaramuzzi RJ. Folliculogenesis and ovarian expression of mRNA encoding aromatase in anoestrous sheep after 5

days of glucose or glucosamine infusion or supplementary lupin feeding. *Reproduction*. 2002;124:721-731.

Noel B, Bister JL, Paquay R. Ovarian follicular dynamics in Suffolk ewes at different periods of the year. *Journal Reproduction and Fertility*, 1993;99:695-700.

Notter DR, Cockett NE, Shay TL. Evaluation of melatonin receptor 1a as a candidate gene influencing reproduction in an autumn-lambing sheep flock. *J. Anim. Sci.* 2003;

Nottle MB, Armstrong DT, Setchell BP, Seamark RF. Lupin Feeding and folliculogenesis in the Merino ewe. *Proceedings of the Nutrition Society of Australia*. 1985; 10: 145.

Nottle MB, Kleerman DO, Seamark RF. Effect of previous undernutrition on the ovulation rate of Merino ewes supplemented with lupin grain. *Anim. Reprod. Sci.*, 1997;49 (1):29-36.

Nottle MB, Seamark RF, Setchell BP. Feeding lupin grain for six days prior to a cloprostenol-induced luteolysis can increase ovulation rate in sheep irrespective of when in the oestrous cycle supplementation commences. *Reproduction Fertility and Development*. 1990;2:189-192.

Nottle SM, Setchelli BP, Seamark RF. Supplementation with grain for six days can increase induced ovulation rate in the ewe. *Proc. Nutr. Soc. Aust.*, 1986; 11: 239

Oldham CM, Cognié T. Do ewes continue to cycle after teasing? *Proc Austr Soc Anim Prod*, 1980; 13: 82-85.

Oldham CM, Lindsay DR, Martin GB. Effects of seasonal variation in live weight on the breeding activity in Merino ewes. In : Reproductive physiology of Merino sheep. Concepts and consequences. Oldham CM, Marin GB, Purvis IW. (eds) School of Agriculture (Animal Science). The University of Western Australia, Perth, 1990: 41-58.

Oldham CM. A study of seasonal and ovarian activity in Merino sheep (Ph thesis), Perth, Australia: School of Agriculture University of Western Australia, 1980.

Oldham MC, Lindsay DR. The minimum period of intake of lupin grain required by ewes to increase their ovulation rate when grazing dry summer pasture. In: Reproduction in sheep. Lindsay DR, Pearce DT. (eds). Australian Academy of Science Australian Wool Corporation. 1984;274-276.

Ortavant R, Pelletier J, Ravault JP, Thimonier J, Volland-Nail P. Photoperiod: main proximal and distal factor of the circannual cycle of reproduction in farm mammals. Oxford Rev Reprod. Biol., Clarendon Press, Oxford, 1985; 7:305-345.

Ortega E, Acosta C, González A, De Alba J. Edad al primer parto y frecuencia reproductiva en ovinos de pelo. Memorias de la VIII Reunión de la Asociación Latinoamericana de Prod. Anim., Santo Domingo, Rep. Dominicana. 1981:44

Ortega S. J. A. Manejo y utilización de forrajes para la producción de carne. X Simposium de Ganadería Tropical. INIFAP-SARH, Veracruz 1990:17.

Poppi P. D., and R. S. Mc Lennan.. Protein and energy utilization by ruminants at pasture. J. Anim. Sci. 1995;73:278.

Padilla RFJ. Respuestas fisiológicas y reproductivas en borregos Tabasco o Pelibuey con y sin sombra en clima tropical. Tesis de Maestría. FES-Cuautitlán. Universidad Nacional Autónoma de México, D.F. 1987; 161.

Parr RA, Davis IF, Miles MA, Squires TJ. Liver blood flow and metabolic clearance rate of progesterone in sheep. *Research in Veterinary Science*. 1993;55:311-316.

Parr RA, Davis IF, Squires TJ, Miles MA. Influence of lupin feeding before and after joining on plasma progesterone and fertility in Merino ewes. *Proceedings of the Australian Society of Animal Production*. 1992;19:185-187.

Parrot RF, Heavens RP, Baldwin BA. Stimulation of feeding in the satiated pig by intracerebroventricular injection of neuropeptide. *Physiol. Behav*. 1986;36:523-525.

Pau MYC, Pau KYF, Spies HG. Characterization of central actions of neuropeptide Y on food and water intake in rabbits. *Physiol. Behav*. 1988;44:797-802.

Pearse BHG, McMeniman NP, Gardner JA. Influence of body condition on ovulatory response to lupin (*Lupinus angustifolius*) supplementation of sheep. *Small Ruminant Research*. 1994; 13: 27-32.

Pelletier J, Bodin L, Hanocq E, Malpaux B, Teyssier J, Thimonier J, Chemineai P. Association Between Expression of Reproductive Seasonality and Alleles of the Gene for Mel 1a Receptor in the Ewe. *Biol Reprod*. 2000; 62:1096-1101.

Pelletier J. Influence du photopériodisme et des androgènes sur la synthèse et la libération de LH chez le bélier. Th Doct ès Sci, Paris. 1971: 243.

Peña F. Cría y explotación del borrego Tabasco En el Primer Día del Ganadero C. E. *Pecuario Tizimin*, 1976: 43-47

Perks CM, Denning-Kendall PA, Gilmour RS, Wathes DC. Localization of messenger ribonucleic acids for insulin-like growth factor I (IGF-I), IGF-II, and the type 1 IGF receptor in the ovine ovary throughout the estrous cycle. *Endocrinology* 1995; 136:5266-5273.

Perón N, Lima TM, Fuentes JL. Algunas características del ganado ovino Pelibuey de Cuba. Conferencias del Primer Seminario Ovino-Caprino. Tomo III. Reproducción. Cd de la Habana, Cuba., 1989:5-36.

Perret G. Races ovines Paris, Ed Itovic-Speoc. 1986: 441.

Pettigrew JE, Tokach MD. Nutrition and female reproduction. *Pig News Info.* 1991;12:559-562.

Pierson RA, Ginther OJ. Ultrasonography of the bovine ovary. *Theriogenology*, 1984; 21:495-504.

Ponce de León CJ, 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 de Investigadores Pecuarias en México. México, DF, 1981:39-43.

Poppi P. D., and R. S. McLennan. 1995. Protein and energy utilization by ruminants at pasture. *J. Anim. Sci.* 73:278.

Poretsky L, Cataldo NA, Osenwaks Z, Giudice LC. The insulin-related ovarian regulatory system in health and disease. *Endocrinology Review.* 1999;20:535-582.

Quintal FJ, Heredia AM, Rodríguez RO. Conducta sexual de tipo macho en hembras Pelibuey tratadas con testosterona. *Tec. Pec. Méx.* 1986;50:106-114.

Rabiee AR, Lean IJ, Gooden JM, Miller BG. Short-term studies of ovarian metabolism in the ewe. *Animal Reproduction Science.* 1997; 47: 43-58.

Reid JT. Body composition in Animals and Man. NAS Publication. Washington USA, 1968; 1598: 521.

Rhind SM, Schabacher BD. Ovarian follicle populations and ovulation rates of Finnish Landrace cross ewes in different nutritional states and associated profiles of gonadotrophins, inhibin, growth hormone (GH) and insulin-like growth factor-I. *Domest. Anim. Endocrinol.*, 1991;8(2):281-291.

Rhind SM, Doney JM, Gunn RG, Leslie ID. Effects of body condition and environmental stress on ovulation rate, embryo survival, and associated plasma follicle stimulating hormone, luteinizing hormone, prolactin and progesterone profiles in Scottish Blackface ewes. *Anim. Prod.* 1984;38:201-209.

Rhind SM, Leslie LD, Gunn RG, Doney JM. Plasma FSH, LH, prolactin and progesterone profiles of Cheviot ewes with different levels of intake before and after mating, and associated effects on reproductive performance. *Animal Reproduction Science.* 1985; 8:301-313.

Rhind SM, McMillen S, McKelvey WA, Rodríguez-Herrejón FF, McNeilly AS. Effects of the body condition of ewes on the secretion of LH and FSH and the pituitary response to gonadotrophin-releasing hormone. *Journal of Endocrinology.* 1989;120:497-502.

Rhind SM, McNeilly AS. Effects of level of food intake on ovarian follicle number, size and steroidogenic capacity in the ewe. *Anim. Reprod. Sci.* 1998;52:131-138.

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

Richards JS. Maturation of ovarian follicles: Actions and interactions of pituitary and ovarian hormones on follicular cell differentiation. *Physiological Reviews.* 1980; 60:51-89.

Ricordeau G. Selection for reduced seasonality and post-partum anoestrus. In: 2nd WCGALP, Madrid Spain. 1982;5:338-347.

Rjakoski E. The ovarian follicular system in sexually mature heifers with special reference to seasonal, cyclical, and left-right variations. *Acta Endocrinologica (Copenhagen) supplement*, 1960; 7:68.

Robinson JJ, Rooke JA, & McEvoy TG. Nutrition for conception and pregnancy. In: *Sheep nutrition* Freer M, Dove H (eds), CABI Publishing CSIRO Publishing, Canberra, 2002:189-211.

Rodríguez AA. Determinación de la pubertad y otros parámetros reproductivos de la oveja Pelibuey o Tabasco. Tesis de Licenciatura. Universidad de Yucatán. Mérida, Yuc., 1979:20

Rodríguez MR, Zarco QL, Cruz LC. Efecto de la suplementación sobre el inicio de la pubertad en la borrega Tabasco o Pelibuey. *Memorias de la Reunión Nacional de Investigación Pecuaria*, Cd Victoria, Tamps., Mex 1991:101.

Rodríguez RO. Otros aspectos reproductivos. En Castellanos A, Arellano C (eds). Tecnología para la producción de ovejas tropicales. FAO. Oficina Regional para América Latina y el Caribe, Santiago, Rep. De Chile, 1989:53-66.

Rodríguez-Iglesias RM, Ciccioioli NH, Irazoqui H, Giglioli C. Ovulation rate in ewes after single oral glucogenic dosage during a ram-induced follicular phase. Anim. Reprod. Sci., 1996;44:211-221.

Rojas RO, Bores QR, Murguía OM. Efecto de la sobrealimentación sobre la tasa ovulatoria en borregas Blackbelly. Memorias del V Congreso Nacional de Producción Ovina. Monterrey, Méx., 1992:157.

Rojas RO, Rodríguez RO, Quintal FJ, Celis GJ. Evaluación de la actividad reproductiva de la borrega Pelibuey durante marzo-abril. Reunión Anual del Instituto Nacional de investigaciones Pecuarias. México, D.F. 1986:178.

Rubianes E, de Castro T, Carbajal B. Effect of high progesterone levels during the growing phase of the dominant follicle of wave 1 in ultrasonically monitored ewes. Canadian Journal Animal Sciences, 1996;76:473-475.

Russel A Gunn RG, Doney JM. Components of weight loss in pregnant hill ewes during winter. Anim. Prod. 1968;10:43-51.

Russel AJF, Doney and JM, Gunn RG. Subjective assessment of body fat in live sheep. J. Agric. Sci. 1969;72:451-454.

SAS. SAS/STAT User's Guide (Release 6.03). Cary NC, USA: SAS Inst. Inc. 1988.

Sasa A, Teston DC, Silva ECF. Perfil plasmático de progesterona e incidência mensal de ovulções silenciosas, em borregas lanadas e deslanadas criadas no Estado de São Paulo. In Congresso Brasileiro de Zootecnia – Zootec. 2001; 21, Goiania. Anais, 2001:16-21.

Sasa A. Efeitos da nutrição na atividade cíclica reprodutiva e nas concentrações plasmáticas de melatonina em ovelhas mantidas em pastagem e submetidas ao efeito macho durante o anestro sazonal. Tesis Mestre em Zootecnia na área de Concentração: Qualidade e Produtividade Animal. Universidade de São Paulo. Pirassununga-Estado de São Paulo-Brasil. 2003.

Scaramuzzi RJ, Murray JF, Downing JA, Campbell BK. The effects of exogenous growth hormone on follicular steroid secretion and ovulation rate in sheep. *Domestic Animal Endocrinology*. 1999; 49:1133-1140.

Scaramuzzi RJ, Adams NR, Baird DT, Campbell BK, Downing JA, Findlay JK, Henderson KM, Martin GB, McNatty KP, McNeilly AS, Tsonis CG. A model for follicle selection and the determination of ovulation rate in the ewe. *Reproduction Fertility and Development* 5. 1993;459-478.

Scaramuzzi RJ, Campbell BK. Physiological regulation of ovulation rate in the ewe: A new look at an old problem. In: *Reproductive physiology of Merino sheep concepts and consequences*. Oldham CM, Martin GB, Purvis IW, (eds), School of Agriculture (Animal Science). The University of Western Australia, 1990; 71-84.

Scaramuzzi RJ, Radford HM. Factors regulating ovulation rate in the ewe. *Journal of Reproduction and Fertility*. 1983; 69:353-367.

Schirick FN, Surface RA, Pritchard JY, Dailey RA, Townsend EC, Inskoop EK. Ovarian structures during the estrous cycle and early pregnancy in ewes. *Biology of Reproduction*. 1993; 49:1133-1140.

Schneider JE, Zhou D, Blum RM. Leptin and metabolic control of reproduction. *Horm Behav* 2000;37:306.

Searle TW. Body composition in lamb and young sheep and its predictions in vivo from tritiated water space and body weight. *J. Agric. Sci. Camb.* 1970; 74:357-362.

Segura CV, Quintal FJ, Sarmiento FL. Duración del estro y momento de la ovulación en ovejas Pelibuey. *Memorias de la Reunión Nacional de Investigación Pecuaria. Cd Victoria, Tamps., Mex., 1991:94.*

Sirois J, Fortune JE. Ovarian follicular dynamics during the estrous cycle in heifers monitored by real-time ultrasonography. *Biology of Reproduction*. 1988; 39: 308-317.

Smeaton TC, Robertson HA. Studies on the growth and atresia of graafian follicles in the ovary of the sheep. *Journal of Reproduction and Fertility*. 1971; 25:243-252.

Smith AJ, Stewart RD. Effects of nutrition on the ovulation rate of ewe In: *Reproductive physiology of Merino sheep concepts and consequences*. Oldham CM, Martin GB, Purvis IW. (eds), School of Agriculture (Animal Science). The University of Western Australia. 1990; 85-101.

Smith FM Symposium: ovarian function; Recent advances in corpus luteum physiology. *J. Dairy Sci*. 1985; 69:911.

Smith JF, Jagusch KT, Farquhar PA. The effect of duration and timing of flushing on ovulation rate of ewes. *Proc. N.Z. Anim. Prod.*, 1983;43:13-16.

Souza CJ, Campbell BK, Baird DT. Follicular waves and concentrations of steroids and inhibin in ovarian venous blood during the luteal phase of the oestrus cycle in ewes with an ovarian autotransplant. *Journal of Endocrinology*, 1998; 156:563-572.

Souza CJ, Campbell BK, Web R, Baird DT. Secretion of inhibin A and follicular dynamics throughout the estrous cycle in the sheep with and without the booroola gene *FecB*). *Endocrinology*. 1997;138:5333-5340.

Souza CJ, MacDougall C, Campbell BK, McNeilly AS, Baird DT. The booroola (*FecB*) phenotype is associated with a mutation in the bone morphogenetic receptor type 1 b (*BMPR1b*) gene. *Journal of Endocrinology*, 2001; 169:1-6.

Spicer LJ. Leptin: A possible metabolic signal affecting reproduction. *Domestic Animal Endocrinology* 2001;21:251-270.

Spicer LJ, Francisco CC. The adipose obese gene product, leptin: Evidence of a direct inhibitory role in ovarian function. *Endocrinology*. 1997;138:3374-3379.

Spicer LJ. The effect of leptin on ovarian steroidogenesis. In: *Leptin and Reproduction*. Henson MC, Castracane VD. (eds), Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York. 2003;97-104.

Stewart R, Oldham CM. Feeding lupins to ewes for four days during the luteal phase can increase ovulation rate. *Proceedings of the Australian Society of Animal Production*. 1986;16:367-370.

Stewart R. The effect of nutrition on the ovulation rate of the ewe. Doctoral thesis, Department of Animal Science. University of Western Australia, Perth. 1990:206.

Stouffer JR, Westervelt. A review of ultrasonic applications in animal science. *J. Clin. Ultras.* 1977; 5:124-128.

Tanaka T, Akaboshi N, Inoue Y, Kamomae H, Kaneda Y. Fasting-induced suppression of pulsatile luteinizing hormone secretion is related to body energy status in ovariectomized goats. *Anim Reprod Sci* 2002;72:185.

Teleni E, King WR, Rowe JB, McDowell GH. Lupins and energy-yielding nutrients in ewes. I. Glucose and acetate biokinetics and metabolic hormones in sheep feed a supplement of lupin grain *Australian Journal of Agricultural Research.* 1989a;40:913-924.

Teleni E, Rowe JB, Croker KP, Murria PJ, King WR. Lupins and energy-yielding nutrients in ewes. II. Responses in ovulation rate in ewes to increased availability of glucose, acetate and amino acids. *Reproduction Fertility and Development.* 1989b;1:117-125.

Thiery JC, Chemineau P, Hernández X, Migaud M, Malpoux B. Neuroendocrine interactions and seasonality. *Dom Anim Endocr.* 2001;23:87-100.

Thimonier J, Mauleon P. Variations saisonnières du comportement d'oestrus et des activités ovarienne et hypophysaire chez les ovins. *Ann Biol anim Biochim Biophys.* 1969;9:233-250.

Thomas GB, Oldham CM, Marin GB. Frequency of luteinizing hormone release in Merino ewes with one and two ovulations. In: *Reproduction in sheep.* Lindsay DR,

Pearse DT, (eds), Australian Academy of Science Australian Wool Corporation, Canberra. 1984; 102-104.

Traldi AS. Producao de ovinos: aspectos reproductivos dos ovinos. In: Performance reproductiva dos ovinos deslanados no Brasil. FUNEP, Jaboticabal, 1990:81-124.

Tricoire H, Locatelli A, Chemineau P, Malpoux B. Melatonin enters the cerebrospinal fluid through the pineal recess. *Endocrinol.* 2002; 143: 84-90.

Turnbull KE, Braden AW, Mattner PE. The pattern of follicular growth and atresia in the ovine ovary. *Australian Journal of Biological Science*, 1977; 30:29-41.

Valencia M, Castillo H, Berruecos JM. Reproducción y Manejo del borrego Tabasco o Pelibuey. *Tec. Pecu. Méx.* 1975:29:66-72.

Valencia M. Fisiología reproductiva del ovino Pelibuey. *Curso de Actualización y Producción en ovinos en zonas tropicales.* UNAM. FMVZ, Méx. 1985.

Valencia Z M, Heredia AM, González PE. Estacionalidad reproductiva en la oveja Pelibuey. *Memorias de la XV Reunión anual del Instituto nacional de investigaciones pecuarias.* México, D.F. 1981;34-38.

Valencia ZM, González PE. Pelibuey sheep in México. In: HH Fitzhugh and GE Bradford (eds), *Hair sheep of Western Africa and the Americas. A Genetic Resource for the Tropics.* Westview Press. Boulder, Co. U.S.A., 1983: 55-74.

Viguié C, Caraty A, Locatelli A, Malpoux B. Regulation of LHRH secretion by melatonin in the ewe. I Simultaneous delayed increase in LHRH and LH pulsatile secretion. *Biol. Reprod.* 1995;52:1114-1120.

Viguié C, Jansen HT, Glass JD, Watanabe M, Billings HJ, Coolen L, Lehman MN, Karsch FJ. Potential for polysialylated form of neural cell adhesion molecule-mediated neuroplasticity within the gonadotropin-releasing hormone neurosecretory system of the ewe. *Endocrinol.* 2001;142:1317-1324.

Villagómez AME, Castillo RH, Villa Godoy A, Román PH, Vázquez PC. Influencia Estacional sobre el ciclo estral y el estro en hembras cebú mantenidas en clima tropical. *Tec. Pecu. Méx.* 2000;38(2):89-103.

Viñoles C, Forsberg M, Banchero G, Rubianes E. Effect on long-term and short-term progestagen treatment on follicular development and pregnancy rate in cyclic ewes. *Theriogenology.* 2001;55:993-1004.

Viñoles C, Banchero G, Rubianes E. Follicular wave pattern and progesterone concentrations in cycling ewes with high and low body condition score. *Theriogenology.* 1999a; 51: 437.

Viñoles C, Maikle A, Forsberg M, Rubianes E. The effects of subluteal levels of exogenous progesterone on follicular dynamics and endocrine patterns during early luteal phase of the ewe. *Theriogenology.* 1999b;51:1351-1361

Viñoles C. Some aspects on the effects of estrous synchronization treatments on ovarian dynamics in the cyclic ewe. Licenciate thesis, Clinical Chemistry, Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala ISSN 0348-8659 2000;85.

Viñoles GC. Effects of Nutrition on Follicle Development and Ovulation Rate in the Ewe. Tesis Doctoral. Swedish University of Agricultural Sciences. Uppsala, 2003.

Walkden-Brown SW, Restall BJ, Henniawati. The male effect in the Australian Cashmere goat. 3. Enhancement with buck nutrition and use of Oestrus female. Anim Reprod. Sci. 1993;32:69-84.

Webb R, Campbell BK, Garverick HA, Gong JG, Gutiérrez CG, Armstrong DG. Molecular mechanisms regulating follicular recruitment and selection. Journal of Reproduction and Fertility. Supplement 1999;54:33-48.

Widmainer EP. Metabolic feedback in mammalian endocrine system. Horm. Metab. Res. 1992;24:147-153.

Xu ZZ, McDonald MF, McCutcheon SN. The effects of nutritionally-induced liveweight differences on follicular development, ovulation rate, oestrous activity and plasma follicle stimulating hormone levels in the ewe. Anim. Reprod. Sc. 1989; 19:67-78.

Yenikoye A, Pelletier J, Andre D, Mariana JC. Anomalies in ovarian function of Peult ewes. Theriogenology. 1982;17(4):35.

Young JM, Hertzler G, Oldham CM. Is it profitable to increase reproductive rate? In: Reproductive physiology of Merino sheep. Concepts y consequences. Oldham CM, Martin GB, Parvis IW, (eds), School of Agriculture Animal Science. The University of Western Australia. 1990;289-304.

Zakari AY, Molowku EC, Osori DI. Effect of the season on the oestrus cycle of cow. (Bos indicus) indigenous to northern Nigeria. Vet Rec. 1981;109:213

Zhang Y, Proenca R, Maffei M, Barone M, Leopold L, Friedman JM. Positional cloning of the mouse obese gene, and its human homologue. Nature. 1994;372:425-432.

CAPÍTULO 8

CUADROS Y FIGURAS

Cuadro 1. COMPOSICIÓN DEL SUPLEMENTO ENERGÉTICO	
INGREDIENTE	CONTENIDO (%)
SORGO MOLIDO	40
PULPA DE CÍTRICOS DESHIDRATADA	18
SALVADILLO	18
PATA DE SOYA	12
MELAZA DE CAÑA	10
UREA	1
MINERALES ^c	1
TOTAL	100
ANÁLISIS QUÍMICO^a	
MATERIA SECA %	83.81± 2.3
ENERGÍA, Mcal/kg ^d	2.85± 0.22
PROTEÍNA CRUDA	16.0 ± 1.4

^aMétodos de análisis químicos en Tejada (1978).

^bBase materia seca. Valores son medias y desviación estandar de 6 lotes adquiridos durante el trabajo experimental.

^cConcentración de minerales en el producto comercial (Superbayphos Bayer): Ca (12%), P(10%),

I (200mg/kg), Mg (0.1%), Cu (150 mg/kg), Mn (550 mg/kg), Co (50 mg/kg), Fe (500 mg/kg),

Zn 129 mg/kg).

^dEnergía Neta de la lactación (Estimada a partir del total de nutrientes digestibles).

Cuadro 2. Efecto de la época sobre la duración e intensidad del estro en oveja pelibuey observadas con la ayuda de tres hembras androgenizadas.

Variable	n	ÉPOCA SECA	ÉPOCA DE LLUVIAS	P
Duración de estro, h	20	28.79±1.31 [†]	31.62±1.31	NS
Nº montas/ h	20	16.02±1.06	16.92±1.06	NS

[†] Media ± error estándar
NS, P>0.05

Cuadro 3. Efecto de la condición corporal sobre la duración e intensidad del estro en oveja pelibuey observadas con la ayuda de tres hembras androgenizadas.

Variable	n	CALIFICACIÓN DE LA CC (ESCALA 1-5)		P
		2.0	3.0	
Duración de estro, h	20	28.31±1.31 [†]	31.79±1.31	NS
Nº montas/ h	20	15.95±1.06	16.96±1.06	NS

[†] Media ± error estándar
NS, P>0.05

Cuadro 4. Estructuras ováricas durante los días 11 a 13 del ciclo estral en ovejas pelibuey con manifestación del estro (CME) y durante los mismos días, estimados a partir de la última fecha de presentación de estro, en ovejas sin manifestación del estro (SME), durante el mes de abril.

Estructuras Ováricas	n	CME	SME	P
CL totales, núm.	5	1.8± 0.54 ^{1 a}	1.0±0.70 ^b	*
Fol Ch totales, núm.	5	16.5±3.70	12.7±3.90	NS
Fol G totales, núm.	5	1.2±1.14	1.0±0.50	NS
Vol ovárico, cm ³	5	4.5±1.81 ^a	1.7±1.47 ^b	*

¹ Mediana ± desviación estándar

* P<0.05

a, b. En cada línea, medias con distinta literal son diferentes (P< 0.05)

Cuadro 5. Efecto de la condición corporal (CC) sobre las estructuras ováricas de ovejas pelibuey durante el mes de abril.

CC	n	CL totales	Folículos chicos totales	Folículos grandes totales	Vol Ovárico cm ³
2	5	1±.20 ^{a1}	17±1.9	1.0±.4	1.81±.5 ^a
3	5	2±.31 ^b	15±2.95	2.25±.6	5.39±.7 ^b
Significancia		*	NS	NS	*

¹ Mediana ± desviación estándar

* P<0.05

a, b En cada columna, medias con distinta literal son diferentes (P< 0.05)

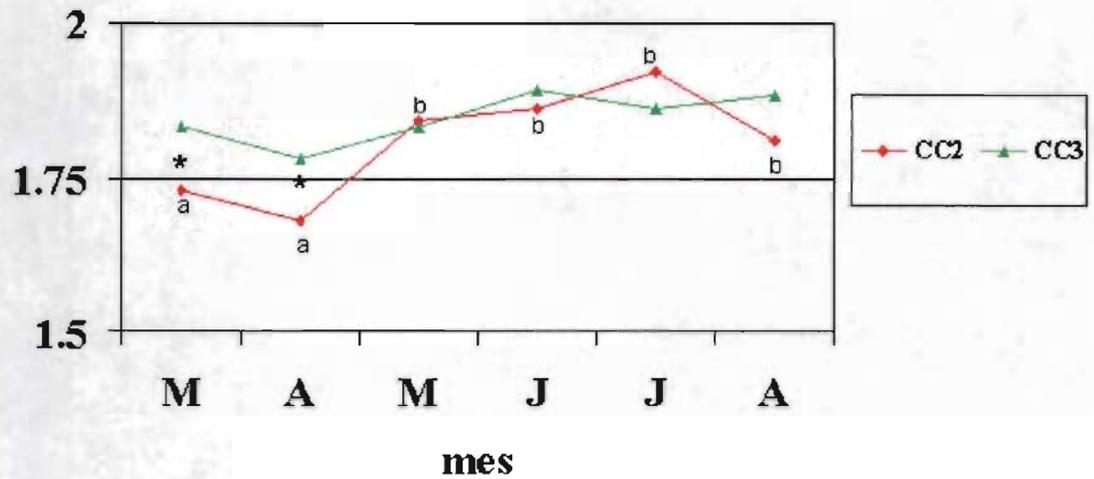


Fig. 1. Perfil de la variación en el número de estros al mes de 114 borregas pelibuey mantenidas en clima subtropical húmedo y suplementadas energéticamente. Los celos se registraron diariamente con ayuda de hembras androgenizadas. El análisis de varianza indicó que fueron estadísticamente significativos el mes del año ($P < .05$) y su interacción con la condición corporal (CC; $P = .08$). a, b contraste entre meses dentro de grupo de CC, diferencias entre medias ($P < .05$). (*) contraste entre grupos de CC dentro de mes, diferencias entre medias ($P < .05$).

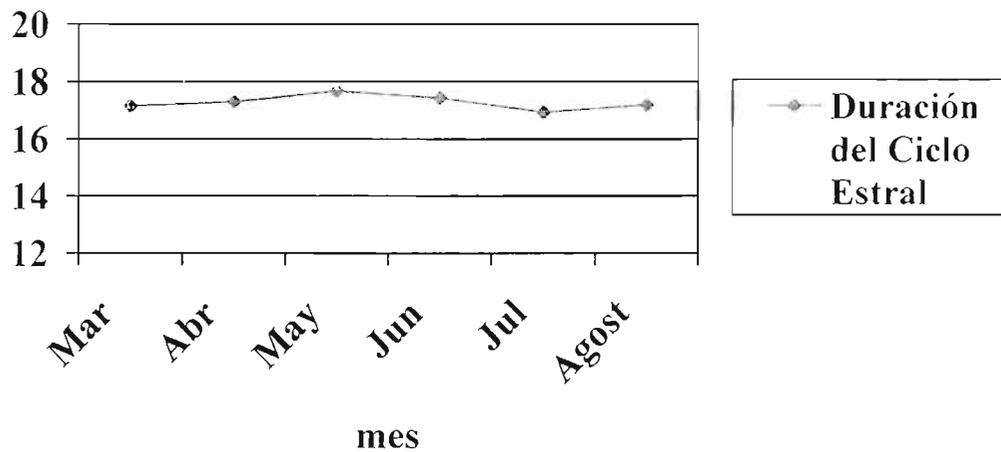


Fig. 2. Perfil de la variación en la duración del ciclo estral de 114 borregas pelibuey mantenidas en clima subtropical húmedo y suplementadas energéticamente. Los celos se registraron diariamente con ayuda de hembras androgenizadas. El análisis de varianza indicó que dicha variable no fue afectada por el mes del año la condición corporal de los animales ni por la interacción ($P > .05$).