

**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA
ANTONIO NARRO
UNIDAD LAGUNA
DIVISIÓN REGIONAL DE CIENCIA ANIMAL**



**MÉTODOS DE INDUCCIÓN DE LA ACTIVIDAD SEXUAL EN MACHOS OVINOS
Y CAPRINOS**

POR

ISABEL CHÁVEZ GARCÍA

MONOGRAFÍA

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL PARA

OBTENER EL TÍTULO DE:

MÉDICO VETERINARIO ZOOTECNISTA

TORREÓN, COAHUILA

DICIEMBRE DE 2015

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO
UNIDAD LAGUNA
DIVISIÓN REGIONAL DE CIENCIA ANIMAL

MÉTODOS DE INDUCCIÓN DE LA ACTIVIDAD SEXUAL EN MACHOS OVINOS
Y CAPRINOS.

POR
ISABEL CHÁVEZ GARCÍA

MONOGRAFÍA

QUE SE SOMETE A LA CONSIDERACIÓN DEL H. JURADO EXAMINADOR
COMO REQUISITO PARCIAL PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

MÉDICO VETERINARIO ZOOTECNISTA

APROBADA POR

PRESIDENTE:

MC. GERARDO ARELLANO RODRÍGUEZ

VOCAL:

DR. OSCAR ÁNGEL GARCÍA

VOCAL:

DRA. LETICIA ROMANA GAYTÁN ALEMÁN

VOCAL SUPLENTE:

MC. MARTHA VIANEY PERALES GARCÍA

Ramón A. Delgado G.

MC. RAMÓN ALFREDO DELGADO GONZÁLEZ
COORDINADOR DE LA DIVISIÓN REGIONAL DE CIENCIA ANIMAL



TORREÓN, COAHUILA

DICIEMBRE DE 2015

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA AGRARIA ANTONIO NARRO
UNIDAD LAGUNA
DIVISIÓN REGIONAL DE CIENCIA ANIMAL

MÉTODOS DE INDUCCIÓN DE LA ACTIVIDAD SEXUAL EN MACHOS OVINOS
Y CAPRINOS

POR
ISBEL CHÁVEZ GARCÍA

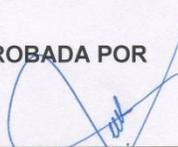
MONOGRAFÍA

QUE SE SOMETE A LA CONSIDERACIÓN DEL COMITÉ DE ASESORÍA COMO
REQUISITO PARCIAL PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

MÉDICO VETERINARIO ZOOTECNISTA

APROBADA POR

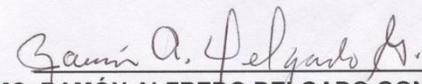
ASESOR PRINCIPAL:


MC. GERARDO ARELLANO RODRÍGUEZ

ASESOR:


DR. OSCAR ÁNGEL GARCÍA




MC. RAMÓN ALFREDO DELGADO GONZÁLEZ
COORDINADOR DE LA DIVISIÓN REGIONAL DE CIENCIA ANIMAL

TORREÓN, COAHUILA

DICIEMBRE DE 2015

TABLA DE CONTENIDO

INDICE DE FIGURAS.....	ii
RESUMEN.....	iii
1 INTRODUCCIÓN	1
2. REVISIÓN DE LITERATURA.....	2
2.1. Estacionalidad reproductiva en el macho	2
2.2 Cambios estacionales en las características seminales y actividad testicular del macho	4
2.3 Control endocrino de la estacionalidad sobre la reproducción en el macho.....	8
2.4. Importancia de las interacciones socio-sexuales en ovinos y caprinos.....	11
2.5. Estimulo socio sexual.....	14
2.6 Importancia de las feromonas en la bioestimulación sexual.....	15
2.6. Bioestimulación sexual de ovinos y caprinos	17
2.6.1 Formas de bioestimulación sexual.	18
2.6.2 Efecto macho-hembra.....	19
2.6.3 Efecto hembra-macho.....	22
2.7 Tratamientos para inducir la actividad sexual en el macho	24
2.7.1 Tratamientos fotoperiódicos.....	24
2.7.2 Fotoperiodo	25
2.8 Tratamientos hormonales	27
2.8.1 Testosterona	27
2.8.2 GnRH.....	28
2.8.4 Melatonina	29
2.8.5 Glutamato	32
2.8.6 Kisspeptinas (Kp)	35
3 Conclusiones	37
4. LITERATURA CITADA.....	38

INDICE DE FIGURAS

No.	TITULO DE FIGURAS	PAG.
1	Modelo de regulación temporal de la estacionalidad reproductiva en ovejas de la raza Suffolk (42N°).	4
2	Variaciones estacionales de la producción espermática y del peso testicular en borregos Ile-de-France.	7
3	Control neuroendocrino de la reproducción en el macho	10
4	Representación esquemática de la asociación de descargas de la unidad de actividad múltiple (MUA) con la hormona liberadora de gonadotropinas (GnRH) sobre los pulsos de la hormona luteinizante (LH).	16
5	Representación esquemática del impacto del estímulo socio-sexual de un prospectivo empadre sobre la fisiología reproductiva de la hembra ovina (“efecto macho) y el macho ovino (“efecto hembra”).	23
6	Vías neuronales propuestas por las que los AAE influyen en la secreción hormonal	34
7	La Kisspeptina estimula la secreción de GnRH por un efecto directo sobre las neuronas de GnRH, la mayoría de los cuales expresan el receptor kisspeptina, GPR54.	36

RESUMEN

El presente trabajo tiene como objetivo recapitular la literatura disponible sobre los métodos que existen para lograr la inducción de la actividad sexual en el macho ovino y caprino durante la época de inactividad sexual, así como los factores que influyen sobre las respuesta endocrina y su reproducción, conocer las ventajas y desventajas de la utilización de los métodos de inducción de la actividad sexual. Incluye una descripción de los fundamentos endocrinos básicos, sobre la manifestación del comportamiento sexual en el macho, así como una breve reseña de la espermatogénesis. También abarca una descripción de aquellos efectos de las interacciones socio-sexuales, bioestimulación sexual, así como la importancia de las feromonas sobre la respuesta reproductiva de la hembra y del macho. Además, se revisan aspectos de fotoperiodo, y cómo estos pueden afectar el éxito reproductivo. Se describen aspectos relacionados con los diferentes tratamientos para la inducción del comportamiento durante la inactividad sexual del macho.

PALABRA CLAVE: Actividad sexual, Métodos de inducción, Reposo sexual, Comportamiento sexual y Bioestimulación.

1 INTRODUCCIÓN

El control de los eventos reproductivos en los pequeños rumiantes ocurre a través de mecanismos de retroalimentación entre hormonas, el sistema nervioso central, y las gónadas. En este sentido, diversos factores internos (endocrinología, genética, edad, experiencia, etc.) y medioambientales (fotoperiodo, temperatura, nutrición, interacciones socio-sexuales, etc.), son interpretados por el sistema nervioso central, repercutiendo sobre la respuesta endócrina y por lo tanto sobre la reproducción (Hawken y Martin, 2012; Ungerfeld, 2012, Giriboni, 2014). Para contrarrestar la inactividad reproductiva en ovinos y caprinos es necesario la utilización de métodos de inducción de la actividad reproductiva tanto en el macho como la hembra (Veliz-Deraset *et al.*, 2006, Carrillo *et al.*, 2014; Luna-Orozco *et al.*, 2012; Ángel-García *et al.*, 2015), el cual puede ser a través del “efecto macho” (Luna-Orozco *et al.*, 2012; Hawken y Martín, 2012), o “efecto hembra-hembra” (Duarte *et al.*, 2010; Hawken y Martín, 2012). En los últimos años se han desarrollado varios métodos para controlar la actividad reproductiva de la reproducción de los pequeños rumiantes, algunos de estos métodos implican la administración de hormonas exógenas para inducir el comportamiento sexual en el macho cabrío (Luna-Orozco *et al.*, 2012; Ángel-García *et al.*, 2015), o en la hembra (Rodríguez-Martínez *et al.*, 2013). Algunos otros no incluyen hormonas, sino sólo “métodos naturales”, tales como el control fotoperiódico (Delgadillo *et al.*, 2001). Sin embargo, los tratamientos fotoperiódicos son muy costosos y requieren de mucho tiempo comparado con los demás métodos hormonales. Por lo anterior, el objetivo de este trabajo fue revisar los métodos de inducción de la actividad reproductiva en el macho ovino y caprino durante la época de inactividad sexual, así como conocer las ventajas y desventajas de la utilización de estos métodos de inducción.

2. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1. Estacionalidad reproductiva en el macho

La estacionalidad de la reproducción, es un mecanismo de adaptación desarrollado por algunos mamíferos como parte del proceso de selección natural, y que esta es una estrategia para que algunos pequeños rumiantes puedan minimizar el impacto negativo del ambiente (temperatura, humedad y disponibilidad de alimento) para lograr la supervivencia de las crías (Chemineau *et al.*, 2010; Arroyo, 2011), por lo tanto, la eficiencia reproductiva en los sistemas de producción de cabras va estar limitada por la estacionalidad reproductiva (Estrada-Córtes *et al.*, 2009), así como en los ovinos (Arroyo, 2011).

La duración de la estacionalidad reproductiva en el macho cabrío puede ser afectada por varios factores entre los cuales se encuentra la raza, la latitud, fotoperiodo, y la alimentación entre otros (Duarte *et al.*, 2008; Meza-Herrera, 2012; Meza-Herrera y Tenasempere, 2012; Carrillo *et al.*, 2014), este periodo de inactividad ó reposo sexual en los pequeños rumiantes cómo las ovejas esta dado en respuesta a un patrón estacional y que este patrón es de duración e intensidad variable entre razas (Thiery *et al.*, 2002),. Por ejemplo, la actividad reproductiva de la estacionalidad en el macho cabrío (26° Latitud norte), está caracterizada por una alternancia de un periodo de reposo sexual seguido por un periodo de actividad sexual (Duarte *et al.*, 2008).

Uno de los factores ambientales primarios que regula este patrón de la estacionalidad reproductiva en los pequeños rumiantes es el fotoperiodo (Arroyo, 2011). Se conoce que los ovinos y caprinos poseen sistema neurofisiológico y que este en respuesta a la señal luminosa es capaz de transformarla en una señal hormonal a través de la síntesis de melatonina, y de esta manera detectan las variaciones anuales en la duración del fotoperiodo (Chemineau *et al.*, 1992). Además, se ha demostrado que el origen de la raza determina el comportamiento reproductivo estacional; por lo tanto, las razas originarias de latitudes altas ($>35^\circ$) presentan una marcada estacionalidad reproductiva (Karsch *et al.*, 1984; Malpoux *et al.*, 1997).

En las ovejas el fotoperiodo es considerado el principal factor que controla la estacionalidad reproductiva (Malpoux *et al.*, 1997; Arroyo, 2011). En la **Figura 1**, se muestra el efecto de la de la estacionalidad reproductiva y su regulación en ovejas. El efecto del fotoperiodo sobre la sincronización del ritmo endógeno, el cual va a provocar un efecto inhibitorio (días largos) y un efecto estimulante (días cortos) para mantener la actividad reproductiva con una duración normal. (Toledano-Díaz, 2007).

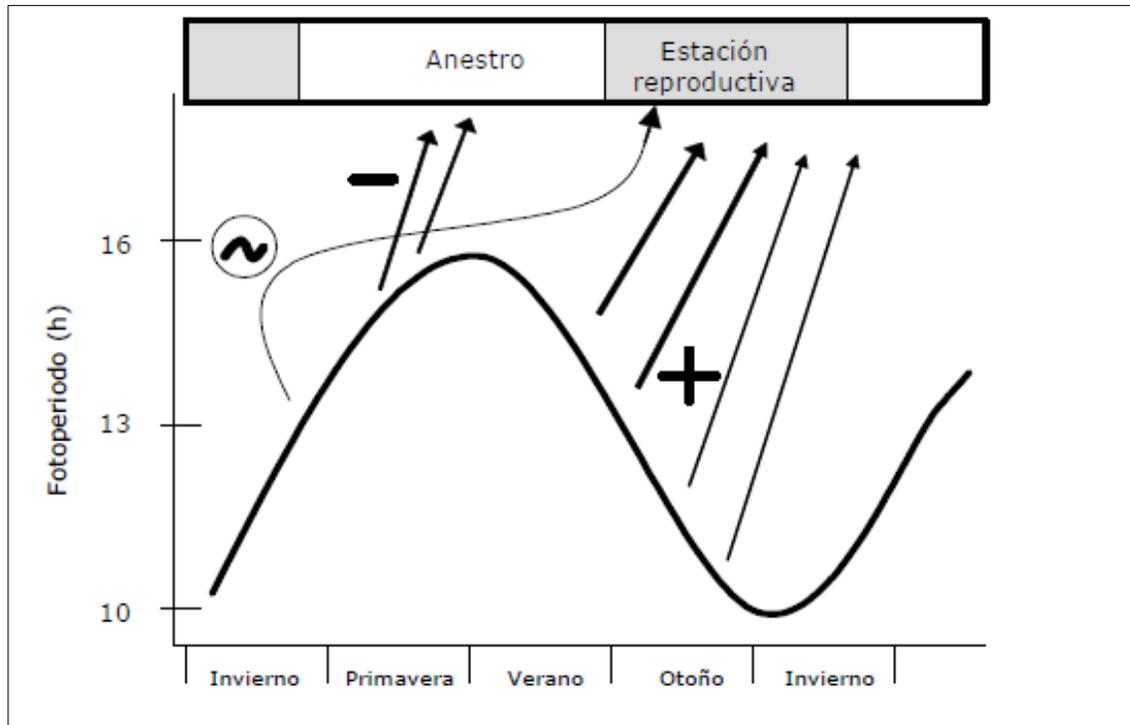


Figura 1. Modelo de regulación temporal de la estacionalidad reproductiva en ovejas de la raza Suffolk (42N^o). Efecto del fotoperíodo de sincronización del ritmo endógeno (~). Efecto inhibitorio (-) y efecto estimulante (+) del fotoperíodo para mantener la actividad reproductiva con una duración normal. (Tomado de Toledano-Díaz, 2007).

2.2 Cambios estacionales en las características seminales y actividad testicular del macho

El comportamiento sexual y la calidad del semen son los principales factores que limitan la eficiencia reproductiva del macho durante el año. Estos factores podrían variar de acuerdo con la raza, ubicación geográfica, estación del año (Chemineau, 1986; Barkawiet *al.*, 2006), tamaño testicular y circulación de hormonas gonadotropinas (Kayaet *al.*, 1999; Lincoln y Short, 1980). El macho presenta anualmente dos etapas fisiológicas bien definidas. La cual consiste en

una fase de reposo sexual (días largos), con disminución o cese de la espermatogénesis y la libido. (Barrell *et al.*, 1992). La otra etapa fisiológica, conocida como época reproductiva (días cortos), que se caracteriza por el restablecimiento de la espermatogénesis, y el deseo sexual (Karsch *et al.*, 1984; Malpoux *et al.*, 1997). A nivel testicular se encuentran células somáticas que son el blanco de LH y FSH entre las cuales la LH que se produce de manera pulsátil es la encargada de controlar la secreción de testosterona (Bustos-Obregón, 2012). En las cabras locales de la Comarca Lagunera la estación sexual se desarrolla durante el otoño y el invierno (septiembre-marzo) (Duarte *et al.*, 2008), mientras que en los machos cabríos la inactividad sexual se desarrolla en primavera y verano (Delgadillo *et al.*, 1999), periodo en el cual la espermatogénesis es mínima y máxima en el otoño e invierno, la cual se caracteriza porque los machos manifiestan un intenso comportamiento sexual, olor y elevadas concentraciones de testosterona plasmática (Delgadillo *et al.*, 1999).

Estudios han demostrado que la estación del año tiene un efecto sobre la calidad seminal y la estructura histológica del testículo, en los machos cabríos de la raza Zuraibide Egipto, (Latitudes 31°E, 30°N), se encontró que durante el otoño (estación de reproducción natural), los túbulos seminíferos ocuparon el 76.6% y que las capas espermáticas fueron mayores cuando se comparó el invierno contra la primavera (Barkawiet *et al.*, 2006), y que además las estructuras histológicas del testículo mostraron una clara diferencia entre las estaciones siendo más activo en verano y otoño que en la primavera e invierno, ya que se considera que el número

de capas espermáticas es el mejor indicador de la actividad testicular para el proceso de la espermatogénesis (Barkawi *et al.*, 2006).

Barkawi *et al.* (2006), afirman que la disminución de la libido y de la calidad del semen en machos de raza Zairaibide Egipto durante la época de primavera, posiblemente, pudo atribuirse al bajo nivel de testosterona circulante en plasma de estos machos y una reducción en el espesor de los túbulos seminíferos, debido al menor número de capas espermáticas.

Otros resultados obtenidos sobre la producción espermática anual en machos cabríos de la Comarca Lagunera demuestran un efecto significativo cuando se compara a la época del año sobre el volumen del eyaculado, observándose el mayor volumen en el mes de diciembre (1.23 ± 0.11 ml), después de este mes se vio una disminución y en febrero se registró (0.93 ± 0.08 ml), posteriormente en el mes de junio se observó un pico más elevado de (1.44 ± 0.07 ml) (Delgadillo *et al.*, 1999).

El aumento en el índice de semen y la libido sexual coincidió con un aumento de la el porcentaje de tejido testicular ocupado por el seminífero túbulos (65-72%) y la actividad espermatogénica deducida a partir del espesor de los túbulos seminíferos, alcanzando el doble de la registrada en la primavera (Barkawi *et al.*, 2006).

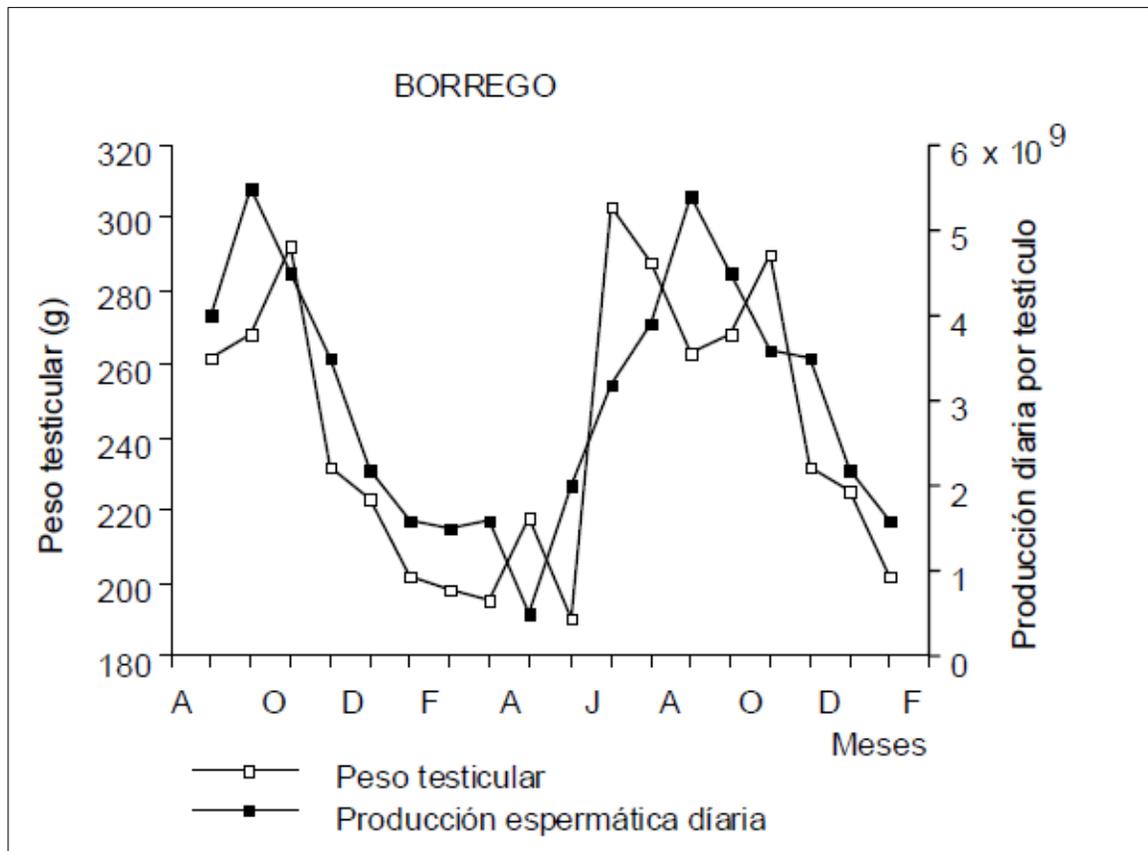


Figura 2. Variaciones estacionales de la producción espermiática y del peso testicular en borregos Ile-de-France (Tomado de Chemineau *et al.*, 2003).

Es evidente que la estación del año tiene un efecto negativo sobre la morfología espermiática en carneros y que el mes tiene una influencia sobre la calidad seminal (Perez-Clariget *et al.*, 2011; Barkawiet *et al.*, 2006). Lo anterior, se reafirma con datos encontrados por Perez-Clariget *et al.* (2011), encontrándose un mayor porcentaje de cabezas anormales durante el invierno (diciembre: $12.0 \pm 1.7\%$, enero: $21.3 \pm 2.3\%$ y febrero: $16.9 \pm 1.5\%$) y un mayor porcentaje de anomalías (acrosoma y cabezas de diferente tamaño), así como las anomalías (de pieza media) fueron mayores en octubre ($4.6 \pm 0.2\%$) y febrero

($8.2 \pm 1.2\%$), y que los valores más altos de anomalías (colas anormales) se observaron en enero ($26.5 \pm 0.8\%$), siendo las colas (dobladas) simples las más frecuentes ($25.4 \pm 0.9\%$), las gotas citoplasmáticas distales fueron mayores durante septiembre ($17.8 \pm 1\%$), estos resultados concluyeron que el aumento de los porcentajes de anomalías espermáticas respondieron al fotoperiodo creciente de la primavera (Pérez-Clariget *et al.*, 2011).

2.3 Control endocrino de la estacionalidad sobre la reproducción en el macho.

Los testículos son los órganos sexuales primarios y sus funciones son la producción de espermatozoides (función exócrina) y la producción de esteroides (función endocrina). Por ejemplo, en el macho cabrío los testículos son pequeños y llegan a pesar entre 100 a 150 gramos. El tamaño varía con la estación alcanzando el máximo a la mitad de la estación reproductora (Evans, 1990).

Las variaciones en la frecuencia y pulsatilidad de la liberación de GnRH pueden tener un efecto diferencial en la producción de LH y FSH. Muchos factores externos afectan la actividad del pulso generador en el sistema nervioso central. Las gonadotropinas tienen múltiples funciones, por ejemplo, en el macho estimulan la esteroideogénesis en las células de Leyding y de Sertolí. La inhibina, activina y folistatina son producidas por las gónadas y reguladas por la liberación de FSH por la pituitaria. La inhibina reduce la producción de FSH mientras que la activina aumenta la producción de FSH independientemente del GnRH (Squires, 2003).

En el macho la estacionalidad reproductiva ha sido bien definida mediante el análisis de las variaciones en las concentraciones plasmáticas de testosterona y el tamaño testicular (Santiago-Moreno *et al.*, 2005). Al igual que las hembras, en el macho, las características reproductivas se ven influenciadas por la época del año, de tal manera que su actividad sexual es durante los meses de mayo a diciembre (verano-otoño) seguida de un periodo de reposo sexual que ocurre de enero a abril (invierno-primavera) (Delgadillo *et al.*, 1999).

La función testicular normal en el macho depende de las hormonas que actúan a través de vías endocrinas y paracrinas tanto in vivo como in vitro. Las células de Sertoli son las encargadas de proporcionar los factores necesarios para la progresión de éxito de las espermatogonias en espermatozoides. En las células de Sertoli se encuentran los receptores para la hormona estimulante del folículo (FSH) y la testosterona, que son los principales reguladores hormonales de la espermatogénesis (Nikolaos *et al.*, 2008).

En el macho se conoce que la actividad espermática y el comportamiento sexual siempre están relacionadas, sin embargo hay una variación muy marcada según la estación del año en que se encuentren (Chemineau *et al.*, 2010). Se conoce que durante el periodo de inactividad sexual, la secreción de LH, de testosterona, el peso testicular y la producción espermática cualitativa y cuantitativa se encuentran disminuidos (Delgadillo *et al.*, 1999; Delgadillo *et al.*, 2001), por lo tanto, en dicho periodo de inactividad sexual el comportamiento

sexual de los machos se ve disminuido tanto , el número de montas y las copulaciones pueden desaparecer totalmente (Carrillo *et al.*, 2010).

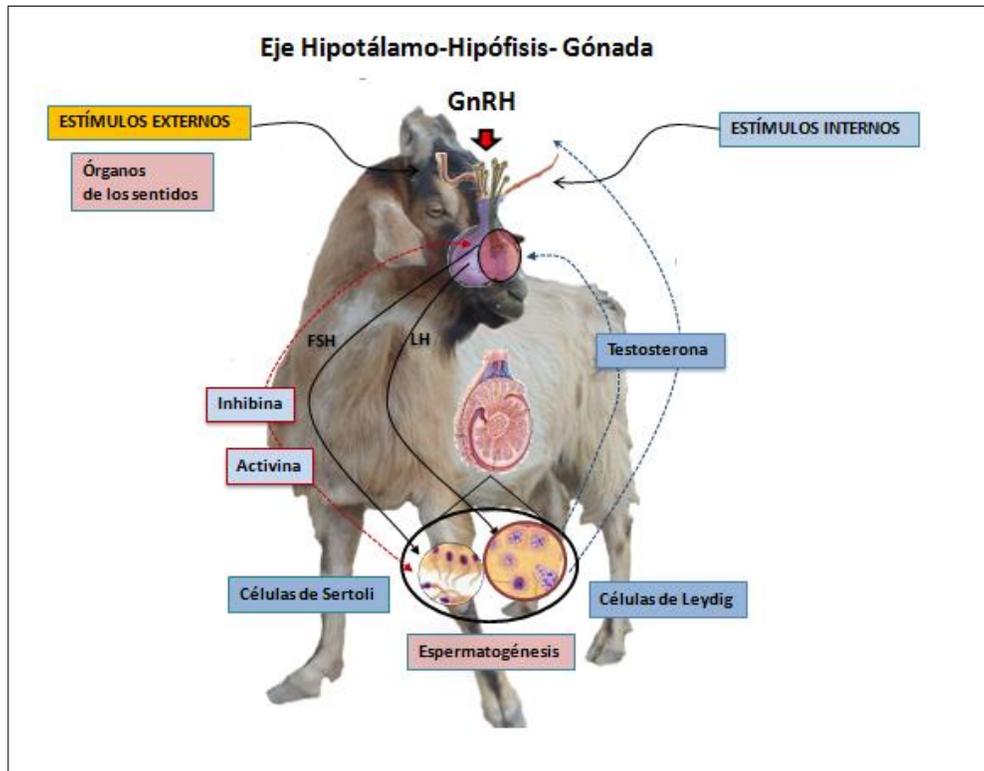


Figura 3.Control neuroendocrino de la reproducción en el macho (Tomado de Angel-García *et al.*, 2015).

A nivel testicular, en las células intersticiales de Leydig son las responsables de secretar la testosterona, establecen un asa de retroalimentación con la adenohipófisis y el hipotálamo en un circuito de asa larga, corta y ultracorta, en el que las neuronas neuroendocrinas las cuales tienen un rol importante. Las células de Sertolí, son importantes por su rol mecánico, trófico y metabólico respecto a las células germinales y la secreción de la activina e inhibina, las que

provocan o inhiben respectivamente la secreción de FSH (Esquires, 2003). Los sustentocitos también secretan diferentes proteínas específicas, entre las cuales se encuentra la proteína que liga andrógenos, importante porque concentra 100 veces la testosterona en el parénquima testicular. La secreción tónica, por pulsos de gonatropinas, especialmente de LH, es debida a la actividad hipotalámica que se inicia en la pubertad a través del control de la generación de estos pulsos (Bustos-Obregón y Torres-Díaz, 2012).

El inicio de la espermatogénesis es un proceso que involucra una serie de cambios en el epitelio de los túbulos seminíferos que resultan en sobre la espermatogénesis. El desarrollo de las células germinales requiere la proliferación gonocitos a formación de espermatogonias después de una serie de divisionesmeiotica, progresando de esta manera la división celular meiotica representada por las células primarias y secundarias (De Kretseret *al.*,2002).

2.4. Importancia de las interacciones socio-sexuales en ovinos y caprinos

Está claro que las hembras pueden estimular la secreción de LH en los machos. Los factores sociales son de importancia so de gran importancia durante la transición estacional de la etapa reproductiva en los caprinos, con la estación reproductiva iniciada generalmente con la introducción repentina de los machos a hembras en fase de quietud reproductiva (Martín y Banchemo, 1999). La previa exposición de los machos cabríos a hembras en celo ha mostrado que incrementa

la habilidad de estos machos para inducir la ovulación (Walkden-Brown y col. 1993).

La presencia continua de hembras cíclicas o la introducción de hembras en estro (usualmente por inducción hormonal) sobre hembras en anestro estacional es capaz de inducir la sincronización de la ovulación en estas hembras induciendo la reproducción estacional (Alvarez y Zarco, 2001; Rodríguez –Martínez *et al.*, 2013). Este fenómeno “interacción hembra-hembra” es conocido como facilitación por que causa la estimulación de las hembras (Rosa y Bryant, 2002).

Muchas especies de mamíferos utilizan señales químicas, comúnmente denominadas feromonas, para la comunicación social-sexual entre la misma especie a través del órgano vomeronasal (VNO). El neuroepitelio vomeronasal juega un papel importante en la respuesta de las interacciones socio-sexuales, el cual se puede dividir en dos zonas, caracterizadas por los receptores de feromonas específicas y proteínas G, la capa apical de este órgano expresa los receptores (V1R) y G α 2 y la capa basal que expresa la clase de receptores V2R y G α o (Kimoto y Touhara, 2005).

Las feromonas que se utilizan para las interacciones sociales son señales químicas que provocan la atracción sexual, la selección de pareja, la modulación de la función neuroendocrino y la identificación individual entre congéneres (Kimoto y Touhara, 2005; Mogi *et al.*, 2007; Okamura *et al.*, 2010). Se han descrito una gran variedad de feromonas ó efectos de feromonas en los

mamíferos, y se clasifican en dos grupos de acuerdo a las acciones en los receptores: la feromona liberadora (señalización) que provoca una respuesta conductual inmediata y la feromona de imprimación que desencadena una cadena de acontecimientos fisiológicos, tales como neuroendocrino o respuestas endocrinas (Álvarez y Zarco, 2001; Okamura *et al.*, 2010).

Las relaciones sociales que un animal tiene con otros de la misma especie pueden afectar muchos aspectos del proceso reproductivo. Esto es cierto para muchas especies y para ambos sexos. En ovinos este efecto se ha encontrado en todas las asociaciones de grupos sexuales, es decir, macho-macho, hembra-hembra y macho-hembra. El entorno social del macho bajo las cuales se crían corderos puede afectar a la forma de la maduración sexual de los carneros en un futuro. Se ha sugerido que la crianza carneros de todos los grupos de machos puede facilitar la formación de relaciones sociales entre machos y prevenir o retrasar el desarrollo del interés sexual en las hembras (Rosa y Bryant, 2002).

La presencia continua de ovejas cíclicas o la introducción repentina de ovejas en celo a ovejas en anestro estacional es capaz de inducir y sincronizar la ovulación en estas ovejas y adelantando así el inicio de la época reproductiva. Este fenómeno se conoce como la facilitación social y porque la estimulación es proporcionada por las señales sociales que emanan de las hembras ha sido más recientemente designado como “efecto hembra-hembra”(Álvarez y Zarco, 2001; Rosa y Bryant, 2002).

2.5. Estimulo socio sexual

Es ampliamente aceptado que las señales olfativas (ostensiblemente "feromonas") son los principales responsables del cambio profundo en la actividad de los centros de reproducción del cerebro en la hembra, aunque la naturaleza química de esta señal aún no se ha identificado de manera concluyente, ya sea para ovejas o cabras (Hawken y Martin, 2012).

Por otro lado, la comprensión del mecanismo mediante el cual los estímulos socio-sexuales estimulan el eje hipotálamo-hipófisis-gonadal de las hembras se ha mejorado en gran medida a través de una combinación de técnicas histológicas, electrofisiológicas y endocrinológicas (Kimoto y Touhara, 2005; Okamura et al., 2010; Hawken y Martin, 2012). Es evidente que los estímulos olfativos de los machos se transmiten principalmente a través del sistema olfativo principal, con estímulos de audio y visuales que juegan un papel sinérgico pero relativamente menor. A pesar de más de 60 años de investigación en este campo, hay varias líneas de investigación actuales y potenciales que deberían mejorar nuestra comprensión de este fenómeno notable y su aplicación a la gestión de los animales de granja (Hawken y Martin, 2012).

2.6 Importancia de las feromonas en la bioestimulación sexual

Las feromonas son señales químicas que se utilizan para las interacciones sociales, como la atracción sexual, la selección de pareja, la modulación neuroendocrina de la función reproductiva y la identificación individual entre congéneres (Kimoto y Touhara, 2005; Mogiet *al.*, 2007; Okamura *et al.*, 2010). Una variedad de las feromonas o sus efectos se han descrito en los mamíferos y se clasifican en dos grupos de acuerdo a las acciones en los receptores: la feromona liberadora (señalización), que provoca una respuesta conductual inmediata y, la feromona de imprimación, que desencadena una cadena de acontecimientos fisiológicos tales como la respuestas endocrinas (Okamura *et al.*, 2010). Okamura *et al.*, (2010), utilizando técnicas electrofisiológicas para registrar la actividad de unidad múltiple (MUA) en estrecha proximidad a las neuronas de Kp en el núcleo arqueado (ARC) en cabras de la raza Shiba, encontraron que las (descargas) de MUA se producen en intervalos regulares y repetitivas ráfagas que son invariablemente asociadas con moderados pulsos de LH que sugieren que en el núcleo arqueado las neuronas de Kisseptinas pueden ser la fuente intrínseca de los pulsos generadores de GnRH, (Figura 4).

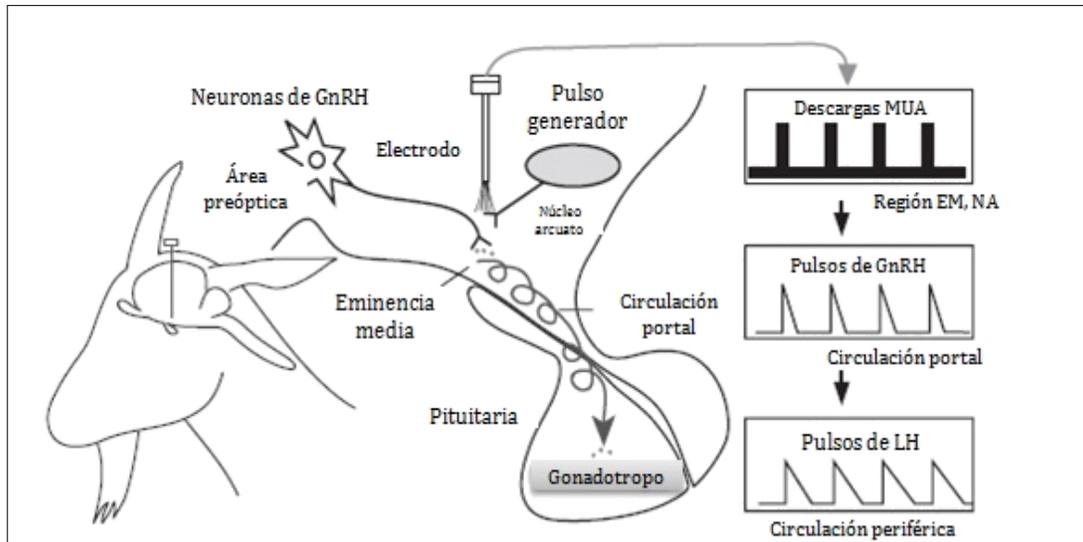


Figura 4. Representación esquemática de la asociación de descargas de la unidad de actividad múltiple (MUA) con la hormona liberadora de gonadotropinas (GnRH) sobre los pulsos de la hormona luteinizante (LH). Una central de electrodo se implanta estereotáxicamente en el núcleo arqueado (ARC) / en la región de la eminencia media (ME), donde determinan los axones GnRH. MUA registra en una cabra consciente y se muestra en un ordenador personal en tiempo real eléctricamente (modificado de Okamura *et al.*, 2010).

Muchas especies de mamíferos utilizan señales químicas, comúnmente denominadas feromonas, para la comunicación social y sexual entre la misma especie a través del órgano vomeronasal. El neuroepitelio vomeronasal se puede dividir en dos zonas, caracterizadas por los receptores de feromonas específicas y proteínas G: la capa apical que expresa a los receptores V1R y Gai2, y la capa basal, que expresa a los receptores V2R y Gα (Kimoto y Touhara, 2005).

2.6. Bioestimulación sexual de ovinos y caprinos

Bioestimulación es un término utilizado para describir los efectos estimulatorios de un macho, o una hembra causadas por efecto de feromonas y otros factores como el clima, luz y temperatura para motivar actividad sexual (Cordova *et al.*, 2002; Fiol y Ungerfeld, 2012). Este término se refiere a la estimulación del sistema reproductivo de un animal por un individuo de la misma especie. El ejemplo más claro es el efecto macho en ovejas y cabras, en el cual se induce la ovulación por la introducción de un macho sexualmente activo con cabras en anestro. En la exposición de hembras, el macho induce en pocos minutos un incremento en las frecuencias de los pulsos de la hormona LH, presentando la ovulación en los próximos 3 a 5 días (Álvarez y Zarco, 2001; Squires, 2003).

La estimulación del sistema reproductivo de un animal por un individuo de la misma especie se denomina bioestimulación sexual. El ejemplo más claro es el efecto macho en ovejas y cabras en el cual se induce la ovulación por la introducción de un macho sexualmente activo con cabras en anestro. En la exposición de hembras, el macho induce en pocos minutos un incremento en las frecuencias de los pulsos de la hormona LH presentando la ovulación en los próximos 3 a 5 días (Álvarez y Zarco, 2001).

La introducción del macho y hembras en estro a grupos de ovejas y cabras anéstricas, provoca una respuesta ovulatoria sincronizada en los primeros tres a

cinco días siguientes (efectos macho y hembra). La señal del macho es principalmente feromonal y desencadena un incremento en la frecuencia y amplitud de los pulsos LH (Kimoto y Touhara, 2005; Okamura y Mori, 2005; Okamura *et al.*, 2010; Rosa y Bryant, 2002). El porcentaje de hembras ovulando en respuesta al olor del macho es menor que cuando existe contacto físico total con el semental, esto último indica que otros sentidos están involucrados en la mediación del fenómeno pero ninguno es indispensable (Okamura *et al.*, 2010). La GnRH genera pulsos intermitentes que generan la descarga en los vasos portales y por lo tanto regula la pulsatilidad de LH.

En ovejas y cabras, la feromona producida por el macho induce la ovulación fuera de la estación reproductiva en las hembras en anestro, lo que es llamado "efecto macho". Debido a que el evento endocrino inicial después de la recepción de la feromona en la hembra es la estimulación de la secreción pulsátil de LH, el objetivo central de la feromona se considera que es putativo por los pulsos generados por la GnRH (Chemineau, 1987; Mogi *et al.*, 2007; Okamura *et al.*, 2010).

2.6.1 Formas de bioestimulación sexual.

La bioestimulación refiere a los efectos estimativos de un macho o una hembra para la activación fisiológica reproductiva causados entre individuos. En este fenómeno están implicadas señales como las feromonas. Estas feromonas son mensajeros químicos orgánicos secretados por las glándulas exocrinas. Son

parte muy importante en la reproducción animal ya que juegan un papel en la preservación de las especies por su interacción en el proceso de bioestimulación sexual (Córdova *et al.*, 2002). Estos estímulos ejercen influencia sobre la conducta de otros animales de la misma especie (Rosa y Bryant, 2002).

En caprinos y ovinos existen tres procesos principales de bioestimulación sexual: efecto macho sobre la hembra, efecto hembra sobre el macho y efecto hembra sobre otra hembra (Álvarez y Zarco, 2001; Okamura *et al.*, 2010). (Córdova *et al.*, 2002).

2.6.2 Efecto macho-hembra

El "efecto macho" fue reportado por primera vez en el ganado ovino en la década de 1940 y describe la capacidad del macho para aumentar la secreción de hormonas reproductivas y de inducir la ovulación en la hembra (Hawken y Martin , 2013). Unos de los factores más importantes que influyen en la bioestimulación es el comportamiento sexual de los machos(Álvarez y Zarco, 2001). Cuando las cabras se encuentran en anestro estacional, se puede inducir y sincronizar a su actividad sexual mediante la introducción de un macho sexualmente activo a lo cual se le denomina "efecto macho". Sin embargo, para que se pueda inducir la actividad sexual de las estas hembras, los machos deben mostrar un 80% de su comportamiento sexual (Veliz *et al.*,2006).

El estímulo social es el que permite iniciar la actividad reproductiva tanto en ovejas y en cabras (Flores *et al.*, 2000; Álvarez y Zarco., 2001; Delgadillo *et al.*, 2003). En la actualidad, esta técnica de bioestimulación se utiliza en diferentes latitudes del mundo para inducir la actividad sexual de las hembras anéstricas (Walkden-Brown *et al.*, 1999; Delgadillo *et al.*, 2003; Hawken y Martin. 2012).

Muchos estudios han demostrado que la introducción de hembras en estro aun grupo de machos induce ciertos cambios en el comportamiento y estado endocrinológico de estos machos, un fenómeno que puede ser definido como “efecto macho”(Rosa y Bryant, 2002).Las cabras y ovejas que muestran un periodo de anestro estacional reproductivo, la introducción un macho a un grupo de hembras anovulatorias puede estimular su actividad sexual entre 72 horas. Este fenómeno es conocido como “efecto macho” que se ha venido estudiando ampliamente en hembras (Bedos *et al.*, 2012; Veliz *et al.*, 2006).

En cabras, se ha demostrado que la presencia de macho por 24 horas durante 15 días es crucial para que estas hembras obtengan una alta respuesta ovulatoria. De esta manera recientes estudios indican que la disminución de la duración de contacto entre ambos sexos de 24 a 16, 12,8 y 4 horas por día son viables para inducir una alta respuesta ovulatoria y fertilidad en cabras en el subtropico mexicano(Bedos *et al.*, 2012).

El efecto macho constituye un estímulo social que permite iniciar la actividad reproductiva tanto en ovejas y en cabras (Álvarez y Zarco, 2001;

Delgadillo *et al.*, 2003). En la actualidad, es una técnica de bioestimulación que se utiliza en diferentes latitudes del mundo para inducir la actividad sexual de las hembras anéstricas (Delgadillo *et al.*, 2003).

En las cabras y las ovejas que pertenecen a las zonas subtropicales y que presentan anestro estacional, la actividad sexual puede ser estimulada y sincronizada mediante la introducción de un macho inducido a la actividad sexual, este estímulo provoca un incremento de la pulsatilidad de la LH, sincroniza el estro y la ovulación (Rosa y Bryant, 2002; Veliz *et al.*, 2002; Veliz *et al.*, 2006). La secreción de la LH permanece elevada mientras exista el contacto macho-hembra (Vielma *et al.*, 2009).

En las razas caprinas estacionales, la respuesta de las hembras al efecto macho es mejor cuando se realiza un mes antes del inicio del periodo natural de actividad sexual o un mes después del final de la estación sexual anual (periodo de transición) (Mellado *et al.*, 2000). Sin embargo, la introducción repentina de machos sexualmente activos son capaces de inducir a la actividad sexual de las hembras en la época de anestro estacional (Delgadillo *et al.*, 2002).

Otro factor muy importante para que la mayoría de las hembras respondan adecuadamente al ser sometidas al efecto macho, es el tiempo de contacto entre ambos sexos (Bedos *et al.*, 2010). Bedos *et al.*, (2010) demostraron que el contacto de sólo 4 h diarias con machos sexualmente activos, es suficiente para estimular la actividad ovulatoria en cabras anovulatorias.

2.6.3 Efecto hembra-macho

La presencia de hembras generalmente promueve el nivel de la actividad sexual y aumenta las concentraciones de la LH y testosterona. Estos efectos son mediados para ser más pronunciados durante el anestro estacional y cuando las hembras son introducidas (Rosa y Bryant, 2002). Al igual que las hembras son estimuladas en el efecto macho, los machos cabríos también pueden ser estimulados por la presencia de hembras en estro para que a su vez estimulen a otras hembras en anestro. Este proceso se le denomina “efecto hembra indirecto” (Álvarez y Zarco, 2001). La exposición de machos sexualmente inactivos a las cabras en estro es una forma barata, práctica y eficaz para inducir la actividad sexual en machos, que posteriormente desencadena la actividad reproductiva de cabras en anestro (Carrillo *et al.*, 2011).

Schanbacher *et al.* (1987) demostraron que en ovinos la estimulación de los machos por hembras inducidas artificialmente al estro es más eficiente durante el periodo de reposo sexual de los machos. Estos responden con un incremento en la frecuencia de los pulsos de LH y un incremento de los niveles de LH plasmáticos acompañado también de un aumento de los niveles de testosterona. Estos autores también observaron en los machos estimulados que se manifestaron las conductas como aproximaciones, olfateos ano-genitales, pataleos, montas y montas con eyaculación cuando fueron puestas en contacto con las hembras en celo.

Carrillo et al., (2011), demuestra que hay implicaciones atractivas prácticas cuando hay una exposición de un periodo corto (tres semanas) de machos sexualmente inactivos cabras estroy que estas cabras tuvieron un potente efecto sobre el comportamiento sexual de los machos expuestos a ellas, lo que suscitó al estro y a una respuesta ovulatoria teniendo como resultados una alta tasa de preñez en cabras durante la época de anestro.

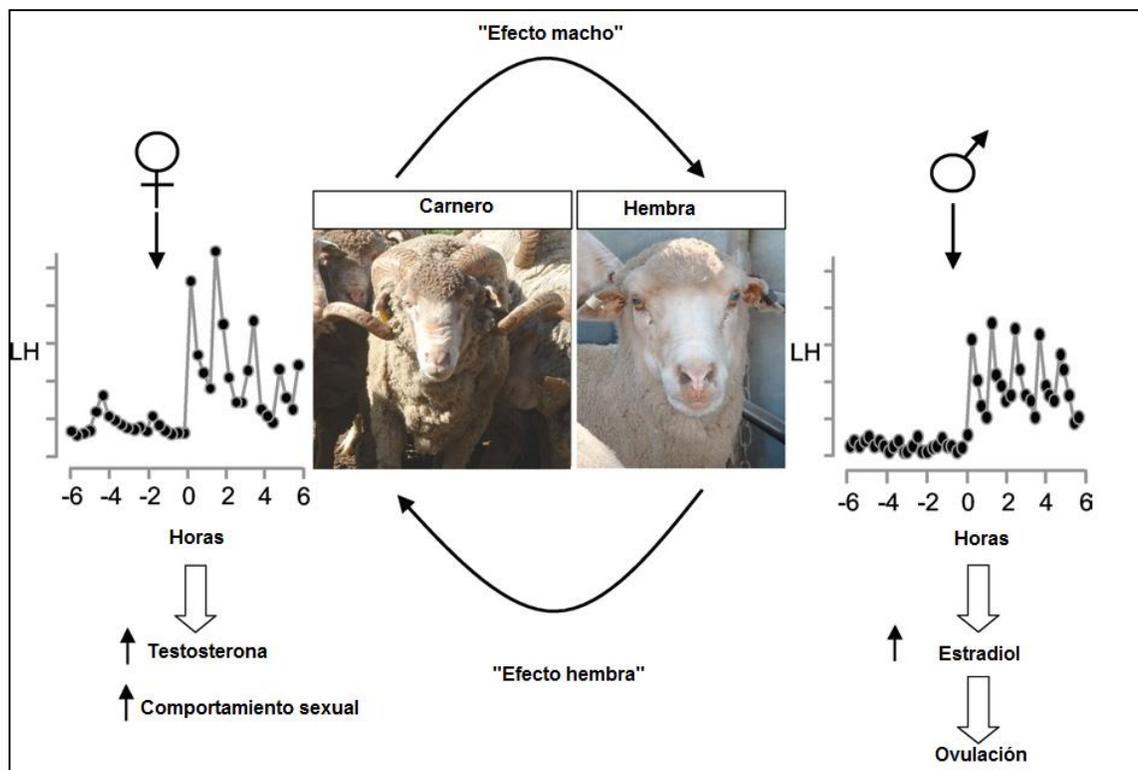


Figura 5. Representación esquemática del impacto del estímulo sociosexual de un prospectivo empadre sobre la fisiología reproductiva de la hembra ovina ("efecto macho") y el macho ovino ("efecto hembra") (Tomado de Hawken y Martin, 2012).

2.7 Tratamientos para inducir la actividad sexual en el macho

Existen diversas razones para manipular la actividad sexual en el macho ovino o caprino. Primero, la importancia de la sincronización de estro que esto puede servir para controlar el tiempo de reproducción y la ocurrencia de los partos para un mejor manejo del rebaño y facilitar en gran medida la utilización de los programas de inseminación artificial, fecundación in vitro y la ovulación múltiple, así como la transferencia de embriones (Gonzalez-Stagnaro, 1993). De igual modo, el control de la reproducción permite inducir la actividad sexual en animales con reproducción estacional lo cual disminuiría el intervalo de tiempo requerido para producir nuevas generaciones de individuos dentro del hato.

2.7.1 Tratamientos fotoperiódicos

La actividad sexual puede ser inducida en la primavera por la exposición de machos a días artificialmente largos (16 h de luz / día) durante 2,5 meses a partir de diciembre (Delgadillo y Vélez, 2010). Los cambios fotoperiódicos a lo largo del año (ritmos circanales) y su variación en función de la latitud geográfica, son el elemento más estable y constante en la regulación de la estacionalidad reproductiva en la mayoría de las especies. Esto mismo se puede considerar en el caso de los pequeños rumiantes tanto domésticos como silvestres, donde el fotoperiodo es el factor de mayor influencia en estas variaciones estacionales, tanto de la actividad ovulatoria en hembras, como de la producción espermática en machos (Toledano-Díaz, 2007).

Son abundantes los estudios experimentales basados en la manipulación artificial del fotoperiodo, que muestran esta capacidad reguladora de la evolución de las horas de luz/día sobre la estacionalidad reproductiva. En especies domésticas de ovejas o cabras con marcada estacionalidad, el cambio a un fotoperiodo artificial de días cortos desde un fotoperiodo de días largos, estimula la actividad reproductiva; mientras que el cambio contrario induce el anestro (Barrellet *et al.*, 2000), habiendo sido esto mismo observado en especies silvestres como el ciervo (*Cervus elaphus*) (Simpson *et al.*, 1984) y el gamo (*Dama dama*) (Gosch y Fischer, 1989).

2.7.2 Fotoperiodo

El fotoperiodo es el que sincroniza la actividad sexual del ciclo anual en los caprinos locales de las Comarca Lagunera (Delgadillo *et al.*, 2004). La melatonina es la responsable de la sincronización del ritmo anual de la reproducción, la cual es controlada por el fotoperiodo. El estímulo luminoso recibido en la retina, es transmitido hasta la glándula pineal, la cual secreta melatonina solamente los períodos de oscuridad. Una larga duración en la secreción de melatonina es percibida como un día corto, mientras que una corta duración de secreción es percibida como día largo (Celiet *et al.*, 2013). Los modos de acción de la melatonina no son conocidos totalmente pero el efecto final durante un día corto modular la

secreción de GnRH que a su vez controla la secreción de LH y FSH(Zarazaga *et al.*, 2011).

Cuando los machos son tratados fotoperiódicamente, estos son capaces de inducir la actividad sexual de las hembras bajo condiciones extensivas y en confinamiento o estabuladas(Delgadillo *et al.*, 2006). Sin embargo, en las razas que no manifiestan una marcada estacionalidad pueden ser estimulada por los machos en cualquier época del año (Chemineau, 1987).

Se ha comprobado que en machos ovinos, el tratamiento con fotoperiodo constante de días largos determina una inhibición de su actividad reproductiva, además esta situación no se mantiene de forma permanente, ya que, finalmente, una pérdida de sensibilidad al efecto inhibitorio de los días largos induce una reactivación del eje hipotálamo-hipofisario, iniciándose un periodo de actividad reproductiva (Robinson *et al.*, 1985). Esto sugiere que la transición desde la época no reproductiva al periodo reproductivo es debida a un proceso de refractariedad es causado por el efecto inhibitorio de los días largos (Delgadillo *et al.*,).

Zarazaga *et al.*,(2011), demostraron que en las latitudes mediterráneas,el tratamiento de machos con días largos artificiales y/o melatonina puede inducir un incremento de la concentración plasmática de testosterona durante el anestro estacional y que el tratamiento de días largos artificiales solo dio lugar a un método menos efectivo para inducir la adecuada actividad sexual fuera de la estación reproductiva.

2.8 Tratamientos hormonales

2.8.1 Testosterona

La testosterona es la hormona principal de los testículos, ya que es un esteroide que se sintetiza a partir de la androstenediona. La secreción de testosterona se encuentra bajo el control de la LH, y el mecanismo mediante el cual la LH estimula a las células de Leydig incluye a la formación de AMP cíclico y actividad de RNA mensajero (Ruckebush *et al.*, 1994). La testosterona junto con otros andrógenos ejerce un efecto retroalimentación negativa sobre la secreción de LH actuando directamente sobre la hipófisis, inhibiendo la secreción de GnRH del hipotálamo y junto con la FSH la testosterona mantiene la espermatogénesis (Chemineau y Delgadillo., 1994).

Los machos cabríos tratados con testosterona inducen eficientemente a cabras de anestro. Por ejemplo, Croker *et al.*, (1982), reportaron que mediante el tratamiento con testosterona a machos cabríos castrados se indujo a la actividad estral el 74% de las cabras en los primeros 13 días, después de la introducción de los machos, mientras que el grupo testigo expuesto a machos cabríos castrados no tratados fue solamente del 17%.

Otros estudios demuestran un efecto de la aplicación de la testosterona, cuando se someten machos cabríos del a tratamientos de 25 mg de testosterona exógena cada tercer día durante tres semanas durante en la época de

inactividad sexual (finales de marzo, 26°N), se logra inducir el comportamiento sexual, mejorando el tiempo de reacción al eyaculado, la libido, calidad seminal, así como también los niveles de testosterona en sangre (Ángel-García *et al.*, 2015).

Además estos machos logran inducir a la actividad estral en más del 60% de las hembras anovulatorias cuando son expuestas a estos machos (Luna-Orozco *et al.*, 2012). La aplicación de testosterona en machos de razas mixtas sexualmente inactivos provoca una marcada estimulación sexual y aumenta el total de espermatozoides por eyaculado. Las aplicaciones prácticas son que durante la época no reproductiva los machos tratados con testosterona pueden ser utilizados para estimular la actividad sexual de hembras en anestro estacional y estos animales son capaces de fecundar a las hembras durante la primavera (Luna-Orozco *et al.*, 2012; Ángel-García *et al.*, 2015).

2.8.2 GnRH

La GnRH es un decapeptido sintetizado en el núcleo arcuato, supraquiasmático y en el área preóptica del hipotálamo. Esta hormona actúa esencialmente en las células de la glándula pituitaria llamadas gonadotrofos, donde existen receptores específicos para esta hormona, los cuales son responsables de la síntesis y la liberación de las gonadotropinas. La respuesta de la hipófisis a la GnRH depende de la relación entre la concentración plasmática de LH y estradiol. Se ha demostrado que las inyecciones repetidas de GnRH

aumentan la concentración de progesterona plasmática en las hembras y de testosterona en los machos (Ruckebush *et al.*, 1994).

Se ha observado que al administrar GnRH por medio de infusión constante, a sus receptores presentes en adenohipófisis, regulan en forma descendente la secreción de LH hasta llegar a cero, no obstante, si se le administra GnRH en forma episódica con la frecuencia de una dosis por hora se estimula la secreción de LH. La LH y FSH influyen en la producción de esteroides sexuales por las gónadas y afecta la espermatogénesis, ovogénesis y ovulación. La LH estimula a las células de Leydig para secretar testosterona, esta hormona ejerce un efecto de retroalimentación inhibiendo la secreción de la LH, al actuar directamente sobre la secreción de GnRH del hipotálamo (Ganong, 2000).

2.8.4 Melatonina

La melatonina, secretada por la glándula pineal en los animales diurnos ejerce un patrón circadiano de secreción caracterizado por niveles basales durante el día y elevados durante la noche. Las variaciones en la secreción de esta hormona reflejan el fotoperiodo, haciendo de transductor de la información fotoperiódica a una respuesta hormonal, transmitida al eje HHG. La melatonina transmite la información del fotoperiodo en el área premamilar hipotalámica (Malpaux *et al.*, 1988) regulando la secreción de GnRH que a su vez regula la secreción de las dos hormonas gonadotropas producidas en la adenohipófisis, LH y FSH (Clarke *et al.*, 1984).

La época de actividad reproductiva está regulada por un ritmo hormonal endógeno, sincronizado por estímulos del medio ambiente, siendo el fotoperiodo el más importante. Estímulos de luz solar son recibidos por la retina y transmitidos a la glándula pineal, donde se convierten a estímulos hormonales (melatonina), misma que regula el eje reproductivo endocrino (Gerlach y Aurichr., 2000). Los tratamientos con melatonina exógena, imitan el efecto de días cortos, generalmente estimulan la actividad reproductiva de los criadores de días corto. En las ovejas de latitudes templadas, implantes subcutáneos son normalmente insertados alrededor del solsticio de verano (Haresign *et al.*, 1990).

El uso comercial de la melatonina exógena en ovejas y cabras ha sido autorizado en varios países de la Unión Europea. En latitudes mediterráneas, los implantes de melatonina han sido por lo general utilizados alrededor del equinoccio de primavera, precedida por la separación de las hembras de los machos por 45 días. Esto optimiza la actividad reproductiva, facilitando una mejor sincronización de parto (Chemineau *et al.*, 1996). Recientemente se ha demostrado que el uso de la melatonina (Zarazaga *et al.*, 2009) o una combinación de días largos y melatonina (Zarazaga *et al.*, 2011) induce la actividad reproductiva durante el anestro estacional sin separación de los machos. Sin embargo, el uso de días largos solo no induce el estró en un porcentaje suficientemente alto de las hembras (Zarazaga *et al.*, 2011).

El uso del efecto macho, acompañado por días largos artificiales y / o implantación de melatonina, es muy eficaz en las latitudes mediterráneas, aumentando el rendimiento reproductivo respecto a la alcanzada por el efecto macho solo. Altos rendimientos reproductivos fueron vistos en el macho después de la administración de melatonina sola (Zarazaga *et al.*, 2009) o melatonina en combinación con días largos (Zarazaga *et al.*, 2011), pero no con días largos solos (Zarazaga *et al.*, 2011).

El principal mecanismo de regulación de la estacionalidad por parte de la melatonina, se efectúa mediante una modulación, a nivel hipotalámico, de su sensibilidad a una retroalimentación negativa realizada por los esteroides gonadales. El efecto del aumento de horas de oscuridad durante el fotoperiodo (días cortos), provoca un incremento en la secreción de melatonina, disminuyendo el umbral de sensibilidad a los esteroides gonadales (estradiol en la hembra y testosterona en el macho) que induce un aumento en la frecuencia de pulsos de GnRH, lo que a su vez aumenta la frecuencia de los pulsos de LH (Bustos-Obregón y Torres-Díaz, 2012). Esta disminución en la duración de la secreción de la melatonina durante los días largos provoca un determinado aumento de sensibilidad a la acción inhibitoria de los esteroides gonadales, y de esta manera se establece una inhibición de la actividad reproductiva (Bustos-Obregón y Torres-Díaz, 2012).

2.8.5 Glutamato

El glutamato es el neurotransmisor excitador más abundante en el sistema nervioso central de los mamíferos. Sus efectos excitadores fueron descritos en los años 50, al observar que su aplicación tópica sobre la corteza cerebral producía actividad convulsiva y que su aplicación iontoforética producía despolarización de neuronas e incremento de la frecuencia de potenciales de acción (Curtis *et al.*, 1959). Actualmente, está bien establecido que el glutamato cumple el papel de neurotransmisor en la mayoría de las sinapsis excitadoras rápidas del sistema nervioso central (Nicholls., 1993; Márquez., 2004). El glutamato es el ligando endógeno de los dos principales receptores de aminoácidos excitadores a) receptores ionotrópicos acoplados a canales iónicos, los cuales son posteriormente divididos en los subtipos; en NMDA, kainato y α -metil-3-hidroxi-5-metil-4-isoxazole ácido propiónico (AMPA) y b) receptores metabotrópicos acoplados a proteínas G. Todos estos receptores están presentes en el hipotálamo (Meeker *et al.*, 1994; Van den Pol *et al.*, 1994; Torres., 2009).

El glutamato (Glu) pertenece a la familia de neurotransmisores conocida como amino ácidos excitadores (EAA), es el principal neurotransmisor excitador en el SNC y ejerce esta función por medio de receptores específicos. Los EAA en general, y el glutamato en particular ejercen un marcado efecto estimulante sobre el eje reproductivo, particularmente en el momento de la pubertad. La administración de glutamato y sus agonistas promueven la liberación pulsátil de LH en animales previamente expuestos a esteroides. A la inversa, los

antagonistas de los receptores ionotrópicos de glutamato inhiben la liberación de LH, e inhabilitan la secreción de LH inducida por estradiol y la oleada preovulatoria de LH (Meza-Herrera *et al.*, 2009).

Existe evidencia que sugiere que los AAE pueden estar involucrados en el control neural de circuitos asociados con la medida del tiempo, especialmente en especies fotoperiódicas de reproducción estacional (Colwell *et al.*, 1995). Esta evidencia sugiere que a nivel del hipotálamo, la función excitatoria del glutamato implica la participación estimuladora o inhibitoria del pulso generador de GnRH, además de estimuladores secundarios tales como: Neuropéptido-Y, Noradrenalina, GABA, Opioides, Neurotensina y la especial participación de la hormona Melatonina. En el mismo sentido Smith y Jennes (2001) proponen que el estradiol, acoplado con signos neurales diarios originarios del SNC, dirige la actividad de un número de sistemas de neurotransmisores y neuropéptidos resultando en una activación cíclica de la red GnRH. Asimismo, Colwell *et al.*, (1991) sugieren que los AAE pueden estar involucrados en los eventos neuroquímicos que regulan la reproducción mediante el control pineal de la melatonina.

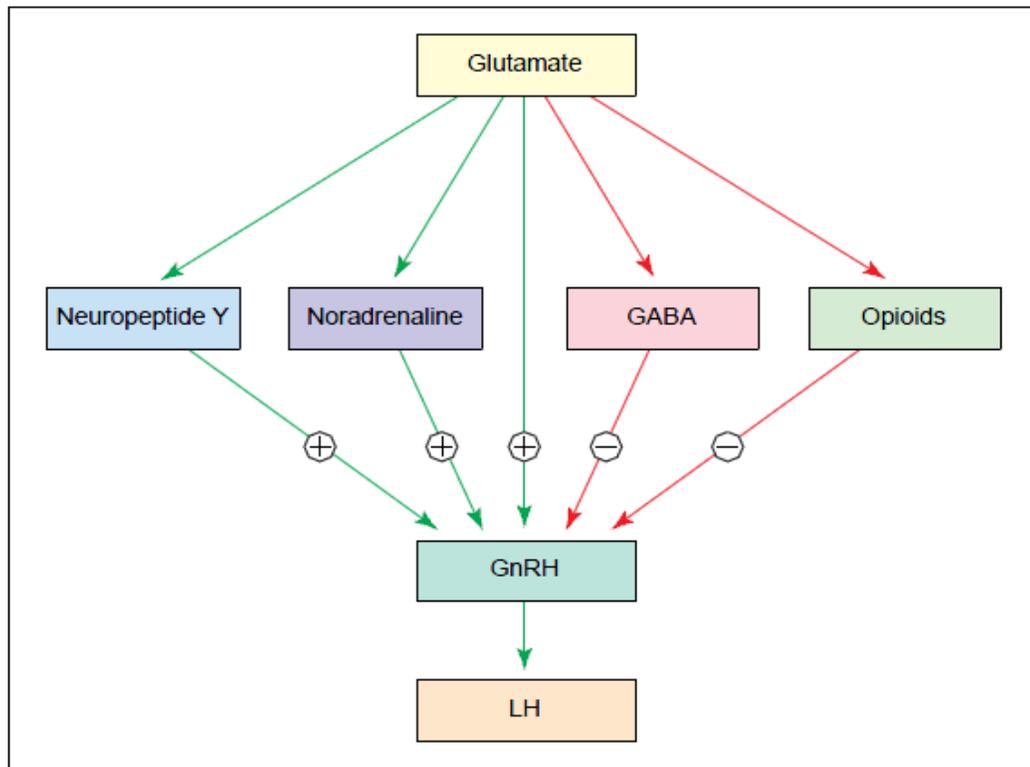


Figura 6. Vías neuronales propuestas por las que los AAE influyen en la secreción hormonal (Tomado de Urbanski *et al.*, 2006).

El glutamato es el neurotransmisor estimulante principal en el sistema nervioso central de mamíferos y aunque puede ejercer algo de su influencia sobre la secreción de GnRH directamente, la mayoría de las veces es mediada indirectamente a través de estimuladores conocidos y circuitos inhibitorios. En consecuencia, la respuesta resultante de las neuronas GnRH de aminoácidos excitatorios es probable que sea en un contexto dependiente, que muestra cambios marcados durante la pubertad, durante el ciclo estral, durante el anestrolactacional y después de la gonadectomía (Urbanski *et al.*, 2006).

2.8.6 Kisspeptinas (Kp)

Son una familia de neuropéptidos producidos principalmente por dos poblaciones de células neuronales hipotalámicas. Recientemente surgió como un importante regulador del eje de gonadotropina y su acción se encuentra sobre la GnRH. La administración de Kp estimula potentemente la secreción de gonadotropinas (Caraty et al., 2012). Esta acción se ejerce principalmente a través de la estimulación de la liberación de GnRH. La administración intravenosa, intraperitoneal, o subcutánea de Kp indujeron un aumento fuerte y rápido en el plasma de gonadotropinas (LH y FSH). Sin embargo, este efecto estimulador es de corta duración (Clarke y Caraty, 2013). La administración pulsátil de Kp en corderas prepúberes fue utilizada para activar la función ovárica, lo que lleva al aumento de la esteroidogénesis ovárica, la estimulación de LH, un pico preovulatorio, y la ovulación. En ovejas en anestro, una infusión intravenosa de una dosis baja de Kp indujo una elevación inmediata y sostenida de liberación de gonadotropinas, seguido unas horas más tarde por un pico de LH (Caraty et al., 2012; Kitahishi y Parhar, 2013).

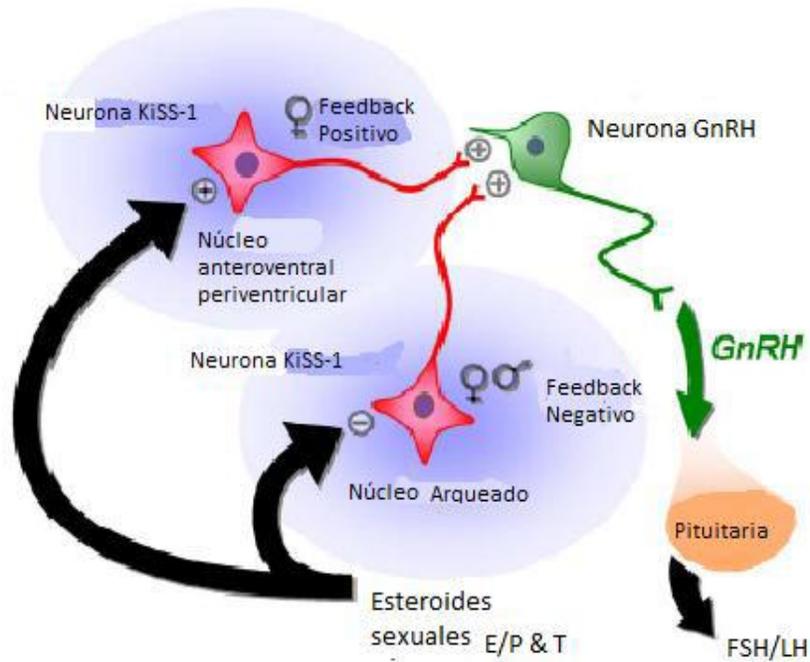


Figura 7. La Kisspeptina estimula la secreción de GnRH por un efecto directo sobre las neuronas de GnRH, la mayoría de los cuales expresan el receptor kisspeptina, GPR54. Las neuronas que expresan KISS-1 mRNA residen en el núcleo anteroventralperiventricular (AVPV) y el núcleo arqueado (arqueado). En la forma de arco, el estradiol (E) y la testosterona (T4) inhiben la expresión de KiSS-1 mRNA, mientras que, en el AVPV, estas mismas hormonas esteroides sexuales inducen KiSS-1 mRNA expresión (Tomado de Gottschet *al.*, 2006).

La reproducción requiere la realización de una buena comunicación entre el eje HHG (Caratyet *al.*, 2012). Los genes de Kp se expresan en una amplia gama de tejidos además del cerebro. En el cerebro de roedores, el gen Kiss1 se expresa en el núcleo arqueado y el núcleo anteroventralperiventricular. En el cerebro de ovejas, las neuronas Kp se localizan en el arco y el área preóptica (Kitahashi y Parhar, 2013).

3 Conclusiones

Los tratamientos con testosterona ó glutamato mejoran las características seminales durante la época de inactividad sexual del macho, además una de las ventajas de estos tratamientos, es que son de fácil aplicación y aun menor costo comparado con los tratamientos fotoperiódicos o melatonina, los cuales son muy costosos y pueden resultaren un obstáculo crítico para su aplicación principalmente en los sistemas extensivos.

4.LITERATURA CITADA

- Álvarez, L. y L. A. Zarco. 2001. Los fenómenos de bioestimulación sexual en ovejas y cabras. *VetMéc* 32: 117-129.
- Ángel-García, O., Meza-Herrera, C.A., Guillen-Muñoz, J.M., Carrillo-Castellanos, E., Luna-Orozco, J.R., Mellado, M., and Véliz-Deras, F.G. 2015. Seminal characteristics, libido and serum testosterone concentrations in mixed-breed goat bucks receiving testosterone during the nonbreeding period. *J ApplAnim Res.* 43, 457–461.
- Arroyo, J. 2011. Reproductive seasonality of sheep in Mexico. *Tropical and SubtropAgroecosyst* 14: 829-845.
- Barkawi AHE, Elsayed H, Ashour G, Shehata E. 2006. Seasonal changes in semen characteristics, hormonal profiles and testicular activity in Zaraibi goats. *Small Rumin Res* 66:209-213.
- Barrell, G. K., S. M. Moenter, A. Caraty y F. J. Karsch. 1992. Seasonal changes of gonadotropin-releasing hormone secretion in the ewe. *BiolReprod* 46: 1130-1135.
- Bedos, M., Flores, J.A., Fitz-Rodríguez, G., Keller, M.,Malpoux, B., Poindron, P., Delgado, J.A. 2010. Four hours of daily contact with sexually active males is sufficient to induce fertile ovulation in anestrus goats. *Horm and Behav.* 58:473–477
- Bustos-Obregón, E. y L. Torres-Díaz. 2012. Seasonal Reproduction in the Male. *Int J Morphol* 30: 1266-1279.
- Caraty, A., C. Decourt, C. Briant y M. Beltramo. 2012. Kisspeptins and the reproductive axis: potential applications to manage reproduction in farm animals. *DomestAnimEndocrinol* 43: 95-102.
- Carrillo E., Tejada L.M., Meza-Herrera C.A., Arellano- Rodríguez G., Garcia J.E., De Santiago-Miramontes M.A., Mellado M., Veliz F.G. 2011. Response of sexually inactive French Alpine bucks to the stimulus of goats in oestrus. *LivestockScience*, 141, 202–206.
- Carrillo, E., C. A. Meza-Herrera y F. G. Véliz. 2010. Reproductive seasonality of young French-Alpine goat bucks adapted to subtropical conditions in Mexico. *RevMexCiencPec* 1: 169-178.
- Carrillo, E., Meza-Herrera, C.A., Olan-Sanchez, A., Robles-Trillo, P., Leyva, C., Luna-Orozco, J.R., Rodriguez-Martinez, R., Veliz-Deras, F.G. 2014. The "female effect" positively affects the appetitive and consummatory sexual behavior and testosterone concentrations of Alpine male goats under subtropical conditions. *Czech J. Anim. Sci.* 59, 337-343.
- Carrillo, E., Tejada, L.M., Meza-Herrera, C.A., Arellano-Rodríguez, G., Garcia, J.E., De Santiago-Miramontes, M.A., Mellado, M., Véliz, F.G., 2011. Response of sexually inactive French Alpine bucks to the stimulus of goats in oestrus. *Liv. Sci.* 141, 202-206.
- Celi,I., Gatica,M.C., Guzmán, J.L., Gallego-Calvo, L., Zarazaga, L.A. 2013. Influence of the male effect on the reproductive performance of female Payoya goats implanted with melatonin at the winter solstice. *AnimReprodSci* 137, 183– 188.

- Chemineau P. 1986. Sexual behaviour and gonadal activity during the year in the tropical Creole meat goat. II. Male mating behaviour, testis diameter, ejaculate characteristics and fertility. *ReprodNutrDevel* 26:453–460.
- Chemineau, P., L. Bodin, M. Migaud, J. C. Thiery y B. Malpaux. 2010. Neuroendocrine and genetic control of seasonal reproduction in sheep and goats. *ReprodDomestAnim* 45 Suppl 3: 42-49.
- Clarke, I. J. y A. Caraty. 2013. Kisspeptin and seasonality of reproduction. *AdvExp Med Biol* 784: 411-430.
- Clarke, I. J., J. T. Cummins, J. K. Findlay, K. J. Burman y B. W. Doughton. 1984. Effects on plasma luteinizing hormone and follicle-stimulating hormone of varying the frequency and amplitude of gonadotropin-releasing hormone pulses in ovariectomized ewes with hypothalamo-pituitary disconnection. *Neuroendocrinology* 39: 214-221.
- Crocker, K. P., L. G. Butler, M. A. Johns y S. C. McColm. 1982. Induction of ovulation and cyclic activity in anestrus ewes with testosterone treated wethers and ewes. *Theriogenology* 17: 349-354.
- Crocker, K. P., L. G. Butler, M. A. Johns y S. C. McColm. 1982. Induction of ovulation and cyclic activity in anestrus ewes with testosterone treated wethers and ewes. *Theriogenology* 17: 349-354.
- Delgadillo, J. A. y L. I. Vélez. 2010. Stimulation of reproductive activity in anovulatory Alpine goats exposed to bucks treated only with artificially long days. *Animal* 4: 2012-2016.
- Delgadillo, J. A., E. Carrillo, J. Moran, G. Duarte, P. Chemineau y B. Malpaux. 2001. Induction of sexual activity of male creole goats in subtropical northern Mexico using long days and melatonin. *J AnimSci* 79: 2245-2252.
- Delgadillo, J. A., G. A. Canedo, P. Chemineau, D. Guillaume y B. Malpaux. 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., M. E. Cortez, G. Duarte, P. Chemineau y B. Malpaux. 2004. Evidence that the photoperiod controls the annual changes in testosterone secretion, testicular and body weight in subtropical male goats. *ReprodNutrDev* 44: 183-193.
- Delgadillo, J.A., Fitz-Rodríguez, G., Duarte, G., Véliz, F. G., Carrillo, E., Flores, J.A., Malpaux, B., 2004. Management of photoperiod to control caprine reproduction in the subtropics. *Reprod.Fertil. Dev.* 16, 471-478.
- Delgadillo, J.A., Vélez, L.I., 2010. Stimulation of reproductive activity in anovulatory French Alpine goats exposed to bucks treated only with artificially long days. *Animal* 4 (12), 2012–2016.
- Duarte, G., M. P. Nava-Hernandez, B. Malpaux y J. A. Delgadillo. 2010. Ovulatory activity of female goats adapted to the subtropics is responsive to photoperiod. *AnimRepSci* 120: 65-70.
- Estrada-Cortés E., Héctor R. Vera-Avila, H.R., Urrutia-Morales, J., Villagómez-Amezcuca, E., Jiménez-Severiano, H., Mejía-Guadarrama, C.A., Rivera-Lozano, M. T., Gámez-Vázquez, H. G. 2009. Nutritional status influences reproductive seasonality in Creole goats: 1. Ovarian activity during seasonal reproductive transitions. *AnimReprodSci* 116: 282–290.

- Estrada-Cortés, E., Vera-Avila, H.R., Urrutia-Morales, J., Villagómez-Amezcuca, E., Jiménez-Severiano, H., Mejía-Guadarrama, C.A., Rivera-Lozano, M.T., Gámez-Vázquez, H.G. 2009. Nutritional status influences reproductive seasonality in Creole goats: 1.Ovarian activity during seasonal reproductive transitions. *AnimReprodSci* 116, 282–290.
- Fiol C y Ungerfeld R. 2012. Biostimulation in cattle: stimulation pathways and mechanisms of response.2012. *Trop and SubtropAgroec.* 15:29–45.
- Flores, JA., Véliz, F.G., Pérez-Villanueva, J.A., Martínez de la Escalera, G., P. Chemineau, P., Poindron, P., Malpaux, B., Delgadillo, J. A. 2002. Male Reproductive Condition Is the Limiting Factor of Efficiency in the Male Effect During Seasonal Anestrus in Female Goats. *Biol of Reprod* 62:1409–1414.
- Giriboni J. 2014. Estímulos con hembras en celo y estacionalidad reproductiva de chivos adultos de Gabón. Tesis de Maestría, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.
- Hawken P.A.R., Martin G.B. 2012 Socio-sexual stimuli and reproductive function: emerging perspectives of the male effect in sheep and goats. In: East M.L., Dehnard M. (eds): *Chemical Signals in Vertebrates 12*. Springer Science + Business Media, New York, USA, 397–413.
- Hawken, P.A.R. and Martin, G.B. 2006. Sociosexual stimuli and gonadotropin-releasing hormone/luteinizing hormone secretion in sheep and goats. *Dom AnimEndocrinology* 43, 85–94.
- Iwata E, Wakabayashi Y, Kakuma Y, Kikusui T, Takeuchi Y, Mori Y. 2000. Testosterone dependent primer pheromone production in the sebaceous gland of male goat. *BiolReprod* 62:806–810.
- Kaya, S. 2002. Effect of salt on hardness and whiteness of Gaziantep cheese during short-term brining. *Journal of Food Engineering.* 52:155–159.
- Kimoto, H. y K. Touhara. 2005. Induction of c-Fos Expression in Mouse Vomeronasal Neurons by Sex-specific Non-volatile Pheromone(s). *ChemSci* 30: 146-147.
- Kitahashi, T. y I. S. Parhar. 2013. Comparative aspects of kisspeptin gene regulation. *Gen CompEndocrinol* 181: 197-202. Lincoln, G. A., C. E. Lincoln y A. S. McNeilly. 1990. Seasonal cycles in the blood plasma concentration of FSH, inhibin and testosterone, and testicular size in rams of wild, feral and domesticated breeds of sheep. *J ReprodFertil* 88: 623-633.
- Luna-Orozco, J. R., J. M. Guillen-Muñoz, M. A. De Santiago-Miramontes, J. E. García, R. Rodríguez-Martínez, C. A. Meza-Herrera, M. Mellado y F. G. Veliz. 2012. Influence of sexually inactive bucks subjected to long photoperiod or testosterone on the induction of estrus in anovulatory goats. *Trop AnimHlth Prod* 44: 71-75.
- Malpaux, B., C. Viguie, D. C. Skinner, J. C. Thiery y P. Chemineau. 1997. Control of the circannual rhythm of reproduction by melatonin in the ewe. *Brain Res Bull* 44: 431-438.
- Malpaux, B., S. M. Moenter, N. L. Wayne, C. J. Woodfill y F. J. Karsch. 1988. Reproductive refractoriness of the ewe to inhibitory photoperiod is not caused by alteration of the circadian secretion of melatonin. *Neuroendocrinology* 48: 264-270.

- Martin, G. B. y G. Banchemo. 1999. Symposium on Goat Reproduction Investigación Australiana en Reproducción de Caprinos, Colegio de Postgraduados, Programa de Ganadería, Montecillo, México.
- Mellado, M., C. Cardenas y F. Ruiz. 2000. Mating behavior of bucks and does in goat operations under range conditions. *Appl Anim Behav Sci* 67: 89-96.
- Mellado, M., Olivas, R., Ruiz, F. 200. Effect of buck stimulus on mature and prepubertal norgestomet-treated goats. *Small Rumin Res* 6:269-274.
- Meza-Herrera C.A. (2012): Puberty, kisspeptin and glutamate: a ceaseless golden braid. In: Berhardt L.V. (ed.): *Advances in Medicine and Biology*. Nova Science Publishers Inc., Hauppauge, USA, 52: 97–124.
- Meza-Herrera C.A., Tena-Sempere M. 2012. Interface between nutrition and reproduction: the very basis of production. In: Astiz S., Gonzalez-Bulnes A. (eds): *Animal Reproduction in Livestock*. In: *Encyclopedia of Life Support Systems*. Eolss Publishers, Oxford, UK.
- Meza-Herrera C.A., Vargas-Beltran F., Tena-Sempere M., Gonzalez-Bulnes A., Macias-Cruz U., Veliz-Deras F.G (2013a): Short-term betacarotene supplementation positively affects ovarian activity and serum insulin concentrations in a goat model. *Journal of Endocrinological Investigation*, 36, 185–189.
- Mogi, K., K. Sakurai, T. Ichimaru, S. Ohkura, Y. Mori y H. Okamura. 2007. Structure and chemical organization of the accessory olfactory bulb in the goat. *Anat Rec (Hoboken)* 290: 301-310.
- Okamura, H. y Y. Mori. 2005. Characterization of the primer pheromone molecules responsible for the 'male effect' in ruminant species. *Chem Senses* 30 Suppl 1: 140-141.
- Okamura, H., K. Murata, K. Sakamoto, Y. Wakabayashi, S. Ohkura, Y. Takeuchi y Y. Mori. 2010. Male effect pheromone tickles the gonadotrophin-releasing hormone pulse generator. *J Neuroendocrinol* 22: 825-832.
- Robinson, J.E and Karsch, F.J.1984. Refractoriness to Inductive Day Lengths Terminates the Breeding Season of the Suffolk Ewe. *Biol of Reprod*. 31: 656-663.
- Rodríguez-Martínez, R., Ángel-García, O., Guillén-Muñoz JM, Robles-Trillo PA, De Santiago-Miramontes MA, Meza-Herrera CA, Mellado, M, Gerardo Véliz FG. 2013. Estrus induction in anestrus mixed-breed goats using the “female-to-female effect”. *Trop Anim Health Prod* 45:911–915.
- Rosa, H.J.D and Bryant, M.J. 2002. The ‘ram effect’ as a way of modifying the reproductive activity in the ewe. *Small Ruminant Research* 45:1–16.
- Santiago-Moreno, J., A. Gomez-Brunet, A. Gonzalez-Bulnes, A. Toledano-Diaz, B. Malpoux y A. Lopez-Sebastian. 2005. Differences in reproductive pattern between wild and domestic rams are not associated with inter-specific annual variations in plasma prolactin and melatonin concentrations. *Domest Anim Endocrinol* 28: 416-429.
- Santiago-Moreno, J., Gómez-Brunet, A., González-Bulnes, A., Malpoux B., Chemineau, P., Pulido-Pastor, A., López-Sebastián, A. 2003. Seasonal ovulatory activity and plasma prolactin concentrations in the spanish ibex (*Capra pyrenaica hispanica*) maintained in captivity. *Reprod. Nutr. Dev.* 43: 217–224.

- Veliz, F. G., P. Poindron, B. Malpoux y J. A. Delgadillo. 2006. Maintaining contact with bucks does not induce refractoriness to the male effect in seasonally anestrous female goats. *AnimReprodSci* 92: 300-309.
- Veliz, F.G., Poindron, P., Malpoux, B., Delgadillo, J.A., 2002. Positive correlation between the liveweight of anestrous goats and their response to the male effect with sexually active bucks. *Reprod. Nutr. Dev.* 46, 657-661.
- Zarazaga LA, Guzman JL, Dominguez C, Perez MC, Prieto R. 2009. Effects of season and feeding level on reproductive activity and semen quality in Payoya buck goats. *Theriogenology* 71:1316–1325.
- Zarazaga, L. A., Gatica, M. C., Celi, I. Guzman, J.L., Malpoux, B. 2011. Artificial long days in addition to exogenous melatonin and daily contact with bucks stimulate the ovarian and oestrous activity in Mediterranean goat females. *Animal* 5: 1414-1419.
- Zarazaga, L. A., M. C. Gatica, I. Celi, J. L. Guzmán y B. Malpoux. 2010. Effect of artificial long days and/or melatonin treatment on the sexual activity of Mediterranean bucks. *Small Rumin Res* 93: 110-118.