

**La complementación alimenticia incrementa la tasa ovulatoria en las
cabras sometidas al efecto macho, y la baja condición corporal reduce
la duración de la estación sexual**

MA. DE LOS ANGELES DE SANTIAGO MIRAMONTES

TESIS

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

DOCTORA EN CIENCIAS AGRARIAS



**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA
ANTONIO NARRO
UNIDAD LAGUNA
DIRECCIÓN DE POSTGRADO**

Director de tesis: Dr. José Alberto Delgadillo Sánchez

Torreón, Coahuila, México

OCTUBRE 2008

**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA
ANTONIO NARRO
DIRECCIÓN DE POSTGRADO**

**La complementación alimenticia incrementa la tasa ovulatoria en las
cabras sometidas al efecto macho, y la baja condición corporal reduce
la duración de la estación sexual**

TESIS POR

MA. DE LOS ANGELES DE SANTIAGO MIRAMONTES

Elaborada bajo la supervisión del comité particular de asesoría y aprobada
como requisito parcial para optar por el grado de:

DOCTORA EN CIENCIAS AGRARIAS

COMITÉ PARTICULAR

Asesor principal: Dr. José Alberto Delgadillo Sánchez

Asesor: Dr. José Alfredo Flores Cabrera

Asesor: Dr. Benoît Malpaux

Asesor: Dr. Gerardo Duarte Moreno

Asesora: Dra. Minerva Muñoz Gutiérrez

Dr. Jerónimo Landeros Flores
Director de Postgrado

M.C. Gerardo Arellano Rodríguez
Jefe del Departamento de Postgrado

Torreón, Coahuila, México, Octubre 2008

DEDICATORIA

A DIOS: MI ESCUDO Y MI FORTALEZA

A MIS HIJOS GRISSEL Y KRISSTHEN

Motivo de mi vida y de mi esfuerzo

A MI PADRE

Mi ejemplo de vida e inspirador de mi amor por las Ciencias Agrarias

"Ya tenemos gobierno"

A MI MADRE

Por su ejemplo de optimismo y de lucha en cualquier circunstancia

A MIS HERMANAS

Mary
Vicky
Carmen

Quienes aprendieron bien del ejemplo de nuestros padres

A sus familias...

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, por las facilidades brindadas durante mis estudios de Postgrado.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo económico otorgado para la realización de este proyecto.

A mi asesor principal, Dr. José Alberto Delgadillo Sánchez, por su apoyo e instrucción durante mi formación, GRACIAS.

A mi comité particular de Asesoría: Dr. José Alfredo Flores Cabrera, Dr. Benoît Malpoux, Dr. Gerardo Duarte Moreno y Dra. Minerva Muñoz Gutiérrez, por sus provechosas aportaciones a este trabajo.

Al Dr. Horacio Hernández por su ayuda y orientación en el campo de lo estadístico durante mi formación.

A la Dirección y al Departamento de Postgrado de la UAAAN.

A Esther Peña y a Dolores López por su apoyo durante mi estancia en el Postgrado.

A mis compañeros: Juan Ramón Luna, Evaristo Carrillo, Jesús Vielma, Raymundo Rivas, Gonzalo Fitz, Ulises Cruz, Jorge Enrique Cruz, Soledad López, Juan Carlos López, Francisco García, Iván Vélez, Mauricio Valera, Santiago Ramírez y Ángel Mejía, por su inapreciable apoyo técnico y humano durante nuestra estancia en el Posgrado.

A Benoît Malpoux, Pascal Poindron, Bernard Leboeuf, Jany Boutin y sus familias, por su generosa hospitalidad durante mi estancia en el INRA en Tours y Rouillé, Francia.

A todos los miembros del Posgrado y del CIRCA.

A los caprinocultores Ricardo Méndez, Pablo Caro y sus familias, por las facilidades otorgadas durante la realización de los experimentos.

Y a todas las personas que de alguna forma me acompañaron y apoyaron en este trayecto.

COMPENDIO

La complementación alimenticia incrementa la tasa ovulatoria en las cabras sometidas al efecto macho, y la baja condición corporal reduce la duración de la estación sexual

Por

MA. DE LOS ANGELES DE SANTIAGO MIRAMONTES

DOCTORADO EN CIENCIAS AGRARIAS

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO

Unidad Laguna

Director de tesis: Dr. José Alberto Delgadillo Sánchez

Torreón, Coahuila, México, Octubre de 2008

En algunas razas de cabras y ovejas originarias o adaptadas a las zonas subtropicales es característica la estacionalidad de su actividad sexual. En algunas de esas razas se ha demostrado que el fotoperiodo es el principal factor que controla el inicio y el final de la estación sexual. Sin embargo, otros factores ambientales como las relaciones socio-sexuales y la alimentación pueden modificar el ritmo de reproducción anual de las hembras. El efecto macho puede inducir la actividad sexual de las cabras anéstricas, pero el porcentaje de hembras que presentan estro es menor en las hembras subalimentadas que en las bien alimentadas. Asimismo, en las

hembras subalimentadas, la duración de la estación sexual y la tasa ovulatoria son menores que en las bien alimentadas. El porcentaje de ciclos estrales de duración anormal es mayor en las hembras subalimentadas que en las bien alimentadas.

En el norte subtropical de México, la mayoría de los caprinos son mantenidos en condiciones de pastoreo y consumen exclusivamente la flora natural disponible. En consecuencia, los animales están expuestos a variaciones drásticas de la disponibilidad de alimento, ocasionando que en la época de anestro, que coincide con la sequía, el porcentaje de cabras que manifiestan estró y ovulan al ser expuestas al efecto macho sea bajo. Adicionalmente, la proporción de hembras que paren es de solamente un 47% y su prolificidad promedio es de 1.2 cabritos. No obstante, cuando éstas hembras son expuestas a machos sexualmente activos, la proporción de cabras que presentan estró es similar (>90%) a la observada en las hembras confinadas y bien alimentadas. Sin embargo, la prolificidad de las hembras en pastoreo es menor (1.6 cabritos) que en las que son mantenidas en confinamiento (2.0 cabritos). Es posible que una menor tasa ovulatoria en las hembras subalimentadas sea la causa de esta diferencia.

Por otra parte, en las cabras intactas confinadas y bien alimentadas, la estación sexual inicia en Septiembre y termina en Febrero, lo cual coincide con el patrón estacional de secreción de la Hormona Luteinizante (LH) en las hembras ovariectomizadas que portan un implante subcutáneo que libera cantidades constantes de 17β -estradiol (OVX+E). El inicio de la estación

sexual (Agosto) determinado por el incremento de la secreción de LH es simultáneo en las hembras confinadas y en las que pastorean en la flora nativa. Sin embargo, la disminución de la LH que indica el final de la estación sexual se retrasa hasta Febrero en las hembras confinadas, mientras que en las mantenidas en pastoreo ocurre en Enero. Es posible que el adelanto en el fin de la estación sexual en estas hembras mantenidas en pastoreo, sea consecuencia de la severa reducción de la disponibilidad de alimento que ocurre en este periodo, sugiriendo que la nutrición forma parte del conjunto de señales ambientales que regulan el momento del año en el que inicia y termina la estación sexual de las cabras.

Por lo anteriormente expuesto, se realizaron dos estudios para 1) determinar si 7 días de complementación alimenticia antes del efecto macho incrementa la tasa ovulatoria de las cabras manejadas bajo condiciones extensivas y 2) comparar la duración de la estación sexual anual, las características de los ciclos estrales y la tasa ovulatoria de cabras mantenidas en pastoreo antes del estudio y confinadas durante el mismo (baja condición corporal) con cabras mantenidas en confinamiento y alimentadas con alfalfa desde su nacimiento (alta condición corporal).

Estudio 1. Se utilizaron hembras y machos cabríos locales de la Comarca Lagunera. Cuatro machos fueron tratados con días largos para estimular su actividad sexual. El 30 de Marzo, cincuenta cabras anovulatorias se dividieron en dos grupos y se asignaron a dos tratamientos: (i) pastoreo en la vegetación nativa (grupo no complementado; condición corporal $1.4 \pm$

0.1; n=25) y (ii) pastoreo en la vegetación nativa además de una complementación alimenticia diaria que consistió en 950 g de heno de alfalfa, 290 g de maíz roado, y 140 g de pasta de soya, por animal (grupo complementado; condición corporal 1.4 ± 0.1 ; n=25). El tratamiento nutricional inició 7 días antes de la introducción de los machos. Todas las hembras pastorearon en la vegetación nativa de 09:00 h a 16:00 h diariamente. Por la noche, las hembras de cada grupo se mantuvieron en un corral provisto de techo. El día 7 de Abril (día 0), las hembras fueron expuestas a los machos (2 por grupo) de 16:00 h a 09:00 h. Los machos permanecieron con las hembras durante 15 días. La ocurrencia de ovulación y la tasa ovulatoria fueron determinadas por observación ultrasonográfica de los cuerpos lúteos los días 5 y 18 después de la introducción de los machos. El comportamiento estral fue observado de 07:00 h a 09:00 h y de 17:00 h a 19:00 h durante todo el experimento. En los primeros 5 días de la exposición a los machos, la tasa ovulatoria fue mayor (1.6 ± 0.2) en el grupo complementado que en el no complementado (1.0 ± 0.2 ; $P < 0.05$). Contrariamente, en los días 6 al 15 de contacto con los machos, la tasa ovulatoria no fue modificada por la complementación alimenticia (1.3 ± 0.2 en ambos grupos; $P > 0.05$). La proporción total de hembras que ovularon durante todo el estudio fue mayor en el grupo complementado (100%) que en el no complementado (84%; $P < 0.05$). En cambio, la proporción total de hembras en estro durante los 15 días del estudio no fue diferente entre grupos (complementado 96%, no complementado 88%; $P > 0.05$). El intervalo

entre el día de la introducción de los machos y el inicio del comportamiento estral fue más corto en el grupo complementado (2.7 ± 0.6 días) que en el no complementado (5.8 ± 1.0 días; $P < 0.05$). La proporción de hembras que presentaron ciclos estrales cortos fue mayor en el grupo complementado (88%) que en las hembras no complementadas (56%; $P < 0.05$). Estos resultados demuestran que en las cabras subalimentadas, una complementación alimenticia durante 7 días antes del efecto macho, incrementa la tasa ovulatoria en la primera ovulación inducida por el macho. Sin embargo, el efecto no persiste en la segunda ovulación. Además incrementa la proporción de hembras que ovulan durante el periodo de exposición a los machos y reduce el intervalo entre la introducción de los machos y el inicio del comportamiento estral.

Palabras clave: Caprinos, actividad estral, complementación alimenticia, bioestimulación, hembras.

Estudio 2. Se realizó del día 15 de Junio al día 15 de Abril. Se utilizaron 40 cabras multíparas locales de la Comarca Lagunera. Un grupo de hembras estuvo en confinamiento desde su nacimiento y consumía diariamente 850 g de heno de alfalfa y 650 g de heno de avena (alta condición corporal; 43 ± 2 kg de peso y 2.7 ± 0.1 de condición corporal promedio; $n=20$). Otro grupo de cabras estuvo en pastoreo extensivo desde su nacimiento y consumía exclusivamente la vegetación nativa del agostadero de 09:00 h a 18:00 h diariamente (baja condición corporal; 33 ± 1 kg de peso y 1.9 ± 0.1 de condición corporal; $n=20$). Setenta días antes del

inicio del estudio estas hembras fueron confinadas en un corral contiguo al del grupo de alta condición corporal y fueron alimentadas con 600 g de heno de alfalfa y 360 g de heno de avena para mantener su peso y condición corporal. Se determinó la condición corporal cada 14 días y el peso corporal cada 7 días; el comportamiento estral se registró dos veces al día usando machos intactos provistos de un mandil para evitar que las hembras fueran montadas y preñadas. La ocurrencia de ovulación y la tasa ovulatoria se determinaron por observación ultrasonográfica de los cuerpos lúteos 10 ± 2 días después de la detección del estro. El inicio de las actividades estral (5 de Agosto ± 5 días) y ovulatoria (7 de Agosto ± 5 días) ocurrió antes en el grupo de alta condición corporal que en el de baja condición corporal (30 de Agosto ± 6 días; 11 de Septiembre ± 5 días, respectivamente; $P < 0.05$). El final de las actividades estral (8 de Febrero ± 5 días) y ovulatoria (4 de Febrero ± 6 días) ocurrió después en el grupo de alta condición corporal que en el de baja condición corporal (21 de Enero ± 5 días; 20 de Enero ± 5 días, respectivamente; $P < 0.05$). En consecuencia, la duración de las actividades estral (186 ± 9 días) y ovulatoria (182 ± 10 días) fue mayor en las cabras con alta condición corporal que en las de baja condición corporal (144 ± 9 días; 131 ± 10 días, respectivamente; $P < 0.05$). Las hembras con alta condición corporal mostraron una mayor proporción de ciclos estrales de duración normal ($P < 0.001$) que las de baja condición corporal, mientras que las hembras con baja condición corporal mostraron una mayor proporción de ciclos cortos ($P < 0.001$) y largos ($P < 0.05$) que las de alta condición corporal.

La incidencia de estros sin ovulación en los ciclos normales y largos fue mayor ($P < 0.01$) en las hembras del grupo con baja condición corporal que en el de alta condición corporal. La tasa ovulatoria fue mayor en el grupo de alta (1.9 ± 0.1) que en el de baja condición corporal (1.6 ± 0.1 ; $P < 0.01$). Estos resultados demuestran que las cabras con baja condición corporal tienen una estación sexual más corta, más ciclos estrales de duración anormal y una menor tasa ovulatoria que las cabras con alta condición corporal.

Palabras clave: Cabras, condición corporal, bioestimulación, estro, ovulación, alimentación.

ABSTRACT

Nutritional supplementation increases the ovulation rate in goats submitted to male effect, and the low body condition shortens the breeding season

MA. DE LOS ANGELES DE SANTIAGO MIRAMONTES

DOCTORADO EN CIENCIAS AGRARIAS

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO

Unidad Laguna

Advisor: Dr. José Alberto Delgadillo Sánchez

Torreón, Coahuila, México, October 2008

Most breeds of sheep and goats from, or adapted to, subtropical latitudes exhibit seasonal variations of their sexual activity. In some of these breeds, it has been demonstrated that photoperiod is the main factor controlling the onset and the end of the breeding season. However, in these photoperiodic breeds, other environmental cues, such as socio-sexual interactions and nutrition, can modify the annual reproductive rhythm in the females. The male effect can induce the sexual activity in anoestrous goats, but the percentage of females that show an oestrous behaviour is lower in under-fed than in well-fed does. Likewise, in under-fed female goats the length of the breeding season and the ovulation rate

are lower than in well-fed ones. The percentage of oestrous cycles of normal length is greater in well-fed than in under-fed does.

In subtropical northern Mexico, most of goats usually graze on natural unimproved pasture, eating only available vegetation. As a consequence, these animals are subjected to large seasonal variations of food availability, causing that in the anoestrous season, which coincides with the dry season, a low percentage of does show oestrus and ovulation when they are submitted to the male effect. Furthermore, the percentage of does kidding is only 47% with a mean prolificacy of 1.2 goat kids. However, when these does are exposed to sexually active bucks, the percentage of goats showing oestrus is similar (90%) than that observed in confined and well-fed does. However, the prolificacy in the grazing female goats is lower (1.6 kids) compared to confined well-fed does (2.0 goat kids). Possibly this difference could be due to a lesser ovulation rate in under-fed grazing females.

On the other hand, in intact confined and well-fed female goats, the breeding season begins in September and ends in February. This data coincides with the seasonal pattern of Luteinizing Hormone (LH) secretion in ovariectomized does bearing a subcutaneous implant constantly releasing 17β -estradiol (OVX+E). The onset of the breeding season, determined by the increase in LH secretion, is simultaneous in the well-fed females and those grazing in native pasture (August). However, the

decrease in LH secretion, indicative of the end of the breeding season, occurs until February in the well-fed does, compared to January in the grazing ones. It is possible that the advance in the end of the breeding season might be caused by the severe reduction in food availability for animals grazing natural pasture suggesting that nutrition is an important component of the complex of environmental cues that regulate the annual timing of the onset and end of breeding season in does. Therefore, we carried out two studies to: 1) determine if 7 days of nutritional supplementation before the male effect increase the ovulation rate in female goats managed under grazing conditions and 2) compare the length of the annual breeding season, some characteristics of the oestrous cycle and ovulation rate in female goats raised in local open range conditions before the study, which resulted in low body condition, with those raised in an open pen and fed alfalfa hay, which resulted in high body condition score.

Study 1. Local female and male goats from Comarca Lagunera were used. Four male goats were treated with artificial long days to render them sexually active. On March 30th, fifty anovulatory does were divided into two groups and were assigned to two treatments: (i) grazing in native pasture (non-supplemented group; body condition score 1.4 ± 0.1 ; n=25) and (ii) grazing in native pasture plus seven days of daily supplementation with 950 g of alfalfa hay, 290 g of rolled corn, and 140 g of soy bean meal per animal (supplemented group, body condition score 1.4 ± 0.1 ; n=25). The

nutritional treatments started 7 days before the bucks were introduced. All does were allowed to graze in native vegetation from 09:00 h to 16:00 h daily. At night, all does were kept in an open pen. On April 7 (day 0), all females were exposed to sexually active bucks (2 per group) from 16:00 h to 09:00 h daily. Bucks remained with females for 15 days. Does were assessed by ultrasonography twice, at day 5 and 18 of exposure to males to detect the occurrence of ovulation and the ovulation rate. Oestrous behaviour was observed twice daily between 07:00 h and 09:00 h and between 17:00 h and 19:00 h throughout the experiment. During the first 5 days of exposure to bucks, the ovulation rate was greater (1.6 ± 0.2 corpora lutea) in supplemented than in non-supplemented does (1.0 ± 0.2 corpora lutea; $P < 0.05$). In contrast, from day 6 to day 15 after the bucks introduction, the ovulation rate was not affected by nutritional supplementation (1.3 corpus luteum in both groups; $P > 0.05$). The percentage of does that had ovulations by day 15 after the introduction of bucks was higher in the supplemented (100%) compared with the non-supplemented females (84%; $P < 0.05$). However, the percentage of does in oestrus at 15 days after the introduction of bucks did not differ between the supplemented (96%) and the non-supplemented does (88%; $P > 0.05$). The interval between the day of introduction of males and the onset of oestrous behaviour was shorter in the supplemented (2.7 ± 0.6 days) compared to the non-supplemented females (5.8 ± 1.0 days; $P < 0.05$). The percentage of females showing shorter than typical oestrous cycles was greater in

supplemented (88%) than in non-supplemented (56%; $P < 0.05$) females. The present data show that in under-nourished does, 7 days of nutritional supplementation before the male effect increased both ovulation rate and the proportion of ovulating does only at the first male-induced ovulation period. Moreover, nutritional supplementation reduced the interval between male exposure and the onset of oestrous behaviour.

Keywords: Caprine, goat, oestrous behaviour, flushing, biostimulation, does.

Study 2. The study was carried out between June 15 and April 15. Forty multiparous local female goats from Comarca Lagunera were used. One group of females was in confinement since their birth and fed 850 g of alfalfa hay and 650 g of oaten hay daily (high body condition group; $n=20$). The mean body weight and body condition score were 43 ± 2 kg and 2.7 ± 0.1 , respectively. Another group of does were in open range conditions since their birth and grazed on natural vegetation from 09:00 h to 18:00 h daily without feed supplementation (low body condition group; $n=20$). Seventy days before the start of the study, these goats were housed permanently in a shaded open pen, close to the high body condition group and fed 600 g of alfalfa hay and 360 g of oaten hay daily to maintain their body weight and body condition score (33 ± 1 kg; 1.9 ± 0.1 , respectively at the beginning of the study). The body condition score of all goats was determined every 14 days and body weight every week. Oestrous behaviour was recorded twice daily using intact bucks fitted with an apron

to prevent intromission and conception. The occurrence of ovulation and the ovulation rate were determined from the number of corpora lutea detected by ultrasonography 10 ± 2 days after the detection of oestrus. The onset of oestrous behaviour (August 5 ± 5 days) and ovulation (August 7 ± 5 days) in the high body condition group occurred sooner than in the low body condition group (August 30 ± 6 days; September 11 ± 5 days, respectively; $P < 0.05$). The end of oestrous behaviour (February 8 ± 5 days) and ovulation (4 de February ± 6 days) in the high body condition group occurred latter than in the low body condition group (January 21 ± 5 days; January 20 ± 5 days, respectively; $P < 0.05$). As a consequence, in the high body condition group the mean duration of oestrous (186 ± 9 days) and ovulatory (182 ± 10 days) activities were longer than in the low body condition group (144 ± 9 days; 131 ± 10 days, respectively; $P < 0.05$). The does in high body condition had more ($P < 0.001$) normal oestrous cycles than the low body condition ones, while does in low body condition presented a higher proportion of short ($P < 0.001$) and long ($P < 0.05$) oestrous cycles. The incidence of oestrus without ovulation in the normal and long cycles was higher ($P < 0.01$) in the low than in the high body condition does. The mean ovulation rate was higher in the high (1.9 ± 0.1) than in the low body condition group (1.6 ± 0.1 ; $P < 0.01$). These results demonstrate that the low body condition females have a shorter breeding season, more abnormal cycles and a lower ovulation rate than the high body condition does.

Keywords: Goats, body condition, bioestimulation, oestrus, ovulation, alimentation.

ÍNDICE

	Página
COMPENDIO	v
ABSTRACT	xii
1. INTRODUCCIÓN	1
2. REVISIÓN DE LITERATURA	5
1. Estacionalidad reproductiva de los caprinos y ovinos	5
1.1. Ritmo reproductivo estacional en las hembras caprinas y ovinas	5
1.2. Ritmo reproductivo estacional en los machos ovinos y caprinos	9
2. Relaciones socio-sexuales	11
2.1. Efecto macho	11
2.1.1. Respuesta hormonal, conductual y ovárica	11
2.1.2. Factores que influyen la respuesta sexual de las hembras al efecto macho	15
2.1.2.1. Intensidad del comportamiento sexual del macho	15
2.1.2.2. Influencia del nivel de alimentación de las hembras en su respuesta al efecto macho	16
2.1.2.3. Influencia de una complementación alimenticia en la tasa ovulatoria de las hembras subalimentadas expuestas al efecto macho	18
3. Influencia de la nutrición en la actividad sexual anual y la tasa ovulatoria de las hembras	19
3.1. Inicio, final y duración de la estación sexual anual de las hembras	22

3.2. Características de los ciclos estrales	23
3.3. Influencia de la condición corporal sobre la tasa ovulatoria	24
3. OBJETIVOS	27
4. HIPÓTESIS	27
5. ARTÍCULOS	28
1. The ovulation rate in anoestrous female goats managed under grazing conditions and exposed to the male effect is increased by nutritional supplementation	29
2. Body condition is associated with a shorter breeding season and reduced ovulation rate in subtropical goats	38
6. DISCUSIÓN GENERAL	47
7. LITERATURA CITADA	52

ÍNDICE DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Variaciones estacionales de la actividad ovulatoria de las cabras locales del norte subtropical de México (26°N) confinadas y alimentadas adecuadamente y expuestas a las variaciones naturales del fotoperiodo.	7
Figura 2. Modelo del control de la estación sexual de la oveja. De izquierda a derecha: Eventos endocrinos durante la fase folicular de la estación sexual; durante la transición al anestro; durante el anestro; durante la primera fase folicular en la transición a la estación sexual.	9
Figura 3. Respuesta estral de las cabras sometidas al efecto macho durante el anestro estacional.	14

1. INTRODUCCIÓN

La producción animal a nivel mundial ha mostrado cambios de acuerdo a las necesidades y actitudes alimentarias de los consumidores, lo cual ha ejercido un considerable impacto en el mercado. Una tendencia en la demanda de nuevos productos alimenticios, ha convertido a la industria caprina en un importante generador de recursos financieros para los productores. En efecto, recientemente en México, el valor de la leche y la carne de caprino ha mantenido una tendencia a la alza (SAGARPA, 2007). Sin embargo, la productividad y rentabilidad de esta industria depende del desempeño reproductivo de los animales (Martin y Kadokawa, 2006). La mayor limitación de la producción caprina, se debe a que su reproducción es estacional (Chemineau *et al.*, 1992; Delgadillo *et al.*, 1999; Duarte *et al.*, 2008), por lo que el desafío para los investigadores es desarrollar técnicas para inducir el estro y la ovulación fuera de la estación natural de reproducción (Ungerfeld, 2007).

Un método utilizado con este fin es el efecto macho, fenómeno que puede estimular y sincronizar el estro y la ovulación de las hembras anéstricas (Prudhomme, 1732; Underwood *et al.*, 1944; Chemineau, 1987; Walkden-Brown *et al.*, 1999; Delgadillo *et al.*, 2004). La respuesta de las hembras expuestas al efecto macho puede ser influenciada por la libido de los machos y la alimentación de las hembras. Así, la respuesta estral de las cabras expuestas a machos inducidos a una intensa actividad sexual a través

de un tratamiento con días largos artificiales es mayor (95%) que las hembras expuestas a machos no tratados que están en reposo sexual (10%; Flores *et al.*, 2000; Delgadillo *et al.*, 2004).

En el norte subtropical de México, y en particular en la Comarca Lagunera, los caprinos son manejados de manera extensiva y consumen exclusivamente la flora nativa durante aproximadamente 8 h a 9 h diarias (Sáenz-Escárcega *et al.*, 1991). En consecuencia, dichos animales están sujetos a grandes cambios estacionales en la cantidad y calidad de alimento, relacionados con las variaciones de la precipitación pluvial propias de la región (Sáenz-Escárcega *et al.*, 1991). La disponibilidad de alimento se reduce durante la época de sequía (Noviembre-Mayo), lo cual se refleja en una disminución de la condición corporal de los animales ocasionando que un bajo porcentaje de cabras presenten estró y ovulación al ser expuestas al efecto macho (Wright *et al.*, 1990; Mellado *et al.*, 1994). En estas condiciones, solamente un 47% de hembras expuestas al macho paren, y tienen una prolificidad promedio de 1.2 cabritos (Mellado y Hernández, 1996). Sin embargo, cuando esta misma clase de hembras se expuso a machos sexualmente activos, la proporción de cabras que mostraron estró fue similar (>90%) al observado en las hembras confinadas y con buena alimentación expuestas al mismo tipo de machos. No obstante, la prolificidad es menor en las hembras en condiciones de pastoreo (1.6 cabritos) que en aquellas mantenidas en confinamiento y bien alimentadas (2.0 cabritos; Fitz-

Rodríguez, 2004). Esta diferencia podría ser una consecuencia de una menor tasa ovulatoria en las hembras subalimentadas (Abecia *et al.*, 2006).

Por otra parte, en las cabras locales de la Comarca Lagunera mantenidas en confinamiento y bien alimentadas, la estación sexual inicia en Septiembre y termina en Febrero. Este patrón de ciclicidad de las hembras intactas coincide con el incremento y el descenso de la secreción de la Hormona Luteinizante (LH) en las hembras ovariectomizadas que portan un implante subcutáneo que libera cantidades constantes de 17β -estradiol (Duarte *et al.*, 2008). El incremento de la secreción de LH, que coincide con el inicio de la estación sexual es igual en las hembras bien alimentadas y en las que sólo pastorean en la flora nativa (Agosto en ambos grupos). En contraste, la disminución de la LH que indica el final de la estación sexual sucede en Febrero en las hembras bien alimentadas, mientras que en las mantenidas en pastoreo ocurre en Enero (Duarte *et al.*, 2008). La disminución de la secreción de LH en las hembras subalimentadas ocurre durante la época de mayor sequía, sugiriendo que el adelanto en el fin de la estación sexual se debe a la severa reducción de la disponibilidad de alimento de los animales en pastoreo. Estos datos indican que en los animales locales de la Comarca Lagunera, al igual que en razas ovinas y caprinas de otras latitudes (Forcada *et al.*, 1992; Zarazaga *et al.*, 2005), la nutrición es un importante componente del conjunto de señales ambientales que regulan el momento del año en el que inicia y termina la estación sexual de las cabras (Duarte *et al.*, 2008).

La investigación referente a los caprinos adaptados al medio ambiente subtropical es importante para determinar el potencial productivo de los animales locales, así como para desarrollar estrategias encaminadas a mejorar el manejo y la eficiencia de su desempeño reproductivo del cual depende su producción.

Por lo tanto, los objetivos de los estudios que conforman la presente tesis son:

1. Determinar si 7 días de complementación alimenticia antes del efecto macho incrementa la tasa ovulatoria de las cabras manejadas bajo condiciones extensivas.
2. Comparar la duración de la estación sexual anual, las características de los ciclos estrales y la tasa ovulatoria de las cabras con baja y alta condición corporal.

2. REVISIÓN DE LITERATURA

1. Estacionalidad reproductiva de los caprinos y ovinos

1.1. Ritmo reproductivo estacional en las hembras caprinas y ovinas

La estacionalidad de la actividad sexual es una característica de la mayoría de las razas de ovejas y cabras originarias de las latitudes templadas ($> 40^\circ$ N y S), así como de algunas originarias o adaptadas a latitudes subtropicales ($23-40^\circ$ N y S; Chemineau *et al.*, 1992; Duarte *et al.*, 2008). En las hembras de estas razas, la estación sexual inicia durante los días decrecientes del otoño y termina durante los días crecientes del invierno o primavera (Karsch *et al.*, 1984; Duarte *et al.*, 2008). En el subtrópico australiano (29° S), argentino (30° S) y mexicano (26° N), las cabras cashmere y criollas, respectivamente, presentan actividad sexual durante el otoño e invierno y el periodo de inactividad sucede durante la primavera y el verano (Figura 1; Restall, 1992; Rivera *et al.*, 2003; Duarte *et al.*, 2008). Durante la estación sexual, las ovejas y las cabras presentan una sucesión de ciclos estrales y ováricos de 16 y 21 días en promedio, respectivamente (Thimonier y Mauléon, 1969; Chemineau *et al.*, 1992).

En las razas de zonas templadas (Ortavant *et al.*, 1985; Gebbie *et al.*, 1999), así como en algunas de latitudes subtropicales (Delgadillo *et al.*, 2004

Duarte-Moreno, 2000), el fotoperiodo es el principal factor que controla las variaciones de la actividad sexual a través de los cambios en la sensibilidad del eje hipotálamo-hipofisiario a la retroalimentación negativa del estradiol (Karsch *et al.*, 1987; Ortavant *et al.*, 1988; Delgadillo *et al.*, 2004). Sin embargo, existen otros factores del medio ambiente como las relaciones socio-sexuales y la nutrición, que actúan como moduladores de la actividad sexual de estos animales (Martin *et al.*, 2004; Forcada y Abecia, 2006).

Cabras en estro (%)

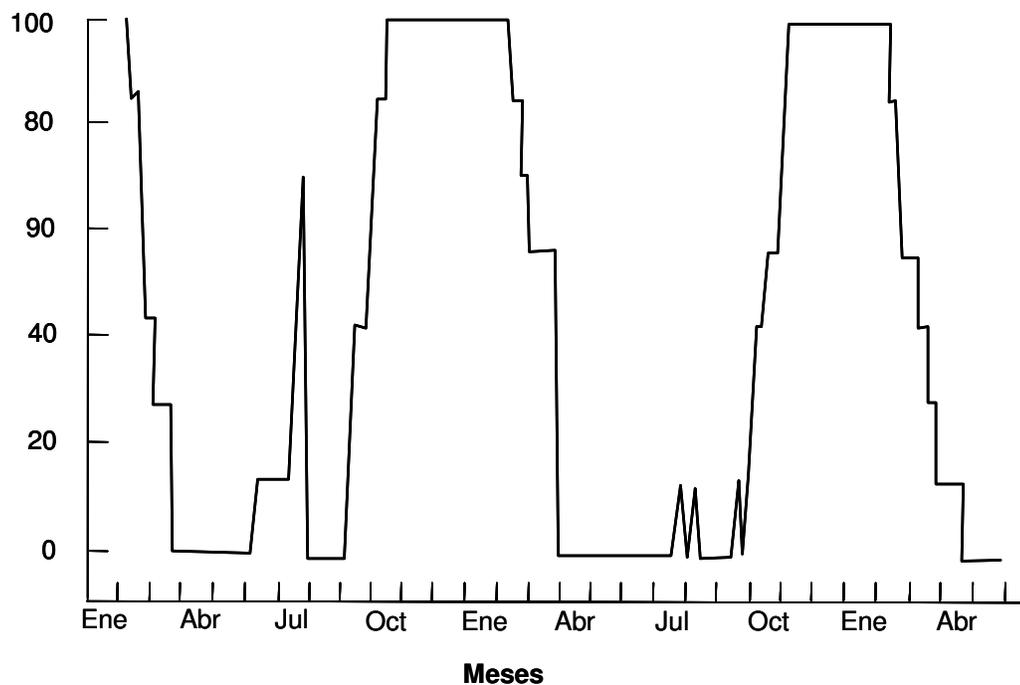


Figura 1. Variaciones estacionales de la actividad ovulatoria de las cabras locales del norte subtropical de México (26° N) confinadas y alimentadas adecuadamente y expuestas a las variaciones naturales del fotoperiodo (Duarte *et al.*, 2008).

En las hembras cíclicas, la progesterona secretada durante la fase luteal ejerce una fuerte inhibición (retroalimentación negativa) de la liberación tanto de la Hormona Liberadora de Gonadotropinas (GnRH) como de la LH. Después de la luteólisis, la frecuencia de pulsos de GnRH y LH se incrementan, estimulando la secreción de estradiol, el cual por retroalimentación positiva, estimula la secreción masiva de LH (pico preovulatorio) que permite la ovulación. En la fase de transición al anestro, el estradiol se convierte en un potente inhibidor de la secreción de la LH y en consecuencia, la luteólisis no es seguida por un pronunciado incremento de la pulsatilidad de GnRH y LH, al mismo tiempo que las concentraciones plasmáticas de estradiol no alcanzan el umbral crítico para disparar el mecanismo de retroalimentación positiva que permite la ovulación (Figura 2; Karsch *et al.*, 1980). Las hembras permanecen anéstricas durante el tiempo que el mecanismo inhibitorio del estradiol sobre la LH permanece activo, y la ciclicidad se reinicia nuevamente en el otoño, cuando éste declina (Malpaux, 2000).

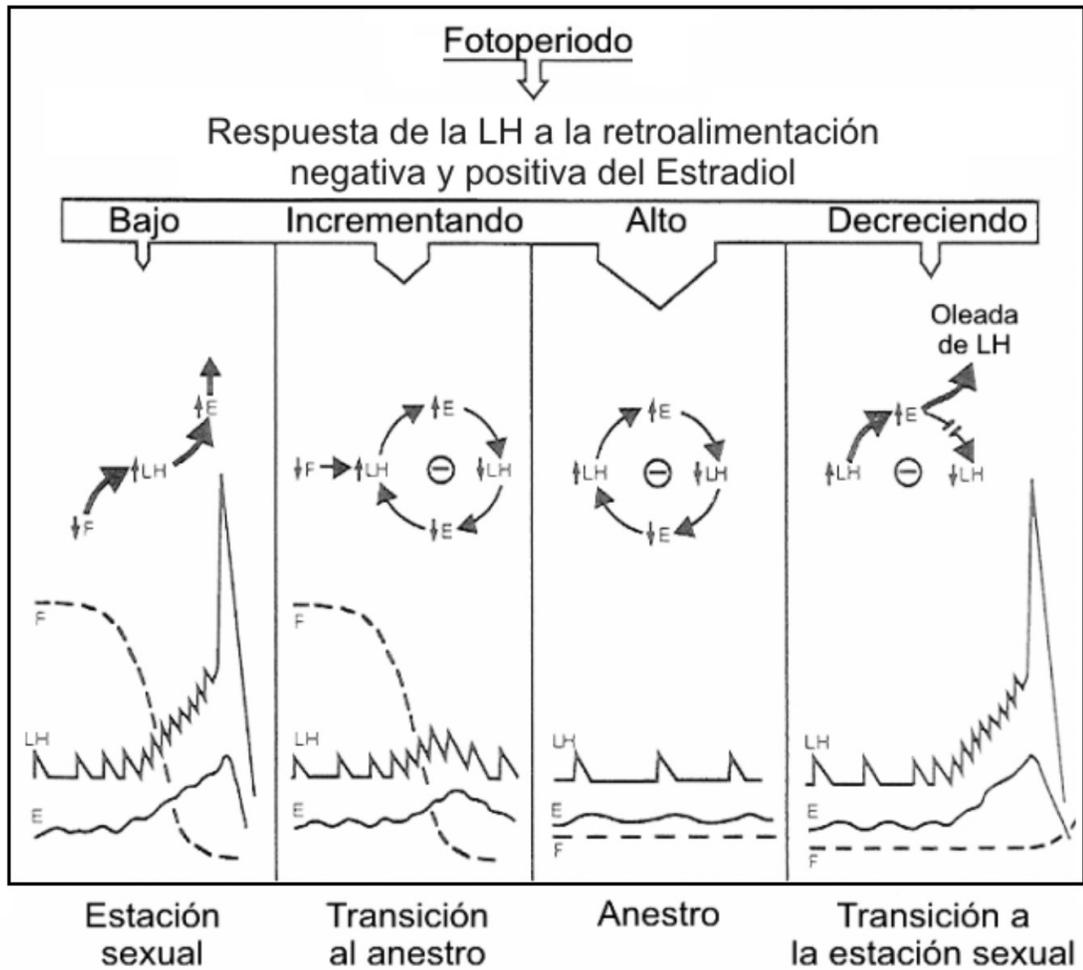


Figura 2. Modelo del control de la estación sexual de la oveja. De izquierda a derecha: Eventos endocrinos durante la fase folicular de la estación sexual; durante la transición al anestro; durante el anestro; durante la primera fase folicular en la transición a la estación sexual (Karsch *et al.*, 1980).

1.2. Ritmo reproductivo estacional en los machos ovinos y caprinos

Al igual que en las hembras, los machos caprinos y ovinos de latitudes templadas y subtropicales, manifiestan variaciones estacionales en su actividad sexual. En efecto, durante la época de reposo sexual en los machos de zonas templadas (primavera y verano), las concentraciones plasmáticas de LH y testosterona son bajas y en consecuencia, el comportamiento sexual o libido es también bajo. Además, la talla testicular y la producción espermática cuantitativa y cualitativa son también de bajo nivel (Lincoln y Short, 1980; Ortavant *et al.*, 1985; Delgadillo *et al.*, 1991). La actividad sexual en los machos de las razas de origen templado está determinada por los cambios en el fotoperiodo que modula la sensibilidad del eje hipotálamo-hipofisiario a la retroalimentación negativa de la testosterona (Lincoln y Short, 1980; Ortavant *et al.*, 1985). Los días decrecientes o cortos estimulan la actividad endocrina y sexual, mientras que los días crecientes o largos la inhiben (Lincoln y Short, 1980; Ortavant *et al.*, 1985; Delgadillo *et al.*, 1991; Delgadillo y Chemineau, 1992).

Dado que en las regiones subtropicales las variaciones en el fotoperiodo son menores que en las regiones templadas, se ha sugerido que algunas razas han desarrollado una respuesta débil a la inhibición fotoperiódica de la reproducción y que la estación anual en estas zonas es modulada por la disponibilidad de alimento (Walkden-Brown *et al.*, 1994; Walkden-Brown y Bocquier, 2000; Martin *et al.*, 2002). En efecto, la estación

sexual de los machos cabríos cashmere y los carneros Corriedale bien alimentados inicia antes que en los machos subalimentados (Walkden-Brown *et al.*, 1994; Pérez-Clariget *et al.*, 1998). Sin embargo, en los machos cabríos locales del norte subtropical de México, la complementación alimenticia durante el periodo de reposo sexual, no estimula su actividad sexual como en las razas antes mencionadas (Sáenz-Escárcega *et al.*, 1991). En los machos de esta raza mantenidos en confinamiento y alimentados adecuadamente durante todo el año, la actividad sexual ocurre de Mayo a Diciembre y el periodo de reposo sexual de Enero a Abril, el cual se caracteriza por una disminución del peso testicular, de la producción espermática, de los niveles de testosterona plasmática y de la libido (Delgadillo *et al.*, 1999). En machos del norte subtropical mexicano, el fotoperiodo modifica la estacionalidad reproductiva observada en condiciones naturales. Los días cortos estimulan la secreción de testosterona, y los días largos la inhiben (Delgadillo *et al.*, 2004).

2. Relaciones socio-sexuales

Las relaciones sociales pueden modificar el desarrollo del ritmo reproductivo anual de las hembras de los pequeños rumiantes a través del efecto macho (Eldon, 1993; O'Callaghan *et al.*, 1994; Delgadillo *et al.*, 2006).

2.1. Efecto macho

El efecto macho es un fenómeno de bioestimulación en el que el macho puede estimular y sincronizar el estro y la ovulación de las hembras anéstricas. Este fenómeno se describió por primera vez en Francia (Prudhomme, 1732). Posteriormente, Underwood *et al.* (1944) reportaron la relación existente entre la fecha en que carneros y ovejas se agrupaban, y la de los partos, y concluyeron que las gestaciones sucedían entre 20 y 25 días después del primer día de contacto entre hembras y machos. La respuesta hormonal (secreción de LH) en las cabras es inmediata al contacto con el macho, mientras que las respuestas conductual (estro) y ovárica (ovulación) se producen en los primeros 5 días de contacto entre hembras y machos (Chemineau, 1987; Delgadillo *et al.*, 2004; Vielma-Sifuentes, 2006).

2.1.1. Respuesta hormonal, conductual y ovárica

En todos los estados reproductivos de la hembra, la LH manifiesta un patrón de secreción pulsátil que obedece a su vez a la pulsatilidad de la GnRH (Legan y Karsch, 1979; Bartlewski *et al.*, 1998). Como se mencionó anteriormente, en las hembras anéstricas, la frecuencia de pulsos de LH es

baja, debido a una retroalimentación negativa del estradiol. Sin embargo, pocos minutos después del contacto con machos se produce un incremento en la frecuencia y amplitud de los pulsos de LH (Martin *et al.*, 1986; Chemineau, 1987). Vielma-Sifuentes (2006) demostró que en las cabras locales del norte subtropical de México que fueron expuestas a machos sexualmente activos, el número promedio de pulsos de LH pasó de 0.9 pulsos 4 horas antes del contacto con los machos a 2.5 pulsos en las 4 horas posteriores al inicio del contacto. Si el estímulo de los machos persiste, se induce el crecimiento folicular que incrementa los niveles de estradiol, desencadenando la conducta estral (Pearce y Oldham, 1988; Signoret *et al.*, 1982). El incremento en los niveles de estradiol provoca una retroalimentación positiva y en consecuencia un pico preovulatorio de LH a las 53 horas en las cabras (Chemineau, 1987) y de 24 a 30 horas en las ovejas (Oldham *et al.*, 1979; Martin *et al.*, 1986) después de haber sido expuestas a los machos. Estos eventos culminan con la ovulación 67 y 41 horas después del primer contacto con los machos en cabras y ovejas, respectivamente (Oldham *et al.*, 1979; Chemineau, 1983), resultando la primera ovulación en un lapso de 3-5 días después del contacto entre hembras y machos (Martin *et al.*, 1986; Chemineau, 1987; Delgadillo *et al.*, 2006).

En las cabras, un variable número de hembras presenta estro en la primera ovulación inducida por el macho entre el segundo y el quinto día de contacto. El porcentaje de hembras gestantes después de este estro es muy

bajo debido al reducido tamaño y la deficiente calidad celular del cuerpo lúteo recién formado (Chemineau *et al.*, 2006). En consecuencia los niveles de progesterona de origen lúteo secretados son insuficientes para impedir que en un periodo de 5 a 7 días después, la pulsatilidad de la LH vuelva a incrementarse resultando que en más del 90% de las hembras se presente un segundo estro acompañado de ovulación que, en esta ocasión, da origen a un cuerpo lúteo de calidad y duración normales (Flores *et al.*, 2000; Delgadillo *et al.*, 2004, 2006; Chemineau *et al.*, 2006; Figura 3). En la segunda ovulación, el porcentaje de hembras que pueden quedar gestantes, es mucho mayor que en la primera ovulación inducida por el macho (Flores *et al.*, 2000).

Cabras en estro (%)

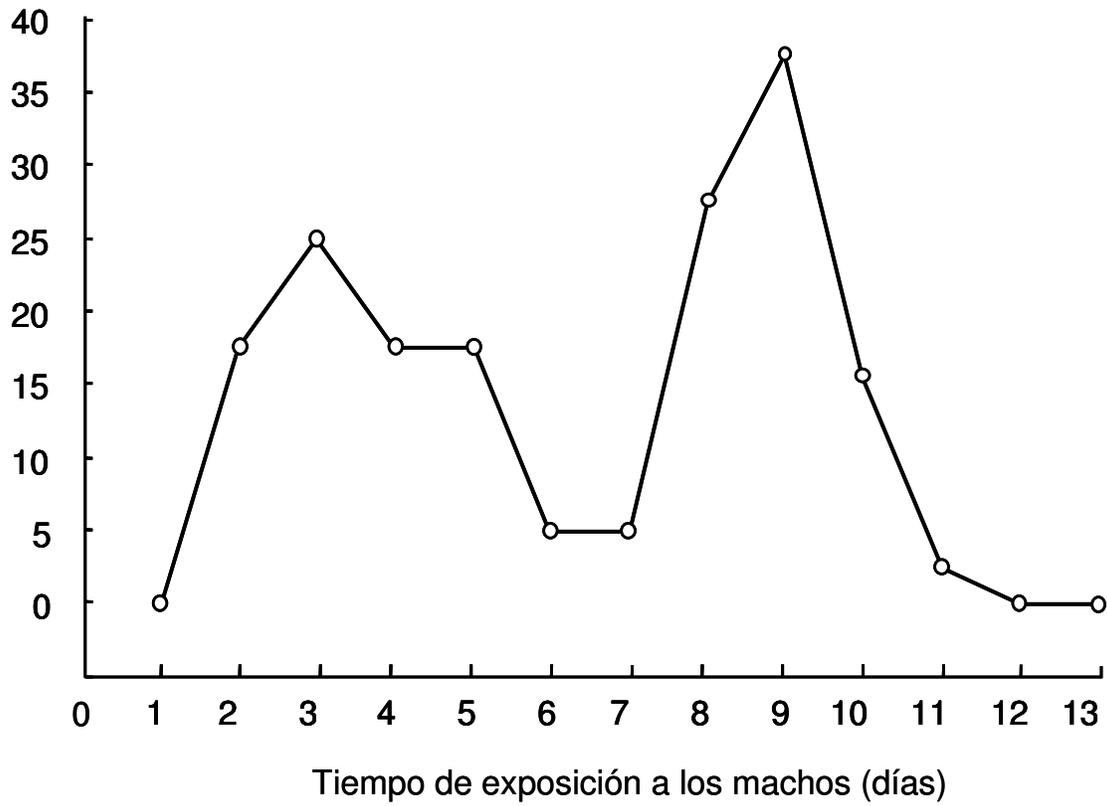


Figura 3. Respuesta estral de las cabras sometidas al efecto macho durante el anestro estacional (Flores *et al.*, 2000).

2.1.2. Factores que influyen la respuesta sexual de las hembras al efecto macho

La respuesta de las hembras al efecto estimulador del macho puede variar debido a factores internos y externos tanto en las hembras como en los machos. Entre estos factores se pueden mencionar el comportamiento sexual desplegado por los machos y la nutrición en ambos sexos (Mellado *et al.*, 1994; Walkden-Brown *et al.*, 1999; Delgadillo *et al.*, 2006).

2.1.2.1. Intensidad del comportamiento sexual del macho

En algunas especies de pequeños rumiantes salvajes, los machos se separan de las hembras durante la estación de anestro para volver a reunirse antes de que inicie la siguiente estación reproductiva de éstas. El alto grado de sincronización de las hembras en el inicio de la estación sexual es debido en parte, a la incorporación del macho en el grupo de hembras (Lincoln y Short, 1980). En los pequeños rumiantes domésticos, los machos inician su actividad sexual de 40 a 60 días antes que las hembras (Ortavant *et al.*, 1985). En diferentes razas de éstos animales, se ha demostrado que gran parte de la exitosa estimulación estral y ovárica de las hembras anéstricas expuestas al efecto macho está determinada por la intensidad de la actividad sexual del macho, caracterizada por su despliegue de conductas sexuales hacia las hembras como olfateos ano-genitales, flehmen, aproximaciones laterales y vocalizaciones. En efecto, los machos que tienen una alta capacidad para montar a las hembras, son más eficientes para inducir la

actividad sexual en las ovejas anéstricas, que los machos con baja capacidad para montarlas (95% y 78%, respectivamente; Perkins y Fitzgerald, 1994). En el subtrópico mexicano se demostró que la falta de respuesta estral en las cabras anéstricas es debida a la inactividad sexual de los machos, y no a la incapacidad de las hembras para responder a la presencia del macho. En efecto, en las cabras expuestas a machos inducidos a una intensa actividad sexual a través de un tratamiento con días largos (16 horas de luz y 8 de oscuridad) durante 2.5 meses a partir del 1 de Noviembre, la respuesta estral y ovulatoria es mayor del 95%, mientras que las hembras expuestas a machos no tratados que están en reposo sexual, la respuesta es menor de 10% (Flores *et al.*, 2000; Delgadillo *et al.*, 2004). Estos datos demuestran que los machos sexualmente activos son capaces de inducir la actividad sexual de un importante porcentaje de cabras en anestro estacional.

2.1.2.2. Influencia del nivel de alimentación de las hembras en su respuesta al efecto macho

El nivel de alimentación de las hembras puede influir su respuesta al efecto macho (Wright *et al.*, 1990; Mellado *et al.*, 1994). La proporción de ovejas y cabras que muestran comportamiento estral y que ovulan en respuesta al efecto macho es mayor en las hembras bien alimentadas que en las subalimentadas. En efecto, Wright *et al.* (1990) demostraron que un 70% de las ovejas Merino con nutrición normal presentan estro en un periodo de

14 días de contacto con los machos, mientras que sólo el 20% de las hembras con alimentación restringida fueron detectadas en estro en ese mismo periodo. Por otra parte, el porcentaje de ovejas de la raza Barbarine que ovula, se incrementa de 65% a 90% de acuerdo a su nivel de alimentación (Khaldi, 1984). Igualmente en la raza Merino, un 95% y un 79% de las hembras bien alimentadas y emaciadas, respectivamente, ovulan en respuesta al efecto macho (Wright *et al.*, 1990). Estudios realizados en caprinos han demostrado que un 78% de hembras mantenidas en pastoreo extensivo y que disponen de una buena condición corporal muestran conducta estral en un lapso de 8 días de contacto con los machos; en cambio, sólo un 62% de las cabras emaciadas presentan estro en un período que se prolonga hasta los 12 días de contacto con los machos (Mellado *et al.*, 1994). Estos datos demuestran que las hembras con mayor peso corporal responden mejor al efecto macho.

La tasa ovulatoria es otro factor influenciado por la nutrición de las hembras expuestas al efecto macho (Lindsay *et al.*, 1975; Rattray *et al.*, 1981). Se ha reportado que las ovejas D'Man con un mejor nivel de alimentación antes del contacto con machos, presentan una mayor tasa ovulatoria (2.3) que las sometidas a un menor nivel alimenticio (1.8; Lassoued *et al.*, 2004). Gunn y Doney (1975) demostraron que en las ovejas Scottish Blackface existe una correlación entre la condición corporal y la tasa ovulatoria, ya que las hembras con una condición corporal de 3, 2.5 y 1.5

mostraron una tasa ovulatoria de 1.9, 1.6 y 1.1, respectivamente. Asimismo, en las ovejas Welsh Mountain se observó una tasa ovulatoria mayor (1.5) en las hembras con una condición corporal ≥ 2.75 que en las de condición corporal de 2.50 (1.3) y que en las ≤ 2.25 (1.2; Gunn *et al.*, 1991). En las ovejas Booroola Merino con 5 niveles de alimentación (Bajo, Bajo medio, Medio, Medio alto y Alto) antes del apareamiento se observó una tasa ovulatoria promedio de 2.64 en los niveles de alimentación bajos mientras que en los medios fue de 2.87 y en el alto de 3.01 (Kleemann *et al.*, 1991).

2.1.2.3. Influencia de una complementación alimenticia en la tasa ovulatoria de las hembras subalimentadas expuestas al efecto macho

Estudios realizados en razas estacionales de cabras y ovejas subalimentadas han demostrado que una complementación alimenticia ejerce un importante efecto sobre la tasa ovulatoria (Smith y Stewart, 1990; Robinson, 1990; Lassoued y Khaldi, 1993). En efecto, Rhind *et al.* (1989), Molle *et al.* (1997) y Nottle *et al.* (1997) reportaron que una complementación alimenticia de 14 ó de 7 días, en hembras subalimentadas antes del contacto con los machos, incrementó la tasa ovulatoria con respecto a las hembras no complementadas. Sin embargo, la proporción de hembras que ovularon o mostraron estro no fue diferente entre las hembras complementadas y las no complementadas. En las ovejas Merino de Australia se demostró que una complementación alimenticia con grano de lupino (*lupinus angustifolius*) administrada 2 semanas antes y 2 semanas durante el contacto con los

machos, registraron una mayor tasa ovulatoria (126 ovulaciones/100 hembras) que las que no fueron complementadas (108 ovulaciones/100 hembras; Knight *et al.*, 1975). En este mismo estudio, se observó que 6 semanas de complementación alimenticia durante el contacto con los machos incrementó la tasa ovulatoria de las hembras complementadas (145 ovulaciones/100 hembras) con respecto a las no complementadas (121 ovulaciones/100 hembras; Knight *et al.*, 1975). Wilkins (1997) reportó que en las ovejas Merino una complementación alimenticia diaria con 750 g por hembra por día de grano de lupino durante 5 días (9, 8, 6, 4 y 1) antes del contacto con los machos mostraron una tasa ovulatoria de 1.59 comparada con 1.36 de las que no recibieron complementación alimenticia. Oldham y Lindsay (1986) demostraron que una complementación con 700 g de grano de lupino por hembra por día durante únicamente 6 días desde el primer día de contacto con los machos fue suficiente para incrementar entre 20 y 30% la tasa ovulatoria de las ovejas Merino con respecto a las que no fueron complementadas.

3. Influencia de la nutrición en la actividad sexual anual y la tasa ovulatoria de las hembras

En algunas razas de cabras y ovejas originarias o adaptadas a zonas subtropicales, el principal factor que controla la actividad reproductiva es el fotoperiodo. Sin embargo, otros factores del medio ambiente como la nutrición pueden modificar la duración de la estación sexual, las

características de los ciclos estrales y la tasa ovulatoria (Henniawati y Fletcher, 1986; Oldham *et al.*, 1990; Forcada *et al.*, 1992; Zarazaga *et al.*, 2005).

La nutrición puede ejercer dos profundos y contrastantes tipos de efecto en la actividad ovárica. El primero de ellos es a nivel central, mediante la modulación de la secreción de GnRH y LH (Dunn y Moss, 1992). Una marcada subnutrición afecta, en primera instancia, al sistema hipotálamo-hipofisiario y está caracterizada por hipoglicemia, hipoinsulinemia, supresión de los niveles del Factor Semejante a la Insulina (IGF) plasmático, niveles elevados de Hormona del Crecimiento (GH), Beta Hidroxibutiratos (β OH butiratos), Urea y Ácidos Grasos No Esterificados (NEFA), además de niveles bajos de leptina. Estos cambios influyen para ocasionar una deficiente secreción de gonadotropinas y en consecuencia, la inhibición de la ovulación (Scaramuzzi *et al.*, 2006, Scaramuzzi y Martin, 2008). Esto puede conllevar el cese de los ciclos ovulatorios, ya que adicionalmente, en las hembras subnutridas existe una mayor sensibilidad de la hipófisis a la retroalimentación negativa del estradiol, lo cual provoca una inhibición en la liberación de GnRH y por lo tanto de LH. Por otra parte, existe una disminuida sensibilidad de la hipófisis a los pulsos de GnRH (Imakawa *et al.*, 1987; Karsch, 1987; Tanaka *et al.*, 2002). Se ha propuesto que bajo condiciones de déficit de energía el control hipotalámico de liberación de gonadotropinas por la hipófisis puede fallar debido a un inadecuado aporte de glucosa (Randel, 1990; Funston *et al.*, 1995; Diskin *et al.* 2003). No han

sido completamente identificados los mecanismos que regulan selectivamente la utilización neural de la glucosa, sin embargo se ha reconocido al Factor IGF-I como intermediario, ya que funciona como un regulador paracrino y/o autocrino de los procesos celulares incluyendo la captación de glucosa (McGuire *et al.*, 1992; Shillo, 1992; Jones y Clemmons, 1995). Existe la hipótesis de que IGF-I y sus proteínas ligadoras (IGF-I BP) median la liberación de GnRH y LH ejerciendo acciones endocrinas, autocrinas y paracrinas a nivel de hipotálamo e hipófisis. En efecto, Snyder *et al.* (1999) demostraron que la baja condición corporal de las hembras inhibe el incremento en la secreción de LH asociado con el inicio de la estación sexual mediante la alteración de las cantidades de proteínas ligadoras de IGF (IGF-I BP) en el eje hipotálamo-hipófisis.

El segundo tipo de efecto de la nutrición actúa a nivel periférico a través de un mecanismo ovárico directo (Scaramuzzi y Martin, 2008). En las cabras y las ovejas, las poblaciones de folículos en los ovarios son muy sensibles al ingreso de nutrientes, y la foliculogénesis y la tasa ovulatoria pueden ser incrementadas mediante la manipulación nutricional (Scaramuzzi *et al.*, 2006). Se ha demostrado que la energía provee importantes señales regulatorias para la ovulación, por lo que se ha planteado que el incremento en la captación de glucosa por el ovario es la conexión entre la nutrición y la tasa ovulatoria (Teleni *et al.*, 1989a,b; Downing *et al.*, 1995a,b; Scaramuzzi *et al.*, 2006). Se ha demostrado que el suministro de una dieta de buena calidad

por periodos cortos antes y durante el empadre es suficiente para incrementar la tasa ovulatoria en ovejas (Downing y Scaramuzzi, 1991).

3.1. Inicio, final y duración de la estación sexual anual de las hembras

En las razas de ovinos y caprinos cuya estación reproductiva está regulada por el fotoperiodo, el estado corporal puede modificar la fecha de inicio y final, así como la duración de la estación sexual anual (Oldham *et al.*, 1990; Forcada *et al.*, 1992; Zarazaga *et al.*, 2005). En efecto, en las ovejas Rasa Aragonesa y las cabras Payoya de España, el periodo de anestro en las hembras con alta condición corporal es más corto que en las de baja condición corporal (Forcada *et al.*, 1992; Zarazaga *et al.*, 2005). En ovejas con alta condición corporal, se ha observado que al inicio de la estación sexual los niveles séricos de LH se incrementan antes que en las de baja condición corporal (Wright *et al.*, 1990; Snyder *et al.*, 1999). Oldham *et al.* (1990) demostraron que una disminución en la nutrición en los 6 meses previos puede retrasar el inicio de la estación ovulatoria y/o adelantar su final. En las cabras locales del norte subtropical de México confinadas y bien alimentadas, la disminución en la secreción de LH al final de la estación sexual se retrasa un mes con respecto a las hembras subalimentadas (Duarte *et al.*, 2008).

3.2. Características de los ciclos estrales

En las hembras ovinas y caprinas es característica la presentación de ciclos ovulatorios y/o estrales de duración anormal (cortos y largos). Sin embargo, las hembras con bajo nivel nutricional presentan una mayor proporción de ciclos anormales, los cuales suceden generalmente al principio y al final de la estación sexual (Rivera *et al.*, 2003; Lassoued y Rekik, 2005; Rondina *et al.*, 2005). En la transición entre el anestro y la estación sexual, las células luteales tienen una baja calidad debido a la inactividad gonadotrópica sostenida durante el anestro, lo que ocasiona una corta duración de los cuerpos lúteos formados y en consecuencia ciclos estrales y ovulatorios cortos (Chemineau *et al.*, 2006). Los ciclos largos son característicos del final de la estación sexual y pueden deberse a la persistencia anormal de un cuerpo lúteo maduro (Oldham y Lindsay, 1980). En las hembras con una condición corporal adecuada la progesterona secretada por el cuerpo lúteo y la oxitocina ovárica regulan la duración del ciclo estral determinando el momento de la señal luteolítica de la prostaglandina F_{2α} secretada por el endometrio (Berisha y Schams, 2005). Es probable que en las hembras subalimentadas exista un mal funcionamiento de este sistema y que el útero no envíe la señal luteolítica en el momento oportuno, ocasionando la persistencia del cuerpo lúteo y en consecuencia los ciclos largos (Scaramuzzi y Martin, 2008).

3.3. Influencia de la condición corporal sobre la tasa ovulatoria

Numerosos estudios han reportado que el nivel constante de alimentación de las hembras influye de manera importante sobre su tasa ovulatoria. En efecto, en las hembras que poseen adecuadas reservas de grasa corporal, la tasa ovulatoria es mayor que en aquellas con bajas reservas (Henniawati y Fletcher, 1986; Rhind y Mc Neilly, 1986; Forcada *et al.*, 1992). Sin embargo, un aumento en el nivel de nutrición puede incrementar la tasa ovulatoria. En ovejas con bajas reservas de grasa se observa que una menor cantidad de folículos son aptos para llegar a fases finales de desarrollo y ovular. No obstante, el restablecimiento de una adecuada alimentación resulta en un gradual incremento de la tasa de desarrollo de los folículos dominantes susceptibles de ovular (Rhind y McNeilly, 1986; Diskin *et al.*, 2003; Viñoles, 2003).

En el norte subtropical de México (Latitud 26° N) como en otras latitudes subtropicales, la mayoría de los caprinos son mantenidos en condiciones de pastoreo y consumen exclusivamente la vegetación nativa disponible durante aproximadamente 8-9 horas por día (Sáenz-Escárcega *et al.*, 1991). En consecuencia, estos animales están sujetos a importantes variaciones estacionales de disponibilidad de alimento, relacionadas con las desfavorables características de la precipitación pluvial. En esta área geográfica, la lluvia es casi inexistente de Noviembre a Mayo, lo cual produce una pronunciada escasez de alimento en dicho período (Sáenz-Escárcega *et al.*, 1991). En estas condiciones, solamente un 47% de hembras expuestas al

macho paren, y tienen una prolificidad promedio de 1.2 cabritos (Mellado y Hernández, 1996). Cuando este mismo tipo de hembras se expuso a machos sexualmente activos, la proporción de hembras que exhibieron un comportamiento estral fue similar (>90%) al observado en las hembras bien alimentadas mantenidas en confinamiento. No obstante, la prolificidad fue menor en las hembras en condiciones extensivas (1.6 cabritos) que en aquellas mantenidas en confinamiento (2.0 cabritos; Fitz-Rodríguez, 2004). Esta diferencia podría ser consecuencia de una tasa ovulatoria más baja en las hembras subalimentadas o por un incremento de la mortalidad embrionaria (Abecia *et al.*, 2006).

En las cabras locales de la Comarca Lagunera mantenidas en confinamiento y alimentadas adecuadamente, la estación sexual determinada por los estros y ovulaciones, inicia en Septiembre y termina en Febrero. En las hembras ovariectomizadas portadoras de un implante subcutáneo que libera niveles constantes de 17β -estradiol (OVX + E), el incremento en la secreción de LH, indicador del inicio de la estación sexual, es similar entre las hembras confinadas y bien alimentadas y las mantenidas en extensivo pastando la flora nativa del agostadero. En contraste, en las hembras en pastoreo, la disminución en la secreción de LH, indicadora del final de la estación sexual, ocurrió un mes antes que en las confinadas. Esta diferencia se debe probablemente a que el final de la estación sexual coincide con la estación de sequía, y en consecuencia, con una disminución de la disponibilidad de alimento (Duarte *et al.*, 2008). Los datos obtenidos en hembras OVX + E y los reportados por otros autores (Forcada *et al.*, 1982; Zarazaga *et al.*, 2005) sugieren que en las hembras subalimentadas de la Comarca Lagunera, la estación sexual puede ser diferente entre las hembras con alta y baja condición corporal.

3. OBJETIVOS

1. Determinar si 7 días de complementación alimenticia antes del efecto macho incrementa la tasa ovulatoria de las cabras manejadas bajo condiciones extensivas.
2. Comparar la duración de la estación sexual anual, las características de los ciclos estrales y la tasa ovulatoria de las cabras con baja y alta condición corporal.

4. HIPÓTESIS

1. Una complementación alimenticia 7 días antes del efecto macho incrementa la tasa ovulatoria de las cabras manejadas en pastoreo extensivo.
2. La baja condición corporal reduce la duración de la estación sexual, incrementa los ciclos estrales anormales y disminuye la tasa ovulatoria de las cabras.

5. ARTÍCULOS

Artículo 1. Publicado: Animal Reproduction Science 105 (2008) 409–416

The ovulation rate in anoestrous female goats managed under grazing conditions and exposed to the male effect is increased by nutritional supplementation

Artículo 2. En prensa: Animal Reproduction Science
doi:10.1016/j.anireprosci.2008.09.001

Body condition is associated with a shorter breeding season and reduced ovulation rate in subtropical goats

Artículo 1. The ovulation rate in anoestrous female goats managed under grazing conditions and exposed to the male effect is increased by nutritional supplementation

Artículo 2. Body condition is associated with a shorter breeding season and reduced ovulation rate in subtropical goats

6. DISCUSIÓN GENERAL

Los resultados de los dos estudios demuestran que en las cabras locales del norte subtropical de México, al igual que en las ovejas y cabras de otras razas, la nutrición juega un papel importante en la respuesta al efecto macho y en su comportamiento reproductivo anual (Heniwatti y Fletcher, 1986; Wright *et al.*, 1990; Forcada *et al.*, 1992; Mellado *et al.*, 1994; Molle *et al.*, 1997; Nottle *et al.*, 1997; Zarazaga *et al.*, 2005; Scaramuzzi *et al.*, 2006). En el primer estudio los porcentajes de hembras que manifestaron un comportamiento estral, que ovularon, y la tasa ovulatoria de las cabras que recibieron una complementación alimenticia antes del efecto macho utilizando machos sexualmente activos, fueron superiores que en las cabras que no fueron complementadas. Además, la complementación alimenticia redujo el intervalo entre la introducción de los machos y el inicio del comportamiento estral. La respuesta estral y ovulatoria del presente estudio es mayor a la reportada previamente en ovejas y cabras por otros investigadores (Wright *et al.*, 1990; Mellado *et al.*, 1994). Además, la respuesta estral en las hembras complementadas y no complementadas fue más rápida que la descrita en cabras mantenidas en pastoreo en la misma zona geográfica y expuestas a machos no tratados (Mellado *et al.*, 1994), lo que sugiere que el comportamiento sexual de los machos es un factor que influye la respuesta de las hembras. Nuestros resultados demuestran que 7 días de complementación alimenticia conjuntamente con el fuerte estímulo

proporcionado por los machos sexualmente activos, incrementaron la tasa ovulatoria en la primera ovulación inducida por los machos, así como el porcentaje de hembras que manifestaron un comportamiento estral. Estos datos concuerdan con lo reportado en ovejas (Molle *et al.*, 1997; Nottle *et al.*, 1997). Sin embargo, en nuestro estudio no se observó ningún efecto de la complementación alimenticia entre los días 6 y 9, cuando ocurrieron el segundo estro y ovulación. El incremento en la tasa ovulatoria en esta primera ovulación inducida por el macho puede deberse a que la complementación alimenticia promovió la foliculogénesis y disminuyó la atresia folicular, lo que permitió que un mayor número de folículos sobrevivieran y ovularan, incrementando así la proporción de hembras que ovularon y la tasa ovulatoria de éstas (Scaramuzzi *et al.*, 2006). La falta de incremento en la tasa ovulatoria de la segunda ovulación pudo deberse a que el efecto de la complementación de corto plazo no se sostuvo, porque probablemente la retroalimentación negativa del estradiol sobre el hipotálamo restauró rápidamente la homeostasis y la foliculogénesis retornó al estado pre-complementación (Viñoles *et al.*, 2005). Desde el punto de vista práctico, el incremento de la tasa ovulatoria en la primera ovulación inducida por el macho es poco útil, porque la proporción de cabras que pueden gestarse es muy baja debido a que la mayoría de los ciclos ovulatorios son de corta duración (Chemineau, 1987; Chemineau *et al.*, 2006; Delgadillo *et al.*, 2006). Por ello, es preferible incrementar la tasa ovulatoria de la segunda ovulación, cuando la mayor parte de las hembras pueden quedar preñadas debido a

que la mayoría de los ciclos ovulatorios son de duración normal y permiten mantener una gestación (Chemineau, 1987). Sería interesante determinar si una complementación alimenticia de 7 días a partir de que las hembras son expuestas a los machos incrementa la tasa ovulatoria de la segunda ovulación.

En el segundo estudio, la baja condición corporal en las cabras redujo la duración de la estación sexual y la tasa ovulatoria, e incrementó la proporción de ciclos estrales anormales (cortos y largos). Estos resultados coinciden con lo reportado previamente en cabras y ovejas (Henniawati y Fletcher, 1986; Forcada *et al.*, 1992; Viñoles *et al.*, 2002; Lassoued y Rekik, 2005; Rondina *et al.*, 2005). La corta duración de la estación sexual anual relacionada con la baja condición corporal de nuestras cabras locales coincide con lo referido por Forcada *et al.* (1992) y por Zarazaga *et al.* (2005). Sin embargo, en hembras de la raza utilizada en nuestro estudio, ovariectomizadas y portadoras de un implante que libera constantemente 17 β -estradiol, manejadas en confinamiento o en pastoreo de la flora nativa, el inicio de la estación sexual determinado por los niveles de la LH fue igual en ambos grupos. No obstante, el final de la estación sexual ocurrió antes en las cabras subalimentadas. Esto pudo deberse a que el inicio de la estación sexual ocurre durante la época de lluvias cuando la disponibilidad de alimento es alta. En contraste, el final de la estación sexual ocurrió durante la época de sequía, por lo que la escasez de alimento pudo haber adelantado el final de la estación sexual de las hembras en pastoreo (Duarte *et al.*,

2008). Nuestros resultados demuestran que la menor condición corporal modificó dramáticamente la duración de los ciclos estrales como se ha reportado previamente (Rondina *et al.*, 2005; Lassoued y Rekik, 2005) e incrementó la disociación estro-ovulación. Esto puede deberse en parte, a la reducción en la frecuencia de la liberación episódica de LH que compromete la manifestación de estro, la foliculogénesis y la ovulación (Foster *et al.*, 1989; Snyder *et al.*, 1999; Scaramuzzi *et al.*, 2006).

En el presente estudio, ambos grupos fueron confinados y alimentados permanentemente con dos niveles diferentes de alimentación, lo cual resultó en una baja o alta condición corporal. Esto podría explicar el retraso en el inicio y el adelanto del final de la estación sexual, así como la reducción de la tasa ovulatoria en las hembras con baja condición corporal. Sin embargo, otra posibilidad es que el sistema de explotación haya influido en el desarrollo y características de la estación sexual anual de los dos grupos. En efecto, en el presente estudio, el grupo con baja condición corporal fue mantenido desde su nacimiento hasta el inicio del experimento, en condiciones de pastoreo extensivo y por lo tanto en condiciones precarias de alimentación, mismas que fueron mantenidas durante el experimento, a diferencia del grupo confinado que recibió desde su nacimiento una alimentación adecuada. Esto pudo influir el desarrollo de la actividad sexual de los dos grupos. La subalimentación durante la etapa fetal y/o neonatal puede influenciar aspectos del desempeño reproductivo en la edad adulta

como la ciclicidad ovárica y la tasa ovulatoria (Gunn *et al.*, 1995; Rae *et al.*, 2002; Rhind, 2004).

Los resultados de los dos estudios demuestran que una complementación alimenticia de 7 días antes del efecto macho incrementa la tasa ovulatoria en la primera ovulación inducida por los machos, y que la baja condición corporal de las hembras acorta la duración de la estación sexual, reduce la tasa ovulatoria e incrementa la proporción de ciclos estrales anormales.

7. LITERATURA CITADA

- Abecia, J.A., Sosa, C., Forcada, F., Meikle, A., 2006. The effect of undernutrition on the establishment of pregnancy in the ewe. *Reprod. Nutr. Dev.* 46, 367-378.
- Bartlewski, P.M., Beard, A.P., Cook, S.J., Rawlings, N.C., 1998. Ovarian follicular dynamics during anoestrus in ewes. *J. Reprod. Fertil.* 113, 275-285.
- Berisha, B., Schams, D., 2005. Ovarian function in ruminants. *Domest. Anim. Endocrinol.* 29, 305-317.
- Chemineau, P., 1983. Effect on oestrus and ovulation of exposing creole goats to the male at three times of the year. *J. Reprod. Fertil.* 67, 65-72.
- Chemineau, P., 1987. Possibilities for using bucks to stimulate ovarian and oestrous cycles in anovulatory goats. A review. *Livest. Prod. Sci.* 17, 135-147.
- Chemineau, P., Daveau, A., Maurice, F., Delgadillo, J.A., 1992. Seasonality of oestrus and ovulation is not modified by subjecting female Alpine goats to a tropical photoperiod. *Small Rumin. Res.* 8, 299-312.
- Chemineau, P., Pellicer-Rubio, M.T., Lassoued, N., Khaldi, G., Monniaux, D., 2006. Male-induced short oestrous and ovarian cycles in sheep and goats: a working hypothesis. *Reprod. Nutr. Dev.* 46, 417-429.

- Delgadillo, J.A., Leboeuf, B., Chemineau, P., 1991. Decrease in the seasonality of sexual behavior and sperm production in bucks by exposure to short photoperiodic cycles. *Theriogenology*. 36, 755-770.
- Delgadillo, J.A., Chemineau, P., 1992. Abolition of the seasonal release of luteinizing hormone and testosterone in Alpine male goats (*Capra hircus*) by short photoperiodic cycles. *J. Reprod. Fertil.* 94, 45-55.
- Delgadillo, J.A., Canedo, G.A., Chemineau, P., Guillaume, D., Malpoux, B., 1999. Evidence for an annual reproductive rhythm independent of food availability in male creole goats in subtropical northern Mexico. *Theriogenology*. 52, 727-737.
- Delgadillo, J.A., Fitz-Rodríguez, G., Duarte, G., Véliz, F.G., Carrillo, E., Flores, J.A., Vielma, J., Hernandez, H., Malpoux, B., 2004. Management of photoperiod to control caprine reproduction in the subtropics. *Reprod. Fertil. Dev.* 16, 471–478.
- Delgadillo, J.A., Flores, J.A., Véliz, F.G., Duarte, G., Vielma, J., Hernandez, H., Fernandez, I.G., 2006. Importance of the signals provided by the buck for the success of the male effect in goats. *Reprod. Nutr. Dev.* 46, 391-400.
- Diskin, M.G., Mackey, D.R., Roche, J.F., Sreenan, J.M., 2003. Effects of nutrition and metabolic status on circulating hormones and ovarian follicle development in cattle. *Anim. Reprod. Sci.* 78, 345-370.

- Downing, J.A., Scaramuzzi, R.J., 1991. Nutrient effects on ovulation rate, ovarian function and the secretion of gonadotrophic and metabolic hormones in sheep. *J. Reprod. Fertil. Suppl.* 43, 209-227.
- Downing, J.A., Joss, J., Scaramuzzi, R.J., 1995a. A mixture of branched chain aminoacids leucine, isoleucine and valine increases ovulation rate in ewes when infused during the late luteal phase of oestrous cycle: an effect that may be mediated by insulin. *J. Endocrinol.* 145, 315-323.
- Downing, J.A., Joss, J., Scaramuzzi, R.J., 1995b. Ovulation rate and concentrations of gonadotrophics and metabolic hormones in ewes infused glucose during the late luteal phase of the oestrous cycle. *J. Endocrinol.* 146, 403-410.
- Duarte-Moreno, G. 2000. Estacionalidad reproductiva y efecto del fotoperiodo sobre la actividad ovulatoria de las hembras caprinas Criollas de la Comarca Lagunera. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Duarte, G., Flores, J.A., Malpaux, B., Delgadillo, J.A., 2008. Reproductive seasonality in female goats adapted to a subtropical environment persists independently of food availability. *Domest. Anim. Endocrinol.* 35, 362-370.
- Dunn, T.G., Moss, G.E., 1992. Effects of nutrient deficiencies and excesses on reproductive efficiency of livestock. *J. Anim. Sci.* 70, 1580-1593.
- Eldon, J., 1993. Effect of exogenous melatonin and exposure to a ram on the time of onset and duration of the breeding season in Icelandic sheep. *J. Reprod. Fertil.* 99, 1-6.

- Fitz-Rodríguez, G. 2004. Estimulación de la actividad reproductiva en cabras Criollas mantenidas en condiciones extensivas usando el efecto macho. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, Torreón, Coahuila, México.
- Flores, J.A., Véliz, F.G., Pérez-Villanueva, J.A., Martínez de la Escalera, G., Chemineau, P., Poindron, P., Malpoux, B., Delgadillo, J.A., 2000. Male reproductive condition is the limiting factor of efficiency in the male effect during seasonal anestrus in female goats. *Biol. Reprod.* 62, 1409-1414.
- Forcada, F., Abecia, J.A., Sierra, I., 1992. Seasonal changes in oestrus activity and ovulation rate in Rasa Aragonesa ewes maintained at two different body condition levels. *Small Rumin. Res.* 8, 313-324.
- Forcada, F., Abecia, J.A., 2006. The effect of nutrition on the seasonality of reproduction in ewes. *Reprod. Nutr. Dev.* 46, 355-365.
- Foster, D.L., Ebling, F.J., Micka, A.F., Vannerson, L.A., Bucholtz, D.C., Wood, R.I., Suttie, J.M., Fenner, D.E., 1989. Metabolic interfaces between growth and reproduction. I. Nutritional modulation of gonadotropin, prolactin, and growth hormone secretion in the growth limited female lamb. *Endocrinology.* 125, 342-350.
- Funston, R.N., Roberts, A.J., Hixon, D.L., Hallford, D.M., Sanson, D.W., Moss, G.E., 1995. Effect of acute glucose antagonism on hypophyseal hormones and concentrations of insulin-like growth factor (IGF)-I and IGF-binding proteins in serum, anterior pituitary, and hypothalamus of ewes. *Biol. Reprod.* 52, 1179-1186.

- Gebbie, F.E., Forsyth, I.A., Arendt, J., 1999. Effects of maintaining solstice light and temperature on reproductive activity, coat growth, plasma prolactin and melatonin in goats. *J. Reprod Fertil.* 116, 25-33.
- Gunn, R.G., Doney, J.M., 1975. The interaction of nutrition and body condition at mating on ovulation rate and early embryo mortality in Scottish Blackface ewes. *J. Agric. Sci.* 85, 465-470.
- Gunn, R.G., Maxwell, T.J., Sim, D.A., Jones, J.R., James, M.E., 1991. The effect of level of nutrition prior to mating on the reproductive performance of ewes of two Welsh breeds in different levels of body condition. *Anim. Prod.* 52, 157-163.
- Gunn, R.G., Sim, D.A., Hunter, E.A., 1995. Effects of nutrition *in utero* and in early life on the subsequent lifetime reproductive performance of Scottish Blackface ewes in two management systems. *Anim. Sci.* 60, 223-230.
- Henniawati, Fletcher, I.C., 1986. Reproduction in Indonesian sheep and goats at two levels of nutrition. *Anim. Reprod. Sci.* 12, 77-84.
- Imakawa, K., Day, M.L., Salesky, D.D., Clutter, A., Kittok, R.J., Kinder, J.E., 1987. Effects of 17 beta-estradiol and diets varying in energy on secretion of luteinizing hormone in beef heifers. *J. Anim. Sci.* 64, 805-815.
- Jones, J.I., Clemmons, D.R., 1995. Insulin-like growth factors and their binding proteins: biological actions. *End. Rev.* 16, 16-34.
- Karsch, F.J., Goodman, R.L., Legan, S.J., 1980. Feedback basis of seasonal breeding: test of a hypothesis. *J. Reprod. Fertil.* 58, 521-535.

- Karsch, F.J., Bittman, E.L., Foster, D.L., Goodman, R.L., Legan, S.J., Robinson, J.E., 1984. Neuroendocrine basis of seasonal reproduction. *Recent Prog. Horm. Res.* 40,185-232.
- Karsch, F.J., 1987. Central actions of ovarian steroids in the feedback regulation of pulsatile secretion of luteinizing hormone. *Ann. Rev. Physiol.* 49, 365-382.
- Karsch, F.J., Cummins, J.T. Thomas, G.B., Clarke, I.J., 1987. Steroid feedback inhibition of pulsatile secretion of gonadotropin-releasing hormone in the ewe. *Biol. Reprod.* 36, 1207-1218.
- Khaldi, G., 1984. Variations saisonnières de l'activité ovarienne, du comportement d'oestrus et la durée de l'anoestrus post-partum des femelles ovines de race Barbarine: influences du niveau alimentaire et la présence du mâle. Thèse de Doctorat. Université des Sciences et Techniques du Languedoc. France.
- Kleemann, D.O., Walker, S.K., Walkley, J.R.W., Ponzony, R.W., Smith, D.H., Grimson, R.J., Seamark, R.F., 1991. Effect of pre-mating nutrition on reproductive performance of Booroola Merino X South Australian Merino ewes. *Anim. Reprod. Sci.* 26, 269-279.
- Knight, T.W., Oldham, C.M., Lindsay, D.R., 1975. Studies in ovine infertility in agricultural regions in Western Australia: the influence of a supplement of lupins (*lupinus angustifolius* cv.Uniwhite) at joining on the reproductive performance of ewes. *Aust. J. Agric. Res.* 26, 567-575.

- Lassoued, N., Khaldi, G., 1993. Études sur l'influence du niveau alimentaire avant et après la mise bas sur la réponse des brebis de race Barbarine a l' "effet mâle" en Tunisie. In: Improving the productivity of indigenous african livestock. Results of FAO/IAEA/DGIS. Coordinated research programmes organized by the joint FAO/IAEA division of nuclear techniques in food and agriculture. 108, 59-66.
- Lassoued, N., Rekik, M., Mahouachi, M., Ben Hamouda, M., 2004. The effect of nutrition prior to and during mating on ovulation rate, reproductive wastage, and lambing rate in three sheep breeds. *Small Rumin. Res.* 52, 117-125.
- Lassoued, N., Rekik, M., 2005. Variations saisonnières de l'oestrus et de l'ovulation chez la chèvre locale Maure en Tunisie. *Revue Élev. Méd. Vét. Pays Trop.* 58, 69-70.
- Legan, S.J., Karsch, F.J., 1979. Neuroendocrine regulation of the estrous cycle and seasonal breeding in the ewe. *Biol. Reprod.* 20, 74-85.
- Lincoln, G.A., Short, R.V., 1980. Seasonal breeding: Nature's contraceptive. *Recent Prog. Horm. Res.* 36, 1-52.
- Lindsay, D.R., Knight, T.W., Smith, J.F., Oldham, C.M., 1975. Studies in ovine fertility in agricultural regions of Western Australia: Ovulation rate, fertility and lambing performance. *Aust. J. Agric. Res.* 26, 189-198.
- Malpaux, B., 2000. The neuroendocrine control of seasonal rhythms. In: Conn, P.M., Freeman, M.E. (Editors). *Neuroendocrinology in Physiology and Medicine*. Humana Press Inc. Totowa New Jersey. p 435-451.

- Martin, G.B., Oldham, C.M., Cognié, Y., Pearce, D.T., 1986. The physiological responses of anovulatory ewes to the introduction of rams—a review. *Livest. Prod. Sci.* 15, 219-247.
- Martin, GB., Hötzel, MJ., Blache, D., Walkden-Brown, SW., Blackberry, MA., Boukhliq, R., Fisher, JS., Miller, DW., 2002. Determinants of the annual pattern of reproduction in mature male Merino and Suffolk sheep: modification of responses to photoperiod by an annual cycle in food supply. *Reprod. Fertil. Dev.* 14,165-175.
- Martin, GB., Rodger, J., Blache, D., 2004. Nutritional and environmental effects on reproduction in small ruminants. *Reprod. Fertil. Dev.* 16, 491-501.
- Martin, G.B., Kadokawa, H., 2006. “Clean, green and ethical” animal production. Case study: Reproductive efficiency in small ruminants. *J. Reprod. Dev.* 52, 145-152.
- McGuire, M.A., Vicini, J.L., Bauman, D.E., Veenhuizen, J.J., 1992. Insulin-like growth factors and binding proteins in ruminants and their nutritional regulation. *J. Anim. Sci.* 70, 2901-2910.
- Mellado, M., Vera, A., Loera, H., 1994. Reproductive performance of crossbred goats in good or poor body condition exposed to bucks before breeding. *Small Rumin. Res.* 14, 45-48.
- Mellado, M., Hernández, J.R., 1996. Ability of androgenized goat wethers and does to induce estrus in goats under extensive conditions during anestrus and breeding seasons. *Small Rumin. Res.* 23, 37-42.

- Molle, G., Landau, S., Branca, A., Sitzia, M., Fois, N., Ligios, S., Casu, S., 1997. Flushing with soybean meal can improve reproductive performances in lactating Sarda ewes on a mature pasture. *Small Rumin. Res.* 17, 245-254.
- Nottle, M.B., Kleemann, D.O., Grosser, T.I., Seemark, R.F., 1997. Evaluation of a nutritional strategy to increase ovulation rate in Merino ewes mated in late spring-early summer. *Anim. Reprod. Sci.* 47, 255-261.
- O'Callaghan, D., Donovan, A., Sunderland, S.J., Boland, M.P., Roche, J.F., 1994. Effect of the presence of male and female flockmates on reproductive activity in ewes. *J. Reprod. Fertil.* 100, 497-503.
- Oldham, C.M., Martin, G.B., Knight, T.W., 1978/1979. Stimulation of seasonally anovular Merino ewes by rams. I. Time from introduction of the rams to the preovulatory LH surge and ovulation. *Anim. Reprod. Sci.* 1, 283-290.
- Oldham, C.M., Lindsay, D.R., 1980. Laparoscopy in the ewe: A photographic record of the ovarian activity of ewes experiencing normal or abnormal estrous cycles. *Anim. Reprod. Sci.* 3, 119-124.
- Oldham, C.M., Lindsay, D.R., 1986. The minimum period of intake of lupin grain required by ewes to increase their ovulation rate when grazing dry summer pasture. In: Lindsay, D.R., Pearce, D.T. (Editors). *Reproduction in sheep*. School of Agriculture (Animal Science). The University of Western Australia, Perth 6009. p 274-276.

- Oldham, C.M., Lindsay, D.R., Martin, G.B., 1990. Effects of seasonal variation of live weight on the breeding activity of Merino ewes. In: Oldham, C.M., Martin, G.B., Purvis, I.W. (Editors). *Reproductive Physiology of Merino Sheep: Concepts and Consequences*. School of Agriculture (Animal Science). The University of Western Australia, Perth 6009. p 41-57.
- Ortavant, R., Pelletier, J., Ravault, J.P., Thimonier, J., Volland-Nail, P., 1985. Photoperiod: main proximal and distal factor of the circannual cycle of reproduction in farm mammals. *Oxford Rev. Reprod. Biol.* 7, 305-345.
- Ortavant, R., Boquier, F., Pelletier, J., Ravault, J.P., Thimonier, J., Volland-Nail, P., 1988. Seasonality of reproduction in sheep and its control by photoperiod. *Aust. J. Biol. Sci.* 41, 69-85.
- Pearce, G.P., Oldham, C.M., 1988. Importance of non-olfactory ram stimuli in mediating ram-induced ovulation in the ewe. *J. Reprod. Fertil.* 84, 333-339.
- Pérez-Clariget, R., Forsberg, M., Rodriguez-Martinez, H. 1998. Seasonal variation in live weight, testes size, testosterone, LH secretion, melatonin and thyroxine in Merino and Corriedale rams in a subtropical climate. *Acta Vet. Scand.* 39, 35-47.
- Perkins, A., Fitzgerald, J.A., 1994. The behavioral component of the ram effect: The influence of ram sexual behavior on the induction of estrus in anovulatory ewes. *J. Anim. Sci.* 72, 51-55.
- Prudhomme, C., 1732. *De la propagation de l'espèce des Bêtes à laine: La nouvelle maison rustique ou économie générale de tous les biens de*

campagne: La manière de les entretenir & de les multiplier; Donnée ci-devant au public par le sieur Liger, Quatrième édition, augmentée considérablement, & mise en meilleur ordre; avec la vertu des simples, l'apothicairerie & les décisions du Droit-François sur les Matières Rurales. Tome premier. A Paris. 341-345.

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

Rae, M.T., Rhind, S.M., Kyle, C.E., Miller, D.W., Brooks, A.N., 2002. Maternal undernutrition alters triiodothyronine concentrations and pituitary response to GnRH in fetal sheep. *J. Endocrinol.* 173, 449-455.

Rattray, P.V., Jagusch, K.T., Smith, J.F., Winn, G.W., Maclean, K.S., 1981. Effects of genotype, liveweight, pasture type and feeding level on ovulation responses in ewes. *Proceedings: N.Z. Society of Animal Production.* 41, 174-182.

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

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

Rhind, S.M., McKelvey, W.A.C., McMillen, S., Gunn, R.G., Elston, D.A., 1989. Effect of restricted food intake, before and/or after mating, on the reproductive performance on Greyface ewes. *Anim. Prod.* 48, 149-155.

- Rhind, S.M., 2004. Effects of maternal nutrition on fetal and neonatal reproductive development and function. *Anim. Reprod. Sci.* 82-83, 169-181.
- Rivera, G.M., Alanis, G.A., Chaves, M.A., Ferrero, S.B., Morello, H.H., 2003. Seasonality of estrus and ovulation in Creole goats of Argentina. *Small Rumin. Res.* 48, 109-117.
- Robinson, J.J., 1990. Nutrition in the reproduction of farm animals. *Nutr. Res. Rev.* 3, 253-276.
- Rondina, D., Freitas, V.J.F., Spinaci, M., Galeati, G., 2005. Effect of nutrition on plasma progesterone levels, metabolic parameters and small follicles development in unstimulated goats reared under constant photoperiod regimen. *Reprod. Dom. Anim.* 40, 548-552.
- Sáenz-Escárcega, P., Hoyos, G., Salinas, H., Martínez, M., Espinoza, J.J., Guerrero, A., Contreras, E., 1991. Establecimiento de módulos caprinos con productores cooperantes. En: *Evaluación de módulos caprinos en la Comarca Lagunera*. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias: Torreón, Coahuila, México. 1, 24-34.
- SAGARPA, 2007. *Situación Actual de la Actividad Agropecuaria*. Región Lagunera Coahuila. p 7.
- Scaramuzzi, J.R., Campbell, B.K., Downing, J.A., Kendall, N.R., Khalid, M., Muñoz-Gutiérrez, M., Somchit, A., 2006. A review of the 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.
- Scaramuzzi, R.J., Martin, G.B., 2008. The importance of interactions among nutrition, seasonality and socio-sexual factors in the development of hormone-free methods for controlling fertility. *Reprod. Dom. Anim.* 43 (Suppl. 2), 129-136.
- Shillo, K.K., 1992. Effects of dietary energy on control of luteinizing hormone secretion in cattle and sheep. *J. Anim. Sci.* 70, 1271-1282.
- Signoret, J.P., Fulkerson, W.J., Lindsay, D.R., 1982/83. Effectiveness of testosterone-treated wethers and ewes as teasers. *Appl. Anim. Ethol.* 9, 37-45.
- Smith, J.F., Stewart, R.D., 1990. Effects of nutrition on the ovulation rate of ewes. In: Oldham, C.M., Martin, G.B., Purvis, I.W. (Editors). *Reproductive Physiology of Merino Sheep. Concepts and Consequences: School of Agriculture (Animal Science). The University of Western Australia, Perth 6009.* p 85-101.
- Snyder, J.L., Clapper, J.A., Roberts, A.J., Sanson, D.W., Hamernick, D.L., Moss, G.E., 1999. Insulin-Like Growth Factor-I, insulin-like growth factor-binding proteins, and gonadotropins in the hypothalamic-pituitary axis and serum of nutrient-restricted ewes. *Biol. Reprod.* 61, 219-224.
- Tanaka, T., Akaboshi, N., Inoue, Y., Kamomae, H., Kaneda, Y., 2002. Fasting-induced suppression of pulsatile luteinizing hormone secretion is

- related to body energy status in ovariectomized goats. *Anim. Reprod. Sci.* 72, 185-196.
- Teleni, E., King, W.R., Rowe, J.B., Mc Dowell, G.H. 1989a. Lupins and energy-yielding nutrients in ewes. 1. Glucose and acetate biokinetics and metabolic hormones in sheep fed a supplement of lupin grain. *Aust. J. Agric. Res.* 40, 913-924.
- Teleni, E., Rowe, J.B., Croker, K.P., Murray, P.J., King, W.R., 1989b. Lupins and energy-yielding nutrients in ewes. II. Responses in ovulation rate in ewes to increased availability of glucose, acetate and amino acids. *Reprod. Fertil. Dev.* 1, 117-125.
- Thimonier, J., Mauléon, P., 1969. Variations saisonnières du comportement d'œstrus et des activités ovarienne et hypophysaire chez les ovins. *Biol. Anim. Biochim. Biophys.* 9, 233-250.
- Underwood, E.J., Shier, F.L., Davenport, N., 1944. Studies in sheep husbandry in W.A.V. The breeding season of Merino crossbred and British breed ewes in the agricultural districts. *J. Dep. Agric. West. Aust.* 11, 135-143.
- Ungerfeld, R., 2007. Socio-sexual signalling and gonadal function: Opportunities for reproductive management in domestic ruminants. In: Juengel, J.L., Murray, J.F., Smith, M.F. (Editors). *Reproduction in Domestic Ruminants*. Nottingham University Press. p 207-221.
- Vielma-Sifuentes J., 2006. El comportamiento sexual, las vocalizaciones y el olor del macho cabrío estimulan la secreción de LH, el estro y la

- ovulación en las cabras sometidas al efecto macho. Tesis de Doctorado. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, Torreón, Coahuila, México.
- Viñoles, C., Forsberg, M., Banchemo, G., 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., 2003. Effect of nutrition on follicle development and ovulation rate in the ewe. Doctoral Thesis. Swedish University of Agricultural Sciences. Uppsala, Sweden.
- Viñoles, C., Forsberg, M., Martin, G.B., Cajarville, C., Repetto, J., Meikle, A., 2005. Short-term nutritional supplementation of ewes in low body condition affects follicle development due to an increase in glucose and metabolic hormones. *Reproduction.* 129, 299–309.
- Walkden-Brown, S.W., Restall, B.J., Norton, B.W., Scaramuzzi, R.J., Martin, G.B., 1994. Effect of nutrition on seasonal patterns of LH, FSH and testosterone concentration, testicular mass, sebaceous gland volume and odour in Australian cashmere goats. *J. Reprod. Fertil.* 102, 351-360.
- Walkden-Brown, S.W., Martin, G.B., Restall, B.J., 1999. Role of male-female interactions in regulating reproduction in sheep and goats. *J. Reprod. Fertil. Suppl.* 52, 243-257.
- Walkden-Brown, SW., Bocquier, F., 2000. Nutritional regulation of reproduction in goats. *Proceedings: 7th International Conference on Goats: Tours, France.* 1, 389-395.

- Wilkins, J.F., 1997. Method of stimulating ovulation rate in Merino ewes may affect conception but not embryo survival. *Anim. Reprod. Sci.* 47, 31-42.
- Wright, P.J., Geytenbeek, P.E., Clarke I.J., 1990. The influence of nutrient status of post-partum ewes on ovarian cyclicity and on the oestrous and ovulatory responses to ram introduction. *Anim. Reprod. Sci.* 23, 293-303.
- Zarazaga, L.A., Guzmán, J.L., Domínguez, C., Pérez, M.C., Prieto, R., 2005. Effect of plane of nutrition on seasonality of reproduction in Spanish Payoya goats. *Anim. Reprod. Sci.* 87, 253-267.