



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

**POSTGRADO DE RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD
GANADERÍA**

**“GRASA DE SOBREPASO EN OVEJAS CON DIFERENTE
ESPESOR DE GRASA DORSAL Y SU RESPUESTA EN EL
ESTRO SINCRONIZADO, PERFIL ENDOCRINO, PORCENTAJE
DE GESTACIÓN Y PROLIFICIDAD”**

RAFAEL NIETO AQUINO

T E S I S

**PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:**

MAESTRO EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MÉXICO

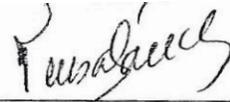
2009

La presente tesis, titulada: **Grasa de sobrepeso en ovejas con diferente espesor de grasa dorsal y su respuesta en el estro sincronizado, perfil endocrino, porcentaje de gestación y prolificidad.** Realizada por el alumno: **Rafael Nieto Aquino**, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

**MAESTRO EN CIENCIAS
RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD
GANADERÍA**

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO:



Dra. Ma. Teresa Sánchez – Torres Esqueda

ASESOR:



Dr. V. Octavio Mejía Villanueva

ASESOR:



Dr. Lorenzo Olivares Reyna

ASESOR:



Dr. J. Jesús Germán Reralta Ortiz

Montecillo, Texcoco, Edo. de México, 11 de septiembre de 2009

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quiero agradecer al **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología** (CONACYT), por el apoyo económico que me brindó para realizar mis estudios y la presente investigación.

Al **Colegio de Postgraduados** institución que me abrió sus puertas para permitir mi superación científica y académica, además de la oportunidad que me permitió conocer verdaderos amigos.

A la **Dra. Ma. Teresa Sánchez Torres Esqueda** por el apoyo, la confianza, su enseñanza y amistad que en todo momento me brindó, mil gracias.

Al **Dr. Octavio Mejía Villanueva** por su participación y consejos que me ayudaron a terminar el presente estudio.

Al **Dr. Lorenzo Olivares Reyna** por sus consejos, sugerencias y colaboración en la revisión de la presente tesis.

Al **Dr. J. Jesús Germán Peralta Ortiz** por la confianza depositada en mi persona y la ayuda prestada en la toma de muestras y revisión de este escrito.

Al **M.V.Z. José Luis Cordero Mora y al M.C. Pedro Molina Mendoza** por ese apoyo incondicional, por su amistad, por sus consejos y los conocimientos que con ellos aprendí muchas gracias.

Al **Dr. Pánfilo Saldaña Campos** por despertar en mí la hermosa labor de la investigación y el continuar con estos estudios.

Al **Biólogo Mario Cárdenas** por su participación en los análisis de hormonas sanguíneas en el Laboratorio de Hormonas Proteicas del Instituto Nacional de Ciencias Médicas y Nutrición, Salvador Zubirán.

Al **Dr. José Luis Figueroa** por su amistad brindada y sabios consejos.

A mis compañeros y amigos: **Vicente Zamora, Rosalinda Gonzales, Coyotl y David Chan**, muchas gracias por su amistad prestada y experiencia compartida.

A los **Profesores y Personal Administrativo del Programa de Ganadería** muchas gracias por su apoyo incondicional, y **tal vez algunos que se me pasaron mencionar, de todo corazón**

MUCHAS GRACIAS

RAFAEL NIETO AQUINO

DEDICATORIA

Con todo el cariño y amor quiero dedicar esta tesis a mis padres: **Julio Nieto Herver y Praxedis Aquino Hernández**, por todo ese apoyo que siempre me han brindado, por el sacrificio que pasaron para iniciarme en mis estudios, por sus consejos brindados en cada etapa de mi vida, que representan lo más valiosos para mí.

A mis hermanos: **Elvia Luz, Argelia y Julio Cesar** por el apoyo que me han dado en las buenas y malas.

A mis cuñados que de una manera me apoyaron Elizabeth, Efraín y Santiago.

De nuevo a unas grandes personas **Dra. Ma. Teresa Sánchez Torres Esqueda, al M.V.Z. José Luis Cordero Mora y al M.C. Pedro Molina Mendoza**, mil gracias por su confianza y comprensión.

A **Rosalinda Gonzales Santos** por apoyarme y ayudarme en todos esos momentos en que uno necesita un amigo (a), muchas gracias.

CONTENIDO

	Página
AGRADECIMIENTOS	i
DEDICATORIA	ii
INDICE DE CUADROS	vi
INDICE DE FIGURAS	vii
RESUMEN GENERAL	viii
ABSTRACT	ix
I. INTRODUCCIÓN	1
II. REVISION DE LITERATURA	4
2.1. Principales aspectos en la fisiología reproductiva de la oveja.....	4
2.1.1. Pubertad.....	4
2.1.2. Ciclo estral.....	4
2.1.3. Hormona liberadora de gonadotropinas (GnRH).....	5
2.1.4. Hormona luteinizante (LH).....	6
2.1.5. Hormona folículo estimulante (FSH).....	8
2.1.6. Progesterona (P ₄).....	8
2.1.7. Estradiol (E ₂).....	10
2.1.8. Crecimiento y desarrollo folicular.....	11
2.1.9. Dinámica folicular.....	14
2.1.10. Estacionalidad.....	16

2.2. Aspectos nutricionales y metabólicos y su influencia en los procesos reproductivos.....	17
2.1.1. Condición corporal.....	17
2.2.2. Estado nutricional de la hembra.....	19
2.2.3. Energía y proteína en respuesta del perfil endocrino y eficiencia reproductiva.....	20
2.2.4. Lípidos en la alimentación de rumiantes.....	22
2.2.5. Grasas de sobrepeso.....	24
2.2.6. Fuentes y tipos de grasas y sus efectos en la reproducción de rumiantes.....	25
2.2.7. Leptina.....	28
2.2.8. Glucosa.....	29
2.2.9. Insulina.....	31
2.3. Sincronización del ciclo estral.....	32
2.3.1. Sincronización del estro con progestágenos.....	33
2.3.2. Sincronización de estros con prostaglandinas (PGF _{2α}).....	35
2.3.3. Combinación de fármacos hormonales en el manejo del ciclo estral de la oveja.....	37
III. MATERIALES Y METODOS.....	40
3.1. Localización.....	40
3.2. Animales experimentales.....	40
3.3. Espesor de grasa dorsal.....	40
3.4. Formación de grupos experimentales.....	41

3.5. Alimentación de animales.....	42
3.6. Sincronización del estro.....	42
3.7. Detección del estro.....	43
3.8. Muestreo hormonal.....	43
3.9. Análisis hormonales.....	43
3.10. Variables de respuesta.....	44
3.11. Análisis estadístico.....	45
IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	48
4.1. Espesor de grasa dorsal.....	48
4.2. Presentación, inicio y duración del estro.....	49
4.3. Caracterización del pulso pre-ovulatorio de LH.....	50
4.4. Progesterona.....	52
4.5. Concentración en suero de estradiol e insulina.....	54
4.6. Gestación y prolificidad.....	59
V. CONCLUSIONES.....	62
VI. LITERATURA CITADA.....	63

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1	Respuesta del estro por tratamiento en ovejas con diferente espesor de grasa dorsal sincronizadas con FGA.....	50
Cuadro 2	Caracterización del pico pre-ovulatorio de LH en ovejas con diferente espesor de grasa dorsal adicionadas con grasa de sobrepaso.....	51
Cuadro 3	Gestación y prolificidad de ovejas con diferente espesor de grasa dorsal adicionadas con grasa de sobrepaso....	60

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1	Medición de grasa dorsal entre la doceava y treceava costilla con el ultrasonido Sonovet 600 y un transductor de 7.5 Mhz.....	41
Figura 2	Protocolo experimental en ovejas adicionadas con grasa de sobrepaso durante la sincronización del estro con FGA.....	42
Figura 3	Espesor de grasa dorsal en ovejas, antes y durante la adición de grasa de sobrepaso.....	48
Figura 4	Concentración promedio de progesterona en ovejas adicionadas con grasa de sobrepaso durante la sincronización del estro con FGA.....	53
Figura 5	Concentración promedio de estradiol en ovejas con espesor de grasa dorsal alto y espesor de grasa dorsal bajo, 24 h después de retirado el progestágeno, durante 72 h.....	55
Figura 6	Concentración promedio de insulina en ovejas con espesor de grasa dorsal alto y espesor de grasa dorsal bajo, durante siete días, antes del retiro del progestágeno.....	56

GRASA DE SOBREPASO EN OVEJAS CON DIFERENTE ESPESOR DE GRASA DORSAL Y SU RESPUESTA EN ESTRO SINCRONIZADO, PERFIL ENDOCRINO, PORCENTAJE DE GESTACIÓN Y PROLIFICIDAD

El objetivo de este estudio fue evaluar el efecto de la grasa de sobrepaso en el estro sincronizado, porcentaje de gestación y prolificidad en ovejas con baja y alta grasa dorsal, y su respuesta en hormona luteinizante (LH), estradiol (E_2), progesterona (P_4) e insulina (INS). Se utilizaron 59 ovejas, con diferente espesor de grasa dorsal, bajo (EGb) y alto (EGa), que se subdividieron en grupos: sin (EGbSg, $n = 16$) y con (EGbCg, $n = 14$) la adición de 150 g de grasa de sobrepaso; y sin (EGaSg, $n = 14$) y con (EGaCg, $n = 15$) la adición de 150 g de grasa de sobrepaso, respectivamente. Se sincronizaron con esponjas de FGA (20 mg), por 12 d, a diez días de su inserción se aplicaron 15 mg de $PGF_{2\alpha}$. No se encontraron diferencias ($P > 0.05$) para las variables inicio y duración del estro, inicio y duración del pico pre-ovulatorio de LH e índice de prolificidad, por efecto de la adición de la grasa, sin embargo, la amplitud del pico de LH y porcentaje de gestación fueron diferentes entre tratamientos ($P < 0.05$). La concentración de P_4 en suero fue mayor ($P < 0.05$) en ovejas sin la adición de grasa (Sg). Las concentraciones de E_2 e INS se incrementaron ($P < 0.05$) en ovejas con EGa. Se concluye que la adición de grasa de sobrepaso no modificó la respuesta en inicio y duración del estro, inicio y duración del pico pre-ovulatorio de LH e índice de prolificidad, pero si disminuyó la P_4 , no obstante, las concentraciones de E_2 y la INS incrementaron en ovejas con EGa, lo cual se atribuye a un mejor estado metabólico, nutricional y corporal del animal.

Palabras clave: Ultrasonografía, insulina, progesterona, estradiol, hormona luteinizante.

**BYPASS FAT IN EWES WITH DIFFERENT THICKNESS OF DORSAL FAT AND
RESPONSE IN SYNCHRONIZED ESTRUS, ENDOCRINE PROFILE, GESTATION
RATE AND PROLIFICACY**

The objective of this study was to determine the effect of bypass fat on synchronized estrus, endocrine profile, gestation rate and prolificacy in ewes with low and high dorsal fat, and response on luteinizing hormone (LH), estradiol (E_2), progesterone (P_4) and insulin (INS). Fifty nine ewes with different thickness of dorsal fat, low (EGb) and high (EGa), ewes were subdivided in groups: without (EGbSg, n=16) and with (EGbCg, n=14) the addition of 150 g of bypass fat, and without (EGaSg, n=14) and with (EGaCg, n=15) the addition of 150 g of bypass fat, respectively. Estrual cycle was synchronized with sponges of FGA (20 mg), by 12 d, 10 d after insertion applied 15 mg of $PGF_{2\alpha}$. There were no differences ($P > 0.05$) in terms of estrus response, time to onset and duration of estrus, onset and duration and LH-preovulatory peak and prolificacy rate, by addition of fat, however, the amplitude of the LH-preovulatory peak and gestation rate were different among treatments ($P < 0.05$). The serum concentration of P_4 was higher ($P < 0.05$) in ewes without addition of fat (Sg). The concentrations of E_2 and INS increased ($P < 0.05$) in ewes with EGa. It is concluded that the addition of bypass fat did not alter the response on onset and duration of estrus, onset and duration of the LH-preovulatory peak and prolificacy, but decreased concentration of P_4 , nevertheless, the concentrations of E_2 and INS increased in ewes with EGa, which is attributed to improve metabolic, nutritional and body animal status.

Key words: Ultrasonography, insulin, progesterone, estradiol, luteinizing hormone.

I. INTRODUCCIÓN

La ovinocultura en México es una de las actividades que actualmente ha despertado el interés en los ganaderos dentro del sector pecuario, en primera instancia por la gran demanda de carne en el mercado (85, 965. 2 t) y segundo por la baja producción de este producto a nivel nacional (46, 299. 2 t). No obstante, los modelos productivos que prevalecen en nuestro país, en la mayoría de los casos son rebaños con índices de producción deficientes, debido a que no se toman en cuenta aspectos generales como la nutrición, estado fisiológico (gestación, lactancia, postparto), estacionalidad y sanidad de los animales antes de someterlos a un programa reproductivo, esto origina un menor número de corderos destetados por oveja al año y favorece a la importación de ganado ovino, principalmente de países como Nueva Zelanda, Australia, E. U., Canadá y Chile, con la finalidad de cubrir el déficit (39, 736 t) de la demanda existente (SAGARPA, 2009).

El estado nutricional y corporal presente en los animales domésticos repercute directamente sobre su actividad reproductiva (Dunn y Moss, 1992; Viñoles *et al.*, 2002; Robinson *et al.*, 2006). Cambios en la reserva corporal y en el nivel del consumo de alimento se relacionan con alteraciones en la secreción de gonadotropinas, dinámica folicular, tasa ovulatoria y desarrollo embrionario (Tatman *et al.*, 1990; Boland *et al.*, 2000; Lozano *et al.*, 2003; Borowczyk *et al.*, 2006, Guerra – García *et al.*, 2009).

Los mecanismos mediante los cuales la nutrición afecta los procesos reproductivos no están bien determinados en su totalidad, pero se estima que son mediados por cambios en los niveles de hormonas metabólicas (Scaramuzzi *et al.*, 2006). Las concentraciones séricas de insulina se consideran una de las principales

señales del estado metabólico del animal, que pueden alterar la frecuencia y concentración de LH (Downing y Scaramuzzi, 1997), además de mejorar la respuesta ovárica al interactuar con glucosa y leptina (Viñoles *et al.*, 2005).

En rumiantes la actividad reproductiva es asociada con la disponibilidad de energía (Funston, 2004), aunque la respuesta hormonal se modifica de acuerdo a la fuente energética (grasas saturadas, poliinsaturadas, aceites de semillas oleaginosas, grasas protegidas). La adición de grasa en la dieta incrementa las concentraciones de colesterol en circulación, este incremento en colesterol origina una mayor síntesis de progesterona en las células lúteas lo que se asocia con aumento en la tasa de concepción, no obstante, se menciona que la disponibilidad de ácidos grasos como el linoleico pueden originar una secreción temprana de prostaglandinas y causar mortalidad embrionaria, por lo que es importante manipular el perfil de ácidos grasos en la dieta, así como establecer una alimentación integral acorde a los requerimientos nutricionales necesarios para cada etapa fisiológica del animal (Mattos *et al.*, 2000; Robinson *et al.*, 2002).

Actualmente, se hace énfasis en una alimentación estratégica, suplementando por periodos cortos (5 - 7 d) durante los días 9 al 13 del ciclo estral, con base a dietas altas en proteína o energía, con el propósito de cambiar el estado metabólico y nutricional del animal e incrementar la tasa ovulatoria (Martin *et al.*, 2004; Viñoles *et al.*, 2005; Somchit *et al.*, 2007). Por lo tanto, el objetivo del presente estudio fue evaluar el efecto de la adición de grasa de sobrepeso por un periodo de siete días en ovejas con diferente espesor de grasa dorsal, durante la sincronización del estro, y observar la respuesta en el inicio y la duración del estro, el porcentaje de gestación y la prolificidad;

así como la concentración en suero de hormona luteinizante (LH), estradiol (E_2), progesterona (P_4) e insulina (INS).

II. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 Principales aspectos en la fisiología reproductiva de la oveja

2.1.1 Pubertad

Es la etapa fisiológica en la cual la hembra presenta su primer estro, libera gametos viables y es capaz de reproducirse; no obstante, es recomendable que la oveja alcance su madurez sexual para evitar el desgaste metabólico ocasionado por mantener la gestación y la lactancia (Galina y Valencia, 2008).

La edad y el peso corporal son las principales características que limitan el inicio a la pubertad, esto ha sido observado en diversas investigaciones donde se muestra que las ovejas deben alcanzar aproximadamente el 60% de su peso adulto durante los primeros siete a nueve meses de vida para poder reproducirse, sin embargo, existe cierta variabilidad en el tiempo en que se presenta la pubertad, dicho efecto es influenciado por las diferentes razas de ovejas, el tipo de alimentación y la época de nacimiento (Foster *et al.*, 1985; Quirke *et al.*, 1985a; Suttie *et al.*, 1991; Camacho *et al.*, 2008; Zavala *et al.*, 2005).

2.1.2 Ciclo estral

El ciclo estral se define como el intervalo entre dos estros y se caracteriza por cambios fisiológicos que van desde la foliculogénesis, la ovulación, la formación de cuerpos lúteos y la posible fecundación de gametos, hasta cambios en el comportamiento de la hembra, los cuales son regulados por procesos endocrinos (Bearden y Fuquay, 1982; Hafez y Hafez, 2002a).

En la oveja el ciclo estral tiene una duración promedio de 16 a 17 días, presentando una variación debido a las diferencias entre razas, etapa de la época reproductiva (anestro) y efectos ambientales (McKenzie y Phillips, 1931; Wiggins *et al.*, 1970; Navarro y Torres, 1984).

El ciclo estral presenta dos fases, la primera una fase folicular y posteriormente una fase lútea. Durante la fase folicular se lleva a cabo el reclutamiento de folículos y dura de 2 a 3 días, esta fase se caracteriza por la presentación del estro el cual tiene una duración aproximada de 36 horas y la ovulación que en el caso de la oveja, es de tipo espontánea y ocurre en el último tercio del estro. La presentación de la ovulación determina el inicio de la fase lútea, durante esta fase el cuerpo lúteo es la principal estructura ovárica que se desarrolla y su función es la de secretar progesterona (P_4) para mantener una posible gestación, la fase lútea normalmente dura entre 12 y 14 días, sin embargo, este tiempo se puede ver afectado por la secreción temprana de prostaglandinas ($PGF_{2\alpha}$), las cuales causan la lisis o regresión del cuerpo lúteo y, en consecuencia, la presencia del estro y el inicio de un nuevo ciclo estral (Frandsen, 1988).

2.1.3 Hormona liberadora de gonadotropinas (GnRH)

La GnRH es una hormona constituida por 10 aminoácidos y presenta un peso molecular de 1183 Da (Hafez y Hafez, 2002b), es secretada en el hipotálamo por células del área preóptica (APO) y área ventromedial (AVM), de donde es transportada a la eminencia media (EM) para ser liberada al sistema portal hipofisario y causar la

liberación de hormona luteinizante (LH) y hormona folículo estimulante (FSH) en la adenohipófisis (Prieto y Velázquez, 2002).

La secreción de la GnRH es de forma pulsátil, la frecuencia y la amplitud de sus pulsos varía dependiendo de la edad, la fase del ciclo estral e incluso por el estado nutricional en que se encuentre el animal (Schillo, 1992), cada pulso de GnRH es seguido por otro de LH, estableciendo una correlación entre estas hormonas, la cual incrementa durante el pico preovulatorio, sin embargo, posterior a este evento la GnRH se continúa secretando con una menor frecuencia en sus pulsos, dicho comportamiento ha sido relacionado con la conducta del estro mostrada por la hembra seguida de la ovulación (Evans *et al.*, 1994).

El mecanismo regulador en la secreción de GnRH es mediado por cambios propios en la secreción de hormonas ováricas, como es el caso del estradiol y la progesterona, las cuales actúan retroalimentando de una forma positiva (estimula) o negativa (inhibe) la secreción de gonadotropinas, no obstante, se estima que estos procesos no son regulados directamente por estas hormonas, ya que no poseen receptores en las áreas de las células secretoras de GnRH, lo que sugiere la participación de neurotransmisores como la dopamina, ácido gama amino butírico (GABA) y los péptidos opioides endógenos (POEs) como intermediarios en la regulación de este mecanismo neurosecretor (Arroyo *et al.*, 2006).

2.1.4 Hormona luteinizante (LH)

La LH es una hormona clasificada dentro del grupo de las glucoproteicas y es secretada por la adenohipófisis, se encuentra constituida por 216 aminoácidos y su

peso molecular oscila entre los 26000 y 30000 Da, con una vida media de 30 minutos y conformada con dos subunidades una α y otra β (Landefeld *et al.*, 1983; McDonald, 1991a).

El patrón secretor de LH es mediado por la concentración en sangre de progesterona y estradiol a través de mecanismos de retroalimentación (positiva o negativa) sobre las neuronas liberadoras de gonadotropinas en el hipotálamo. Esto se ha demostrado con animales ovariectomizados, puesto que estos animales al estar carentes de estas hormonas esteroideas, no pueden regular la secreción de LH, sin embargo, al administrar algún dispositivo de progesterona o estradiol la frecuencia de los pulsos de LH regresa a su normalidad (Roche *et al.*, 1974; Karsch *et al.*, 1980; Goodman *et al.*, 1982).

La LH actúa directamente sobre el folículo ovárico estimulando su desarrollo hacia la maduración, es por esta razón que la frecuencia de sus pulsos incrementan durante la fase folicular formando un pico antes de la ovulación precedido de un incremento de estradiol; dichos pulsos alcanzan una frecuencia de un pulso cada 30 minutos al momento del pico preovulatorio, el cual tiene una duración aproximada de 12 a 24 horas y una concentración que va de 30 hasta 180 ng mL⁻¹. Contrariamente a este comportamiento, se ha observado que la frecuencia de los pulsos de LH durante la fase lútea disminuye en una relación de tres a cuatro pulsos por hora, lo que se le atribuye al efecto de la progesterona, por ser capaz de inhibir la secreción de gonadotropinas (Karsch, 1984; Karsch *et al.*, 1997; Caraty y Skinner, 1999).

2.1.5 Hormona folículo estimulante (FSH)

La FSH al igual que la LH es una hormona glucoproteica, secretada por la hipófisis anterior; presenta un peso molecular de 32000 Da, con una vida media de 2 a 4 horas. Su estructura consta de dos subunidades (α y β), actúa directamente sobre las células de la granulosa del folículo ovárico estimulando la mitosis de éstas y la producción de estrógenos (E_2) necesarios en el crecimiento y desarrollo del folículo ovulatorio (McDonald, 1991b; Recabarren *et al.*, 2006).

La secreción de FSH se incrementa durante el crecimiento de los folículos en cada oleada folicular mediante la acción de las activinas, proteínas presentes en el líquido folicular (Shafiee-Kermani *et al.*, 2007), no obstante, existen otras proteínas como las inhibinas y folistatinas encargadas de regular la secreción de FSH, las cuales actúan como señales químicas retroalimentando de forma negativa sobre la hipófisis anterior, manteniendo el número de ovulaciones específico para cada especie. Sin embargo, esta inhibición en FSH no altera la secreción de LH por lo que el folículo puede continuar su crecimiento hasta la ovulación (Findlay, 1993; Espinoza-Villavicencio *et al.*, 2007).

2.1.6 Progesterona (P_4)

La P_4 es una hormona de tipo esteroideal, constituida por una cadena de 21 carbonos y secretada por el cuerpo lúteo, la placenta y la glándula suprarrenal, se sintetiza a partir del colesterol mediante acciones enzimáticas, partiendo de la conversión del colesterol a pregnenolona a través de la separación de la cadena lateral del colesterol mediante el complejo enzimático citocromo P-450 ($P450_{scc}$) en el interior

de la mitocondria y, posteriormente, esta pregnenolona termina su biosíntesis en P_4 por la enzima 3β -hidroxisteroide deshidrogenasa/ $\Delta^5 - \Delta^4$ isomerasa (3β -HSD) en el retículo endoplásmico liso (Smith *et al.*, 1994; Niswender, 2002).

La función principal de la P_4 es preparar al endometrio para la implantación de embrión y mantener la posible gestación, para ello la P_4 inhibe movimientos en el miometrio e inactiva la actividad estral disminuyendo la secreción pulsátil de GnRH y LH, debido a estos procesos se considera a la P_4 como un regulador de la actividad reproductiva de la hembra y, es por esta razón que se utilizan sus análogos (progestágenos) en la sincronización del estros (Moss *et al.*, 1981; Caraty y Skinner, 1999; Uribe-Velásquez *et al.*, 2008). No obstante, se estima que una corta o larga duración de la fase lútea sincronizada puede ocasionar una elevación temprana de LH, originando un inadecuado desarrollo folicular y, en consecuencia, un mal desarrollo del cuerpo lúteo (Skinner *et al.*, 2000).

Las concentraciones de P_4 en sangre en la hembra ovina varían dependiendo de la fase del ciclo estral, durante la fase folicular sus concentraciones son casi indetectables y oscilan por debajo de 1 ng mL^{-1} , pero en la fase lútea alcanza valores que superan los 4 ng mL^{-1} los cuales declinan cerca de los días 10 y 12 por acción de las prostaglandinas, que ocasionan la lisis del cuerpo lúteo, en caso de no existir una gestación (Nett *et al.*, 1976; Murdoch *et al.*, 1986; Molina *et al.*, 2005).

El mecanismo mediante el cual la P_4 inhibe la secreción de GnRH y LH aún no está determinado en su totalidad, debido a que esta hormona no posee receptores sobre las neuronas secretoras de GnRH, sin embargo, si se encuentran receptores

para P₄ en neuronas hipotalámicas productoras de neurotransmisores (Arroyo *et al.*, 2006). Investigaciones en esta última década, muestran la participación del neurotransmisor ácido gama amino butírico (GABA) como el principal intermediario en la inhibición de la P₄ a los pulsos de GnRH, ya que durante la inhibición de LH se correlacionó un incremento en GABA sobre el área preóptica, no obstante, son necesarias mas investigaciones para esclarecer esta compleja red neural que regula el ciclo estral de la hembra (Robinson y Kendrick, 1992; Han *et al.*, 2002; Han *et al.*, 2004; Sullivan y Moenter, 2005).

2.1.7 Estradiol (E₂)

El E₂ es el principal estrógeno producido en las células de la granulosa del folículo ovárico a partir de andrógenos generados por células de la teca interna; se considera esencial en el comportamiento sexual mostrado por la hembra durante el estro, no obstante, se menciona que es necesaria la presencia de P₄ para una total expresión de E₂; es por esta razón que el E₂ alcanza una mayor concentración (21.1 pg mL⁻¹) al momento del pico preovulatorio, aunque se reportan pequeños incrementos a mitad de la fase lútea, los cuales comúnmente se relacionan con oleadas foliculares (Pant *et al.*, 1977; Caraty y Skinner, 1999).

El mecanismo endocrino que regula la acción del E₂ sobre la actividad reproductiva puede ser tanto positivo como negativo. El primero se da durante la estación reproductiva en donde la reducción en la concentración de P₄ aumenta la frecuencia en pulsos de LH, estimulando la síntesis de E₂ en los folículos que se encuentran en crecimiento, este incremento de E₂ retroalimenta de forma positiva sobre

el hipotálamo medio basal (HMB), específicamente sobre núcleo ventromedial (NVM) generando una mayor descarga en la dupla GnRH/LH originando el pico preovulatorio y la ovulación (Goodman, 1996; Caraty *et al.*, 1998; Wintermantel *et al.*, 2006).

El efecto negativo de E₂ sobre la secreción de gonadotropinas, ocurre en el periodo de anestro estacional y se menciona que el sistema dopaminérgico del núcleo A15 en el área retroquiasmática del hipotálamo es el encargado de regular dicho efecto, aunque no se han encontrado receptores para estradiol en esta área, se sugiere que podrían existir conexiones interneurales que regulen este proceso, así mismo, se estima que el E₂ puede actuar a nivel pituitaria en la inhibición de los pulsos de LH, sin embargo, este mecanismo endocrino aún no está bien determinado (Nett *et al.*, 1990; Skinner y Herbison, 1997; Goodman *et al.*, 2000; Petersen *et al.*, 2003; Hardy *et al.*, 2003).

2.1.8 Crecimiento y desarrollo folicular

La oveja al igual que las demás hembras domésticas nacen con una reserva determinada de ovocitos, los cuales representan una fuente de vida para perpetuar su especie; estos ovocitos interrumpen su crecimiento manteniéndose latentes en la fase de diploteno de la profase I en la meiosis hasta la pubertad para un posterior desarrollo completo, se caracterizan por presentar una capa plana de células formando una estructura en el ovario comúnmente denominada folículo primordial, en el caso de la oveja se han llegado a observar de 120 000 a 230 000, pero se estima que solo 250 y 1500 de estos folículos llegarán a iniciar su desarrollo y el resto de ellos sufrirán atresia por lo que no serán ovulados (Smeaton y Robertson, 1971; Baird, 1983).

El primer indicio del crecimiento folicular es el aumento de tamaño del ovocito seguido de la proliferación de células de granulosa a forma cuboidal llamado folículo primario, el incremento en número de capas de células de granulosa comienza a diferenciar las células de la teca transformando el folículo primario en folículo secundario; posteriormente, el folículo terciario continúa con el crecimiento de las células de la granulosa formando un espacio denominado antro folicular y por último tenemos al folículo preovulatorio o también llamado folículo de Graff en donde las células foliculares aumentan su tamaño y el antro se llena de líquido folicular colocando al ovocito hacia un costado y aumentando la presión en el folículo antes de la ovulación (Fortune, 1994; Espinoza-Villavicencio *et al.*, 2007).

El desarrollo de un folículo primordial hasta un folículo ovulatorio está regulado por una serie de procesos paracrinos y endocrinos dentro del ovario que incluyen la participación de gonadotropinas (FSH y LH), inhibinas, activinas, folistatinas, esteroides y factores de crecimiento (Martin *et al.*, 1991).

Referente a la foliculogénesis, en el desarrollo folicular se distinguen tres fases características de los folículos: reclutamiento, selección y dominancia, durante estas fases los folículos se vuelven más sensibles a las gonadotropinas principalmente en la fase de reclutamiento, en el caso de oveja los folículos empiezan esta fase cuando tienen un tamaño >2mm de diámetro, ocurre la transición de folículo primordial a primario, coincidiendo con la luteólisis en un tiempo aproximado de 72 h antes de la ovulación (López *et al.*, 1993; Armstrong y Webb, 1997). En estos folículos primarios se estima la participación del factor de crecimiento y diferenciación 9 (GDF9) y la proteína morfogénica del hueso (BMP15), que conforman a los 35 miembros de la superfamilia

del factor de crecimiento transformante – β , los cuales son requeridos para el crecimiento folicular; el GDF9 se considera esencial en el desarrollo folicular, ya que ratones carentes del gen que codifica esta proteína presentan alteraciones tempranas en el crecimiento folicular, y, por consecuencia, infertilidad (Juengel *et al.*, 2004) de igual forma, mutaciones en el gen que codifica la BMP15 ocasiona el mismo patrón de comportamiento en alteraciones foliculares en ovejas (Hanrahan *et al.*, 2004).

En la oveja se estima que la selección de folículos ocurre durante la fase folicular, en este caso se presentan folículos secundarios y terciarios (2 - 4 mm), característicos por tener las capas de granulosa y de la teca bien definidas con un antro folicular, además, estos folículos ya pueden secretar estradiol, inhibina y folistatina las cuales son necesarias para inhibir la secreción de FSH y de esta manera controlar el número de folículos que se desarrollaran hacia la ovulación (Souza *et al.*, 1997; Webb *et al.*, 2004).

La dominancia es la fase en donde el o los folículos de mayor tamaño (5 – 6 mm), dependiendo de la especie, crecen constantemente y el resto de folículos subordinados sufren atresia (Rosales y Guzmán, 2008). Durante este proceso, el folículo dominante presenta una relación importante con los factores de crecimiento más comunes, entre los que se encuentran el factor de crecimiento parecido a la insulina o IGFs (Eckery *et al.*, 1997; Khamsi y Roberge, 2001), que están constituidos por dos ligandos los IGF-I y II, dos tipos de receptores específicos el 1 y 2, además de 6 proteínas acarreadoras (IGFBP's) encargadas de proporcionarles la bioactividad, siendo la IGFBP –3 la más abundante en sangre y en fluido folicular (Blat *et al.*, 1994).

Los IGFs estimulan la proliferación y diferenciación de células de la granulosa y de la teca, modulando la acción de las gonadotropinas a nivel celular, interactuando con la FSH para promover la producción de estradiol, esta actividad es mediada por las proteasas (PAPP-A pregnancy associated plasma protein -A) en el fluido celular, la cual se ha encontrado tanto en bovinos, ovinos, cerdos, así como en humanos (Lawrance *et al.*, 1999), el incremento en FSH induce la adquisición de estas proteasas que se encargan de degradar a la IGFBP intrafolicular para lograr la liberación de los IGF y posteriormente sinergizar con la FSH logrando un incremento en E₂, el cual a su vez, retroalimenta de forma negativa a la secreción de FSH evitando con esto la presencia de otros folículos con PAPP-A, por lo que es una característica en folículos seleccionados para ejercer dominancia durante la próxima ovulación (Conover *et al.*, 2001).

2.1.9 Dinámica folicular

Al crecimiento continuo y regresión de los folículos antrales que conllevan hacia el desarrollo de un folículo preovulatorio se le conoce como oleadas foliculares; los estudios referentes a los cambios que presenta el ovario durante el ciclo estral, se realizaban a través de procesos quirúrgicos o de material de frigoríficos, sin embargo, la información contenía muchas contradicciones, lo que llevó a desarrollar tecnología propicia para estos trabajos, siendo la ultrasonografía la herramienta más útil; sus primeras aplicaciones fueron en bovinos gracias a la fácil manipulación del aparato reproductor de la hembra, no obstante, esta era una limitante en el caso de ovinos (Ginther *et al.*, 1989).

Recientemente la ultrasonografía realizó mejoras en sus equipos, desarrollando transductores transrectales más delgados que facilitó el estudio de la fisiología ovárica en los pequeños rumiantes, observándose de dos a tres oleadas foliculares e incluso hasta cuatro en las ovejas, las cuales emergen durante los días 0, 6 y 11 de su ciclo estral (Ravindra *et al.*, 1994; Viñoles *et al.*, 2002).

Las principales características observadas durante oleadas foliculares son:

- ❖ El folículo mayor de la oleada uno se presenta más grande que el folículo mayor de la oleada dos.
- ❖ La tasa de crecimiento desde el día de la emergencia (2 - 3 mm) hasta el día de máximo diámetro es de aproximadamente 1 mm/día.
- ❖ En promedio de 1.2 a 1.5 folículos alcanzan 5 mm de diámetro en cada oleada, aunque esto varía en relación a la raza estudiada.
- ❖ El intervalo entre la primera y segunda oleada es más largo que el de la segunda y tercera oleada (Noel *et al.*, 1993; Rubianes, 2000).

Por otra parte, existe evidencia de que las concentraciones séricas de FSH están asociadas con cada oleada folicular, seguido de un descenso por efecto negativo del estradiol secretado por el folículo dominante de la oleada, resultados similares se muestran también en el anestro, aunque las concentraciones de estradiol e inhibina presentan resultados contradictorios, lo que sugiere que estos folículos no ejercen una dominancia funcional durante este periodo (Bartlewski *et al.*, 1998; Evans *et al.*, 2001).

Actualmente el estudio de la dinámica folicular ha permitido un mejor manejo sobre la actividad reproductiva de la oveja, estableciendo nuevos programas de sincronización de estros aplicando el modelo de una oleada folicular, a través de alimentaciones estratégicas con dietas altas en proteína y energía, en donde se ha observado que el estado metabólico influye de manera directa sobre el crecimiento folicular y que ovejas con condición corporal de 4 (escala 1 – 5) presentan tres oleadas foliculares comparado con ovejas en baja condición (Viñoles *et al.*, 2002; Viñoles *et al.*, 2005; Somchit *et al.*, 2007).

2.1.10 Estacionalidad

La oveja se caracteriza por ser un animal poliestrico estacional, es decir, presenta estros durante una estación del año regida bajo un fotoperiodo decreciente (menos horas luz), principalmente en aquellas razas que viven cerca de los polos en donde la variación de horas luz es mayor (Chemineau *et al.*, 1992). Aunque existen razas como la Blackbelly y Pelibuey de climas tropicales que por su ubicación geográfica cerca del Ecuador presentan ciclicidad prácticamente durante todo el año (Cerna *et al.*, 2004; Hernández *et al.*, 2004).

La estacionalidad proporciona a la hembra una valoración del tiempo en el cual existan las condiciones propicias en temperatura ambiental y alimento para poder reproducirse, por lo tanto, también se considera determinante en el inicio de la pubertad, ya que ovejas nacidas fuera de la estación reproductiva difícilmente se reproducirán en ese año, sino que será hasta el año siguiente (Ebling y Foster, 1988; Foster *et al.*, 1988; Wood *et al.*, 1991; Herbosa *et al.*, 1994).

El mecanismo que le permite a la oveja detectar la estación reproductiva es a través de la secreción de melatonina, hormona secretada durante la oscuridad por la glándula pineal, de tal forma, que la oveja puede identificar el paso de las estaciones como un reloj endógeno e indicarle el momento apto para iniciar su reproducción (Malpaux *et al.*, 1989; Skinner y Malpaux, 1999).

La función endocrina de la melatonina consiste en un control de la liberación de GnRH, cambiando la sensibilidad hipotalámica a los estrógenos; sin embargo, se estima que la melatonina no actúa por sí sola en este proceso, ya que no posee receptores sobre las células liberadoras de gonadotropinas, sino que este proceso es mediado por la acción de la dopamina, un neurotransmisor encargado de aumentar el efecto inhibitorio del estradiol durante el anestro estacional (Malpaux *et al.*, 1999; Arroyo *et al.*, 2006). En la oveja la melatonina reduce la producción de dopamina, mediante la acción enzimática, inhibiendo la tirosina hidroxilasa, de tal forma que se inicia la actividad reproductiva; esto ha sido demostrado en investigaciones en donde la aplicación de neurotoxinas (6 – hidroxidopamina) y antagonistas (pimozide) dopaminérgicos ocasionan un aumento en la secreción pulsátil de LH durante el anestro (Thiéry *et al.*, 1989; Havern *et al.*, 1991).

2.2 Aspectos nutricionales y metabólicos y su influencia en los procesos reproductivos

2.2.1 Condición corporal

La condición corporal se refiere a la cantidad de grasa acumulada en el cuerpo relacionada con su masa muscular, esto representa para el animal un estado de

bienestar y confort que le indican la etapa apta para iniciar su reproducción, no obstante, en la mayoría de los casos este aspecto no es tomado en cuenta durante los programas reproductivos y, por lo tanto, repercute en la fertilidad de la hembra (Manzano *et al.*, 1999).

La escala utilizada para clasificación de la condición corporal en ovinos es de 1 a 5 (1 = emaciada, 5 = obesa), la técnica para aplicar esta escala consiste en hacer presión con las manos sobre las apófisis espinosas de las vértebras lumbares y determinar la profundidad del músculo longissimus (Russel *et al.*, 1969), sin embargo, esta medición parece ser un poco endeble debido a que es subjetiva; actualmente el uso de equipos más sofisticados como el ultrasonido nos permite ser más precisos en la medición, aunque se requiere de una persona especializada en el manejo del equipo, así como del conocimiento acerca de las áreas y promedios de las mediciones (McLaren *et al.*, 1991).

Diversos estudios se han realizado en ovinos para determinar el lugar específico que represente una mayor relación con la grasa dorsal, la mayoría concluyen que la mejor área para esta medición es entre la doceava y treceava costilla (Edwards *et al.*, 1989; Hamlin *et al.*, 1995). Por su parte Greiner *et al.* (2003), mencionan que mediciones en esta área tienen una correlación de 0.66 a 0.69 con las mediciones realizadas en la canal, en tanto que Silva *et al.* (2005), encontraron que las mediciones de grasa dorsal van de 2.98 a 3.55 mm, con una correlación de 0.9 ($P < 0.01$) dichos resultados presentan semejanza con los encontrados por McLaren *et al.* (1991) en corderos en crecimiento.

La reserva corporal constituye un buen estado nutricional y por ende metabólico del animal, ya que ovejas con una buena condición (3 – 4) muestran incrementos en dinámica folicular (3 a 4 oleadas), tasa ovulatoria y fertilidad (Scaramuzzi y Radford, 1983; Quirke *et al.*, 1985b; Viñoles *et al.*, 2002). En contraste, cuando las hembras presentan pérdida de peso, lo cual comúnmente ocurre durante el periodo postparto, disminuye su actividad folicular incrementando el intervalo entre partos, además de causar variaciones en la secreción hormonal de gonadotropinas (Rutter y Randel, 1984; Lalman *et al.*, 1997; Meikle *et al.*, 2004), aunque se menciona que también en el preparto un desbalance corporal ocasiona cambios en el desarrollo fetal (DeRouen *et al.*, 1994; Thomas *et al.*, 2001; Osgerby *et al.*, 2003).

2.2.2 Estado nutricional de la hembra

La nutrición constituye un elemento esencial en la eficiencia reproductiva de la hembra, debido a que la reproducción es una de las actividades fisiológicas que el animal realiza después de asegurar su mantenimiento y producción (leche, carne, lana). El aporte de nutrientes como proteína y energía son necesarios para realizar procesos que van desde la foliculogénesis hasta la gestación y lactancia, así como la secreción de hormonas que regulan estos procesos (Robinson *et al.*, 2006).

Por el contrario, un estado de desnutrición afecta de forma negativa sobre el eje hipotálamo – hipófisis – gonadal en la secreción de hormonas como estradiol, progesterona y luteinizante (Dunn y Moss, 1992; Boland *et al.*, 2000; Archer *et al.*, 2002; Wade y Jones, 2004; Scaramuzzi *et al.*, 2006; Renquist *et al.*, 2008). Estudios tanto *in vivo* como *in vitro* muestran que la falta de nutrientes afecta de manera directa

sobre la calidad del oocito, desarrollo del embrión y gestación (Peura *et al.*, 2003; Lozano *et al.*, 2003; Abecia *et al.*, 2006; Borowczyk *et al.*, 2006), sin embargo, los mecanismos mediante los cuales la nutrición afecta a la reproducción aún no están bien determinados, aunque se estima que el tipo de dieta (energética o proteica) y la conformación de sus ingredientes utilizada en la alimentación de los animales ocasionan estos cambios en la concentración hormonal, repercutiendo de manera directa sobre la fertilidad de la hembra (Boland *et al.*, 2000; Scaramuzzi *et al.*, 2006).

2.2.3 Energía y proteína en respuesta del perfil endocrino y eficiencia reproductiva

La implementación de dietas energéticas y proteicas han sido utilizadas para buscar mejoras en los aspectos productivos y reproductivos de la hembra (Armstrong *et al.*, 2001). La proteína se requiere en los animales porque aporta aminoácidos esenciales, por lo tanto, su calidad depende del perfil de estos aminoácidos además de su digestibilidad; sus requerimientos en la hembra dependen del estado fisiológico (gestación y lactancia) y nivel de producción en que esta se encuentre (Cannas *et al.*, 1998).

El consumo de dietas altas en proteína se relaciona con una disminución en la fertilidad de la hembra (Adams *et al.*, 1994; McNeill *et al.*, 1997; Bell *et al.*, 2000); Canfield *et al.* (1990), utilizaron diferentes niveles de proteína (16 y 19%) en la alimentación de vacas, durante 20 d después del primer servicio, encontrando que las hembras alimentadas con un alto nivel de proteína presentan un menor porcentaje de gestación en comparación con hembras con un nivel bajo de proteína (31 vs 48%), se

sugiere que este comportamiento se debe a alteraciones en el útero por acciones del nitrógeno de urea en plasma (PUN); esto fue comprobado por Rhoads *et al.* (2004), monitoreando los cambios que presenta el útero durante la infusión de urea (0.01 g urea/h por kg de peso vivo) encontrando que el PUN puede ejercer un efecto directo en el ambiente uterino por una disminución en el pH de 7.08 ± 0.07 a 6.88 ± 0.08 , lo que a su vez repercute sobre la motilidad y supervivencia del espermatozoide en su recorrido por el útero hacia la fecundación, resultados similares muestran Ocon y Hansen (2003) durante la maduración y el desarrollo de oocitos en diferentes medios de urea. Así mismo, se menciona que el incremento en proteína está relacionado con aumentos de amoniaco en plasma, lo cual se considera tóxico no solo para la hembra sino también para el embrión en caso de gestación (Kaur y Arora, 1995).

En lo que respecta a la energía esta puede ser tomada de diversas fuentes (animal y vegetal) para la elaboración de dietas, sin embargo, esto origina una mayor diversidad en los resultados relacionados con los aspectos reproductivos. La deficiencia de energía retrasa el inicio de la pubertad y altera el ciclo estral de la hembra, reduce el porcentaje de ovulación, modifica la secreción de GnRH, P_4 , E_2 y la frecuencia en los pulsos de LH (Spitzer *et al.*, 1978; Schillo, 1992; Schneider, 2004).

Kurz *et al.* (1990), observaron en vaquillas ovariectomizadas con implantes de estradiol que al reducir el nivel de energía en la dieta se inhibe la secreción de LH, pero cuando la energía se incrementa el mecanismo hipotálamo – hipófisis se restablece rápidamente, postulando que la energía regula la secreción de LH vía E_2 , sin embargo, también existe una pequeña disminución en LH en ausencia del E_2 , lo que lleva a pensar que existe una relación con el nivel de energía y la secreción de

gonadotropinas. Estos resultados son contrarios a los encontrados por McShane y Keisler (1991), quienes mencionan que el nivel de alimentación no influyó sobre las concentraciones séricas de LH y FSH en respuesta a la infusión de estradiol en corderos, concluyendo que posiblemente la desnutrición a nivel ovario no sea una limitante de la mayoría de los factores que intervienen en el deterioro de la función reproductiva.

Por otra parte, O'Callaghan *et al.* (2000), evaluaron la alimentación en ovejas con 0.5, 1 y 2 veces los requerimientos de energía para su mantenimiento (M) sobre las características morfológicas del oocito, fluido folicular y concentración hormonal, encontrando que el número de folículos > 3 mm fue mayor en ovejas alimentadas con 2 M, pero, entre las ovejas alimentadas con 1 y 0.5 M no existieron diferencias. Respecto a la concentración de P_4 en el fluido folicular se observó que fue mayor en ovejas alimentadas con 0.5 M, comparada con la concentración presente en ovejas de los grupos que recibieron 1 y 2 M, dicho efecto posiblemente se debe a un incremento en el catabolismo de la P_4 tras el aumento en el nivel de alimentación, así mismo, no se presentó ningún cambio en la morfología del oocito. Banchemo *et al.* (2004), mencionan que las dietas altas en energía suministradas durante las últimas semanas de gestación trae consigo mejoras en la producción de calostro para los corderos, en particular para las ovejas con mellizos.

2.2.4 Lípidos en la alimentación de rumiantes

Los lípidos se consideran una excelente fuente de energía, accesibles y de bajo costo para la dieta; normalmente se encuentran en los forrajes en forma de ácidos

grasos poliinsaturados esterificados como galactosilglicéridos; los cuales rara vez supera el 1.5 % de la materia seca en la dieta; aunque el contenido de ácidos grasos presente en cereales, semillas oleaginosas y grasas libres es variable, más elevado y en forma de triglicéridos (Plascencia *et al.*, 2005).

A diferencia de las demás especies animales el metabolismo de los lípidos en los rumiantes requiere de procesos como la hidrólisis y la hidrogenación de los ácidos grasos insaturados libres (18:2 y 18:3) en el rumen. El primer proceso consiste en separar a las grasas en sus compuestos estructurales para su absorción (ácidos grasos y glicerol) mediante la acción de esterases unidas a las membranas microbianas y lipasas bacterianas presentes en el líquido ruminal, gran parte de este fermentado forma ácidos grasos volátiles (AGV), en especial el propiónico, por medio de una glicerol-cinasa microbiana, sin embargo, existen grasas que permanecen intactas hasta el intestino delgado, las cuales son hidrolizadas por efectos de enzimas pancreáticas y biliares. Los ácidos grasos de cadena corta (AGV) de dos y seis carbonos son empleados por la microbiota o absorbidos a través de la pared retículo-rumen, para posteriormente ser metabolizados en hígado o algún otro tejido en la síntesis de glucosa, grasa o cuerpos cetónicos, dependiendo del ácido de cadena corta que se trate, etapa productiva fisiológica y condición nutricional del animal. Así mismo, se menciona que la velocidad de hidrólisis ruminal está directamente relacionada con el grado de insaturación de las grasas, por lo tanto, los aceites son hidrolizados más rápidamente que las grasas de origen animal (Palmquist, 1991; Chilliard, 1993).

La hidrogenación, se basa en fijar hidrógeno sobre los dobles enlaces de los ácidos grasos insaturados convirtiéndolos en saturados y reduciendo los principales

centros reactivos al eliminar estos dobles enlaces; dicho proceso es regulado en mayor parte por los protozoos, debido a que han demostrado ser más activos durante la hidrogenación; es por esta razón que los ácidos grasos que conforman el tejido adiposo en los rumiantes presenta mayor cantidad de moléculas saturadas, en relación a las que contienen los alimentos que ingieren, lo que se atribuye al proceso de hidrogenación microbiana. De igual forma, se ha observado que la hidrogenación es más rápida en los ácidos grasos libres que en los esterificados, implicando la participación de esteresas y lipasas; por lo que la velocidad de hidrogenación representa un factor limitativo en el uso excesivo de grasas y efectos que provocan estos a nivel ruminal (Wu y Palmquist, 1991).

En general, la capacidad que poseen los microorganismos del rumen para digerir los lípidos es muy limitada, ocasionan una fermentación lenta de los carbohidratos y se reduce la ingestión de alimentos, esto a la larga trae como consecuencia la pérdida de peso y el desbalance metabólico del animal, lo que repercute a su vez de manera directa sobre los aspectos reproductivos, es por esta razón que se recomienda un nivel de grasa en la dieta no mayor al 6 % para no intervenir en estos procesos fisiológicos (Hess *et al.*, 2008).

2.2.5 Grasa de sobrepaso

La grasa de sobrepaso o también llamado grasa protegida fue desarrollada con la finalidad de reducir los problemas que se presentaban en la fermentación ruminal con las grasas naturales; este método de protección a las grasas le permitió mantener

condiciones de pH habituales en el rumen, pasar a través de él y ser liberado en el medio ácido del abomaso para una absorción directa en el intestino (Monroy, 1999).

El uso de este tipo de grasas protegidas en la alimentación de rumiantes sugirió incrementar su nivel de inclusión hasta el 9 % en la dieta, aunque algunos investigadores mencionan haber utilizado cerca del 15 % en la alimentación en sus animales de engorda, sin embargo, se recomienda no sobrepasar los niveles básicos de inclusión debido a que se han reportado alteraciones en el consumo de materia seca (Bayourte *et al.*, 1993; Scott y Ashes, 1993).

Actualmente existe una diversidad de grasas protegidas tanto de origen animal como vegetal, no obstante, se menciona que los jabones cálcicos de ácidos grasos de aceite de palma (resultado de la combinación de ácidos grasos y calcio unidos mediante un enlace químico para formar una sal), representan una fuente confiable de grasa de sobrepaso para la elaboración de dietas en rumiantes, pues se caracterizan por ser insolubles y resistentes al ataque microbiano, no recubren la fibra ni alteran la acción de los microorganismos en rumen, sin embargo, tienen el mismo objetivo que las demás grasas protegidas, incrementar la densidad energética sin producir alteraciones en el medio ruminal (Kowalski, 1997; Monroy, 1999).

2.2.6 Fuentes y tipos de grasas y sus efectos en la reproducción de rumiantes

El uso de grasas en la alimentación de rumiantes fue utilizada en primera instancia para mejorar las características de la leche y ayudar a la hembra en su desgaste metabólico (Palmquist y Moser, 1981; Khorasani y Kennelly, 1998; Harvatine

y Allen, 2006), sin embargo, algunas variables reproductivas (respuesta del estro, intervalo entre partos, porcentaje de gestación, prolificidad y perfil endocrino) presentaban variaciones en sus resultados, lo que despertó el interés de los investigadores por explicar el efecto que ejercían las grasas en estas variables reproductivas, no obstante, la diversidad de grasas existentes ampliaba el panorama de investigación.

En un estudio realizado por Lammoglia *et al.* (1997) evaluaron el efecto de una dieta con 5.2 % de grasa (salvado de arroz) comparada con una testigo (3.71 % grasa, sin salvado de arroz) en vacas Brahaman, durante su ciclo estral, encontraron que las vacas tratadas con 5.2 % de grasa en la dieta presentaban una mayor concentración de E₂ en el primer ciclo estral y de P₄ en el segundo ciclo estral en contraste a las vacas testigo.

Thomas *et al.* (1997) trabajaron con dietas en base a la diferente composición de sus ácidos grasos (saturados=ST, poliinsaturados=PU y altamente poliinsaturados=HPU) comparada con una dieta testigo (sin grasa), para evaluar el efecto de los ácidos grasos en el crecimiento folicular en vacas (F1: Brahaman x Hereford), encontraron un incremento en colesterol en todas las vacas complementadas con grasa comparadas con las vacas testigo, además de un mayor número de folículos de tamaño mediano (4 a 9.9 mm) en el grupo de vacas con dieta PU, comparado con los grupos ST y HPU, durante los días 5 al 9 del ciclo estral, por lo tanto, sugieren que existe un efecto de los ácidos grasos PU sobre el crecimiento folicular. Resultados similares muestran Robinson *et al.* (2002) cuando alimentaron a vacas con dietas en base a ácidos grasos poliinsaturados (PUFA), encontrando que las

dietas suplementadas con PUFA reduce la concentración de P_4 durante la fase lútea temprana lo que origina el incremento en folículos de tamaño mediano (5 a 10 mm).

Por su parte, Mattos *et al.* (2000) indican que las grasas pueden influir positivamente en la reproducción por alteraciones en la síntesis de hormonas esteroideas y prostaglandinas. Mencionan que los ácidos grasos poliinsaturados (linoleico, linolenico, eicosapentanoico y decosaexanoico) son capaces de inhibir la síntesis de prostaglandinas mediante la disminución de su precursor (el ácido araquidónico) a través de acciones enzimáticas, por lo que sugieren debe existir una alimentación estratégica vigilando el perfil de ácidos grasos en la dieta, de tal forma que se pueda disminuir la síntesis de prostaglandinas durante los primeros días de gestación y de esta manera reducir la mortalidad embrionaria.

Referente al uso de grasas protegidas o de sobrepaso (bypass fat) Espinoza *et al.* (1997) encontraron que su adición al 2.5 y 5 % de la dieta de ovejas Pelibuey incrementa las concentraciones en sangre de colesterol, lipoproteínas de alta densidad, además de progesterona, no obstante, la concentración de insulina disminuye conforme aumenta el nivel de grasa protegida, resultados similares encontraron Choi *et al.* (2000) cuando utilizaron 30, 60 y 90 g de grasa protegida por kg de alimento en vacas, reportando que el incremento de grasa en la dieta reduce las concentraciones de insulina y además disminuye el consumo de materia seca, por lo tanto, sugiere que el bajo consumo de carbohidratos estructurales ocasiona una disminución en el porcentaje molar de propionato (un potente liberador de insulina) lo cual posiblemente explica el decremento encontrado en las concentraciones de insulina (Choi y Palmquist, 1996).

2.2.7 Leptina

La leptina es una proteína secretada principalmente por el tejido adiposo, está constituida por 167 aminoácidos y tiene un peso molecular de 16 kDa, fue descubierta en 1994 como producto del gen *ob* en roedores, está relacionada con la obesidad, regulación del apetito y procesos reproductivos (Houseknecht *et al.*, 1998; Margetic *et al.*, 2002). Su estudio se ha basado principalmente en ratones y humanos, no obstante, en años recientes despertó el interés en rumiantes como bovinos, ovinos y cabras, debido a que se considera un indicador del estado nutricional y metabólico del animal (Caprio *et al.*, 2001; Chilliard *et al.*, 2005).

Delavaud *et al.* (2000) mencionan que existe una correlación de 0.68 y 0.72 entre el tejido graso acumulado y la condición corporal de los ovinos con los niveles de leptina en plasma, por lo tanto, alteraciones en la reserva de grasa corporal pueden modificar la respuesta reproductiva en los animales; aunado a esto, se menciona que existen receptores para leptina sobre el núcleo arcuato y ventromedial del hipotálamo, lo cual posiblemente modifica la secreción de gonadotropinas, aunque esto no está bien determinado, se ha establecido una relación entre el nivel del consumo de alimento y la leptina secretada (Cunningham *et al.*, 1999; Blache *et al.*, 2000; Hileman *et al.*, 2000; Archer *et al.*, 2002; Sorensen *et al.*, 2002).

Henry *et al.* (2001) encontraron que la restricción de alimento en ovejas ovariectomizadas reduce la amplitud de los pulsos de LH (2.0 ± 0.2 ng/mL) en comparado con amplitud presentada en ovejas alimentadas *ad libitum* (3.5 ± 0.6 ng/mL), no obstante, cuando se administró leptina (4 µg/h) a las ovejas restringidas de

alimento, la concentración de LH incrementó ($P < 0.05$) volviendo a sus niveles normales, resultados similares muestran Morrison *et al.* (2001) al administrar en ovejas 1.25 $\mu\text{g}/\text{kg}/\text{h}$ de leptina ovina recombinante, mediante cánulas cerebroventriculares, durante ocho días, demostrando que las concentraciones de leptina cambian en respuesta a la reducción del estado nutricional, además de ser capaz de regular múltiples procesos fisiológicos incluyendo el consumo de alimento y la función neuroendocrina.

Existe poca evidencia de la participación de la leptina sobre las gónadas, aunque no se descartan modificaciones en el funcionamiento del ovario (Clarke y Henry, 1999); respecto a esto, Kendall *et al.* (2004) encontraron que la infusión de una dosis baja de leptina (2 $\mu\text{g}/\text{h}$) en la arteria ovárica disminuye la concentración de estradiol (209 ± 100 ng/mL) comparada con una dosis alta (20 $\mu\text{g}/\text{h}$, 1609 ± 1731 ng/mL; respectivamente), concluyendo que la leptina es capaz de modular la esteroidogénesis directamente en el ovario e intensamente en los rumiantes, por lo tanto, la denominan como un regulador alterno en la actividad reproductiva.

2.2.8 Glucosa

La glucosa es considerada como un indicador del estado nutricional del animal, porque posterior al consumo de alimentos (energéticos o proteicos) existe el incremento de su concentración en plasma, la cual a su vez es regulada directamente por la insulina. Este comportamiento llevó a diversos investigadores a realizar estudios para determinar si existía algún efecto sobre los aspectos reproductivos y en esencia,

los resultados presentaron variaciones (Howland, *et al.*, 1966; Prior y Christenson, 1978; Rutter y Manns, 1986).

Se estima que la falta de energía ocasiona cambios que pueden alterar la secreción de gonadotropinas, sin embargo, no determinan una acción directa de la glucosa sobre las células liberadoras de GnRH, esta respuesta podría deberse a la interacción que existe con hormonas como la insulina y la leptina (Ohkura *et al.*, 2004; Archer *et al.*, 2005). Por otra parte, los experimentos a nivel de ovario reflejan modificaciones por la glucosa, entre ellos Rubio *et al.* (1997) reportaron que la infusión de 50 g de glucosa (100 mL al 50 % de dextrosa) ocasiona el incremento de glucosa e insulina en plasma, y en consecuencia, un aumento en producción de P₄, durante la fase lútea, por lo que sugieren que ambas hormonas influyen sobre la esteroidogénesis del ovario, no obstante, no se mejoró el aspecto reproductivo de la oveja.

Muñoz-Gutiérrez *et al.* (2002), muestran que la infusión de glucosa (50 mmol/h) por cinco días antes del retiro de la esponja de FGA, modifica la foliculogénesis en el reclutamiento (3-4 mm) y selección (> 6 mm) de folículos, dicho efecto es independiente de la FSH, pero se atribuye a los cambios en las concentraciones del sistema leptina; resultados similares encontraron Letelier *et al.* (2008) en ovejas tratadas con administraciones orales de 200 mL de una mezcla glucogénica (70 % glicerol, 20 % 1, 2 – propanediol y 10 % agua) dos veces al día, durante cuatro días, dos días posteriores al retiro de la esponja de FGA (45 mg), en contraste al grupo testigo (200 mL de agua). Se encontró un incremento en las concentraciones de glucosa posterior a la primera administración de la mezcla (3.9 ± 0.3 mmol/l) respecto al grupo testigo (3.0 ± 0.1 mmol/l), así mismo, el periodo corto de energía modificó la tasa de

ovulación (1.9 ± 0.1) comparada con la presentada por el grupo testigo (1.3 ± 0.2), en consecuencia al incremento del número de folículos seleccionados para la ovulación durante el tratamiento (mezcla: 5.9 ± 0.6 ; testigo: 4.3 ± 0.4 , respectivamente), por lo tanto, el incremento en la tasa ovulatoria en respuesta a un alto consumo de energía, podría ser la causa en la competencia del desarrollo de folículos preovulatorios.

2.2.9 Insulina

La insulina es una hormona de origen proteico, secretada en las células B de los islotes de Langerhans, permite el transporte de glucosa a través de las membranas celulares, por lo que su concentración en sangre es dependiente de la disponibilidad de glucosa. Se estima que la insulina también actúa como señal metabólica debido a la relación que mantiene con glucosa; esto ha sido de gran interés para estudios del área reproductiva, y más aún, porque posee receptores sobre el núcleo arcuato y la eminencia media, neuronas generadoras de GnRH (Van Houten y Posner, 1981; Miller *et al.*, 1998).

En un experimento realizado por Leury *et al.* (1990) donde administraron 15 UI de insulina por oveja al día, no se observaron aumentos en la tasa ovulatoria, esto posiblemente se debió a que una sola dosis de insulina no fue capaz de causar estímulos para cambiar la respuesta reproductiva; sin embargo, resultados similares obtuvieron Downing y Scaramuzzi (1997) al utilizar insulina bovina en dosis de 0.4 UI/kg/d, por un periodo de 72 h, durante la fase lútea de la oveja, reportando que tampoco existió diferencia en la tasa ovulatoria entre el grupo tratado con insulina (1.9 ± 0.07) comparado con el grupo testigo (2.0 ± 0.10 , solución salina); no obstante, la

frecuencia de los pulsos de LH (4.3 ± 0.4 vs 1.8 ± 0.3 pulsos por 24 h) y la concentración en plasma de LH (0.48 ± 0.04 vs 0.32 ± 0.03 ng/mL) fueron significativamente reducidos en el grupo tratado con insulina al compararlo con los presentados por el grupo testigo, este efecto se atribuye a la hipoglucemia ocasionada por la aplicación constante de insulina, la cual fue capaz de inhibir la secreción de LH, por lo tanto, se considera a la insulina como mediador en el funcionamiento normal del eje hipotálamo – hipófisis.

En otro estudio, Downing *et al.* (1999) evaluaron el efecto de la infusión de insulina, de glucosa o ambas al mismo tiempo en la arteria ovárica de la oveja, por un lapso de 13.5 h en el día 11 del ciclo estral, encontrando que la administración por separado tanto de insulina como de glucosa no ejercen ningún efecto sobre la secreción de androstenediona y E_2 ; sin embargo, cuando estas son administradas juntas androstenediona y E_2 disminuyen su concentración considerablemente, estos resultados muestran que se requiere una participación de glucosa e insulina al mismo tiempo para influir sobre el funcionamiento del ovario, y posiblemente intervenir en la respuesta de la tasa ovulatoria.

2.3 Sincronización del ciclo estral

El conocimiento de la actividad endocrina y la determinación de los niveles plasmáticos de las hormonas que regulan el ciclo estral de la oveja, ha permitido desarrollar metodologías capaces de manipular este ciclo, las cuales se basan en la aplicación exógena de estas hormonas y de sus análogos, con el objetivo de mejorar la fertilidad de la hembra. La sincronización del estro es una técnica que tiene como

finalidad mantener a un grupo de hembras receptivas (en estro) y listas para reproducirse en el momento que el productor lo requiera, ofrece las ventajas de realizar mejoras genéticas tras la inseminación artificial o transferencia de embriones, además, obtener rebaños de corderos uniformes, facilita el manejo del parto, y otros aspectos como la sanidad, nutrición y animales remplazo, no obstante, es importante tomar en cuenta el estado nutricional y fisiológico en el que se encuentra la hembra, así como factores ambientales presentes al momento de la sincronización pueden influir en la respuesta a los tratamientos hormonales (Cordova-Izquierdo *et al.*, 2008).

Durante el proceso de sincronización es común el uso de P₄ y progestágenos para simular el cuerpo lúteo, o bien mediante la aplicación de prostaglandinas (PGF_{2α}) como agentes luteolíticos, sin embargo, estudios recientes muestran la participación del efecto macho como una variante más para mejorar la eficiencia reproductiva de la hembra y a la vez disminuir el uso de fármacos hormonales (Álvarez y Zarco, 2001; Ungerfeld *et al.*, 2005).

2.3.1 Sincronización del estro con progestágenos

El uso de P₄ y progestágenos en la sincronización del estro en ovejas tienen la finalidad de simular la presencia de un cuerpo lúteo, de tal forma que la P₄ presente pueda inhibir la secreción de los pulsos de GnRH en el hipotálamo y de la FSH y LH en la hipófisis, deteniendo la maduración de folículos pre-ovulatorios y activándola al momento de su retiro, lo que hace a este tipo de fármacos hormonales los más efectivos en la programación del estro incluso durante el periodo de anestro estacional (Wildeus, 2000).

Existe gran variedad en la presentación de progestágenos los cuales pueden ser administrados por vía intramuscular, oral, subcutánea y la más común es la administración intravaginal; en el caso de ovejas estos dispositivos intravaginales son fabricados con poliuretano y silicona siendo los mas utilizados el acetato de fluorogestona (FGA), acetato de medroxiprogesterona (MAP) y el CIDR impregnado de P₄ natural. La metodología consiste en colocar el dispositivo por un periodo de 12 o 14 d en el interior de la vagina, se recomienda que esta sea tratada con algún antibiótico antes de colocarla, posterior a su retiro, teóricamente las ovejas presentaran estro alrededor de 24 a 48 h, durante la época reproductiva (Deweese *et al.*, 1970; Fitzgerald *et al.*, 1985).

Las esponjas impregnadas con acetato de fluorogestona son disponibles en presentaciones de 20, 30, 40 y 45 mg, encontrándose hasta 90 y 100 % de ovejas en estro, así como un porcentaje de gestación que oscila entre 65 y 95 % (Urviola *et al.*, 2005; Ali, 2007). Abecia *et al.* (2002), reportan 30 % de fertilidad en ovejas inseminadas artificialmente y sincronizadas con 40 mg de FGA, sin embargo, cuando las hembras recibieron monta natural la fertilidad incrementó hasta el 90 %. Por su parte Mustafa *et al.* (2007), evaluaron el efecto de acortar el tiempo de 12 a 4 d la exposición al progestágeno, durante el periodo de anestro, reportando que no encontró diferencias significativas en respuesta del estro (83 % FGA 12 d y 67 % FGA 4 d) y porcentaje de gestación (67 % FGA 12 d y 50 % FGA 4 d) respectivamente, por lo tanto, concluye que disminuir la fase lútea sincronizada (4 d) con FGA presenta resultados similares a los de una fase lútea normal (12 d) en ovejas fuera de la época reproductiva.

Del acetato de medroxi progesterona (MAP) existen presentaciones en esponjas con 60 mg, reportando del 60 al 90 % de hembras en estro (Boscos *et al.*, 2002). Viñoles *et al.* (2000), redujeron el tiempo de exposición de este progestágeno de 12 a 6 d, no encontrando diferencias en presentación de estro, con 95 % de estros para MAP por 6 d, y 88 % para MAP por 12 d, sin embargo, el porcentaje de gestación fue mayor (87 %) para MAP por 6 d, comparado con MAP por 12 d (63 %), por lo que sugiere que la concentración del progestágeno posiblemente afectó la dinámica folicular.

En lo que respecta al CIDR, Molina *et al.* (2005), utilizaron este dispositivo en la presentación con 300 mg de P₄, reportando el 100 % de respuesta en estros, además del 77.8 % de gestación en ovejas con presencia de un cuerpo lúteo funcional y el 83.3 % de gestaciones en ausencia del mismo, durante la época reproductiva.

Ungerfeld y Rubianes (2002), evaluaron el efecto de MAP, FGA y CIDR durante el periodo de 6 d, sin encontrar diferencias entre tratamientos para respuesta al estro (MAP: 94.1, FGA: 91.5 y CIDR: 95.9 %), ni en porcentaje de gestación (MAP: 62.5, FGA: 76.4 y CIDR: 59.6 %), sin embargo, se sugiere que cambios en la duración de la fase lútea, podrían causar un inadecuado desarrollo folicular y, por consecuencia, un prematuro pico preovulatorio de LH, lo que repercutiría de manera directa sobre la fertilidad de la hembra (Skinner *et al.*, 2000).

2.3.2 Sincronización del estro con prostaglandinas (PGF_{2α})

Es el método que se utiliza cuando las hembras se encuentran ciclando, porque parte del éxito de este tratamiento es la presencia de un cuerpo lúteo funcional, el cual sufrirá regresión ante la presencia de PGF_{2α} originando un descenso en las

concentraciones de P_4 e induciendo el crecimiento de un nuevo folículo preovulatorio (Inskeep, 1973; Douglas y Ginther, 1973; Hansel y Convey, 1983; Smith *et al.*, 1994).

Durante el ciclo estral de la oveja, la prostaglandina es secretada por el útero y es indispensable en el proceso de luteólisis, no obstante, es necesaria la presencia de P_4 , E_2 y oxitocina para su liberación (Fairclough *et al.*, 1984). Eventualmente la P_4 disminuye su concentración al término de la fase lútea, de tal forma que el efecto negativo sobre la secreción de gonadotropinas cesa, esto permite la formación de receptores para E_2 y oxitocina en el endometrio y al mismo tiempo se activa el generador de pulsos de oxitocina en el hipotálamo aunada a la secretada por el cuerpo lúteo.

La presencia de E_2 y oxitocina aumentan la actividad de la fosfolipasa A (enzima liberadora del ácido araquidónico de los fosfolípidos) así como de la prostaglandina sintetasa (enzima que transforma el ácido araquidónico a prostaglandina) originando la secreción de $PGF_{2\alpha}$ por el endometrio, no obstante para que ésta ejerza su efecto se requiere de la presencia de receptores en las células grandes del cuerpo lúteo (Ellinwood *et al.*, 1979; Homanics y Silvia, 1988; Pate, 1994), dicho proceso de luteólisis es mediado por acción del factor de necrosis tumoral alfa ($TNF\alpha$) el cual actúa sobre las células del cuerpo lúteo causando la apoptosis (Miyamoto *et al.*, 1998).

El efecto de la $PGF_{2\alpha}$ sobre el cuerpo lúteo de la oveja se ha observado del día 5 al 14 del ciclo estral (Acritopoulou y Haresing, 1980), no obstante, Urviola *et al.* (2005), evaluaron el efecto de la $PGF_{2\alpha}$ en los días 4 y 10 del ciclo estral de la oveja, encontrando el 100 % de incidencia a estro para ambos tratamientos, y el 63.6 % de

gestación para ovejas tratadas con PGF_{2α} el día 10 y 65 % para ovejas tratadas con PGF_{2α} el d 4, sin embargo, el inicio de estro posterior a las aplicaciones de PGF_{2α} fue menor en el grupo tratado con PGF_{2α} el d 4 (34.28 ± 4.2 h), comparado con el grupo tratado con PGF_{2α} el d 10 (47.45 ± 7.0 h), se concluye que este efecto posiblemente se deba a que los cuerpos lúteos de mayor edad (10 d) secretan mayor cantidad de progesterona en relación a los de menor tiempo (4 d), por lo tanto, se retrasa la presencia del estro, no obstante, la respuesta a estro y gestación fue semejante para los dos tratamientos.

Las prostaglandinas aparentan ser un buen programa para la sincronización del estro en ovejas, durante la época reproductiva, sin embargo, la fertilidad alcanzada es baja (50 y 60 %), dicha disminución en la fertilidad se atribuye a la muerte o inmovilización de los espermatozoides sobre una porción anterior al cérvix durante las 24 h posteriores a la monta, así como una disminución en las contracciones uterinas hacia el oviducto, este mecanismo de acción no están bien determinado, pero se estima que puede deberse algún tipo de factor espermatocida (Hawk, 1973; Hawk *et al.*, 1981; Hawk, 1983; Evans y Armstrong, 1984).

2.3.3 Combinación de fármacos hormonales en el manejo del ciclo estral de la oveja

La combinación de progestágenos y P₄ (FGA, MAP, CIDR) con prostaglandinas (PGF_{2α}) son utilizadas en la sincronización del estro hasta con el 100 % de respuesta en presentación de estro, no obstante, esto no garantiza que exista la ovulación; para ello se han utilizado otras hormonas como la GnRH, la cual estimula a la hipófisis en la

secreción de gonadotropinas, necesarias en el crecimiento y maduración de folículos preovulatorios; de igual forma, también se pueden combinar con la gonadotropina coriónica equina (eCG), la gonadotropina coriónica humana (hCG) y la hormona folículo estimulante de tipo porcina (FSHp), comúnmente utilizadas para incrementar el porcentaje de ovulación, gestación y en protocolos de superovulación para la transferencia de embriones, tanto en época reproductiva como durante el anestro estacional (Fukui *et al.*, 1999; Dogan *et al.*, 2004; Kridli *et al.*, 2006).

Dogan y Nur (2006) probaron diferentes protocolos para inducir el estro en ovejas durante el anestro, tomando como base al MAP en combinación con PGF_{2α} (125 µg) y eCG (500 UI), con inseminación artificial a las 48 y 60 h de retirado el progestágeno, reportando que existió variación en inicio de estro, presentándose antes (31.1 ± 1.8 h) en los animales tratados con eCG, se estima que dicho efecto se debe a que la eCG estimula el desarrollo de folículos, por lo tanto, los niveles de E₂ aumentan anticipando la presencia del estro en este grupo de ovejas, no obstante, el porcentaje de gestación no fue diferente entre tratamientos.

Por otra parte, en un estudio realizado por Timurkan y Yildiz (2005), en ovejas sincronizadas con FGA a las que aplicaron dosis de 500 UI (T1), 600 UI (T2) y 750 UI (T3) de eCG al retiro de la esponja, además de un grupo testigo (T4), con inseminación artificial a las 72 y 96 h posterior a las administraciones de eCG, observaron el 100 % de presentación de estro en los tratamientos con eCG y el 97 % para el grupo testigo, así mismo, observaron 100 % de gestación para T3 (750 UI), y el 93.7, 90.6 y 97 % para el T2 (600 UI), T1 (500 UI) y T4 (Testigo) respectivamente, no obstante, se

menciona que altas cantidades de eCG resultan contraproducentes por ocasionar rechazo inmunológico (Roy *et al.*, 1999).

Respecto a los programas de superovulación para la transferencia de embriones se han utilizado eCG y FSHp, aunque los mejores resultados se presentan cuando se utiliza FSHp, debido a que la eCG posee funciones biológicas tanto de FSH como de LH, esto repercute sobre el desarrollo folicular, adelanta las ovulaciones o causa variación en incidencia, inicio y duración del estro, tomando en cuenta que la sincronía en estos procesos con hembras receptoras y donadoras benefician la respuesta reproductiva, referente a estos programas Watanabe *et al.* (1998), mencionan que una serie de aplicaciones simultaneas decrecientes (5, 5, 3, 3, 2, 2 mg) de 20 mg de FSHp más 500 UI de eCG presentan resultados aceptables para la superovulación, sin embargo, Okada *et al.* (1999), indican que la combinación apropiada de eCG y FSHp es aplicar 20 mg FSHp 48 h antes de retirar la esponja de FGA y de 200 a 300 UI de eCG 24 h después de iniciada la aplicación de FSHp.

III. MATERIALES Y METODOS

3.1 Localización

El presente experimento se realizó del 15 de octubre al 10 de diciembre de 2007, en la granja experimental del Colegio de Postgraduados, localizada en Montecillo municipio de Texcoco, estado de México, ubicado geográficamente $98^{\circ} 48' 27''$ de longitud oeste y $19^{\circ} 48' 23''$ de latitud norte y una altitud de 2241 m. El clima del lugar es Cb (Wo) (w) b (i') templado semi-seco, con una precipitación media anual de 632.5 mm durante el verano, y una temperatura anual entre 12 y 18°C (García, 1988).

3.2 Animales experimentales

Se utilizaron 59 ovejas de la raza Dorset, Suffolk y sus cruza, con una edad promedio de 3.5 años, con dos a tres partos y cinco meses postparto.

Metodología

3.3 Espesor de grasa dorsal

Para clasificar a las ovejas con base en su espesor de grasa dorsal (EG) se utilizó el equipo de ultrasonido Sonovet 600, con un transductor de 7.5 Mhz; la medida se realizó en posición perpendicular a la línea media dorsal, entre la doceava y treceava costilla (Silva *et al.*, 2005). Las mediciones de 1 a 2 mm se relacionaron con ovejas de espesor de grasa dorsal bajo (EGb) y las ovejas que presentaron mediciones de 3 a 4 mm como ovejas con espesor de grasa dorsal alto (EGa). Durante el experimento se realizaron tres mediciones: una al inicio del estudio para determinar el estado corporal de los animales, la segunda antes del consumo de la grasa de

sobrepaso y la última al término del periodo de la complementación con grasa de sobrepaso.

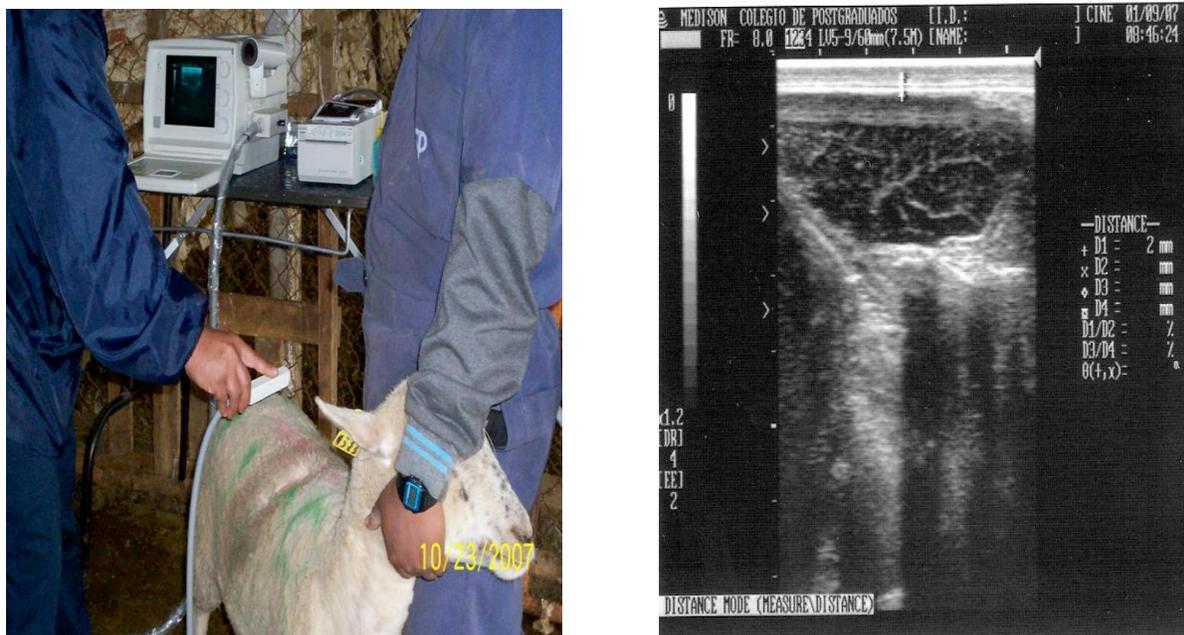


Figura 1. Medición de grasa dorsal entre la doceava y treceava costilla con el Sonovet 600 y un transductor de 7.5 Mhz.

3.4 Formación de grupos experimentales

Las ovejas se clasificaron de acuerdo al espesor de grasa dorsal, en bajo (EGb) y alto (EGa) respectivamente, y si fueron adicionadas con (Cg) o sin (Sg) 150 g de grasa de sobrepaso, con la interacción de estos factores se tuvieron los siguientes tratamientos: 1) Ovejas con espesor de grasa dorsal bajo sin grasa de sobrepaso (EGbSg, n= 14); 2) Espesor de grasa dorsal bajo más grasa de sobrepaso (EGbCg, n=14); 3) Espesor de grasa dorsal alto sin grasa de sobrepaso (EGaSg, n =15); y 4) Espesor de grasa dorsal alto más grasa de sobrepaso (EGaCg, n=16).

3.5 Alimentación de animales

Todas las ovejas se alimentaron con heno de avena más 600 g de concentrado comercial con 14% de proteína cruda (PC) y 2.4 Mcal kg⁻¹ de energía metabolizable (EM) con la adición de 150 g de grasa de sobrepeso (MEGALAC[®]) con 1.1 Mcal kg⁻¹ de EM, la cual se adicionó por un periodo de siete días antes del retiro de la esponja intravaginal en los tratamientos 2 y 4 (EGbCg y EGaCg).

3.6 Sincronización del estro

El método de sincronización del estro fue similar para los cuatro tratamientos; se utilizó una esponja intravaginal de poliuretano por oveja, impregnada con 20 mg de acetato de flugesterona (FGA, Chronogest[®], Intervet) por un periodo de 12 d. Diez días después de la inserción de la esponja se aplicó 15 mg de prostaglandinas PGF_{2α} (Lutalyse[™] – Pfizer) por vía intramuscular.

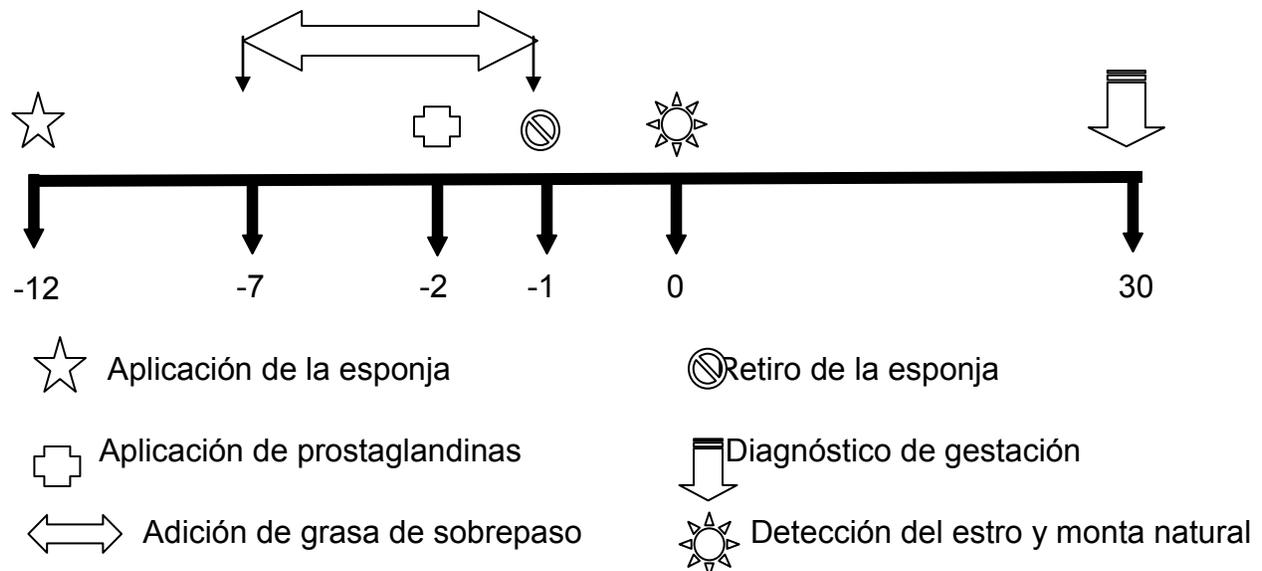


Figura 2. Protocolo experimental en ovejas adicionadas con grasa de sobrepeso durante la sincronización del estro con FGA.

3.7 Detección del estro

La detección del estro se inició 24 h después del retiro de la esponja con ayuda del carnero, posteriormente se monitoreó cada 4 h, durante 72 h, para determinar la duración y término del mismo. Las hembras se aparearon mínimo dos veces, con espacios de 12 h. El retorno al estro se detectó del día 15 al 18 del estro sincronizado, dos veces al día (mañana y tarde). La gestación se confirmó a los 30 d de efectuado el apareamiento, con un ultrasonido Sonovet 600 y un transductor de 7.5 Mhz por vía transrectal.

3.8 Muestreo hormonal

Muestras de sangre (5 mL) fueron colectadas directamente de la vena yugular para determinar las concentraciones de LH y E₂ se inició 24 h después del retiro de la esponja de FGA, en periodos de 4 h por 3 d. Para determinar las concentraciones de P₄ las muestras se colectaron cada 48 h, iniciando dos días antes de la inserción de la esponja y durante la fase lútea sincronizada (14 d), en tanto que las concentraciones de insulina (INS) se monitorearon en un lapso de 7 d al término de cada comida, durante el periodo de la adición de grasa de sobrepeso, antes del retiro de la esponja. Todas las muestras se centrifugaron por 15 min a 908 X g para separar el suero sanguíneo, el cual fue almacenado a -20 °C hasta realizar el análisis hormonal.

3.9 Análisis hormonales

Para la determinación de las concentraciones de LH se realizó radioinmunoanálisis (RIA) con doble anticuerpo (Niswender *et al.*, 1969), la sensibilidad fue de 0.7 ng mL⁻¹, con coeficientes de variación intra e inter ensayo de 5.7 y 5.4%. El

inicio y la duración del pico preovulatorio se obtuvo mediante la técnica de Van Cleeff *et al.* (1998) y la amplitud del pulso preovulatorio de LH según Mattioli *et al.* (1986). Las concentraciones de E₂ se determinaron mediante RIA con una sensibilidad de 8 pg mL⁻¹ y coeficientes de variación intra e inter ensayo de 1.1 y 1.6%. Para la determinación de las concentraciones de INS se utilizó RIA con una sensibilidad de 4.09 ng mL⁻¹ y coeficientes de variación intra e inter ensayo de 1.44 y 0.25%. Para la medición de las concentraciones de P₄ se utilizó un ensayo inmunoenzimático (EIA) de Immunometrics (UK Ltd, 280 Muster Road, London SW6 6BQ) con sensibilidad de 0.13 ng mL⁻¹ con coeficientes de variación intra e inter ensayo de 9.59 y 13.7% respectivamente.

3.10 Variables de respuesta

Presentación del estro

Se refiere al número de ovejas que mostraron estro posterior al retiro de la esponja de FGA.

Inicio del estro

Se consideró inicio del estro al momento en el cual la oveja permaneció inmóvil y permitió la monta por el carnero.

Duración del estro

Se refiere al periodo comprendido desde que la oveja acepta al carnero para la monta hasta su rechazo por completo.

Porcentaje de gestación

Corresponde al número de ovejas que quedaron gestantes del total de ovejas que recibieron la monta.

Índice de prolificidad

Se determinó con el número de corderos nacidos del total de ovejas paridas.

3.11 Análisis estadístico

El diseño experimental fue completamente al azar con arreglo factorial 2 x 2, donde los efectos principales fueron la grasa dorsal y la adición de grasa de sobrepaso, con dos niveles: espesor de grasa dorsal bajo y alto, con y sin adicionar grasa de sobrepaso, respectivamente. Los datos que no cumplieron con la prueba de normalidad se transformaron a logaritmos para su posterior análisis. Los resultados de las hembras que presentaron estro y quedaron gestantes, se analizaron con una prueba de χ^2 por medio del PROC FREQ de SAS. Para el inicio y la duración de estros, así como el pulso y la amplitud del pico preovulatorio de LH, se utilizó el PROC GLM más la prueba de comparación de medias de Tukey (SAS, 1982).

Para las mediciones de grasa dorsal y los resultados de E_2 , INS y P_4 se realizó un análisis de mediciones repetidas a través del tiempo por medio del procedimiento PROC MIXED. El modelo incluyó efectos fijos del tratamiento y día, y su interacción. La estructura de covarianza fue modelada usando el efecto de la oveja dentro del tratamiento más el componente del primer orden autoregresiva (grasa dorsal y E_2), ante – dependencia (P_4), y componente simple (INS) para contar la correlación entre las

mediciones secuenciales dentro del mismo animal (Littell *et al.*, 1998). Valores medios fueron comparados por el método de medias de mínimos cuadrados.

El modelo estadístico fue el siguiente:

$$Y_{ijk}: \mu + A_i + B_j + (AB)_{ij} + \varepsilon_{ijk}$$

Donde:

Y_{ijk} : Variable respuesta de la k-ésima repetición, del i-ésimo nivel de medición de grasa dorsal y del j-ésimo nivel de adición de grasa de sobrepaso.

μ : Media general.

A_i : Efecto de la i-ésima medición de grasa dorsal, $i= 0, 1$ (baja y alta).

B_j : Efecto de la j-ésima adición de grasa de sobrepaso, $j= 0, 1$ (sin adicionar y adicionada con grasa)

$(AB)_{ij}$: Efecto de la interacción AB al nivel i, j .

ε_{ijk} : Error aleatorio

donde $\varepsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma^2)$.

Para las mediciones de grasa dorsal y los resultados de E₂, INS y P₄ el modelo fue como sigue:

El modelo mixed lineal fue el siguiente:

$$Y = XB + Zu + e$$

Donde:

X = Matriz de efectos fijos.

B = Vector de parámetros desconocidos de efectos fijos.

Z = Es una matriz diseño conocida de efectos aleatorios.

U = Vector de parámetros desconocidos de efectos aleatorios.

e = Vector de errores aleatorios no observable.

Suposiciones del modelo mixto lineal general.

$$E(Y) = XB$$

$$\text{Var}(Y) = V + ZGZ' + R$$

IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1 Espesor de grasa dorsal

El espesor de grasa dorsal se mantuvo diferente entre los grupos EGb y EGa hasta el final del periodo experimental (2.5 ± 0.05 vs 3.2 ± 0.06 mm, respectivamente), no obstante, las ovejas de EGb presentaron un incremento en la medida de grasa dorsal al término de la adición de la grasa de sobrepeso comparado con el grupo EGa (figura 3), aunque no fue significativo ($P > 0.05$) (2.8 ± 0.08 vs 3.1 ± 0.08 mm, respectivamente), este comportamiento se relacionó con un balance energético positivo.

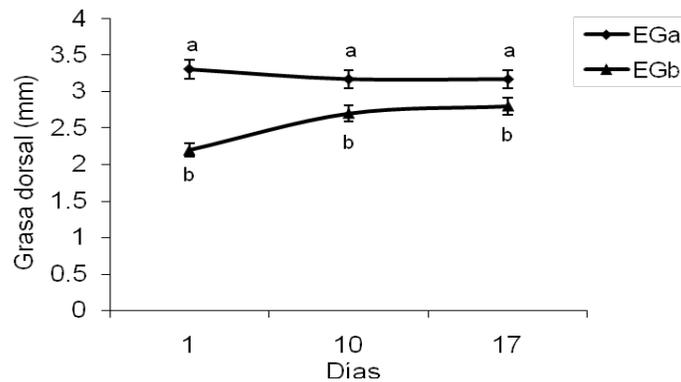


Figura 3. Medidas de grasa dorsal (medias \pm error estándar), antes y durante la adición de grasa de sobrepeso, en ovejas con espesor de grasa dorsal alto (EGa, n=31) y espesor de grasa dorsal bajo (EGb, n=28). Distinta literal entre líneas indica diferencias significativas ($P < 0.05$).

Con respecto a las mediciones de grasa dorsal entre la doceava y treceava costilla, se reporta que presentan una correlación de 0.31 a 0.59 con la medida directamente en la canal (Edwards *et al.*, 1989; Teixeira *et al.*, 2006). Las mediciones de grasa dorsal presentadas en este estudio son semejantes a las reportadas por Silva *et al.* (2005) que van de 3.24 a 3.55 mm, en corderos en crecimiento.

4.2 Presentación, inicio y duración del estro

La presentación del estro (100% en grupos EGbSg, EGaSg, EGACg y 92.8% en EGbCg) no fue diferente entre tratamientos ($P > 0.05$), resultados similares (100% de presentación de estros) encontraron Urviola *et al.* (2005), quienes utilizaron 30 mg de FGA por 12 d y Ali (2007), con 40 mg de FGA por ocho d, aplicando 500 UI de eCG (gonadotropina coriónica equina) dos d antes de retirar la esponja. Sin embargo, estos porcentajes fueron mayores a los obtenidos por Mustafa *et al.* (2007) al reducir a cuatro d el tiempo de permanencia del progestágeno, durante el periodo de anestro (67% de estros con 40 mg de FGA). Se sugiere que este comportamiento sexual es mediado por la presencia de la P_4 , la cual es necesaria para inhibir la pulsatilidad de GnRH y lograr la expresión total de la retroalimentación positiva de E_2 (Caraty y Skinner, 1999). No obstante, se estima que en el presente trabajo el uso de 20 mg de FGA, aunado a la P_4 secretada por el cuerpo lúteo funcional fue suficiente para mantener la fase lútea sincronizada y ayudar a la liberación de gonadotropinas para desencadenar la manifestación del estro.

En lo que respecta al inicio y duración del estro (Cuadro 1) no hubo diferencia entre tratamientos ($P > 0.05$). Ali (2007) observó un inicio de estro de 32 ± 5.6 h, mientras que Mustafa *et al.* (2007) reportan un inicio de estro de 34.5 ± 2.6 h, cuando administraron 500 UI de eCG; en ambos estudios el uso de eCG indujo a una temprana presencia de estro y sugieren que la eCG influye en el desarrollo de folículos de mayor tamaño, por lo tanto, hay una mayor secreción de estrógenos.

Los resultados obtenidos en la duración del estro contrastan con los obtenidos por Zeleke *et al.* (2005) quienes observaron una duración del estro de 18.7 ± 1.7 h en ovejas Dorper, aplicando una dosis de 300 UI de eCG, 24 h antes del retiro de la esponja (40 mg de FGA), durante el periodo de anestro. La reducción de la duración del estro, posiblemente se deba al uso de eCG, cuya función es proporcionar FSH y LH necesarias para el desarrollo del folículo, lo cual induce a una ovulación anticipada y, en consecuencia, una menor duración del estro.

Cuadro 1. Respuesta del estro por tratamiento (medias \pm error estándar) en ovejas con diferente espesor de grasa dorsal sincronizadas con FGA.

Variables reproductivas	Tratamientos			
	EGbSg (n=16)	EGbCg (n=14)	EGaSg (n=14)	EGaCg (n=15)
Presentación del estro (%)	100	92.8	100	100
Inicio del estro (h)	40 ± 7.8	34.8 ± 7	38.5 ± 12.4	37.06 ± 9.9
Duración del estro (h)	36 ± 5.4	35.7 ± 8.5	37.1 ± 10.3	37.6 ± 7.9

a,b: Valores con distinta literal entre columnas son diferentes ($P < 0.05$).

EGbSg = Espesor de grasa dorsal bajo sin adicionar grasa de sobrepaso.

EGbCg = Espesor de grasa dorsal bajo adicionada con grasa de sobrepaso.

EGaSg = Espesor de grasa dorsal alto sin adicionar grasa de sobrepaso.

EGaCg = Espesor de grasa dorsal alto adicionada con grasa de sobrepaso.

FGA = Acetato de fluorogestona.

4.3 Caracterización del pulso pre-ovulatorio de LH

Con respecto al inicio, duración y amplitud del pico pre-ovulatorio de LH, no se encontró diferencia ($P > 0.05$) por efecto del espesor de grasa dorsal y la adición de grasa de sobrepaso. Los resultados para inicio del pico de LH son similares a los

reportados por Quirke *et al.* (1981) con 37.6 ± 1.19 h, aunque difieren en la duración (8.1 ± 0.9 h) en ovejas adultas que recibieron 500 UI de eCG. No obstante, en esta investigación la amplitud del pico pre-ovulatorio de LH fue diferente entre tratamientos ($P < 0.05$, Cuadro 2).

Cuadro 2. Caracterización del pico pre-ovulatorio de LH (medias \pm error estándar) en ovejas con diferente espesor de grasa dorsal adicionadas con grasa de sobrepaso.

Variables reproductivas	Tratamientos			
	EGbSg (n=16)	EGbCg (n=14)	EGaSg (n=14)	EGaCg (n=15)
Inicio de la elevación de LH (h)	45.5 ± 3.5	37.4 ± 2.8	40.5 ± 2.9	40.5 ± 2.8
Pico de LH (h)	50.5 ± 3.5	42.2 ± 2.8	45.1 ± 3	45.3 ± 2.9
Duración del pico de LH (h)	5 ± 0.5	4.8 ± 0.4	4.5 ± 9.9	4.8 ± 0.4
Amplitud del pico de LH (ng mL^{-1})	253.7 ± 51.7^a	81.2 ± 18.8^b	96.5 ± 26.6^b	138.7 ± 21.9^{ab}

a,b: Valores con distinta literal entre columnas son diferentes ($P < 0.05$).

EGbSg = Espesor de grasa dorsal bajo sin adicionar grasa de sobrepaso.

EGbCg = Espesor de grasa dorsal bajo adicionada con grasa de sobrepaso.

EGaSg = Espesor de grasa dorsal alto sin adicionar grasa de sobrepaso.

EGaCg = Espesor de grasa dorsal alto adicionada con grasa de sobrepaso.

Si bien la presencia de LH es necesaria para crecimiento de folículos pre-ovulatorios, diversas investigaciones indican que este proceso puede ser influenciado por modificaciones en la dieta o por periodos prolongados de desnutrición e incluso por cambios en la reserva corporal (Schillo, 1992). Kiyama *et al.* (2004) mencionan que el ayuno de alimento por cinco días, durante la fase lútea, disminuye la magnitud del pico pre-ovulatorio de LH de ovejas ($35.5 \pm 5.4 \text{ ng mL}^{-1}$), comparado con la magnitud de

pico obtenido en ovejas alimentadas ($59.9 \pm 4.8 \text{ ng mL}^{-1}$). En contraste a estos resultados, Tatman *et al.* (1990) encontraron que la restricción de dietas energéticas en ovejas ovariectomizadas no afecta la síntesis y secreción de GnRH y LH, sin embargo, cuando los animales presentan una condición corporal por debajo de 2 (escala 1 a 9), la secreción de LH disminuye de forma abrupta.

En el presente trabajo las ovejas del grupo EGbSg presentaron una amplitud del pico de LH mayor ($253.7 \pm 51.7 \text{ ng mL}^{-1}$), comparada con la obtenida en ovejas de los grupos EGbCg y EGaSg (81.2 ± 18.8 ; $96.5 \pm 26.6 \text{ ng mL}^{-1}$), pero no existió diferencia con ovejas del grupo EGaCg ($138.7 \pm 21.9 \text{ ng mL}^{-1}$), por lo que se estima que la combinación de los efectos grasa dorsal y la adición grasa de sobrepaso, posiblemente causó la variabilidad en la amplitud del pico pre-ovulatorio, no obstante el 100% de las ovejas lo presentó.

4.4 Progesterona (P_4)

El espesor de grasa dorsal de las ovejas no afectó la concentración de P_4 en suero ($P > 0.05$), sin embargo si existieron diferencias durante la adición de grasa de sobrepaso (Sg 2.74 ± 0.2 vs Cg $2.58 \pm 0.2 \text{ ng mL}^{-1}$, $P < 0.05$) del día -6 al -2 (día 0 = día del estro) de la fase lútea sincronizada con FGA (Figura 4).

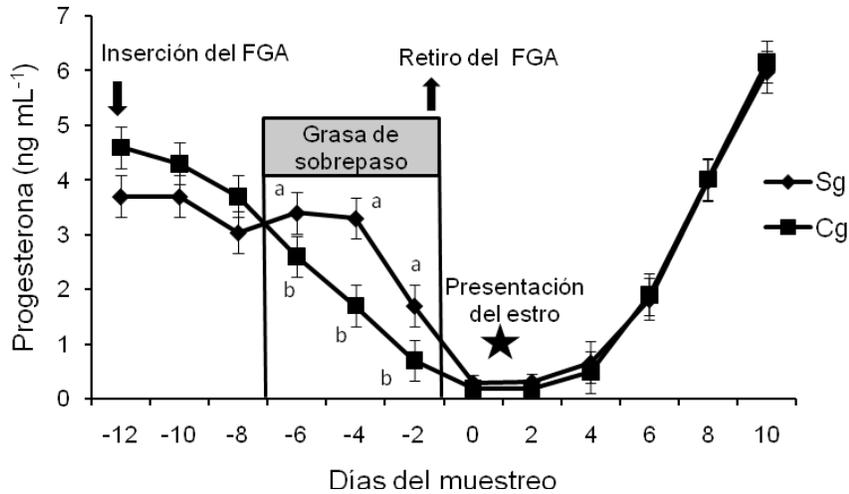


Figura 4. Concentración promedio de progesterona (medias \pm error estándar) en ovejas adicionadas con grasa de sobrepeso (Cg, n=29) y sin la adición de grasa de sobrepeso (Sg, n=30). Distinta literal entre líneas indica diferencias significativas ($P < 0.05$).

La baja concentración en P_4 obtenida en este estudio contrasta con los resultados obtenidos por Espinoza *et al.* (1997), quienes encontraron un incremento en la concentración de P_4 durante los días 9 y 11 del ciclo estral, en animales alimentados con 2.5 y 5 % de Megalac en la dieta, esta diferencia puede estar asociada al nivel de inclusión de grasa en la dieta o a la conformación en sus ingredientes, puesto que los mecanismos por los cuales la grasa modifica las concentraciones de P_4 no están bien determinados.

El uso de grasas en la dieta para rumiantes tiene como objetivo incrementar el contenido de energía (Funston, 2004), no obstante, el exceso en consumo de energía en ovejas se relaciona con un decremento en la concentración de P_4 en suero (Boland *et al.*, 2000; O'Callaghan *et al.*, 2000). Estos resultados coinciden con lo obtenido en el presente trabajo, ya que el adicionar grasa de sobrepeso en la alimentación de ovejas disminuyó la concentración de P_4 , es posible que este efecto se deba a una secreción

temprana de prostaglandinas por el tipo de grasa utilizada como fuente de energía. Se reporta que el uso de ácidos grasos poliinsaturados en la dieta reducen la concentración de P₄ en plasma (Robinson *et al.*, 2002), no obstante, estos ácidos grasos también tienen la capacidad de reducir la síntesis de prostaglandinas a través de competencia enzimática, particularmente el linoleico por ser el sustrato en la conversión del ácido araquidónico, precursor de las prostaglandinas (Mattos *et al.*, 2000).

En una investigación realizada por Grant *et al.* (2003) encontraron que alimentar a hembras de ganado de carne con semillas de cártamo altas en ácido linoleico, durante los primeros 80 d del periodo posparto, tienden a reducir el porcentaje de gestación al primer servicio, y sugieren que este efecto se debe a la secreción de prostaglandinas, debido al incremento de sus metabolitos en sangre; resultados similares muestran Filley *et al.* (2000) quienes encontraron un incremento en metabolitos de prostaglandinas aunado al aumento de ácido linoleico, en respuesta a la alimentación con grasa de sobrepaso a vaquillas, lo cual posiblemente se relaciona a la baja concentración de P₄ encontrada en el presente estudio.

4.5 Concentración de estradiol (E₂) e insulina (INS) en suero

Las concentraciones de E₂ no presentaron diferencia (P > 0.05) por la adición de grasa de sobrepaso; sin embargo en ovejas con diferente espesor de grasa dorsal existió diferencia (EGa 15.4 ± 11.8 vs EGb 5.1 ± 11.8 pg mL⁻¹, P < 0.05) 24 h posteriores al retiro de FGA, antes y después del pico preovulatorio (Figura 5).

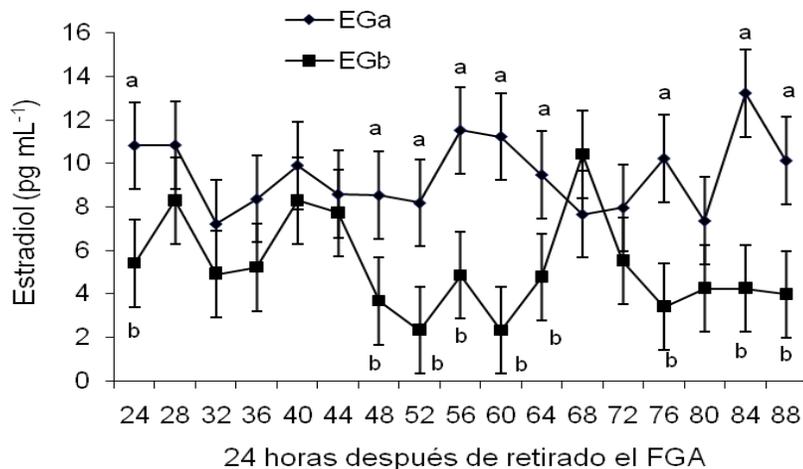


Figura 5. Concentración promedio de estradiol (medias \pm error estándar) en ovejas con espesor de grasa dorsal alto (EGa, n=31) y espesor de grasa dorsal bajo (EGb, n=28). Distinta literal entre líneas indica diferencias significativas ($P < 0.05$).

Con respecto a INS, el adicionar grasa de sobrepeso no influyó sobre su concentración en plasma ($P > 0.05$), estos resultados presentan semejanza a los reportados por Espinoza *et al.* (1997) al incrementar el nivel de inclusión de grasa protegida; sin embargo en el presente estudio, las ovejas con espesor de grasa dorsal alto presentaron una mayor concentración de INS comparada con las ovejas con espesor de grasa dorsal bajo (EGa 0.37 ± 0.02 vs EGb 0.25 ± 0.02 ng mL⁻¹, $P < 0.05$) durante los días -7 al -6 y del -3 al -1 (día 0 = día del estro) de la fase lútea sincronizada con FGA (Figura 6).

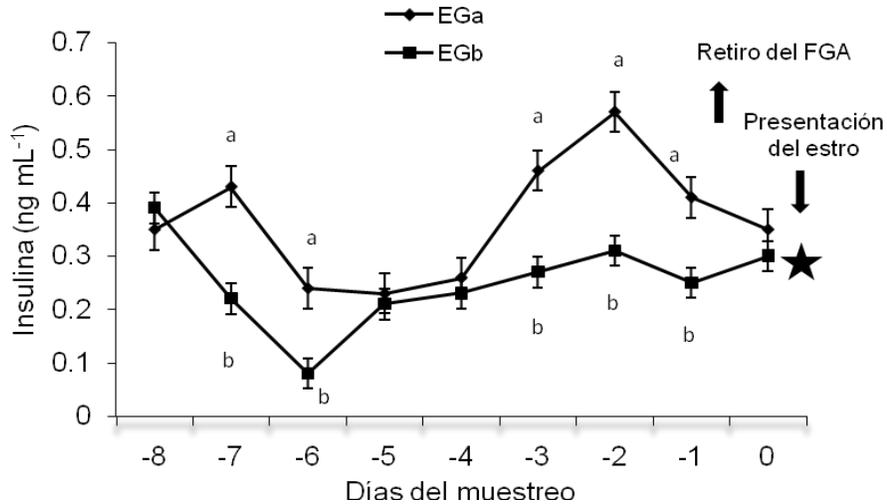


Figura 6. Concentración promedio de insulina (medias \pm error estándar) en ovejas con espesor de grasa dorsal alto (EGa, n=31) y espesor de grasa dorsal bajo (EGb, n=28). Distinta literal entre líneas indica diferencias significativas ($P < 0.05$).

Se ha demostrado que E_2 tiene un efecto sobre la secreción de GnRH y LH; Evans *et al.* (1994) mencionan que cuando E_2 se encuentra en niveles basales, cada pulso de GnRH corresponde a otro de LH. Por su parte, la INS también ejerce un efecto sobre la pulsatilidad de GnRH, debido a que se han encontrado receptores en el núcleo arcuato y el hipotálamo medio basal en ratas (Van Houten *et al.*, 1980). Downing y Scaramuzzi (1997), inyectaron INS bovina en la vena yugular de ovejas (0.4 UI/kg/d) por 72 h, durante la fase lútea del ciclo estral y observaron que el incremento en INS induce a una hipoglucemia, la cual se asocia con un decremento en la secreción de LH, por lo que sugieren que la INS puede actuar como un mediador en el funcionamiento normal del eje hipotálamo – hipófisis durante la secreción de gonadotropinas.

En estudios a nivel ovario, el efecto de la INS para incrementar la tasa ovulatoria presenta resultados poco alentadores (Leury *et al.*, 1990); no obstante la

esteroidogénesis se ha visto alterada de forma contradictoria. La infusión de glucosa e INS sobre la arteria ovárica en ovejas reduce la síntesis de androstenediona y, en consecuencia, la concentración de E₂ (Downing *et al.*, 1999); sin embargo cuando la INS es administrada en vacas durante una etapa temprana de lactancia ésta actúa como indicador del estado nutricional del animal, incrementando el E₂ en los folículos de la primer oleada folicular, dicho efecto posiblemente se deba a un estímulo directo de la INS sobre el ovario en la producción de esteroides, o por el incremento en la actividad de la aromatasa (Butler *et al.*, 2004).

Investigaciones en la alimentación de rumiantes basadas en dietas altas en energía y proteína reportan incrementos de glucosa e INS en sangre, estos aumentos están asociados con un mayor número de folículos y una mayor tasa de ovulación (Downing *et al.*, 1995; Viñoles *et al.*, 2005; Scaramuzzi *et al.*, 2006; Somchit *et al.*, 2007). Sin embargo, en el presente estudio el adicionar grasa de sobrepeso no incrementó la concentración de INS.

Diversos estudios mencionan que el uso de grasa en la dieta está relacionado con un decremento en la concentración de INS (Palmquist y Moser, 1981; Chilliard, 1993). En base a estos resultados Choi *et al.* (2000) reportan que el constante incremento de grasa en la dieta disminuye el consumo de materia seca, debido al efecto negativo en la fermentación ruminal (Hess *et al.*, 2008). Por lo tanto, el bajo consumo de carbohidratos estructurales ocasiona la disminución del porcentaje molar de propionato, un potente liberador de INS en rumiantes, lo cual posiblemente explica el decremento en INS presentado en estudios anteriores (Choi y Palmquist, 1996; Khorasani y Kennelly, 1998).

Así mismo, Becú-Villalobos *et al.* (2007), reportan un decremento en la concentración de INS en vacas, cuando se suplementó con 1 kg d⁻¹ de aceite parcialmente hidrogenado en la dieta, durante los primeros 70 d de lactancia, no obstante, en un segundo experimento dentro del mismo estudio, en novillos adicionados con grasa protegida a razón del 0.13% del peso corporal, no observaron modificaciones en la concentración de INS, por lo cual, concluyen que el adicionar grasa en la dieta podría tener un efecto en los niveles circulantes de insulina, principalmente en el inicio de la lactancia, contrario a los novillos en engorda, sugiriendo que estos cambios metabólicos dependen del sexo, el consumo y balance de energía, además del estado fisiológico del animal.

En esta investigación las ovejas con mayor espesor de grasa dorsal incrementaron la concentración de INS. Se menciona que animales con mayor cantidad de tejido graso secretan una mayor cantidad de leptina, hormona de la cual se tiene evidencia de su participación como señal metabólica del estado nutricional. Un estudio *in vitro* muestra que la glucosa, el piruvato y la INS son capaces de estimular la síntesis y liberación de leptina en adipocitos de ratas (Levy y Stevens, 2001), aunque las concentraciones de leptina en sangre no se alteran en respuesta a periodos cortos (2 h) de glucosa e INS (Kauter *et al.*, 2000). En experimentos con periodos prolongados de alimentación (5 d) con lupinus o la infusión de glucosa durante el mismo tiempo, se observa un incremento en la concentración de leptina, lo cual implica una relación interesante entre glucosa, INS y leptina (Blache *et al.*, 2000; Muñoz – Gutierrez *et al.*, 2002).

Por otra parte, se estima que el incremento de E_2 se debe a que ovejas con un mayor espesor de grasa dorsal posiblemente presentan folículos de mayor tamaño y, por consiguiente, más células de la granulosa y de la teca interna que intervienen en la secreción de E_2 , debido a que la producción de E_2 está relacionada con el tamaño folicular (Somchit *et al.*, 2007), en este caso independientemente de la pulsatilidad de LH.

Es importante resaltar que las ovejas con mayor espesor de grasa dorsal mantuvieron elevada la concentración de E_2 posterior al pico preovulatorio de LH (45.1 ± 3 h), lo cual sugiere que este grupo de hembras inició de forma temprana el reclutamiento de folículos para su nueva oleada folicular, pues se reporta que ovejas con condición corporal de 4 (en escala de 1 a 5) presentan más oleadas foliculares comparadas con las que se encuentran por debajo de esta condición (Viñoles *et al.*, 2002).

Por lo tanto, el incremento de INS y E_2 en ovejas con EGa probablemente se deba a que este grupo de hembras presentaban diferente estado metabólico y nutricional comparado con el grupo de ovejas de EGb. Sin embargo, es importante seguir realizando investigaciones relacionadas con hormonas metabólicas para lograr establecer el dilema de la relación entre nutrición y reproducción.

4.7 Gestación y prolificidad

Los resultados del porcentaje de gestación e índice de prolificidad no presentaron diferencias estadísticas por los efectos grasa dorsal y adición de grasa de

sobrepaso, sin embargo, el porcentaje de gestación fue diferente entre tratamientos (Cuadro 3, $P < 0.05$).

Cuadro 3. Gestación y prolificidad en ovejas con diferente espesor de grasa dorsal adicionadas con grasa de sobrepaso.

Variables reproductivas	Tratamientos			
	EGbSg (n=16)	EGbCg (n=14)	EGaSg (n=14)	EGaCg (n=15)
Gestación (%)	11/16 ^b (68.75)	12/14 ^{ab} (85.7)	14/14 ^a (100)	11/15 ^{ab} (73.3)
Índice de prolificidad	1.09	1.25	1.28	1.20

a,b: Valores con distinta literal entre columnas son diferentes ($P < 0.05$).

EGbSg = Espesor de grasa dorsal bajo sin adicionar grasa de sobrepaso.

EGbCg = Espesor de grasa dorsal bajo adicionada con grasa de sobrepaso.

EGaSg = Espesor de grasa dorsal alto sin adicionar grasa de sobrepaso.

EGaCg = Espesor de grasa dorsal alto adicionada con grasa de sobrepaso.

El estado nutricional y la condición corporal son indicadores del bienestar animal que influyen sobre la eficiencia reproductiva (Dunn y Moss, 1992), por el contrario, la desnutrición induce cambios en la sensibilidad del endometrio a hormonas esteroideas, durante los primeros días de gestación, lo que altera de forma negativa el ambiente uterino y, por lo tanto, la supervivencia del embrión (Abecia *et al.*, 2006).

En la presente investigación los resultados del porcentaje de gestación obtenidos son semejantes a los reportados por Mustafa *et al.* (2007) con 91.6% de gestación, pero mayores a los encontrados por Ali (2007) con 41.6% de gestación, quienes utilizaron 40 mg de FGA por ocho d y 500 UI de eCG en dos periodos (48 h

antes de retirar la esponja y la momento del retiro), concluyendo que el uso de eCG mejora la tasa ovulatoria pero no así el porcentaje de gestación.

El índice de prolificidad no presentó diferencias entre tratamientos, aunque son parecidos a los presentados por Mustafa *et al.* (2007) con un índice de prolificidad de 1.18 y 1.25. Se estima que esta variable es dependiente de la raza del animal, por ser de carácter genético, ya que cada hembra es fisiológicamente apta para mantener determinado número de crías (León *et al.*, 2005).

No obstante, el porcentaje de gestación y el índice de prolificidad presentan resultados aceptables, lo que sugiere el desarrollo de un cuerpo lúteo funcional como resultado de la síntesis de progesterona secretada, la cual es necesaria para dar al endometrio las condiciones adecuadas durante la implantación del embrión y el mantenimiento de la gestación (Dixon *et al.*, 2007).

V. CONCLUSIONES

En las condiciones en las que se realizó el presente experimento, la adición de grasa de sobrepeso durante la sincronización del estro no modificó la respuesta en inicio y duración del estro, inicio y duración del pico pre-ovulatorio de LH e índice de prolificidad, posiblemente debido al balance energético positivo presentado en las ovejas de EGb. Se sugiere que el tipo de grasa adicionada redujo la concentración de P_4 , quizá debido a una secreción temprana de prostaglandinas. Hembras con un espesor de grasa dorsal alto mostraron incrementos en la concentración de INS y E_2 , lo cual se atribuye a un mejor estado metabólico, nutricional y corporal presente en este grupo de animales.

VI. LITERATURA CITADA

- Abecia, J. A., Forcada, R., Zúñiga, O. and Valares, J. A. 2002. The effect of progestagen treatment on sheep reproductive performance at different phases of the oestrous cycle. *Anim. Res.* 51: 149-155.
- Abecia, J. A., Sosa, C., Forcada, F., and Meikle, A. 2006. The effect of undernutrition on the establishment of pregnancy in the ewe. *Reprod. Nutr. Dev.* 46: 367–378.
- Acritopoulou, S. and Haresing, W. 1980. Response of ewes to a single injection of an analogue of PGF_{2α} given at different stages of the oestrous cycle. *J. Reprod. Fert.* 58: 219-223.
- Adams, N. R., Abordi, J. A., Briegel, J. R. and Sanders, M. R. 1994. Effect of diet on the clearance of estradiol-17β in the ewe. *Biol. Reprod.* 51: 668-674.
- Ali, A. 2007. Effect of time of eCG administration of follicular response and reproductive performance of FGA – treated Ossimi ewes. *Small Rum. Res.* 72: 33–37.
- Alvarez, R. L. y Zarco, Q. L. A. 2001. Los fenómenos de bioestimulación sexual en ovejas y cabras. *Vet. Méx.* 32 (2): 117-129.
- Archer, Z. A., Rhind, S. M., Findlay, P.A., Kyle, C.E., Thomas, L., Marie, M., and Adam, C. L. 2002. Contrasting effects of different levels of food intake and adiposity on LH secretion and hypothalamic gene expression in sheep. *J. Endocrinol.* 175: 383–393.
- Archer, Z. A., Rhind, S. M., Findlay, P. A., Kyle, C. E., Barber, M. C. and Adam, C. L. 2005. Hypothalamic responses to peripheral glucose infusion in food-restricted sheep are influenced by photoperiod. *J. Endocrinol.* 184: 515-525.
- Armstrong, D. G. and Webb, R. 1997. Ovarian follicular dominance: The role of intraovarian growth factors and novel proteins. *Rev. Reprod.* 2: 139-146.
- Armstrong, D. G., McEvoy, T. G., Baxter, G., Robinson, J. J., Hogg, C. O., Woad, K. J., Webb, R. and Sinclair, K. D. 2001. Effects of dietary energy and protein on bovine follicular dynamics and embryo production *in vitro*: Associations with the ovarian insulin-like growth factor system. *Biol. Reprod.* 64: 1624-1632.
- Arroyo, L. J., Gallegos-Sánchez, J., Villa, G. A. y Valencia, M. J. 2006. Sistemas neurales de retroalimentación durante el ciclo reproductivo anual de la oveja.: Una revisión. *Interciencia.* Vol. 31. No. 1. 8-15.
- Baird, D. T. 1983. Factors regulating the growth of the preovulatory follicle in the sheep and human. *J. Reprod. Fert.* 69: 343-352.
- Banchero, G. E., Quintans, G., Martin, G. B., Lindsay, D. R. and Milton, J. T. B. 2004. Nutrition and colostrum production in sheep. 1. Metabolic and hormonal

- responses to a high-energy supplement in the final stages of pregnancy. *Reprod. Fert. Develop.* 16: 1-11.
- Bartlewski, P. M., Beard, A. P., Cook, S. J. and Rawlings, N. C. 1998. Ovarian follicular dynamics during anoestrus in ewes. *J. Reprod. Fert.* 113: 275-285.
- Bayourte, C., Moncoulon, R. and Vernay, M. 1993. Effect of protein – protected fat on ruminal and total nutrient digestibility of sheep diets. *J. Anim. Sci.* 71: 1026-1031.
- Bearden, H. J. y Fuquay, J. 1982. Reproducción animal aplicada. El ciclo estral. Primera edición. El Manual Moderno. México. pp. 50-63.
- Becú-Villalobos, D., García-Tornadú, I., Shroeder, G., Salado, E. E., Gagliostro, G., Delavaud, C., Chilliard, Y., and Lacau-Mengido, I. M. 2007. Effect of fat supplementation on leptin, insulin-like growth factor I, growth hormone, and insulin in cattle. *Can. J. Vet. Res.* 71: 218–225.
- Bell, A. W., Burhans, W. S. and Overton, T. R. 2000. Protein nutrition in late pregnancy, maternal protein reserves and lactation performance in dairy cows. *Proc. Nutr. Soc.* 59: 119-126.
- Blache, D., Tellam, R. L., Chagas, L. M., Blackberry, M. A., Vercoe, P. E., and Martin, G. B. 2000. Level of nutrition effects leptin concentration in plasma and cerebrospinal fluid in sheep. *J. Endocrinol.* 165: 625–637.
- Blat, C., Villaudy, J. and Binoux, M. 1994. *In vivo* proteolysis of serum insuline-like growth factor (IGF) binding protein -3 results in increased availability of IGF to target cells. *J. Clin. Invest.* 93: 2286-2290.
- Boland, M. P., Lonergan, P., and O`Callaghan, D. 2000. Effect of nutrition on endocrine parameters, ovarian physiology, and oocyte and embryo development. *Theriogenology* 55: 1323–1340.
- Borowczyk, E., Caton, J. S., Redmer, D. A., Bilski, J. J., Weigl, R. M., Vonnahme, K. A., Borowicz, P. P., Kirsch, J. D., Kraft, K. C., Reynolds, L. P., and Grazul – Bilaska, A. T. 2006. Effects of plane of nutrition on *in vitro* fertilization and early embryonic development in sheep. *J. Anim. Sci.* 84: 1593–1599.
- Boscos, C. M., Samartzi, F. C., Dellis, S., Rogge, A., Stefanakis, A. and Krambovitis, E. 2002. Use of progestagen-gonadotrophin treatments in estrus synchronization of sheep. *Theriogenology.* 58: 1261-1272.
- Butler, S. T., Pelton, S. H., and Butler, W. R. 2004. Insulin increases 17 β -estradiol production by the dominant follicle of the first postpartum follicle wave in dairy cows. *Reproduction* 127: 537–545.
- Camacho, R. J. C., Rodríguez, C., Hernández, H. J. E., Becerril, P. C. M. y Gallegos, S. J. 2008. Características reproductivas en ovejas pelibuey sincronizadas e inducidas a la pubertad. *Arch. Latinoam. Prod. Anim.* Vol. 16. No. 1: 18-24.

- Canfield, R. W., Sniffen, C. J. and Butler, W. R. 1990. Effects of excess degradable protein on postpartum reproduction and energy balance in dairy cattle. *J. Dairy. Sci.* 73: 2342-2349.
- Cannas, A., Pes, A., Mancuso, R., Vodret, B. and Nudda, A. 1998. Effect of dietary energy and protein concentration on the concentration on milk urea in dairy ewes. *J. Dairy. Sci.* 81: 499-508.
- Caprio, M., Fabbrini, E., Isidori, A. M., Aversa, A. and Fabbri, A. 2001. Leptin and reproduction. *Endocrinol. Metab.* 12 (2): 65-72.
- Caraty, A., Fabre-nys, C., Delaleu, B., Locatelli, A., Bruneau, G., Karsch, F. J. and Herbison, A. 1998. Evidence that the mediobasal hypothalamus is the primary site of action of estradiol in inducing the preovulatory gonadotropin releasing hormone surge in ewe. *Endocrinology* 139: 1760-1998.
- Caraty, A., and Skinner, D. 1999. Progesterone priming is essential for the full expression of the positive feedback effect of estradiol in inducing the preovulatory gonadotropin-releasing hormone surge in the ewe. *Endocrinology* 140: 165-170.
- Cerna, C. A., Porras, A. A., Zarco, Q. L. y Valencia, M. J. 2004. Efecto del fotoperiodo artificial sobre el reinicio de la actividad ovárica posparto en la oveja pelibuey. *Vet. Méx.* 35 (3): 179-185.
- Chemineau, P., Malpoux, B., Delgadillo, J. A., Guérin, Y., Ravault, J. P., Thimonier, J. and Pelletier, J. 1992. Control of sheep and goat reproduction: Use of light and melatonin. *Anim. Reprod. Sci.* 30: 157-184.
- Chilliard, Y. 1993. Dietary fat and adipose tissue metabolism in ruminants, pig, and rodents. A review. *J. Dairy. Sci.* 76: 3897-3931.
- Chilliard, Y., Delavaud, C. and Bonnet, M. 2005. Leptin expression in ruminants: Nutritional and physiological regulations in relation with energy metabolism. *Dom. Anim. Endocrinol.* 29: 3-22.
- Choi, B. R., and Palmquist, D. L. 1996. High fat diets increase plasma cholecystokinin and pancreatic peptide, and decrease plasma insulin and feed intake in lactating cows. *J. Nutr.* 126: 2913-2919.
- Choi, B. R., Palmquist, D. L., and Allen, M. S. 2000. Cholecystokinin mediates depression of feed intake in dairy cattle fed high fat diets. *Dom. Anim. Endocrinol.* 19: 159-175.
- Clarke, I. J. and Henry, B. A. 1999. Leptin and reproduction. *Rev. Reprod.* 4: 48-55.
- Conover, C. A., Faessen, G. R; Igi, K., Chandrasekher, D., Christiansen, M., Overgaard, M. T., Oxiving, C. and Gludice, L. C. 2001. Pregnancy-Associated plasma-A is the insuline – like growth factor binding protein -4 protease secreted by human ovarian granulose cells and in a marker of dominant follicle selection and the corpus luteum. *Endocrinology* 142 (5): 2155-2158.

- Córdova-Izquierdo, A. I., Córdova-Jiménez, M. S, Córdova-Jiménez, C. A, Guerra-Liera, J. E. 2008. Procedimientos para aumentar el potencial reproductivo en ovejas y cabras. *Rev. Vet.* 19 (1): 67-79.
- Cunningham, M. J., Clifton, D. K. and Steiner, R. A. 1999. Leptin's actions on the reproductive axis: Perspectives and mechanisms. *Biol. Reprod.* 60: 216-222.
- Delavaud, C., Bocquier, F., Chilliard, Y., Keisler, D. H., Gertler, A. and Kann, G. 2000. Plasma leptin determination in ruminants: Effect of nutritional status and body fatness on plasma leptin concentration assessed by a specific RIA in sheep. *J. Endocrinol.* 165: 519-526.
- DeRouen, S. M., Franke, D. E., Morrison, D. G., Wyatt, W. E., Coombs, D. F., White, T. W., Humes, P. E. and Greene, B. B. 1994. Prepartum body condition and weight influence on reproductive performance of first-calf beef cows. *J. Anim. Sci.* 72: 1119-1125.
- Deweese, W. P., Glimp, H. A, and Dutt, R. H. 1970. Comparison of medroxyprogesterone acetate orally and in vaginal sponges for synchronizing estrus in ewes. *J. Anim Sci.* 31: 394-397.
- Dixon, A. B., Knights, M., Winkler, J. L., Marsh, D. J., Pate, J. L., Wilson, M. E., Dailey, R. A., Seidel, G., and Inskeep, E. K. 2007. Patterns of late embryonic and fetal mortality and association with several factors in sheep. *J. Anim. Sci.* 85: 1274–1284.
- Dogan, I., Nur, Z., Gunay, U., Soylu, M. K. and Sonmez, C. 2004. Comparison of fluorgestone and medroxyprogesterone intravaginal sponges for oestrus synchronization in Saanen does during the transition period. *South Afric. Soc. Anim. Sci.* 34 (1): 18-22.
- Dogan, I. and Nur, Z. 2006. Different estrous induction methods during the non-breeding season in Kivircik ewes. *Vet. Med.* 51 (4): 133-138.
- Douglas, R. H and Ginther, O. J. 1973. Luteolysis following a single injection of prostaglandin $F_{2\alpha}$ in sheep. *J. Anim. Sci.* 37: 990-993.
- Downing, J. A., Joss, J., Connell, P., and Scaramuzzi, R. J. 1995. Ovulation rate and the concentrations of gonadotrophic and metabolic hormones in ewes fed lupin grain. *J. Reprod. Fert.* 103: 137–145.
- Downing, J. A., and Scaramuzzi, R. J. 1997. The effect of the insulin during the luteal phase of the cycle on the ovulation rate and on the plasma concentrations of LH, FSH, and glucose in ewes. *Theriogenology* 47: 747–759.
- Downing, J. A., Joss, J., and Scaramuzzi, R. J. 1999. The effect of a direct arterial infusion of insulin and glucose on the ovarian secretion rates androstenedione and oestradiol in ewes with an autotransplanted ovary. *J. Endocrinol.* 163: 531–541.

- Dunn, T. G., and Moss, E. 1992. Effects of nutrient deficiencies and excesses on reproductive efficiency of livestock. *J. Anim. Sci.* 70: 1580–1593.
- Ebling, F. J. P. and Foster, D. L. 1988. Photoperiod requirements for puberty differ from those for the onset of the adult breeding season in female sheep. *J. Reprod. Fert.* 84: 283-293.
- Eckery, D. C., Moeller, C. L., Nett, T. M. and Sawyer, H. R. 1997. Localization and quantification of binding sites for follicle-stimulation hormone, luteinizing hormone, growth hormone, and insulin-like growth factor I in sheep ovarian follicles. *Biol. Reprod.* 57: 507-513.
- Edwards, J. W., Cannell, R. C., Garrett, R. P., Savell, J. W., Cross, H. R., and Longnecker, M. T. 1989. Using ultrasound, linear measurements and live fat thickness estimates to determine carcass composition of market lambs. *J. Anim. Sci.* 67: 3322.
- Ellinwood, W. E., Nett, T. M and Niswender. 1979. Maintenance of the corpus luteum of early pregnancy in the ewe. II. Prostaglandin secretion by the endometrium *in vitro* and *in vivo*. *Biol. Reprod.* 21: 845-856.
- Espinoza, J. L., Ramirez–Godinez, J. A., Simental, S. S., Jiménez, J., Ramirez, R., Palacios, A., and De Lun, R. 1997. Effects of calcium soaps of fatty acids on serum hormones and lipid metabolites in Pelibuey ewes. *Small Rum. Res.* 26: 61–68.
- Espinoza-Villavicencio, J. L. Ortega, P. R., Palacios, E. A., Valencia, M. J. y Aréchiga, F. C. F. 2007. Crecimiento folicular ovárico en animales domésticos: Una revisión. *Interciencia.* Vol. 32. No. 2. 93-99.
- Evans, G. and Armstrong, D. T. 1984. Reduction of sperm transport in ewes by superovulation treatments. *J. Reprod. Fert.* 70: 47-53.
- Evans, N. P., Dahl, G. E., Glover, B. H., and Karsch, F. J. 1994. Central regulation of pulsatile gonadotropin–releasing hormone (GnRH) secretion by estradiol during the period leading up to the perovulatory GnRH surge in the ewe. *Endocrinology* 134: 1806–1811.
- Evans, A. C. O., Duffy, P., Quinn, K. M., Knight, P. G. and Boland, M. P. 2001. Follicular waves are associated with transient fluctuations in FSH but not oestradiol or inhibin-A concentrations in anoestrous ewes. *Brit. Soc. Anim. Sci.* 72: 547-554.
- Fairclough, R. J., Moore, L. G, Peterson, A. J and Watkins, W. B. 1984. Effect of oxytocin on plasma concentrations of 13, 14-dihydro-15-keto prostaglandin F and the oxytocin-associated neurophysin during the estrous cycle and early pregnancy in the ewe. *Biol. Reprod.* 31: 36-43.

- Filley, S. J., Turner, H. A., and Stormshak, F. 2000. Plasma fatty acids, prostaglandin F_{2α} metabolite, and reproduction response in postpartum heifers fed rumen bypass fat. *J. Anim. Sci.* 78: 139–144.
- Findlay, J. K. 1993. An update on the roles of inhibin, activin, and follistatin as local regulators of folliculogenesis. *Biol. Reprod.* 48:15-23.
- Fitzgerald, J. A., Ruggles, A. J, Stellflug, J. N, and Hansel, W. 1985. A seven-day synchronization method for ewes using medroxyprogesterone acetate (MAP) and prostaglandin F_{2α}. *J. Anim. Sci.* 61: 466-469.
- Fortune, J. E. 1994. Ovarian follicular growth and development in mammals. *Biol. Reprod.* 50: 225-232.
- Foster, D. L., Yellon, S. M. and Olster, D. H. 1985. Internal and external determinants of the timing of puberty in the female. *J. Reprod. Fert.* 75: 327-344.
- Foster, D. L., Ebling, F. J. L. and Claypool, L. E. 1988. Timing of puberty by photoperiod. *Reprod. Nutr. Develop.* 28: 349-364.
- Frandsen, R. D. 1988. Anatomía y fisiología de animales domésticos. Aspectos fisiológicos de la reproducción de la hembra. Cuarta edición. McGraw-Hill. México. pp. 379-389.
- Fukui, Y., Ishikawa, D., Ishida, N., Okada, M., Itagaki, R. and Ogiso, T. 1999. Comparison of fertility of estrous synchronized ewes with four different intravaginal devices during the breeding season. *J. Reprod. Dev.* 45: 337-343.
- Funston, R. N. 2004. Fat supplementation and reproductive in beef females. *J. Anim. Sci.* 82: E154–E161.
- Galina, C. y Valencia, J. 2008. Reproducción de animales domésticos. Pubertad, ciclo estral y estacionalidad. Tercera edición. Limusa. México. pp. 85-116.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México, D.F. p.27.
- Ginther, O. J., Knopf, L. K. and Kastelic, J. P. 1989. Temporal associations among ovarian events in cattle during oestrus cycles with two and three follicular waves. *J. Reprod. Fert.* 87: 223-230.
- Goodman, R. L., Bittman, E. L., Foster, D. L. and KKarsch, F. J. 1982. Alterations in the control of luteinizing hormone pulse frequency underline the season variation in estradiol negative feedback in the ewe. *Biol. Reprod.* 27: 580-589.
- Goodman, R. L. 1996. Neural systems mediating the negative feedback actions of estradiol and progesterone in the ewe. *Acta. Neurobiol. Exp.* 56: 727-741.
- Goodman, R. L., Thiery, J. C., Delaleu, B. and Malpoux, B. 2000. Estradiol increases multiunit electrical activity in the A15 area of ewes exposed to inhibitory photoperiods. *Biol. Reprod.* 63: 1352-1357.

- Grant, M. H. J., Hess, B. W., Hixon, D. L., Van Kirk, E. A., Alexander, B. M., Nett, T. M., and Moss, G. E. 2003. Effect of feeding high-linoleate safflower seeds on reproductive endocrine dynamics in postpartum beef females. *Amer. Soc. Anim. Sci.* 54: 36-39.
- Greiner, S. P., Rouse, G. H., Wilson, D. E., Cundiff, L. V. and Wheeler, T. L. 2003. Prediction of retail product weight and percentage using ultrasound and carcass measurements in beef cattle. *J. Anim. Sci.*, 81: 1736-1742.
- Guerra-García, M., Meza-Herrera, C. A., Sánchez-Torres-Esqueda, M. T., Gallegos-Sánchez, J., Torres-Hernández, G., and Pro-Martínez, A. 2009. IGF-I actividad ovárica de cabras en condición corporal divergente y con un suplemento de proteína no degradable en rumen. *Agrociencia* 43: 241-247.
- Hafez, E.S. y Hafez B. 2002a. Reproducción e inseminación artificial en animales. Ciclos reproductivos. Séptima edición. McGraw-Hill. México. pp. 56-65.
- Hafez, E.S. y Hafez B. 2002b. Reproducción e inseminación artificial en animales. Hormonas, factores de crecimiento y reproducción. Séptima edición. McGraw-Hill. México. pp. 33-50.
- Hamlin, K. E., Green, R. D., Cundiff, L. V., Wheeler, T. L., and Dikeman, M. E. 1995. Real-time ultrasonic measurement of fat thickness and longissimus muscle area: II. Relationship between real-time ultrasound measures and carcass retail yield. *J. Anim. Sci.* 73: 1725-1734.
- Han, S., Abraham, M. and Herbison, A. E. 2002. Effect of GABA on GnRH neurons Switches from depolarization to hyperpolarization at puberty in female mouse. *Endocrinology* 143 (4): 1459-1466.
- Han, S., Todman, M. G. and Herbison, A. E. 2004. Endogenous GABA release inhibits the firing of adult gonadotropin – releasing hormone neurons. *Endocrinology* 145 (2): 495-499.
- Hanrahan, J. P., Gregan, S. M., Mulsant, P., Mullen, M., Davis, G. H., Powell, R. and Galloway, S. M. 2004. Mutations in the genes for oocyte-derived growth factors GDF9 and BMP15 are associated with both increased ovulation rate and sterility in Cambridge and Belclare sheep (*Ovis aries*). *Biol. Reprod.* 70: 900-909.
- Hansel, W. and Convey, E. M. 1983. Physiology of the estrous cycle. *J. Anim. Sci.* 57(2): 404-424.
- Hardy, S. L., Anderson, G. M., Valent, M., Connors, J. M. and Goodman, R. L. 2003. Evidence that estrogen receptor alpha, but not beta, mediates seasonal, changes in the response of the ovine retrochiasmatic area to estradiol. *Biol. Reprod.* 68: 846-852.
- Harvatine, K. J. and Allen, M. S. 2006. Effects of fatty acid supplements on milk yield and energy balance of lactating dairy cows. *J. Dairy Sci.* 89: 1081-1091.

- Havern, R. L., Whisnant, C. S. and Goodman, R. L. 1991. Hypothalamic sites of catecholamine inhibition of luteinizing hormone in the anestrus ewe. *Biol. Reprod.* 44: 476-482.
- Hawk, H. W. 1973. Uterine motility and sperm transport in the estrous ewe after prostaglandin induced regression of corpora lutea. *J. Anim. Sci.* 37: 1380-1385.
- Hawk, H. W., Cooper, B. S and Pursell, V. G. 1981. Increased sperm death in the cervix and uterus of estrous ewes after regulation of estrus with prostaglandin or progestogen. *J. Anim. Sci.* 52: 601-610.
- Hawk, H. W. 1983. Sperm survival and transport in the female reproductive tract. *J. Dairy. Sci.* 66: 2645-2660.
- Henry, B. A., Goding, J. W., Tilbrook, A. J., Dunshea, F. R., and Clarke, I. J. 2001. Intracerebroventricular infusion of leptin elevates the secretion of luteinising hormone without affecting food intake in long-term food-restricted sheep, but increases growth hormone irrespective of bodyweight. *J. Endocrinol.* 168: 67-77.
- Herbosa, C. G., Wood, R. I., l'anson, H. and Foster, D. L. 1994. Prenatal, photoperiod and the timing of puberty in the female lamb. *Biol. Reprod.* 50: 1367-1376.
- Hernández, S. A., Escobar, M. F. J. Aréchiga, F. C. F. and Colina, F. F. 2004. Comportamiento reproductivo en ovejas de pelo a 22° 58' N. *Vet. Zacat.* 3: 33-38.
- Hess, B. W., Moss, G. E., and Rule, D. C. 2008. A decade of developments in the area of fat supplementation research with beef cattle and sheep. *J. Anim. Sci.* 86 (E. Suppl.): E188-E204.
- Hileman, S. M., Pierroz, D. D. and Flier, J. S. 2000. Leptin, nutrition, and reproduction: Timing is everything. *J. Clin. Endocrinol. Met.* 85 (2): 804-807.
- Homanics, G. E. and Silvia, W. J. 1988. Effects of progesterone and estradiol-17 β on uterine secretion of prostaglandin F_{2 α} in response to oxytocin in ovariectomized ewes. *Biol. Reprod.* 38: 804-811.
- Houseknecht, K. L., Baile, C. A., Matteri, R. L. and Spurlock. 1998. The biology of leptin: A review. *J. Anim. Sci.* 76: 1405-1420.
- Howland, B. E., Bellows, R. A., Pope, A. L. and Casida, L. E. 1966. Ovarian activity in ewes treated with glucose and triiodothyronine. *J. Anim. Sci.* 25: 836-838.
- Inskeep, E. K. 1973. Potential uses of prostaglandins in control of reproductive cycles of domestic animals. *J. Anim. Sci.* 36: 1149-1157.
- Juengel, J. L., Bodensteiner, K. J., Heath, D. A. Hudson, N. L., Moeller, C. L., Smith, P., Galloway, S. M., Davis, G. H., Sawyer, H. R. and McNatty, K. P. 2004. Physiology of GDF9 and BMP15 signalling molecules. *Anim. Reprod. Sci.* 82: 447-460.

- Karsch, F. J., Legan, S. J., Ryan, K. D. and Foster, D. L. 1980. Importance of estradiol and progesterone in regulation LH secretion and anestrus behavior during the sheep estrous cycle. *Biol. Reprod.* 23: 404-413.
- Karsch, F. J. 1984. The hypothalamus and anterior pituitary gland. In: Austin and Short (Editors), *Reproduction in Mammals*. Vol. 3. Hormones and reproduction. Cambr. Univ. Press. pp 1-20.
- Karsch, F. J., Bowen, J. M., Caraty, A., Evans, N. P. and Moenter, S. M. 1997. Gonadotropin-releasing hormone requirements for ovulation. *Biol. Reprod.* 56: 303-309.
- Kaur, H. and Arora, S. P. 1995. Dietary effects on ruminant livestock reproduction with particular reference to protein. *Nutr. Res. Rev.* 8: 121-136.
- Kauter, K., Ball, M., Kearney, P., Tellam, R., and McFarlane, J. R. 2000. Adrenaline, insulin and glucagon do not have acute effects on plasma leptin levels in sheep: development and characterisation of an ovine leptin ELISA. *J. Endocrinol.* 166: 127-135.
- Kendall, N. R., Gutierrez, C. G., Scaramuzzi, R. J., Baird, D. T., Webb, R. and Campbell, B. K. 2004. Direct *in vivo* effects leptin on ovarian steroidogenesis in sheep. *Reproduction* 128: 757-765.
- Khamsi, F. and Roberge, S. 2001. Granulosa cell of the cumulus oophorus are different from mural granulosa cells in their response to gonadotrophins and IGF-I. *J. Endocrinol.* 170: 565-573.
- Khorasani, G. R., and Kennelly, J. J. 1998. Effect of added dietary fat on performance, rumen characteristics, and plasma metabolites of midlactation dairy cows. *J. Dairy Sci.* 81: 2459-2468.
- Kiyama, Z., Alexander, B. M., Van Kirk, E. A., Murdoch, W. J., Hallford, D. M., and Moss, G. E. 2004. Effects of feed restriction on reproductive and metabolic hormones in ewes. *J. Anim. Sci.* 82: 2548-2557.
- Kowalski, Z. M. 1997. Rumen fermentation, nutrient flow to the duodenum and digestibility in bulls fed calcium soaps rapeseed fatty acids soya bean meal coated with calcium soaps. *Anim. Feed. Sci. Tec.* 69: 289-303.
- Kridli, R. T., Husein, M. Q., Muhdi, H. A. and Al-Khazaleh, J. M. 2006. Reproductive performance of hormonally treated anestrus ewes. *Anim Reprod.* 3 (3): 347-352.
- Kurz, S. G., Dyer, R. M., Hu, Y., Wright, M. D. and Day, M. L. 1990. Regulation of luteinizing hormone secretion in puberty heifers fed an energy-deficient diet. *Biol. Reprod.* 43: 450-456.

- Lalman, D. L., Keisler, D. H., Williams, J. E., Scholljegerdes, E. J. and Mallett, D. M. 1997. Influence of postpartum weight and body condition change on duration of anestrus by undernourished suckled beef heifers. *J. Anim. Sci.* 75: 2003-2008.
- Lammoglia, M. A., Willard, S. T., Halloford, D. M. and Randel, R. D. 1997. Effects dietary fat and follicular development and circulating concentrations of lipids, insulin, progesterone, estradiol-17 β , 13, 14-dihydro-15-keto-prostaglandin F_{2 α} and grown hormone in estrus cycling Brahman cows. *J. Anim. Sci.* 75: 1591-1600.
- Lawrance, J. B., Oxving, C., Overgaard, M. T., Sttrup-Jansen, L., Gleich, G. L., Hoys, L. G., Yates, J. R. and Conover, C. A. 1999. The insulin-like growth factor (IGF)-dependent IGF binding protein-4 protease secreted by human fibroblasts in pregnancy-associated plasma protein-A. *Prod. Natl. Acad. Sci. USA.* 96: 3149-3153.
- Lendefeld, T. D., Kepa, J. and Karsch, F. J. 1983. Regulation of α subunit synthesis by gonadal steroid feedback in the sheep anterior pituitary. *J. Biol. Chem.* Vol. 258. No. 4: 2390-2393.
- Léon, J. M., Zamora, R., Puntas, J., Delgado, J. V., Benavente, M., Barba, C., and Lobillo, J. 2005. Estudio de la prolificidad en la oveja Segureña. Resultados preliminares. *Arch. Zootec.* 54: 443-446.
- Letelier, C., Mallo, F., Encinas, T., Ros, J. M. and Gonzales-Bulnes, A. 2008. Glucogenic supply increases ovulation rate by modifying follicle recruitment and subsequent development of preovulatory follicle without effects on ghrelin secretion. *Reproduction* 136: 65-72.
- Leury, B. J., Murray, P. J., and Rowe, J. B. 1990. Effect of nutrition on the response in ovulation rate in merino ewes following short-term lupin supplementation and insulin administration. *Aust. J. Agric. Res.* 41: 751-759.
- Levy, J. R., and Stevens, W. 2001. The effects of insulin glucose, and pyruvate on the kinetics of leptin secretion. *Endocrinology* 142 (8): 3558-3562.
- Littell, R. C., Henry, P. R., and Ammerman, C. B. 1998. Statistical analysis of repeated measures data using SAS procedures. *J. Anim. Sci.* 76: 1216-1231.
- López, S. A., Santiago, M. J., Bulnes, A. G. and García, L. M. 1993. Aspectos características de la fisiología reproductiva de la oveja. *Revista Científica, FCV-LUZ.* Vol. 3. No. 2. 123-133.
- Lozano, J. M., Lonergan, P., Boland, M. P., and O'Callaghan, D. O. 2003. Influence of nutrition on the effectiveness of superovulation programmes in ewes: Effect on oocyte quality and post-fertilization development. *Reproduction* 125: 543 - 553.

- Malpaux, B., Robinson, J. E., Wayne, N. L. and Karsch, F. J. 1989. Regulation of the onset of the breeding season of the ewe: Importance of long days and of an endogenous reproductive rhythm. *J. Endocrinol.* 122: 269-278.
- Malpaux, B., Thiéry, J. C. and Chemineau, P. 1999. Melatonin and the seasonal control of reproduction. *Reprod. Nutr. Dev.* 39: 355-366.
- Manzano, E. C., García, M. R., Miranda, M. G., León, A. E. y Fonseca, J. 1999. Relación entre peso vivo, condición corporal e indicadores bioquímicos de la nutrición de ovejas vacías y secas de la raza pelibuey. *Arch. Zoot.* 48: 223-226.
- Margetic, S., Gazzola, C., Pegg, G. G. and Hill, R. A. 2002. Leptin: A review of its peripheral actions and interactions. *Inter. J. Obesity.* 26: 1407-1433.
- Martin, T. L., Fogwell, R. L. and Ireland, J. J. 1991. Concentrations of inhibins and steroids in follicular fluid during development of dominant follicles in heifers. *Biol. Reprod.* 44: 693-700.
- Martin, G. B., Milton, J. T. B., Davidson, R. H., Banchemo-Hunzicker, G. E., Lindsay, D. R., and Blache, D. 2004. Natural methods for increasing reproductive efficiency in small ruminants. *Anim. Reprod. Sci.* 82-83: 231-246.
- Mattioli, M., Conte, F., Galeati, G., and Seren, E. 1986. Effect of naloxone on plasma concentration of prolactin and LH in lactating sows. *J. Reprod. Fert.* 76: 167-173.
- Mattos, R., Staples, C. R., and Thatcher, W. W. 2000. Effects of dietary fatty acids on reproduction in ruminants. *Rev. Reprod.* 5: 38-45.
- McDonald, L. E. 1991a. *Endocrinología veterinaria y reproducción. Glándula hipófisis. Cuarta edición.* McGraw-Hill. México. pp. 18-30.
- McDonald, L. E. 1991b. *Endocrinología veterinaria y reproducción. Glándula hipófisis. Cuarta edición.* McGraw-Hill. México. pp. 30-50.
- McKenzie, F. F. and Phillips, R. W. 1931. Some observation in the estrual cycle in the shepp. . *J. Anim. Sci.* 138-143.
- McLaren, D. G., Novakofski, J., Parrett, D. F., Lo, L. L., Singh, S. D., Nuemman, K. R. and Mckeith, F. K. 1991. A study of operator effects on ultrasonic measures on fat depth and longissimus muscle area in cattle, sheep and pigs. *J. Anim. Sci.* 69: 54-66.
- McNeill, D. M., Slepetic, R., Ehrhardt, R. A., Smith, D. M. and Bell, A. W. 1997. Protein requirements of sheep in the late pregnancy: Partitioning of nitrogen between gravid uterus and maternal tissues. *J. Anim. Sci.* 75: 809-816.
- McShane, T. M. and Keisler, D. H. 1991. Effects of dietary energy on ovarian function, estrogen suppression of luteinizing hormone and follicle-stimulating hormone, and competency of gonadotropin surge. *Biol. Reprod.* 45: 486-492.

- Meikle, A., Kulcsar, M., Chilliard, Y., Febel, H., Delavaud, C., Cavestany, D. and Chilbroste, P. 2004. Effects of parity and body condition at parturition on endocrine and reproductive parameters of the cow. *Reproduction* 127: 727-737.
- Miller, D. W., Blache, D., Boukhliq, R., Curlewis, J. D. and Martin, G. B. 1998. Central metabolic messengers and the effects of nutrition on gonadotrophin secretion in sheep. *J. Endocrinol. Fert.* 112: 347-356.
- Miyamoto, A., Nakatsuka, T., Ohtani, M. and Fukui, Y. 1998. Intraluteal release of prostaglandins during PGF_{2α} induce luteolysis in ewes: Local effects of tumor necrosis factor-α. *J. Reprod. Dev.* 44: 385-391.
- Molina, M. P., Sánchez, T. E. T., García, F. E., Martínez, G. A., Cárdenas, L. M., Peralta, O. J., Cordero, M. J. L., Hizarza, E. A. y Ortega, C. M. E. 2005. Manipulación de la presencia del cuerpo lúteo en la sincronización del estro en ovejas Dorset. *Agrociencia* 39: 11-18.
- Monroy, J. M. H. 1999. Uso de grasa de sobrepeso en la lactación de cabras en lactación avanzada. Tesis Ingeniero Agrónomo, Especialidad en Zootecnia. Universidad Autónoma de Chapingo. México.
- Morrison, C. D., Daniel, J. A., Holmberg, B. J., Djiane, J., Raver, N., Gertler, A. and Keisler, D. H. 2001. Central infusion of leptin into well-fed and undernourished ewe lambs: Effects on feed intake and serum concentrations of growth hormone and luteinizing hormone. *J. Endocrinol.* 168: 317-324.
- Moss, G. E., Crowder, M. E. and Nett, T. M. 1981. GnRH-receptor interaction. VI. Effect progesterone and estradiol on hypophyseal receptors for GnRH, and serum and hypophyseal concentrations of gonadotropins in ovariectomized ewes. *Biol. Reprod.* 25: 938-944.
- Muñoz-Gutiérrez, M., Blache, D., Martin, G. B., and Scaramuzzi, R. J. 2002. Folliculogenesis and ovarian expression of mRNA encoding aromatase in anoestrous sheep after 5 days of glucose or glucosamine infusion or supplementary lupin feeding. *Reproduction* 124: 721-731.
- Murdoch, W. J., Peterson, T. A., VanKirk, E. A., Vincent, D. L. and Inskeep, E. K. 1986. Interactive roles of progesterone, prostaglandins, and collagenase in the ovulatory mechanism of the ewe. *Biol. Reprod.* 35: 1187-1194.
- Mustafa, Q. H., Ababneh, M. M., and Abu-Ruman, D. S. 2007. The effects of short or long term FGA treatment with or without eCG on reproductive performance of ewes bred out-of-season. *Ame. J. Anim. Vety. Sci.* 2 (1): 23-28.
- Navarro, L. y Torres, A. 1984. Duración, frecuencia e incidencia natural del estro en ovejas West African en la mesa de Guanipa. *Zootec. Trop.* Vol. 2: 39-49.

- Nett, T. M., McClellan, M. C. and Niswender, G. D. 1976. Effects of prostaglandins on the ovine corpus luteum: Blood flow, secretion of progesterone and morphology. *Biol. Reprod.* 15: 66-78.
- Nett, T. M., Flores, J. A., Carnevali, F. and Kil, J. P. 1990. Evidence for direct negative effect of estradiol at the level of the pituitary gland in sheep. *Biol. Reprod.* 43: 554-558.
- Niswender, G. D., Reichert, L. E., Midgley, A. R., and Nalbandov, A. V. 1969. Radioimmunoassay for bovine and ovine luteinizing hormone. *Endocrinology* 84 (5): 1166-1173.
- Niswender, G. D. 2002. Molecular control of luteal secretion of progesterone. *Reproduction.* 123: 333-339.
- Noel, B., Bister, J. L. and Paquay, R. 1993. Ovarian follicular dynamics in Suffolk ewes at different periods of the year. *J. Reprod. Fert.* 99: 695-700.
- O`Callaghan, D., Yaakub, H., Hyttel, P., Spicer, L. J., and Boland, M. P. 2000. Effects of nutrition and superovulation on oocyte morphology, fluid fluid composition and systemic hormone concentrations in ewes. *J. Reprod. Fert.* 118: 303-313.
- Ocon, O. M. and Hansen, P. J. 2003. Disruption of bovine oocytes and preimplantation embryos by urea and acidic pH. *J. Dairy. Sci.* 86: 1194-1200.
- Ohkura, S., Ichimaru, T., Itoh, F., Matsuyama, S. and Okamura, H. 2004. Further evidence for the role of glucose as a metabolic regulator of hypothalamic gonadotropin-releasing hormone pulse generator activity in goats. *Endocrinology.* 145 (7): 3239-3246.
- Okada, M., Ishida, N., Ogiso, T., Itagaki, R., Ishikawa, D. and Fukui, Y. 1999. Effect of dosage of equine chorionic gonadotropin combined with a single injection of porcine follicle-stimulating hormone for superovulation treatment in ewes. *J. Reprod. Dev.* 45: 307-313.
- Osgerby, J. C., Gadd, T. S. and Wathes, D. C. 2003. Effect of maternal body condition on placental and fetal growth and insulin-like growth factor axis in Dorset ewes. *Reproduction* 125: 717-731.
- Palmquist D.L. 1991. Influence of source and amount of dietary fat on digestibility in lactating cows. *J. Dairy Sci.* 74: 1354-1360.
- Palmquist, D. L., and Moser, E. A. 1981. Dietary fat effects on blood insulin, glucose utilization, and milk protein content of lactating cows. *J. Dairy. Sci.* 64: 1664-1670.
- Pant, H. C., Hopkinson, C. R. N. and Fitzpatrick, R. J. 1977. Concentration of oestradiol, progesterone, luteinizing hormone, and follicle stimulating hormone in the jugular venous plasma of ewes during the oestrus cycle. *J. Endocrinol.* 73: 247-255.

- Pate, J. L. 1994. Cellular components involved in luteolysis. *J. Anim. Sci.* 72: 1884-1890.
- Petersen, S. L., Ottem, E. N. and Carpenter, C. D. 2003. Direct and indirect regulation of gonadotropin-releasing hormone neurons by estradiol. *Biol. Reprod.* 69: 1771-1778.
- Peura, T. T., Kleemann, D. O., Rudiger, S. R., Nattrass, G. S., McLaughlan, C. J. and Walker, S. K. 2003. Effect of nutrition of oocyte donor on the outcomes of somatic cell nuclear transfer in the sheep. *Biol. Reprod.* 68: 45-50.
- Plascencia, A., Mendoza, G., Vásquez, C. y Zinn, R. 2005. Factores que influyen en el valor nutricional de las grasas utilizadas en las dietas para bovinos de engorda en confinamiento: Una revision. *Interciencia* 30 (3): 134-142.
- Prieto, G. B. y Velázquez, P. M. 2002. Fisiología de la reproducción: Hormona liberadora de gonadotropinas. *Rev. Fac. Med. UNAM.* Vol. 45. No. 6. 252-257.
- Prior, R. L. and Christenson, R. K. 1978. Insulin and glucose effects on glucose metabolism in pregnant and nonpregnant ewes. *J. Anim. Sci.* 46: 201-210.
- Quirke, J. F., Hanrahan, J. P., and Gosling, P. J. 1981. Duration of oestrus, ovulation rate, time of ovulation and plasma LH, total oestrogen and progesterone in Galway adult ewes and ewe lambs. *J. Reprod. Fert.* 61: 265-272.
- Quirke, J. F., Stabenfeld, G. H. and Bradford, G. E. 1985a. Onset of puberty and duration of the breeding season in Suffolk, Rambouillet, Finnish Landrace, Dorset and Finn-Dorset ewe lambs. *J. Anim. Sci.* 60: 1463-1471.
- Quirke, J. F., Bradford, G. E., Famula, T. R. and Torrell, D. T. 1985b. Ovulation rate in sheep selected for weaning weight or litter size. *J. Anim. Sci.* 61: 1421-1430.
- Ravindra, J. P., Rawlings, N. C., Evans, C. O. and Adams, G. P. 1994. Ultrasonographic study of ovarian follicular dynamics in ewes during the oestrus cycle. *J. Reprod. Fert.* 101: 501-509.
- Recabarren, S. E., Muños, P., Lobos, A., Vilches, C. y Parilo, J. 2006. Análogo de GnRH disminuye la secreción de hormona folículo estimulante (FSH) en ovejas prepúberes. *Arch. Med. Vet.* Vol. 38. No. 1. 39-46.
- Renquist, B. J., Adams, T. E., Adams, B. M. and Calvert, C. C. 2008. Dietary restriction reduce the rate of estradiol clearance in sheep (*Ovis aries*). *J. Anim. Sci.* 86: 1124-1131.
- Rhoads, M. L., Gilbert, R. O., Lucy, M. C. and Butler, W. R. 2004. Effects of urea infusion on the uterine luminal environment of dairy cows. *J. Dairy. Sci.* 87: 2896-2901.
- Robinson, J. E. and Kendrick, K. M. 1992. Inhibition of luteinizing hormone secretion in the ewe by progesterone: associated changes in the release of gamma-

- aminobutyric acid and noradrenaline in the preoptic area as measured by intracranial microdialysis. *J. Neuroendocrinol.* 4: 231-236.
- Robinson, R. S., Pushpakumara, P. G. A., Cheng, Z., Peters, A. R., Abayasekara, D. R. E., and Wathes, D. C. 2002. Effects of dietary polyunsaturated fatty acids on ovarian and uterine function in lactating dairy cows. *Reproduction* 124: 119–131.
- Robinson, J. J., Ashworth, C. J., Rooke, J. A., Mitchell, L. M., and McEvoy, T. G. 2006. Nutrition and fertility in ruminant livestock. *Anim. Feed Sci. Tec.* 126: 259–276.
- Roche, J. F., Karsch, F. J., Foster, D. L. and Dziuk, P. J. 1974. Serum LH in ewes following sequential removal of ovaries follicles, corpora lutea and stroma. *J. Reprod. Fert.* 40: 215-218.
- Rosales, T. A. M. y Guzmán, S. A. 2008. Apoptosis en la atresia folicular y la regresión del cuerpo lúteo. *Revisión. Téc. Pecu. Méx.* 46 (2): 159-182.
- Roy, F., Combes, B., Vaiman, D., Crihiu, E., Pobel, T., Delétang, F., Combarous, Y., Guillou, F. and Maurel, M. C. 1999. Humoral immune response to equine chorionic gonadotropin in ewes: Association with major histocompatibility complex and interference with subsequent fertility. *Biol. Reprod.* 61: 209-218.
- Rubianes, E. 2000. Avances en el conocimiento de la fisiología ovárica de los pequeños rumiantes y su aplicación para el manejo reproductivo. *Act. Fisiol.* 6: 93-103.
- Rubio, J. M., Hallford, D. M. and Hawkins, D. E. 1997. Effect of glucose administration during the estrous cycle on serum hormone profiles, mRNA for steroidogenic enzymes, and breeding performance of ewes. *J. Anim. Sci.* 75: 775-780.
- Russel, A. J. F., Doney, J. M. and Gunn, R. G. 1969. Subjective assessment of body fat in live sheep. *J. Agric. Sci.* 72: 451-454.
- Rutter, L. M. and Manns, J. G. 1986. Changes in metabolic and reproductive characteristics associated with lactation and glucose infusion in the postpartum ewe. *J. Anim. Sci.* 63: 583-545.
- Rutter, L. M. and Randel, R. D. 1984. Postpartum nutrient intake and body condition: Effect on pituitary function and onset of estrus in beef cattle. *J. Anim. Sci.* 58: 265-274.
- SAS. 1982. SAS User's Guide: Statistics (Version 5 Ed.). Cary, N.C. U.S.A. Inst. Inc. 584 p.
- SAGARPA. 2009. Inventario de Ganado Ovino de 2005. Centro de Estadística Agropecuario (CEA). [web en línea]. Disponible desde Internet: <http://www.sagarpa.gob.mx>. (Revisado el 23 de julio de 2009).
- Scaramuzzi, R. J. and Radford, H. M. 1983. Factors regulating ovulation rate in the ewe. *J. Reprod. Fert.* 69: 353-367.

- Scaramuzzi, R. J., Campbell, B. K., Downing, J. A., Kendall, N. R., Khalid, M., Muñoz-Gutiérrez, M., and Somchit, A. 2006. A review of effects of supplementary nutrition in the ewe on the concentrations of reproductive and metabolic hormones and the mechanisms that regulate folliculogenesis and ovulation rate. *Reprod. Nutr. Dev.* 46: 339–354.
- Schillo, K. K. 1992. Effects of dietary energy on control of luteinizing hormone secretion in the cattle and sheep. *J. Anim. Sci.* 70: 1271–1282.
- Schneider, J. E. 2004. Energy balance and reproduction. *Phys. Behav.* 81: 289-317.
- Scott, T. W. and Ashes, J. R. 1993. Dietary lipids for ruminants: protection, utilization and effects on remodeling of skeletal muscle phospholipids. *Aust. J. Agric. Res.* 44 (3): 495-508.
- Shafiee-Kermani, F., Han, S. and Miller, W. L. 2007. Chronic gonadotropin-releasing hormone inhibits activin induction of the ovine follicle-stimulating hormone β subunit: Involvement of 3',5'-cyclic adenosine monophosphate response element binding protein and nitric oxide synthase type I. *Endocrinology.* 148 (7): 3346-3355.
- Silva, S. R., Gomes, M.J, Silva, A., Gil, L. F., and Azevedo, J. M. T. 2005. Estimation *in vivo* of the body and carcass chemical composition of growing lambs by real-time ultrasonography. *J. Anim. Sci.* 83: 350–357.
- Skinner, D. C. and Herbison, A. E. 1997. Effects of photoperiod on estrogen receptor, tyrosine, hydroxylase, neuropeptide Y, and β -endorphin immunoreactivity in the ewe hypothalamus. *Endocrinology* 138: 2585-2595.
- Skinner, D. C. and Malpaux, B. 1999. High melatonin concentrations in third ventricular cerebrospinal fluid are not due to galen vein blood recirculating through the choroid plexus. *Endocrinology* 140: 4399-4405.
- Skinner, D. C., Harris, T. G. and Evans, N. P. 2000. Duration and amplitude of the luteal phase progesterone increment times the estradiol-induced luteinizing hormone surge in ewes. *Biol. Reprod.* 63: 1135-1142.
- Smeaton, T. C. and Robertson, H. A. 1971. Studies on the growth and atresia of graafian follicles in the ovary of the sheep. *J. Reprod. Fert.* 25: 243-252.
- Smith M. F., McIntush E. W. and Smith, G. W. 1994. Mechanisms associated with corpus luteum development. *J. Anim. Sci.* 72: 1857-1872.
- Somchit, A., Campbell, B. K., Khalid, M., Kendall, N. R., and Scaramuzzi, R. J. 2007. The effect of short – term nutritional supplementation of ewes with lupin grain (*Lupinus luteus*), during the luteal phase of the estrous cycle on the number of ovarian follicles and the concentrations of hormones and glucose in plasma and follicular fluid. *Theriogenology* 68: 1037–1044.

- Sorensen, A., Adam, C. L., Findlay, P. A., Marie, M., Thomas, L., Travers, M. T. and Vernon, R. G. 2002. Leptin secretion and hypothalamic neuropeptide and receptor gene expression in sheep. *Am. Phys. Reg. Integ. Comp. Physiol.* 282: R1227-R1235.
- Souza, C. J. H., Campbell, B. K. and Baird, D. T. 1997. Follicular dynamics and ovarian steroid secretion in sheep during the follicular and early luteal phases of the estrous cycle. *Biol. Reprod.* 56: 483-488.
- Spitzer, J. C., Niswender, G. D., Seidel, G. E. and Wiltbank, J. N. 1978. Fertilization and blood levels of progesterone and LH in beef heifers on a restricted energy diet. *J. Anim. Sci.* 46: 1071-1077.
- Sullivan, S. D. and Moenter, S. M. 2005. GABAergic integration of progesterone and androgen feedback to gonadotropin-releasing hormone neurons. *Biol. Reprod.* 72: 33-41.
- Suttie, J. M., Foster, D. L., Vennvliet, B. A., Manley, T. R. and Corson, I. D. 1991. Influence of food intake but independence of body weight on puberty in female sheep. *J. Reprod. Fert.* 92: 33-39.
- Tatman, W. R., Judkings, M. B., Dunn, T. G., and Moss, G. E. 1990. Luteinizing hormone in nutrient – restricted ovariectomized ewes. *J. Anim. Sci.* 68: 1097–1102.
- Teixeira, A., Matos, S., Rodrigues, S., Delfa, R., and Cadavez, V. 2006. *In vivo* estimation of lamb carcass composition by real-time ultrasonography. *Meat Sci.* 74: 289–295.
- Thiéry, J. C., Martin, G. B., Tillet, Y., Caldani, M., Quentin, M., Jamain, C. and Ravault, J. P. 1989. Role of hypothalamic catecholamines in the regulation of luteinizing hormone and prolactin secretion in the ewe during season anestrus. *Neuroendocrinology.* 49: 80-87.
- Thomas, M. G., Bao, B. and Williams, G. L. 1997. Dietary fats varying in their fatty composition differentially influence follicular growth in cows fed isoenergetic diets. *J. Anim. Sci.* 75: 2512-2519.
- Thomas, L., Wallace, J. M., Aitken, R. P., Mercer, J. G., Trayhurn, P. and Hoggard, N. 2001. Circulating leptin during ovine pregnancy in relation to maternal nutrition, body composition and pregnancy outcome. *J. Endocrinol.* 169: 465-476.
- Timurkan, H. and Yildiz, H. 2005. Synchronization of oestrus in Hamdani ewes: The use of different PMSG doses. *Bull. Vet. Inst. Pulawy.* 49: 311-314.
- Ungerfeld, R. and Rubines, E. 2002. Short term priming with different progestogen intravaginal devices (MAP, FGA and CIDR) for eCG estrous induction in anestrus ewes. *Small. Rum. Res.* 46: 63-66.

- Ungerfeld, B.R., Carbajal, B, Rubianes, E, and Forsberg, M. 2005. Endocrine and ovarian changes in response to the ram effect in metoxyprogesterone acetate-primed Corriedale ewes during the breeding and nonbreeding season. *Acta Vet. Scand.* 46:33-44.
- Uribe-Velásquez, L. F., Oba, E. y Souza, M. I. L. 2008. Población folicular y concentraciones plasmáticas de progesterona (P₄) en ovejas sometidas a diferentes protocolos de sincronización. *Arch. Med. Vet.* 40: 83-88.
- Urviola, M., Leyva, V., Huamán, H., y García, W. 2005. Manipulación de la ovulación del folículo dominante con prostaglandina en diferentes estadios del ciclo estrual sobre las tasas reproductivas en ovinos Corriedale. *Rev. Inv. Vet. Peru* 16 (2): 103–113.
- Van Cleeff, J., Karsh, F. J., and Padmanabhan, V. 1998. Characterization of endocrine events during the periestrous period in sheep after estrous synchronization with controlled internal drug release (CIDR) device. *Domest. Anim. Endocrinol.* 15 (1): 23-34.
- Van Houten, M., Posner, B., Kopriva, B., and Brawer, J. 1980. Insulin binding sites localized to nerve terminals in rat median eminence and arcuate nucleus. *Science.* 207. 1081–1083.
- Van Houten, M. and Posner, B. I. 1981. Cellular basis of direct insulin action in the central nervous system. *Diabetologia.* 20: 255-267.
- Viñoles, C., Forsberg, M., Banchemo, G. and Rubianes, E. 2000. Effect of long-term and short-term progestagen treatment on follicular development and pregnancy rate in cyclic ewes. *Theriogenology* 55: 993-1004.
- Viñoles, C., Forsberg, G., Banchemo, G., and Rubianes, E. 2002. Ovarian follicular dynamics and endocrine profiles in Polwarth ewes with high and low body condition. *Anim. Sci.* 74: 539–545.
- Viñoles, C., Forsberg, M., Martin, G. B., Cajarville, C., Repetto, J., and Meikle, A. 2005. Short-term nutritional supplementation of ewes in low body condition effects follicle development due to an increase in glucose and metabolic hormones. *Reproduction* 129: 299-303.
- Wade, G. N., and Jones, J. E. 2004. Neuroendocrinology of nutritional infertility. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* 287: R1277–R1296.
- Watanabe, H., Miyamoto, A., Okada, M., Ishida, N., Kimura H. and Fukui, Y. 1998. A simple superovulation method of a single injection of follicle-stimulating hormone combined with equine chorionic gonadotropin for superovulation of Suffolk ewes during the breeding season: I. Effects of different treatments on the endocrine profiles. *J. Reprod. Dev.* 44: 169-176.

- Webb, R., Garnsworthy, P. C., Gong, J. L. and Armstrong, D. G. 2004. Control of follicular growth: Local interactions and nutritional influences. *J. Anim. Sci.* 82: 63-74.
- Wiggins, E. L., Barker, H. B. and Miller, W. W. 1970. Estrual activity in open Rambouillet ewes. *J. Anim. Sci.* 30: 405-408.
- Wildeus, S. 2000. Current concept in synchronization of estrus: sheep and goats. *J. Anim. Sci.* 77: 1-14.
- Wintermantel, T. M., Campbell, R. E., Porteous, R., Bock, D., Grône, H. J., Todman, M. G., Korach, K. S., Greiner, E., Pérez, C. A., Schütz, G. and Herbison, A. 2006. Definition of estrogen receptor pathway critical for estrogen positive feedback to gonadotropin releasing hormone neurons and fertility. *Neuron.* 52: 271-280.
- Wood, R. I., Ebling, F. J., I'anson, H. and Foster, D. L. 1991. The timing of neuroendocrine sexual maturity in the male lamb by photoperiod. *Biol. Reprod.* 45: 82-88.
- Wu, Z. and Palmquist, L. 1991. Synthesis and biohydrogenation of fatty acids by ruminal microorganisms *in vitro*. *J. Dairy. Sci.* 74: 3035-3046.
- Zavala, M., Greyling, J. P. C., Schwalbach, L. M. J., Muller, T. and Erasmus, J. A. 2005. Effect of progestagen and PMSG on oestrus synchronization and fertility on Dorper ewes during the transition period. *Small Rum. Res.* 56: 47-53.
- Zelege, M., Greyling, J. P. C., Schwalbach, L. M- J., Muller, T., and Erasmus, J. A. 2005. Effect of progestagen and PMSG on ostrus synchronization and fertility in Dorper ewes during the transition period. *Small Rum. Res.* 56: 47-53.