



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA CHAPINGO

Unidad Regional Universitaria de Zonas Áridas

**Suplementación de glutamato y función reproductiva en cabras
primiparas durante el periodo de transición al anestro estacional:
Efecto sobre los niveles séricos de insulina**

TESIS

Que como requisito parcial
para obtener el grado de:

**Maestro en Ciencias en Recursos Naturales
y Medio Ambiente en Zonas Áridas**

Presenta:

ALMA ROSA ALVAREZ RUIZ

Director:

DR. CÉSAR A. MEZA HERRERA



DIRECCION GENERAL ACADEMICA
DEPTO. DE SERVICIOS ESCOLARES
OFICINA DE EXAMENES PROFESIONALES

Mayo, 2017

Bermejillo, Durango, México.



**SUPLEMENTACIÓN DE GLUTAMATO Y FUNCIÓN REPRODUCTIVA EN CABRAS PRIMALAS
DURANTE EL PERIODO DE TRANSICIÓN AL ANESTRO ESTACIONAL:
EFECTO SOBRE LOS NIVELES SÉRICOS DE INSULINA**

Tesis realizada por *ALMA ROSA ÁLVAREZ RUIZ*, bajo la dirección del Comité Asesor,
aprobada y aceptada como requisito para obtener el grado de:

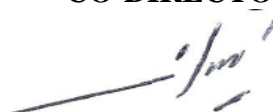
**MAESTRO EN CIENCIAS EN RECURSOS NATURALES
Y MEDIO AMBIENTE EN ZONAS ÁRIDAS**

DIRECTOR



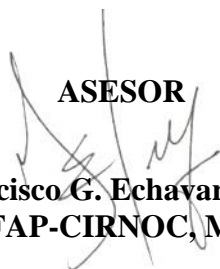
Dr. César A. Meza Herrera
UACH-URUZA, México

CO-DIRECTOR



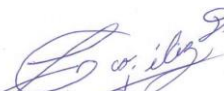
Dr. Homero Salinas González
INIFAP-CIRNOC, México

ASESOR



Dr. Francisco G. Echavarría Chairez
INIFAP-CIRNOC, México

ASESOR



Dr. Francisco Gerardo Veliz Deras
UAAAN-UL, México

ASESOR



Dr. Juan Manuel Serradilla Manrique
Universidad de Córdoba, IDEP, España

ASESOR



Dr. Nicolás López Villalobos
Massey University, New Zealand

Bermejillo, Durango, México, mayo, 2017.

Se hace patente el reconocimiento.

*Al Programa de Becas Nacionales CONACYT 2015-2016, por el apoyo recibido
para realizar mis estudios de Maestría y poder formar parte de los Becarios de CONACYT
durante el mismo periodo de tiempo.*

DEDICATORIAS

Con todo mi cariño y amor a mis padres, Juan Manuel Álvarez y Mónica Ruiz, por el esfuerzo que han hecho para que yo logre mis metas.

A mi esposo y mi hijo (Erick e Icker) por ser mi motivación e inspiración.

A mis hermanas y hermanos, Flor, Anís, Lizeth, Juanma, Brian y Briana, parte de este logro les corresponde también porque siempre están para apoyarme.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Autónoma Chapingo, en especial a la Unidad Regional Universitaria de Zonas Áridas, por darme la oportunidad de continuar formándome y capacitándome en la gestión del desarrollo sustentable de las zonas áridas.

Al Dr. César Alberto Meza-Herrera por su entrega profesional, sus aportaciones, su apoyo y su confianza.

A lo integrantes del Comité Asesor, por las aportaciones realizadas a la presente investigación y que enriquecieron y fortalecieron la calidad científica del presente documento.

A todos los profesores que forman parte del Programa de Posgrado de la URUZA-UACH.

A mis compañeros, Blenda, Monse, Emmanuel, Elena, Magui, Sandy, me llevo muy buenas experiencias de todos.

DATOS BIOGRÁFICOS

El presente trabajo fue realizado por la C. **Alma Rosa Álvarez Ruiz**, es Ingeniera en Sistemas Pecuarios por la Universidad Autónoma Chapingo, en la Unidad Regional Universitaria de Zonas Áridas (URUZA), egresada en el año 2013. Obtuvo el grado de Ingeniera con la tesis “Caracterización de sitios de percha del guajolote silvestre (*Meleagris Gallopavo Mexicana Gould*) en el rancho Chorreños, Durango” en octubre de 2014, dirigida por el M.C. Gonzalo Hernández Ibarra.

Ha participado como colaborador en las siguientes publicaciones:

2013. Productividad del agua subterránea para riego en maíz forrajero (*zea mays*) irrigado por gravedad en la pequeña propiedad del DR-017, Comarca lagunera. X Congreso Nacional Sobre Recursos Bióticos De Zonas Áridas.

2013. Descripción de sitios de percha: caso de guajolote silvestre (*Meleagris gallopavo mexicana* Gould) en región centro del estado de Durango. X Congreso Nacional sobre Recursos Bióticos de Zonas Áridas.

2013. Estrés térmico, restricción alimenticia y gestación de ovinos: Respuestas fisiológicas. División de Estudios de Posgrado e Investigación. Instituto Tecnológico de la Laguna. 2ª Reunión de Jóvenes Investigadores. Torreón Coahuila.

Después de egresar de la Universidad Autónoma Chapingo, participó como Técnico PESA, contratado por Agroservicios Jaysa S.C. (Agencia de Desarrollo Rural) para

atender comunidades de alta marginación en los municipios de Mapimí y Tlahualilo Dgo.

Inició los estudios de Maestría en Ciencias en el Programa de Recursos Naturales y Medio Ambiente de Zonas Árida en URUZA-UACH, generación 2015-2016.

Participó como colaborador de siete artículos en el III Congreso Internacional de Ciencia, Tecnología, Innovación y Emprendimiento, Bolívar-Ecuador del 10 al 12 de noviembre de 2015:

2015. Cuantificación de la huella de carbono como marcador ambiental del grado de sustentabilidad del bovino de engorda en la Comarca Lagunera, México. Conservación de Recursos Naturales y Biodiversidad, p. 735.

2015. Suplementación de glutamato, circunferencia escrotal & niveles séricos de IGF-1 en machos caprinos bajo fotoperiodos crecientes. Zootecnia y Veterinaria, p. 5.

2015. Relación entre la época de empadre y la expresión del peso al nacimiento en caprinos. Zootecnia y Veterinaria, p. 15.

2015. Aminoácidos excitadores, fotoperiodos crecientes, y niveles séricos de testosterona en machos caprinos. Zootecnia y Veterinaria, p. 27.

2015. Aminoácidos excitadores, condición corporal, circunferencia escrotal y concentraciones séricas de LH en machos caprinos bajo fotoperiodos crecientes. Zootecnia y Veterinaria, p. 37.

2015. Estrés térmico, nutrición divergente y tercer tercio de gestación en ovejas: niveles séricos de colesterol y los pesos de la camada al nacimiento. *Zootecnia y Veterinaria*, p. 51.

2015. Estrés térmico, nutrición divergente y tercer tercio de gestación en ovejas: niveles séricos de triglicéridos y los pesos de la camada al nacimiento. *Producciones Ganaderas Alternativas*, p. 199.

2015. Suplementación focalizada de glutamato, desarrollo de folículos antrales y patrón de secreción de LH en cabras adultas. *Zootecnia y Veterinaria*, p. 63.

Su línea de investigación actual se relaciona directamente con el Manejo de Recursos Naturales y Desarrollo Sustentable en Zonas Áridas con el proyecto: “Suplementación de glutamato y función reproductiva en cabras primaras durante el periodo de transición al anestro estacional: Efecto sobre los niveles séricos de insulina”, bajo la supervisión directa de su tutor y director Dr. César Alberto Meza Herrera.

SUPLEMENTACIÓN DE GLUTAMATO Y FUNCIÓN REPRODUCTIVA EN CABRAS PRIMALAS DURANTE EL PERIODO DE TRANSICIÓN AL ANESTRO ESTACIONAL: EFECTO SOBRE LOS NIVELES SÉRICOS DE INSULINA

GLUTAMATE SUPPLEMENTATION AND OVARIAN REACTIVATION IN YEARLING GOATS DURING THE ANESTRUS SEASON: EFFECT UPON SERUM INSULIN LEVELS

Alma Rosa Álvarez Ruiz¹, César A. Meza-Herrera²

RESUMEN

Se evaluó el efecto de la administración de glutamato sobre la reactivación de la función reproductiva durante la época de transición al anestro y su posible asociación con los niveles séricos de insulina. El estudio se realizó en el norte de México (UACH-URUZA, 25° LN, 103° LO, a 1117 msnm, enero-marzo). Cabras primalas (n=32, 7/8 Saanen-Alpina, 10 meses), con peso vivo (PV) y condición corporal (CC) homogéneos, fueron aleatoriamente distribuidas en dos tratamientos: 1) Aminoácidos Excitadores (AAE, n=16; PV = 27.1 ± 1.09 kg, CC = 3.5 ± 0.18 unidades, 7 mg de glutamato kg⁻¹ PV, i.v.) y 2) Control (CONT, n=16; PV = 29.2 ± 1.09 kg; CC = 3.5 ± 0.18, solución salina, i.v.). Se realizó un muestreo sanguíneo (2 x 7d x 32d) para cuantificar el nivel sérico de progesterona (P4) e insulina mediante radioinmunoanálisis. Mientras que el PV y la CC no difirieron (P>0.05) entre tratamientos, el porcentaje de cabras mostrando una reactivación de la función ovárica favoreció al grupo AAE (50 vs 12.5 %). Asimismo, el perfil sérico de INS a través del tiempo favoreció (P<0.05) al grupo AAE respecto al grupo control. Estos resultados demuestran que las cabras son capaces de traducir la suplementación de glutamato en señales endocrinas y metabólicas que inciden positivamente sobre la reactivación ovárica, destacando el rol de INS como posible modulador metabólico de dicha reactivación durante la época de transición al anestro. Lo anterior es de potencial importancia para incrementar la eficiencia reproductiva en la industria caprina.

Palabras clave: cabras primalas, anestro estacional, glutamato, función ovárica, insulina.

¹ Tesista, ² Director

ABSTRACT

The effect of glutamate supplementation upon reactivation of the reproductive function during the estrus-to-anestrus transition period and its possible association with serum insulin levels was evaluated. The study was conducted in northern Mexico (UACH-URUZA, 25° NL, 103° WL, 1,117 m, from January to March). Yearling goats (n = 32, 7/8 Saanen-Alpine, 10 mo. old) with homogeneous body weight (BW) and body condition (BC) were randomly distributed in two treatments: 1) Excitatory Amino Acid (EAA, n=16; BW = 27.1 ± 1.09 kg, BCS = 3.5 ± 0.18 units, 7 mg kg⁻¹ BW glutamate, i.m.) and 2) Control (CONT, n = 16; BW = 29.2 ± 1.09 kg; BCS = 3.5 ± 0.18, saline, i.v.). An intermittent blood sampling (2 x 7d x 32d) was performed to quantify by RIA the serum concentrations of progesterone (P4) and insulin (INS). While BW, BC and serum INS concentrations did not differ (P>0.05) between treatments, the percentage of goats showing reactivation of the ovarian function favored the AAE-goats (50 vs. 12.5 %). Moreover, the serum INS profile across time favored (P<0.05) the EAA-group relative to the control group. Results demonstrate that yearling goats are able to translate the supplementation of glutamate into endocrine and metabolic cues that positively affect ovarian reactivation, highlighting the possible role of INS as a metabolic modulator during the estrus-to-anestrus transition season. This is of potential importance to speed-up the reproductive outcomes in the goat industry.

Keywords: yearling goats, seasonal anestrus, glutamate, ovarian function, insulin.

CONTENIDO

CUADRO DE ABREVIATURAS	xii
I. INTRODUCCIÓN.....	1
II. OBJETIVOS E HIPÓTESIS.....	3
2.1. Objetivos	3
2.2. Hipótesis	3
III. REVISIÓN DE LITERATURA.....	4
3.1. Importancia del ganado caprino.....	4
3.2. Aspectos de la fisiología reproductiva de la cabra.....	5
3.3. El papel del fotoperiodo en la modulación de la función reproductiva	12
3.3.1. Traducción de la información fotoperiódica en una señal hormonal.....	14
3.4. Estado nutricional y la relación con la reproducción	15
3.4.1. La insulina: impacto en el metabolismo y función reproductiva.....	18
3.4.2. Rol de la insulina en la reproducción	19
3.4.3. Los aminoácidos excitadores: su rol en el sistema nervioso central.....	20
3.4.4. Glutamato: Principales funciones.....	20
3.4.5. El glutamato en la reproducción.....	22
IV. MATERIALES Y MÉTODOS	25
4.1. Localización del área experimental.....	25
4.2. Animales, su alimentación y duración del periodo experimental	25
4.3. Muestreo intermitente de sangre, colección y almacén de muestras.....	26
4.4. Diseño experimental y de tratamientos.....	27
4.5. Determinación de la función ovárica y cuantificación de la insulina.....	27
4.6. Análisis estadísticos.....	28
V. RESULTADOS	29
VI. DISCUSIÓN	31
VII. CONCLUSIONES	34
VIII. LITERATURA CITADA	35

ÍNDICE DE FIGURAS, CUADROS Y GRÁFICAS

FIGURAS

<i>Núm.</i>	<i>Título</i>	<i>Pág.</i>
1	Control neuroendocrino del anestro estacional de la oveja.	12
2	Influencia del fotoperiodo en la reproducción caprina.	13
3	Ritmo de secreción de melatonina pineal	14
4	Vías neuronales propuestas por las que los AAE influyen en la secreción hormonal.	23

CUADROS

1	Contenido de Materia seca (MS, %), energía neta para mantenimiento (ENm, Mcal kg ⁻¹) y proteína cruda (PC, %) de los ingredientes de la dieta ofrecida durante el periodo experimental.	26
2	Medias de mínimos cuadrados \pm error estándar para peso vivo (PV, kg), condición corporal (CC, unidades), porcentaje de cabras primaras mostrando re-activación ovárica (RAO) y niveles séricos de Insulina durante febrero-marzo bajo fotoperiodo natural en la Comarca Lagunera (25° LN) ¹ .	29

GRÁFICAS

1	Perfil de secreción de Insulina a través del tiempo en cabras primaras durante marzo-abril bajo fotoperiodo natural en la Comarca Lagunera (n=32, 25° LN).	30
---	--	----

CUADRO DE ABREVIATURAS

Abreviatura	Significado
AAE	Aminoácido excitador
ADN	Ácido desoxiribonucleico
AMPA	Acido DL- α -amino-3-hidroxi- 5metil-isoxazol propiónico
AMPc	Adenosín Monofosfato Cíclico
ANOVA	Análisis de Varianza
BC	Betacaroteno
CC	Condición corporal
CONT	Grupo control
Ca+	Calcio
°C	Grados centígrados
DIO2	Deyododinasa tipo 2
EE	Error estándar
EAAT1/2	Excitador amino-ácido transportador
FSH	Hormona folículo estimulante
GABA	Acido gamma aminobutírico
GLU	Glucosa
GnRH	Hormona liberadora de gonadotropinas
iGluR	Receptores a glutamato ionotrópico
INS	Insulina
K+	Potasio
KA	Kianato
Kg	Kilogramo
LH	Hormona luteinizante
LN	Latitud norte
LO	Longitud oeste
MBH	Hipotálamo mediobasal
Mg	miligramo
mGluRs	Receptores a glutamato metabotrópicos
ml	Mililitro
mm	Milímetros
msnm	Metros sobre el nivel medio del mar
Na+	Sodio

NHPM	Núcleo hipotalámico posterior medial
NMDA	N-metil-D-aspartato
NSO	Nivel de significancia observado
OVX	Ovejas ovariectomizadas
OVX+E2	Ovejas ovariectomizadas e implantadas con estradiol
P4	Progesterona
PV	Peso vivo
RIA	Radioinmunoanálisis
ROA	Re-activación ovárica
Rpm	Revoluciones por minuto
SAS	Statistical Analysis Software
SNC	Sistema nervioso central
T3	Triyodotironina
T4	Tiroxina
TH	Hormona tiroidea
TSH	Tirotropina
UACH	Universidad Autónoma Chapingo
URUZA	Unidad Regional Universitaria de Zonas Áridas
UTM	Universal Transversa Mercator

I. INTRODUCCIÓN

Los pequeños rumiantes son animales poliéstricos estacionales, es decir, presentan varios ciclos estrales únicamente en una estación establecida del año, con lo cual, la actividad reproductiva se relaciona íntimamente con el ritmo de producción de la carne, leche y sus derivados (Álvarez y Zarco, 2001). El norte de México, área árida y semiárida con la mayor producción caprina del país, presenta limitaciones ambientales como la estacionalidad reproductiva y un inadecuado balance de nutrientes, principalmente de proteína y energía, lo cual se refleja en bajas condiciones corporales (Mellado y Valdés, 1998; Meza-Herrera *et al.*, 2004). En estas áreas, los caprinos explotados de manera extensiva, se caracterizan por poseer una reproducción estacional bien establecida (Mellado y Hernández, 1996; Duarte, 2000; Delgadillo *et al.*, 2003). Tanto el estado metabólico como la disponibilidad de nutrientes son los principales factores ambientales necesarios para el establecimiento de la función reproductiva. Dicho estado metabólico así como las alteraciones que afectan la partición de nutrientes y el apetito, son regulados por una serie de interacciones complejas entre las concentraciones sanguíneas de hormonas metabólicas y el perfil de metabolitos sanguíneos (Meza-Herrera, 2008; González-Bulnes *et al.*, 2011).

Cuando los sistemas de producción se manejan sin ningún esquema de manipulación, la estacionalidad reproductiva se convierte en una estacionalidad productiva lo que representa problemas serios de comercialización para los productores que por lo general están inmersos en un mercado que exige producto

durante todo el año y, curiosamente, incrementa su demanda durante la estación que corresponde a la menor productividad de éstas especies (Álvarez y Ducoing, 2006).

Muchas de las hormonas metabólicas y los nutrientes que pueden ayudar a mantener la homeostasis también afectan el sistema reproductivo (Scaramuzzi *et al.*, 2006; Gonzalez-Bulnes *et al.*, 2011), promoviendo alteraciones importantes en la sensibilidad del eje hipotálamo-hipófisis-gónadas, caracterizados por cambios que están asociados, con la activación o inhibición de la síntesis y secreción de la hormona liberadora de gonadotropinas (GnRH) (Meza-Herrera *et al.*, 2004 y 2007; López-Medrano *et al.*, 2009). Por ello, el diseñar una estrategia de suplementación alimenticia que permita el éxito productivo y reproductivo en ecosistemas áridos brinda la oportunidad de llevar a cabo un manejo eficiente de los caprinos, mediante el establecimiento de la función reproductiva particularmente en la época del año en la cual por efectos del fotoperiodo, se genera un anestro estacional en la hembra caprina (Martín y Rinvall, 1993).

Dentro de los posibles moduladores de la función reproductiva se tienen a los aminoácidos excitadores (AAE) glutamato y aspartato, los cuales son considerados como los principales neurotransmisores en el sistema nervioso central (SNC) de los mamíferos (Urbanski., *et al.*, 1996) y por lo tanto pueden estar involucrados en el control de la reproducción estacional, la pulsatilidad de gonadotropinas, la concentración de diversas hormonas metabólicas y metabolitos sanguíneos (Brann y Mahesh, 1997; Zamorano *et al.*, 1998; Meza Herrera *et al.*, 2011).

II. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

2.1. Objetivos

Determinar si la suplementación focalizada con glutamato promueve la activación de la función reproductiva en la época de transición al anestro estacional en cabras anéstricas en un ambiente de zonas áridas.

Determinar el posible efecto de la suplementación del glutamato sobre los niveles séricos de insulina como marcador endócrino del estado metabólico.

2.2. Hipótesis

La suplementación de glutamato promoverá la reactivación de la función reproductiva en cabras primaras en la época de transición al anestro estacional, y tal escenario estará positivamente relacionado con un aumento en los niveles séricos de insulina.

III. REVISIÓN DE LITERATURA

3.1. Importancia del ganado caprino

A nivel mundial, la producción caprina está cercana a las 1200 millones de cabezas con más del 90% de ellas localizadas en países en desarrollo, donde las cabras pertenecen a pequeños productores los cuales conforman el porcentaje más grande del total de ganaderos. Aunque la mayoría de las cabras lecheras se encuentran en los países en desarrollo, los programas de mejoramiento se concentran en Europa y América del Norte. La selección genética de las cabras lecheras ha dado lugar a aumentos considerables de los rendimientos y a períodos de lactancia más prolongados. Por consiguiente, las razas de cabras lecheras especializadas utilizadas en los países desarrollados tienen un mayor potencial genético para la producción de leche que las razas utilizadas en los países en desarrollo (FAOSTAT, 2015).

En México la caprinocultura es una de las actividades pecuarias de mayor importancia socioeconómica, ya que las características y las bondades de la cabra y sus productos contribuyen al bienestar de los caprinocultores y sus familias, así como al del consumidor final. Las cabras se encuentran, preponderantemente, en manos de pequeños productores: los casi 9 millones de cabras son criadas en cerca de 220 mil unidades de producción. Estos sistemas de producción son fuertemente dependientes del pastoreo en tierras comunales, poseen poca productividad y contribuyen considerablemente al sustento de los agricultores (Echavarría *et al.*, 2006).

El reducido formato corporal de la cabra, su agilidad y habilidad para el pastoreo y su reconocida rusticidad determina que la especie caprina, explotada bajo modelos extensivos y semiextensivos de producción, sea más idónea que la ovina y la bovina para el aprovechamiento de zonas áridas y semiáridas (Daza, 2004).

De acuerdo con el SIAP, para el año 2014, la caprinocultura generaba anualmente 77,824 toneladas de carne y 155,497 millones de litros de leche; con un valor de producción de 1,966,511 y 781,668 miles de pesos respectivamente. Los estados con mayor población caprina para el 2014 son: Oaxaca con el 14.4 % de la población total nacional, Guerrero con el 7.75%, Coahuila de Zaragoza con el 7.4%, Zacatecas con el 7.1 % y San Luís Potosí con el 7.0 %, Dentro de los estados más productores de leche, sobresalen Coahuila con el 34 % del total nacional, Guanajuato 20 %, Durango 19 %.

3.2. Aspectos de la fisiología reproductiva de la cabra

Se entiende por reproducción todo el proceso por el cual las especies se perpetúan. En la producción animal caprina, el periodo del año en que se presenta los ciclos estrales se han ido modificando por la selección natural (Padilla, 1989). Con el fin de asegurar la supervivencia de la descendencia, se ha seleccionado la época del año más favorable para los partos, los cuales generalmente ocurren en primavera, estación donde el clima y la disponibilidad de alimento son adecuados para el desarrollo de las crías (Bronson y Heideman, 1994).

La gestación en las cabras tiene una duración aproximada de cinco meses, en consecuencia su estación reproductiva debe iniciarse en otoño para permitir que los nacimientos ocurran durante la primavera (Lincoln y Short, 1980, Ortavant *et al.*, 1988).

El inicio de la pubertad es el resultado de una serie de complejos eventos neuroendocrinos que ocurren en el eje hipotalámico-hipofisario-gonadal caracterizado por el inicio en una alta frecuencia en el ritmo de liberación de GnRH, LH y FSH, generando el primer pico preovulatorio de LH y posterior ovulación (Foster, 1994; Meza-Herrera *et al.*, 2010). En la cabra la pubertad o edad de la primera ovulación se presenta entre los cinco y siete meses y su inicio está influido por factores genéticos y ambientales (Jainudeen, *et al.*; 2002).

El cambio de un estado prepuberal a uno puberal da lugar a evidentes cambios en la función del eje hipotálamo-hipófisis-gónadas. Previo a la pubertad, la secreción de la hormona liberadora de las gonadotropinas (GnRH) está significativamente inactiva. La activación del eje hipotálamo-hipofisario-gonadal es un paso indispensable para que ocurra la pubertad; Los niveles de las hormonas gonadotrópicas folículo estimulante (FSH) y luteinizante (LH) se incrementan gradualmente durante la pubertad estimulando la maduración de folículos y la producción de estrógenos en los ovarios (Aparicio 2005). Tanto el estradiol como la progesterona son importantes en la regulación de la secreción de FSH y LH, mientras que la inhibina juega un papel primordial en el control de la secreción de FSH (Apter 1997, Messinis 2006).

Ojeda *et al.* (2006) reportaron que el inicio de la pubertad requiere una comunicación recíproca neurón-células gliales, la cual involucra aminoácidos excitadores, principalmente glutamato y aspartato, y factores de crecimiento, además de la acción coordinada de un grupo de neuroreguladores que representan un elevado nivel de control que del proceso de la pubertad. En el mismo sentido Dhandapani y Brann (2000) y Mahesh y Brann (2005), destacan que tanto el neuromodulador glutamato como el óxido nítrico han mostrado un papel esencial en el establecimiento del pico preovulatorio de GnRH en mamíferos.

A lo largo de la estación reproductiva, las hembras pueden pasar por varios ciclos de celo sucesivos. El intervalo de tiempo entre celo y celo en la cabra suele ser de 20 a 21 días, aunque esa duración es variable (Chemineau *et al.*, 1992). El ciclo sexual o estral comprende los diferentes cambios morfológicos y fisiológicos que ocurren en el ovario y tracto genital de la cabra no gestante que controlan la expresión del celo (Fatet *et al.*, 2011) y cuyo principal objetivo es la preparación de gametos femeninos funcionales y procurar las condiciones adecuadas que permitan su fecundación y nidación en el caso de que se produzca la gestación.

Estos cambios se suceden a intervalos más o menos regulares que están asociados a la estacionalidad, definiendo de esta forma un periodo de anestro o inactividad reproductiva y otro de actividad sexual (Chemineau y Delgadillo, 1994). Este ciclo anual de reproducción en los pequeños rumiantes está ligado al control de la actividad neuroendocrina gonadotropa por uno o varios factores

medioambientales, siendo el más repetible, de año en año, la duración del número de horas de luz diarias o fotoperiodo. Es por tanto lógico que el fotoperiodo sea el principal factor externo que determina el comienzo o la finalización de la época de actividad reproductiva (Santa María *et al.*, 1990).

El ciclo estral se divide clásicamente en dos fases: la fase folicular que abarca la fase de proestro y estro y la fase luteal que comprende el metaestro y el diestro. A lo largo de este ciclo, el ovario sufre una serie de cambios morfológicos (reclutamiento, crecimiento folicular y maduración folicular) y fisiológicos (regulación endocrina) que culminan en la ovulación (Fatet *et al.*, 2011). La fase folicular, tiene una duración de unos 5-6 días (que se corresponden con los días 18-21 de un ciclo y 1-2 del ciclo siguiente. Esta fase se divide en *proestro*, que corresponde al periodo de reclutamiento, selección y dominancia folicular, y que se caracteriza por unas crecientes concentraciones de estradiol, producidas por los folículos ováricos en desarrollo, desencadenando la salida en celo de la hembra. Esta fase que se conoce como *estro*, se corresponde con el día 0 del ciclo y se caracteriza por unas concentraciones máximas de 17β estradiol en sangre producidas en los folículos dominantes; finalizando con la ovulación (Fatet *et al.*, 2011).

Durante la fase folicular, la hormona folículo estimulante (FSH), secretada por la hipófisis, estimula el crecimiento de los folículos. En esta fase, se producen pequeños picos de secreción de gonadotropinas y estrógenos, que corresponden a los diferentes periodos del crecimiento folicular. De éstos folículos, sólo 2 ó 3 son los que alcanzan los 4 mm de diámetro y son seleccionados para entrar en la fase dominante.

Bajo la influencia de la LH, estos folículos alcanzan el estado preovulatorio (6-9 mm), mientras que los folículos subordinados degeneran por un mecanismo de atresia folicular. Este hecho conlleva un incremento periférico de las concentraciones de 17β estradiol, secretado por los folículos de mayor tamaño, que induce el comportamiento del estro y actúa a través de un *feedback* positivo sobre el eje gonadotropo. En la cabra, la duración del periodo de receptividad sexual o celo es de 24 a 48 horas (un promedio de 36 horas). Durante este periodo, se produce el pico preovulatorio de LH que aparece entre las 7 a 18 horas después de iniciado el celo y alcanza niveles de esta hormona de 20 a 100 ng/ml (Valencia y Bustamante, 1986), provocando la ovulación 20-26 horas después, produciendo también la luteinización de las células foliculares. El momento exacto de la ovulación, una vez iniciado el celo, varía de 9 a 37 horas, coincidiendo generalmente con el final del periodo del celo (Fatet *et al.*, 2011).

El anestro estacional es la consecuencia de un descenso en la actividad del eje hipotálamo-hipofisario por el cual queda reducida la frecuencia de pulsos de GnRH y en consecuencia también la secreción de las hormonas hipofisarias (Karsch *et al.*, 1984).

El mecanismo regulador de la función reproductiva se localiza a nivel del hipotálamo, por lo que el mensaje fotoperiódico actúa sobre él y sobre las células neurosecretoras del sistema nervioso central. El hipotálamo, a su vez, regula la secreción de GnRH a través de la retroacción de los esteroides ováricos, lo que se traduce en una variación estacional de los pulsos de LH, de tal forma que la frecuencia de los pulsos se incrementa durante los días cortos y disminuye en los largos. Los

efectos del fotoperiodo sobre la secreción de LH y el *feedback* negativo de los esteroides pueden ser simulados usando ovejas pinealectomizadas y utilizando infusiones seriadas de melatonina (Bittman *et al.*, 1985). Durante el anestro estacional, el estradiol se convierte en un potente inhibidor de la frecuencia de pulsos de GnRH y LH (Goodman *et al.*, 1982), de forma que la frecuencia de liberación de las hormonas hipofisarias disminuye hasta llegar a niveles basales, alrededor de un pulso cada 12 horas (Barrel *et al.*, 1992), lo que tiene lugar debido a un marcado aumento en la sensibilidad del hipotálamo al *feedback* negativo del estradiol ovárico.

Otro aspecto importante, en relación a las variaciones estacionales de la reproducción y el anestro estacionario, es que la secreción de prolactina se ve afectada por el fotoperiodo, siguiendo un patrón estacional, produciéndose las mayores concentraciones durante la época de anestro (en el verano) y las más bajas en la estación reproductiva (a principios del otoño), tanto en la oveja (Walton *et al.*, 1977) como en la cabra (Prandi *et al.*, 1987; 1988); de forma que estos últimos autores sugieren que los niveles de prolactina son una “señal” de la época de anestro (altos niveles) o reproductiva (bajos niveles) más que una “causa” de la estacionalidad reproductiva (Celi, 2012).

Los datos obtenidos en cabras locales del norte de México indican que las hembras en anestro estacional pueden ser estimuladas por el efecto macho si se utilizan machos sometidos previamente a un tratamiento fotoperiódico. En un estudio realizado por Delgadillo *et al.*, (2003), se midió este efecto con cuatro machos testigos, en reposo sexual y cuatro machos tratados, sexualmente activos, que fueron puestos

en contacto con cabras anovulatorias por un periodo de 35 días en un fotoperiodo creciente del norte de México, lo que resultó en que 2/34 de las cabras puestas en contacto con los machos testigo ovularon y ninguna de ellas mostró celo. En cambio 40/40 de las hembras puestas en contacto con los machos sexualmente activos ovularon y 11 días posteriores a la introducción de los machos, treinta y ocho hembras fueron detectadas gestantes.

El mecanismo de acción es principalmente andrógeno-dependiente, debido a las feromonas del macho producidas por glándulas sudoríparas repartidas por toda la piel aunque también tiene un componente social (Fulkerson *et al.*, 1981). Las feromonas actúan como señal sobre los bulbos olfatorios de la hembra, provocando una reacción neuroendocrina inmediata que se traduce en un incremento de la frecuencia en la secreción pulsátil de LH y por tanto, un mayor estímulo en el crecimiento de los folículos en el ovario hasta el estadio de preovulatorios (Martin *et al.*, 1980 y 1986). Después de la introducción de los machos, la descarga preovulatoria de LH en el ganado ovino puede aparecer entre las 3 y 30 horas, estableciéndose la ovulación entre las 24 y 60 horas (Atkinson y Williamson, 1985).

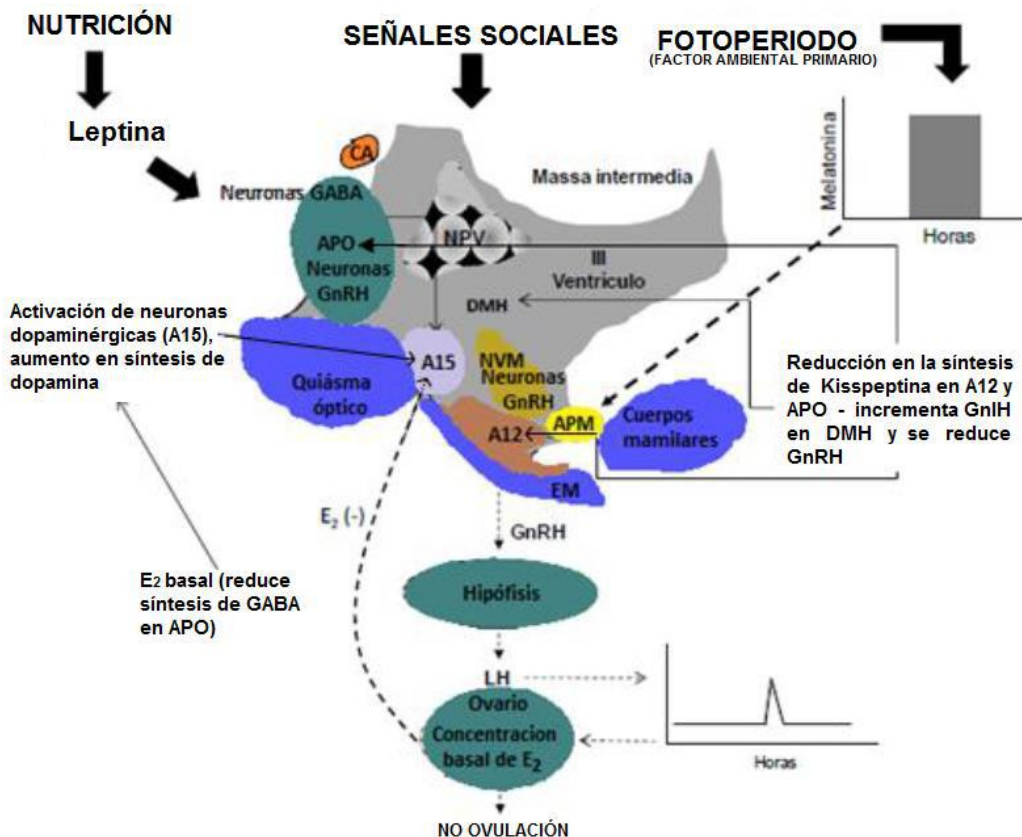


Figura 1. Control neuroendocrino del anestro estacional de la oveja (Arrollo, 2011)

3.3. El papel del fotoperiodo en la modulación de la función reproductiva

Los caprinos al igual que los ovinos son animales con reproducción estacional es decir alternan periodos de actividad e inactividad ovárica (anestro) durante el año. Este comportamiento se relaciona con el fotoperiodo. La actividad ovárica se presenta durante los días cortos es decir los días con menor cantidad de horas luz. Durante el resto del año las hembras permanecen en anestro. (Valencia *et al.*, 1990).

La influencia del fotoperiodo en la actividad reproductiva es modulada de manera significativa por la latitud, especialmente en cabras que provienen de las

regiones situadas arriba de los trópicos donde la diferencia entre las horas luz y la oscuridad es muy evidente. En animales cercanos al ecuador la diferencia es casi imperceptible. Chemineau y Martin 1998 y Chemineau *et al*, 2007.

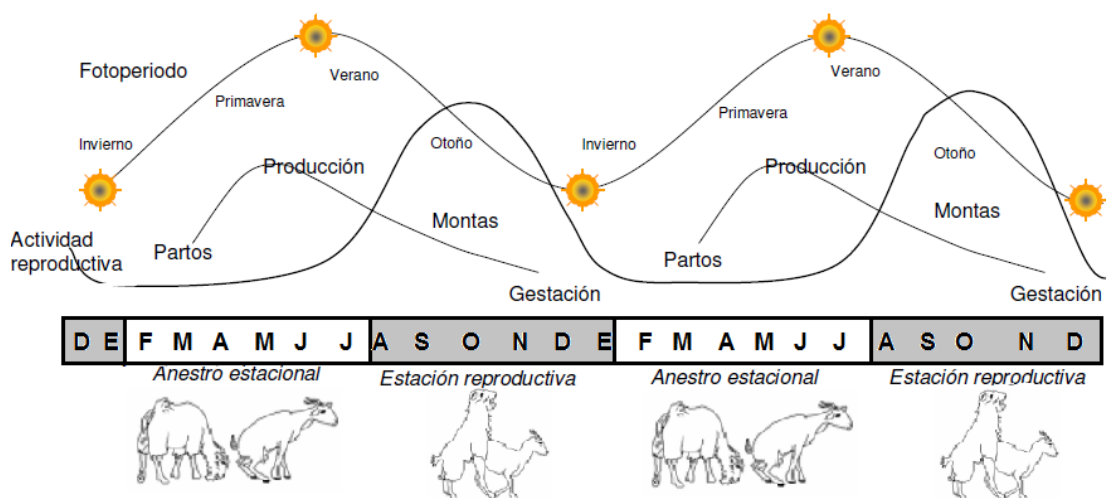


Figura 2. Influencia del fotoperiodo en la reproducción caprina
(Modificado de: Álvarez y Ducoing, 2006; Gatica *et al.*, 2012)

Las variaciones de la actividad sexual resultan de cambios en la secreción de hormonas gonadotropas, LH y FSH que provocan la ausencia de ovulación espontánea durante varios meses del año debido a la disminución en el crecimiento folicular ovárico. La diferencia en la secreción de LH entre estaciones está fuertemente acrecentada con la presencia de estradiol o testosterona. Por consecuencia, los cambios a la sensibilidad al estradiol son el principal mecanismo responsable de la estacionalidad de la reproducción. Las concentraciones plasmáticas de LH que son medida reflejan las modificaciones de la sensibilidad al estradiol y están

perfectamente correlacionadas con las variaciones de la actividad ovulatoria de la hembra (Karsch., 1984).

3.3.1. Traducción de la información fotoperiódica en una señal hormonal

En los mamíferos domésticos, la información fotoperiódica es percibida por la retina y transmitida por vía nerviosa a la glándula pineal; su acción se ejerce a través de la secreción de melatonina, según un ritmo circadiano con niveles máximos durante la noche y niveles basales durante el día. Estas características hacen que su secreción sea variable con el fotoperiodo aumentando la duración de sus niveles en días más cortos (Kennaway *et al* 1983; Robinson y Karsch 1987).

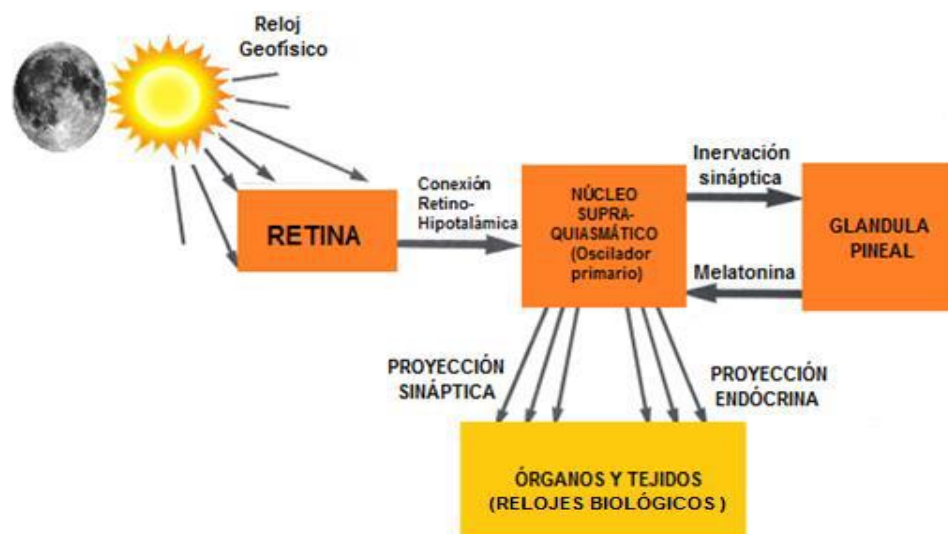


Figura 3. Ritmo de secreción de melatonina pineal (Gatica *et al.*, 2012)

El sistema circadiano es empleado por los mamíferos en la regulación de la fisiología y comportamiento reproductivo de dos maneras diferentes: 1). la sincronización de la ovulación y el comportamiento reproductivo está fuertemente relacionado al componente circadiano; 2). muchos mamíferos exhiben ritmos reproductivos estacionales que son en gran parte regulados por el fotoperiodo (Goldman, 1999; González-Bulnes *et al.*; 2011). El ritmo de la secreción de melatonina pineal está impulsado por una vía neural que incluye el oscilador circadiano en el núcleo supraquiasmático (Álvarez y Ducoing, 2006).

3.4. Estado nutricional y la relación con la reproducción

La nutrición y el estado de reservas corporales de los animales ejercen una importante influencia sobre los parámetros reproductivos en pequeños rumiantes. Es bien sabido que la nutrición afecta a muchos aspectos de la reproducción, que son comunes tanto al ganado caprino como al ovino así como a muchas otras especies de mamíferos, tales como la edad a la pubertad en ambos sexos, la tasa de ovulación, la supervivencia embrionaria, la fertilidad, el intervalo hasta la siguiente estación reproductiva o el crecimiento testicular y la producción espermática (Smith, 1991; Clarke y Tilbrook, 1992; Rhind, 1992; Robinson, 1996; Delgadillo *et al.*, 1999; Zarazaga *et al.*, 2005; 2009).

En rumiantes, los cambios en las concentraciones plasmáticas de hormonas metabólicas son señales importantes que informan al eje reproductivo el estado nutricional de los animales, afectando su comportamiento reproductivo (Meza-Herrera *et al.* 2004; Scaramuzzi *et al.* 2006; Meza-Herrera *et al.* 2007). Esta estrecha

relación entre el estado metabólico y la función reproductiva se establece para asegurar que la función reproductiva este estrechamente alineada con la disponibilidad de alimento (Gamez-Vazquez *et al.* 2008; Meza-Herrera *et al.*, 2008; Guerra-García *et al.* 2009; Meza-Herrera *et al.*, 2010, b). Según Scaramuzzi *et al.*, (2006) el efecto agudo de la nutrición se refiere al incremento en tasa ovulatoria que ocurre después de una suplementación alimenticia de corto plazo en ausencia de cambios detectables en el peso vivo.

El estado nutricional del animal es un modulador clave de los mecanismos neuroendocrinos que regulan la secreción de GnRH. Por lo que la restricción nutricional causa crecimiento lento, reduce las concentraciones periféricas de glucosa y retarda el inicio de pulsos de GnRH en ovinos (Rodríguez 2005). El consumo inadecuado de energía inhibe la función ovárica, como resultado de la disminución en la secreción hipotalámica de LH donde los metabolitos glucosa y 11 aminoácidos además de algunas hormonas como la leptina, insulina y IGF tienen una función importante (Pinos, 2001).

En el contexto nutricional, existen indicios de que mejoras en la alimentación y un mejor estado de condición corporal en cabras y ovejas, pueden influenciar la duración de la estación reproductiva (Zarazaga *et al.*, 2005). Los cambios en peso, edad y composición corporal, provocan cambios en la endocrinología reproductiva de los animales jóvenes que inician su actividad reproductiva (Martin y Banchemo, 1999).

El nivel nutricional afecta los procesos involucrados en el desarrollo folicular y tasa ovulatoria de los rumiantes, particularmente a través de cambios en peso vivo (PV) y condición corporal (CC). La influencia de la nutrición en la función ovárica se clasifica como: 1) De largo plazo o efecto estático, en el cual hembras con mayores PV lograrán mayores tasas ovulatorias (Meza-Herrera *et al.*, 2004; Scaramuzzi *et al.*, 2006; Meza-Herrera *et al.*, 2007); 2) De mediano plazo o efecto dinámico, donde aumentos en el PV o CC en semanas previas y durante el empadre promoverán mayor eficiencia ovárica, medida como la cantidad total de folículos y cuerpos lúteos presentes en el ovario (Meza-Herrera *et al.*, 2004 y 2008); 3) De corto plazo o efecto agudo, donde un suplemento estratégico de proteína o energía puede afectar positivamente la función reproductiva sin cambios en el PV o la CC (Scaramuzzi *et al.*, 2006).

Con respecto al estado metabólico, se ha reportado que cambios en los niveles plasmáticos de hormonas metabólicas son señales importantes que informan el estado nutricional en rumiantes (Meza-Herrera *et al.* 2007, Gamez- Vazquez *et al.* 2008, Meza-Herrera *et al.* 2008). Una explicación establece que la respuesta a la suplementación nutricional altera los niveles séricos de glucosa, insulina, leptina, el factor de crecimiento insulínico 1(IGF-1) y kisspeptina, y probablemente otras hormonas metabólicas o reproductivas (Meza-Herrera *et al.* 2004; Scaramuzzi *et al.* 2006, Meza-Herrera *et al.* 2008, Guerra-Garcia *et al.* 2009).

3.4.1. La insulina: impacto en el metabolismo y función reproductiva

La insulina es una hormona con efectos sobre el metabolismo y crecimiento normal de muchas células del cuerpo. En las últimas décadas se han descubierto, además, sus efectos sobre funciones del sistema nervioso central: modulación del ciclo apetito-saciedad, función reproductiva, liberación de neurotransmisores, supervivencia neuronal y plasticidad sináptica. La insulina está involucrada con el inicio de la pubertad en humanos, observándose incrementos en los niveles de esta hormona metabólica en etapas previas al inicio de la pubertad (Sakurai *et al.*, 2004). En cabras, las acciones de la insulina aparentemente no están relacionadas al inicio de la pubertad (Schillo *et al.*, 1992), sugiriéndose el rol preponderante de otras moléculas como el ácido propionico, y algunos aminoácidos involucrados en el metabolismo de la energía.

Los receptores de insulina se expresan en la mayoría de los tejidos del cuerpo, incluyendo las rutas metabólicas clásicas, tejidos musculares, hígado y tejido graso; además, se han encontrado receptores en puntos sensitivos como el sistema nervioso. En el sistema nervioso central, sus receptores muestran distintos patrones de expresión en el bulbo olfatorio, el hipotálamo y la pituitaria (Bruning *et al.*, 2000). Según Sakurai *et al.* (2004), la influencia de marcadores endocrinos como las concentraciones de glucosa en plasma, ácidos grasos no esteroideos, ácido acético, cetonas e insulina no muestran un particular cambio relacionado con el inicio de la pubertad

3.4.2. Rol de la insulina en la reproducción

Varios estudios han demostrado que la insulina y el IGF-1 tiene efectos a nivel del ovario estimulando la proliferación de las células de la granulosa y la producción de progesterona (Gong, *et al.*, 1993; Spicer y Echterkamp (1995) afirman que tanto insulina y los IGF-1 han mostrado efectos directos sobre células ováricas cultivadas. Estos incluyen la estimulación de la mitogénesis celular de la granulosa, producción de estradiol por la granulosa, síntesis de andrógenos por parte de la teca y producción de progesterona por las células lúteas. Sin embargo, existen diferencias significativas con respecto de los efectos de insulina y IGF-1 sobre la producción de estradiol de las células de la granulosa.

El ovario, como muchos órganos, es una diana para la insulina. Actúa mediante la interacción con los receptores de insulina y con los receptores de factores de crecimiento similares a insulina que se encuentran en las células de la granulosa, de la teca y en el estroma ovárico en humanos. La insulina estimula la esteroidogénesis en las células de la teca y en las de la granulosa y aumenta el efecto estimulador de la LH mediante el aumento de la expresión de receptores para LH. La insulina también actúa a nivel de la hipófisis aumentando la sensibilidad de los gonadotropos a la hormona liberadora de gonadotropinas (GnRH) y, por lo tanto incrementa la esteroidogénesis ovárica. A su vez, la insulina modula la biodisponibilidad de esteroides sexuales mediante la inhibición de la síntesis hepática de la globulina transportadora de esteroides sexuales (SHBG). Brewer y Balen 2010.

3.4.3. Los aminoácidos excitadores: su rol en el sistema nervioso central

Los AAE son aquellos aminoácidos que actúan como neurotransmisores y que tienen efecto específico de activación en las neuronas postsinápticas del sistema nervioso (Lujan, 2004; González, 2009). Los neurotransmisores son capaces de estimular o inhibir rápida o lentamente, desde milésimas de segundo hasta en horas o días. Puede liberarse a la sangre, en lugar de hacia otra neurona, glándula o músculo, para actuar sobre varias células y a distancia del sitio de liberación, como una hormona, y permiten, facilitan o antagonizan los efectos de otros neurotransmisores. También pueden activar otras sustancias del interior de la célula, los llamados segundos mensajeros, para producir efectos biológicos como la activación de las enzimas fosforilasas o cinasas.

Los aminoácidos neurotransmisores han sido clasificados en inhibitorios y excitatorios. Entre los inhibidores tenemos el gama amino butírico (GABA), la taurina, la glicina y la alanina. Estos actúan sobre receptores asociados a canales iónicos, abren canales de cloro, producen una hiperpolarización de la membrana post-sináptica y disminuyen la actividad neuronal. Por otra parte, entre los aminoácidos excitadores tenemos: el homocistéico, el aspártico y el glutámico (Tovar, 2007; Santillano, 2009).

3.4.4. Glutamato: Principales funciones

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. De hecho, 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 E2 y la oleada preovulatoria de LH (Meza-Herrera *et al.*, 2009).

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). En el sistema nervioso central (SNC) de los mamíferos, el glutamato, no solo es utilizado por las células para síntesis de proteínas o transaminación con otros compuestos, sino que, además, es el principal neurotransmisor excitatorio (Leone, 2011).

En estudios recientes se observó que existen receptores para glutamato en tejidos periféricos tales como el hueso, donde el glutamato está relacionado en la formación y mantenimiento de los dos tipos de células óseas (Ducy *et al.*, 2000). En el testículo participa en la síntesis de testosterona, mientras que en el ovario regula el número de receptores, en la glándula pineal participa en la síntesis y secreción de melatonina (Yatsushiro *et al.*, 2000) en el páncreas modula la secreción tanto de

glucagon como de insulina (Hayashi *et al.*, 2003), actuando también en órganos como el hígado (Bai *et al.*, 2001) pulmones (Dickman *et al.*, 2004) riñones (Gill y Pulido *et al.*, 2001).

3.4.5. El glutamato en la reproducción

El glutamato parece jugar un rol central en la regulación de la reproducción, mediando las señales esteroidales de GnRH en el hipotálamo para controlar la secreción de LH de la pituitaria. Existe evidencia que sugieren 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 el neuropéptido-Y, la noradrenalina, el GABA, los opioides, la neurotensina y en especial 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 importante 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.

La activación de las neuronas GnRH requiere la supresión del GABA y la estimulación de la secreción de glutamato, cada uno de los cuales ocurre en respuesta

a señales del fotoperiodo, pero solamente en presencia de estradiol. Se ha comunicado que todas las neuronas del núcleo periventricular anterolateral de la rata, expresan vesículas transportadoras de glutamato y vesículas transportadoras de GABA, por lo que se propone un nuevo modelo para la ovulación que incluye una función dual de las neuronas GABA/glutamato como transductores central de las señales hormonales y neurales hacia las neuronas GnRH (Ottem *et al.*, 2004).

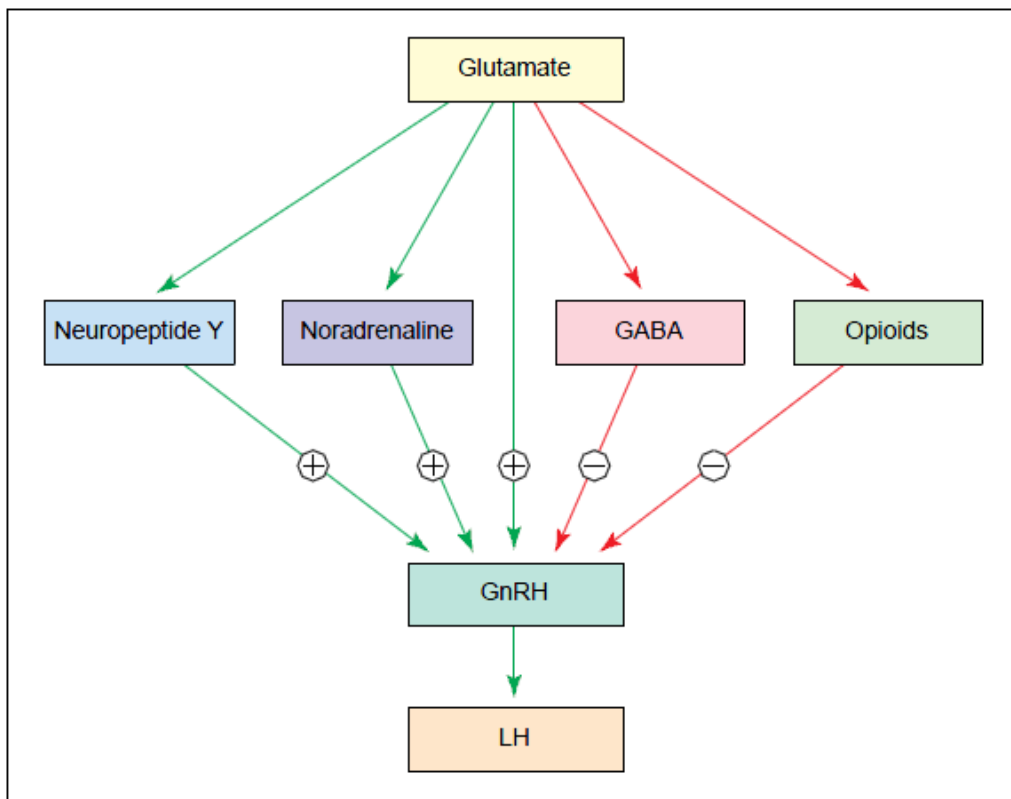


Figura 4. Vías neuronales propuestas por las que los AAE influyen en la secreción hormonal

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, es probable que la respuesta resultante de las neuronas GnRH de aminoácidos excitatorios se produzca en un contexto dependiente, que muestra cambios marcados durante la pubertad, durante el ciclo estral, durante el anestro lactacional y después de la gonadectomía (Urbanski *et al.*, 2006).

IV. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. Localización del área experimental

El estudio se realizó en la Unidad Regional Universitaria de Zonas Áridas, Universidad Autónoma Chapingo, localizada en el municipio de Tlahualilo, Durango, entre las coordenadas UTM (Universal Transversa de Mercator) 639935 E y 2864331 N, las cuales corresponden a las coordenadas geográficas 25° 53' 31.99" LN y 103° 36' 11.23" LO, a una altura de 1,117 msnm. El clima se clasifica como semidesértico extremo (García, 1981). La temperatura media anual es de 22.3° C, de abril a octubre la temperatura media mensual es superior a 20°C y de noviembre a marzo, oscila entre 13.6°C y 19.4°C.; la precipitación promedio anual es de 217.1 mm (Santos, 1973). Durante junio ocurren las temperaturas más altas con más de 40°C y el mes más frío es en enero con una temperatura mínima de 4°C (Santos, 1973; García, 1981). Las temperaturas presentadas durante los meses del estudio no difirieron significativamente de los promedios mensuales de los últimos 100 años.

4.2. Animales, su alimentación y duración del periodo experimental

Cabras primaras (n=32), con 10 meses de edad y un encaste de 7/8 Saanen-Alpina, recibieron una dieta para cubrir el 110% de sus requerimientos nutricionales ajustados al PV (NRC, 2007). Tanto PV como la CC se registraron cada dos semanas incluso previamente a su alimentación. La CC fue evaluada mediante palpación dorsal y costal utilizando una escala de 1 (muy flaca) a 5 (muy gorda).

Las cabras fueron alimentadas dos veces al día con una alimentación que cubría el 110 % de los requerimientos nutricionales (NRC, 2007): por la mañana (07:00) ofreciendo 1 kg heno de alfalfa (14% PC, 1.14 ENm Mcal kg⁻¹) y 1.300 kg de ensilado de maíz (8.1% PC, 1.62 ENm Mcal kg⁻¹) y por la tarde (18:00) 200 g de maíz rolado (11.2% PC, 2.38 ENm Mcal kg⁻¹). En el Cuadro 1, se muestra el contenido de materia seca (MS), aporte de Energía Neta para mantenimiento (ENm) y Proteína Cruda (PC) de cada uno de los ingredientes de la dieta ofrecida a las cabras durante el periodo experimental. El agua fue suministrada a libre acceso

Cuadro 1. Contenido de Materia seca (MS, %), energía neta para mantenimiento (ENm, Mcal kg⁻¹) y proteína cruda (PC, %) de los ingredientes de la dieta ofrecida durante el periodo experimental.

Ingredientes	MS (%)	ENm (Mcal kg⁻¹)	PC (%)
Heno de alfalfa	90	1.14	14
Ensilaje de maíz	33	1.62	8.1
Maíz rolado	86	2.38	11.2

4.3. Muestreo intermitente de sangre, colección y almacén de muestras

A inicios de marzo se realizaron dos muestreos sanguíneos semanales durante dos semanas a cada una de las cabritas del estudio. Las muestras sanguíneas fueron colectadas por venopunción de la yugular utilizando agujas estériles de 0.8 x 38 mm (Becton Dickinson & Co., Franklin Lakes, USA) y tubos colectores Vacutainer de 10 ml (Corvac, Sherwood Medical, St Louis, MO, USA). Una vez centrifugadas las muestras

(1500 x g, 15 min) cada muestra de suero con su réplica, fue almacenada en tubos de polipropileno MCT-150C (AxygenMR Scientific) de 1.5 ml a -4 °C hasta cuantificar el contenido de progesterona (P4). La P4 sérica fue determinada mediante radioinmunoensayo mediante el uso de un kit comercial (Diagnostic Products, Los Angeles, CA, USA) validado para su uso en suero de rumiantes. Los coeficientes de variación intra- e inter-ensayo fueron 9.9 y 12.4%, respectivamente. Cabras con concentraciones menores a 0.2 ng mL⁻¹ fueron consideradas en estado de anestro (Cushwa *et al.*, 1992).

4.4. Diseño experimental y de tratamientos

A mediados de marzo, las cabras que no mostraron actividad reproductiva, fueron aleatoriamente distribuidas en dos grupos experimentales: a). Grupo Control (CONT, n= 16; PV=29.2±1.0 kg, CC=3.5±0.18 unidades) y b). Grupo Aminoácidos Excitadores (AAE, n=16; PV = 28.1±1.0 kg, CC = 3.5±0.18 unidades). El grupo AA recibió una infusión endovenosa, 7 mg kg⁻¹ PV de L-Glutamato (Merck, Germany) los lunes y los viernes durante todo el periodo experimental. Por su parte, las cabras primaras del grupo CONT recibieron una aplicación endovenosa de agua destilada los lunes y los viernes para homogenizarlas en relación a las condiciones a las que fueron expuestas las cabras del grupo AAE.

4.5. Determinación de la función ovárica y cuantificación de la insulina

Una vez que las cabras se distribuyeron aleatoriamente en su respectivo tratamiento, se realizó, a mediados de marzo un muestreo intermitente de sangre (2 veces por semana) por un periodo de 6 semanas a cada una de las cabritas del estudio.

Las muestras fueron evaluadas por duplicado para la cuantificación del contenido de P4 e Insulina, mediante radioinmunoanálisis (RIA). Los análisis endocrinos fueron realizados en el Departamento de Ciencia Animal de la Universidad Estatal de Nuevo México, EUA. El análisis endocrino permitió definir el número de cabras mostrando o no actividad lútea en época de anestro (marzo-abril) por un posible efecto de tratamientos; las cabras que mostraron niveles séricos de progesterona superiores a 1 ng ml⁻¹ fueron consideradas como reproductivamente activas (Cushwa *et al*, 1992).

4.6. Análisis estadísticos

Los valores de PV, CC y las concentraciones séricas de insulina fueron analizados mediante un ANOVA con un diseño completamente al azar, con un arreglo de parcelas divididas para muestras repetidas en el tiempo (Gill y Hafs, 1971). El efecto de tratamiento AAE (n=16) y CONT (n=16) fue incluido en la parcela mayor utilizando el termino de cabra dentro de tratamiento para calcular el error. El tiempo de muestreo y la interacción del tratamiento por tiempo fueron incluidos en la parcela menor, utilizando el cuadrado medio residual para probar sus diferencias. En el evento de un efecto significativo, se utilizó la opción PDIFF del comando LSMEANS del procedimiento GLM (PROC GLM) del SAS (Littell *et al*, 1991) para la comparación de las medias. Los porcentaje de cabritas mostrando o no actividad ovárica se compararon mediante un procedimiento estadístico para tablas de frecuencia analizados por χ^2 . Se analizó la información para prueba de homogeneidad de los tratamientos de acuerdo a la distribución para datos categorizados en tablas de contingencia mediante el paquete estadístico ya referenciado anteriormente.

V. RESULTADOS

Tanto el PV (P=0.94), la CC (P=0.88) como los niveles séricos de Insulina (P>0.05) no difirieron entre tratamientos. Sin embargo, el porcentaje de cabritas mostrando reactivación en la función ovárica difirió (P<0.05) entre tratamientos observando un inicio más temprano en las cabras primaras tratadas con glutamato (50 vs. 12.5 %; Cuadro 2). En el mismo sentido, el perfil sérico de insulina al través del tiempo difirió (P<0.05) entre tratamientos en favor del grupo suplementado con glutamato con un pico en el segundo tercio del experimento terminando con otro aumento hacia el último tercio del periodo experimental coincidente con la reactivación en la función ovárica (Grafica 1).

Cuadro 2. Medias de mínimos cuadrados \pm error estándar para peso vivo (PV, kg), condición corporal (CC, unidades), porcentaje de cabras primaras mostrando re-activación ovárica (RAO) y niveles séricos de Insulina durante febrero-marzo bajo fotoperiodo natural en la Comarca Lagunera (25° LN)¹.

	TRATAMIENTOS			
	GLUT ⁴	CONT ⁵	NSO ²	EE ³
PV	27.17 a	29.22 a	0.94	1.09
CC	3.5 a	3.53 a	0.88	0.18
RAO ¹	50	12.5	0.05	16.6
INSULINA	1.828	1.632	0.05	0.57

¹Cabras mostrando re-activación ovárica, con dos o más muestras consecutivas con niveles séricos de progesterona (P4) mayores a 1.0 ng ml⁻¹.

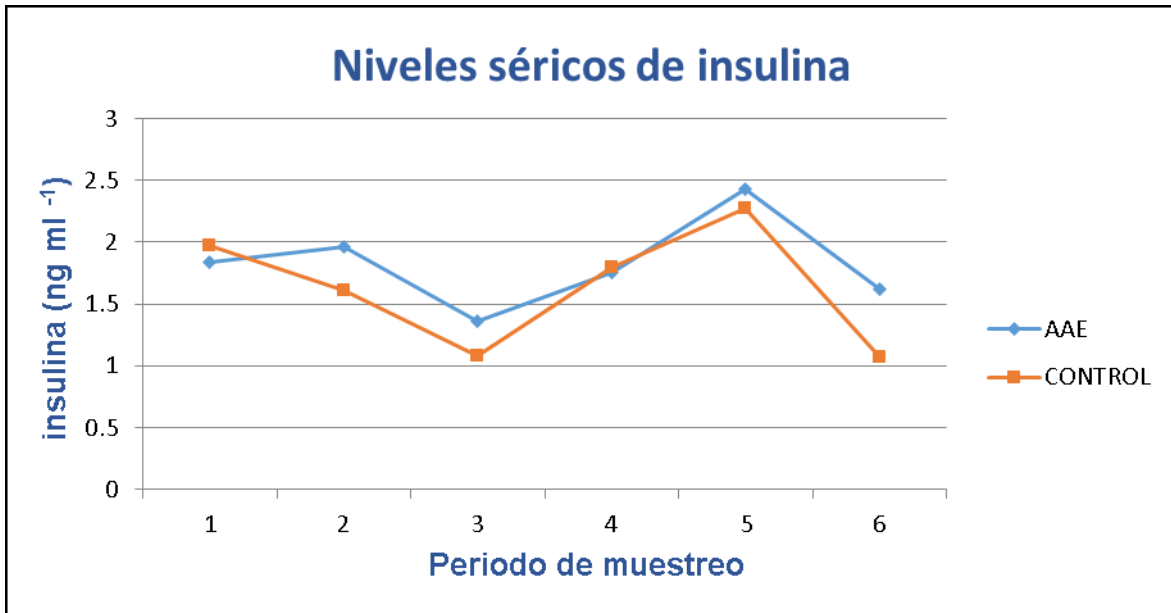
² NSO, nivel de significancia observado.

³ EE, error estándar de medias de mínimos cuadrados más conservador.

⁴ GLUT: grupo tratado con AA

⁵ Grupo control

Diferentes literales en la misma línea indican diferencias estadísticas significativas (P<0.05)



Gráfica 1. Perfil de secreción de Insulina a través del tiempo en cabras primíparas durante marzo-abril bajo fotoperíodo natural en la Comarca Lagunera (n=32, 25^o LN).

VI. DISCUSIÓN

La hipótesis planteada al inicio del estudio proponía un efecto positivo de la suplementación con glutamato al promover una reactivación de la función reproductiva en cabras primaras en la época de anestro estacional, y tal escenario estará positivamente relacionado con altos niveles séricos de insulina. La hipótesis es aceptada, ya que los resultados de este experimento demuestran una re-activación de la función reproductiva y dicho proceso se relacionó con niveles elevados de insulina a través del tiempo en el grupo tratado con glutamato, aun estando las cabras en la época de anestro estacional.

Aunque no existieron diferencias significativas ($P>0.05$) entre grupos experimentales (control y suplementado con glutamato) en los niveles séricos promedio de insulina, si se observaron diferencias ($P<0.01$) entre el patrón de las concentraciones de insulina en los grupos experimentales en diferentes tiempos al inicio, en el segundo y tercer tercio del período experimental, lo cual se relacionó positivamente con un incremento en el porcentaje de cabras en actividad reproductiva, éste incremento fue observado en ambos grupos experimentales aunque con una diferencia a favor del grupo tratado.

Urrutia-Morales *et al.*, 2009 y Meza-Herrera *et al.*, 2011 mencionan que tanto el peso vivo como la condición corporal están condicionados por cambios metabólicos que ocurren principalmente al inicio de la actividad ovárica. Por su parte, De la Isla-Herrera *et al.* (2010), reportaron que la tasa ovulatoria fue mayor en ovejas de condición corporal alta y durante el periodo de mayor actividad reproductiva. Estos resultados concuerdan con otros estudios que demuestran una relación positiva entre

la condición corporal y la tasa ovulatoria (Forcada *et al.*, 1992; Rojas y Rodríguez, 1997). Sin embargo, en este estudio, el PV y CC no difirieron entre tratamientos, por lo que los resultados sugieren que la re-activación ovárica en la época de anestro en caprinos estuvo relacionada con el efecto positivo que el glutamato ejerce sobre el eje hipotálamo-hipófisis-gónadas, particularmente sobre las neuronas GnRH (Meza-Herrera, 2010).

Estudios precedentes de nuestro grupo han evaluado el efecto del fotoperíodo, la suplementación nutricional y la administración de glutamato sobre la función reproductiva en ganado caprino. Urrutia-Morales *et al.*, (2009) observaron que la suplementación nutricional ejerce un efecto positivo sobre la actividad reproductiva de cabras criollas mantenidas bajo condiciones subtropicales, superando el efecto inhibitorio del fotoperíodo durante la mayor parte de la época natural de anestro. Estos resultados coinciden con lo reportado por Flores-Nájera *et al.*, (2010) quienes concluyeron que un incremento en el nivel de nutrición durante el anestro estacional puede ser usado para incrementar la función reproductiva tanto en hembras como en machos criados bajo condiciones nutricionales marginales.

Meza-Herrera *et al.* (2011) evaluaron el efecto del suministro de glutamato sobre el inicio de la pubertad y los niveles séricos de insulina en cabras, demostrando que la administración de glutamato generó un inicio más temprano de la pubertad en cabras a través de una ruta no-dependiente de los niveles séricos de insulina con respecto a la función del eje hipotálamo-hipofisiario-gonadal en cabras peripuberales. Previamente, Matamoros *et al.* 1990 también reportaron una relación positiva entre los niveles de insulina y la función ovárica; cuando se administra insulina durante el

desarrollo preovulatorio se incrementa la tasa de ovulación y decrece la atresia folicular.

Vergara-Hernández (2014) evaluó la suplementación de glutamato y la función reproductiva en cabras primaras durante el periodo de transición al anestro estacional, encontrando que tanto el PV ($P=0.94$) como la CC ($P=0.88$) no difirieron entre tratamientos a lo largo del período experimental. En el mismo sentido, el porcentaje de cabritas mostrando actividad reproductiva determinada por los niveles séricos de P4, difirió ($P<0.05$) entre tratamientos observando una prolongación de la función ovárica en la etapa de transición al anestro en el grupo suplementado con glutamato respecto al grupo CONT (50 vs. 12.5 %; $P<0.05$). Lo anterior sugiere que la suplementación con glutamato en cabras primaras durante el periodo de transición al anestro estacional afecta positivamente la función reproductiva y tal escenario están relacionados con los resultados obtenidos en este estudio.

En este estudio se observó una interacción tratamiento x tiempo para INS por lo que los resultados establecen un papel importante del glutamato en la interpretación de la información ambiental (v.g. fotoperíodo) y metabólica (v.g. cambios en el perfil sérico de insulina) generando una regulación positiva del eje neuroendocrino reproductivo mediante la re-activación de la función ovárica en la época de anestro.

VII. CONCLUSIONES

El efecto positivo del glutamato sobre la activación de la función reproductiva en la época de transición al anestro, no estuvo relacionado con incrementos ni en peso vivo, ni en condición corporal. Sin embargo, el efecto positivo de la suplementación de glutamato sobre el comportamiento reproductivo se destaca como una excelente oportunidad para promover que las cabras extiendan su función reproductiva, lo cual se produjo paralelamente a incrementos en los niveles séricos de insulina al través del tiempo, favoreciendo al grupo tratado con glutamato.

Aunque no existió diferencia significativa ($P > 0.05$) entre tratamientos respecto al valor promedio de INS, si existieron diferencias respecto al perfil de secreción de INS a través del tiempo, observándose estas diferencias ($P < 0.01$) en el segundo y el último tercio del período experimental a favor del grupo suplementado con glutamato. Lo anterior coincidió con un incremento en el porcentaje de cabras mostrando reactivación de la función ovárica.

Dichos resultados evidencian la posibilidad de inducir la función reproductiva, en específico el empadre, en periodos precisos del año fuera de la estación reproductiva, promoviendo un efecto positivo sobre el comportamiento reproductivo y productivo de cabras primaras, de acuerdo a las necesidades del productor. En el mismo sentido, permite la posibilidad de generar una mayor y mejor distribución en la oferta de los productos caprinos (carne-leche) al través del año, lo cual crea importantes expectativas positivas tanto para el productor, el industrializador-comercializador y al consumidor.

VIII. LITERATURA CITADA

- Álvarez, L., Zarco, L. 2001. Los fenómenos de bioestimulación sexual en ovejas y cabras. *Vet. Mex.* 32, 117-129.
- Álvarez, L., Ducoing A.E. 2006. Aspectos Reproductivos en el ganado caprino. UNAM, México. 26 pp.
- Arroyo, J. 2011. Estacionalidad reproductiva de la oveja en México. *Trop Subtrop Agroecosys*, 14(3), sep-dic.
- Apter, D., Hermanson, E. 2003. Update on female pubertal development. *Obstet. Gynecol.* 14, 475-481.
- Aparicio, 2005. Kisspeptins and GPR54: The new biology of the mammalian GnRH axis. *Cell Metab.* 1, 293-296.
- Apter, D. 1997. Development of the hypothalamic pituitary-ovarian axis. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 816, 9-21.
- Apter, D., Hermanson, E. 2002. Update on female pubertal development. *Obstet. Gynecol.* 14, 475-481.
- Atkinson, S., Williamson P. 1985. Ram-induced growth of ovarian follicles and gonadotrophin inhibition in anoestrous ewes. *J. Reprod. Fertil.*, 73, 185-189.
- Bai L., Xu H., Collins J.F., Ghishan F.K. 2001. Molecular and functional analysis of novel neuronal vesicular glutamate transporter. *J. Biol.Chem.* 276, 36764-36769.

- Barrel, G.K., Moenter, M.S., Caraty, A., Karsch, J.F. 1992. Seasonal changes of gonadotropin – releasing hormone secretion in the ewe. *Biol. Reprod.* 46, 1130-1135.
- Bittman, E.L., Kaynard A.H., Olster D.H., Robinson J.E., Yellon S.M., Karsch F.J. 1985. Pineal melatonin mediates photoperiodic control of pulsatile luteinizing hormone secretion in the ewe. *Neuroendocrinol.* 40, 409-418.
- Brann, D.W., Mahesh, V.B. 1997. Excitatory amino acids: evidence for a role in the control of reproduction and anterior pituitary hormone secretion. *Endocr. Rev.* 18, 678–700.
- Brewer, C.J., Balen A.H. 2010. the adverse effects of obesity on conception and implantation. *Reproduction.* 140, 347-64
- Bronson F.H., Heideman P.D. 1994. Seasonal regulation of reproduction in mammals. In *The physiology of reproduction* (eds Knobil E., Neill J. D., editors), 2nd ed. New York, NY, Raven Press, USA.
- Bruning, J.C., Dinesh G., Deborah J.B., Jennifer, G., Markus S., Paul C.O., Rudiger K., Wilhelm K., Dirk M.W., Kahn R. 2000. Role of Brain Insulin Receptor in Control of Body Weight and Reproduction. *Science.* 289, 2122.
- Celi, M.I. 2012. Estudio de los mecanismos implicados en la estacionalidad reproductiva de caprinos mediterráneos: papel de los opioides, las catecolaminas y la serotonina. (Tesis doctoral, Universidad de Huelva) Recuperado de <http://rabida.uhu.es/dspace/bitstream/handle/10272/>

- Colwell, C.S., Max M., Hudson D., Menaker M. 1991. Excitatory amino acid receptors may mediate the effects of light on the reproductive system of the golden hamster. *Biol. Reprod.* 44, 604-608
- Clarke I.J, Tilbrook A.J. 1992. Influence of non-photoperiodic environmental factors on reproduction in domestic animals. *Anim. Reprod. Sci.* 28, 219-228.
- Clarkson, J. Herbison, A.E. 2006. Development of GABA and glutamate signaling at the GnRH neurin in relation to puberty. *Endocrinol.* 25, 32-38.
- Chemineau, P. B., Malpoux, J. A., Delgadillo, Y. Guérin, J. P. Ravault, J. Thimonier, J. Pelletier. 1992. Control of sheep and goat reproduction: use of light and melatonin. *Anim. Reprod. Sci.* 30,157-184
- Chemineau, P., Delgadillo, J.A. 1994. Neuroendocrinologie de la reproduction chez les caprinz. *INRA Prod. Anim.* 7, 315-326.
- Chemineau, P., Martin G.B., Saumande J., Normant E. 1998. Seasonal and hormonal control of pulsatile LH secretion in the dairy goat (*Capra hircus*). *J. Reprod Fertil.* 83, 91-98.
- Chemineau, O., Malpoux B., Brillard J.P., Fostier A. 2007 Seasonality of reproduction and production in farm fishes, birds and mammals. *Animal*, 1, 419-432.
- Cushwa W.T., Bradford G.E., Stabenfeldt G.H., Berger Y.M., Rally M.R. 1992. Ram influence on ovarian and sexual activity in anestrous ewes: effects of isolation of ewes from rams before joining and date of ram introduction. *J. Anim. Sci.* 70, 1195-1200.

- Curtis, D.R., Phillis, J.W., Watkins, J.C. 1959. Chemical excitation of spinal neurones. *Nature*. 183, 611.
- Dhandapani, K.M., Brann, D.W., 2000. The role of glutamate and nitric oxide in the reproductive neuroendocrine system. *Biochem. Cell Biol.* 78, 165-179.
- Daza, A. 2004. Ganado caprino, producción, alimentación, sanidad Ed. Agrícola Española. Madrid
- Delgadillo, J.A., Canedo G.A., Chemineau P., Guillaume D., Malpaux 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, A., Flores J.A., Veliz F.G., Duarte G., Vielma J., Poindron P., Malpaux B. 2003. Control of reproduction in goats from subtropical México using photoperiodic treatments and the male effect. *Vet. Mex*, 34
- De la Isla-Herrera G., Aké-López J.R., Ayala-Burgos A., González-Bulnes A. 2010. Efecto de la condición corporal y la época del año sobre el ciclo estral, estro, desarrollo folicular y tasa ovulatoria en ovejas Pelibuey mantenidas en condiciones de trópico. *Vet. Mex.* 4, 167-175.
- Dickman, K.G., Youssef J.G., Mathew S.M., Said S.I. 2004. Ionotropic glutamate receptors in lungs and airways: molecular basis for glutamate toxicity. *Am. J. Resp. Cell Mol. Biol.* 30(2), 139-144
- Duarte, G. 2000. Estacionalidad reproductiva y efecto del fotoperiodo sobre la actividad ovulatoria de las hembras caprinas de la Comarca Lagunera. Tesis

Doctoral, Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Medicina y Veterinaria y Zootecnia, UNAM.

Ducy, P., Schinke T., Karsenty G. 2000. The osteoblast: a sophisticated fibroblast under central surveillance. *Science*. 289, 1501-1504

Echavarría, F. Gutiérrez, R., Ledesma, R., Banuelos, R., Aguilera, J., Serna, P. 2006. Influence of small ruminant grazing systems in a semiarid range in the State of Zacatecas Mexico: I Native vegetation. *Téc. Pec. Mex.* 44, 203-217.

FAO. 2015. FAOSTAT tomado del sitio web: faostat.fao.org.

Fatet, A., Pellicer-Rubio, M., Leboeuf, B. 2011. Reproductive cycle of goats. *Anim. Reprod. Sci.* 124, 211-219.

Foster, D.L. 1994. Puberty in the sheep. In: Knobil E, Neill JD (eds.), *The Physiology of Reproduction* (2nd ed). II. New York: Raven Press. 411-451.

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.

Flores-Najera, M.J., Meza-Herrera, C.A., Echavarría, F.G., Villagomez, E., Iniguez L., Salinas, H., Gonzales-Bulnes, A. 2010. Influence of nutritional and socio-sexual cues upon reproductive efficiency of goats exposed to male effects under extensive conditions. *Anim. Prod. Sci.* 50, 897-901.

- Fulkerson, W.J., Adams N.R., Gherardi P.B. 1981. Ability of castrated male Sheep treated with oestrogen or testosterone to induce and detect oestrus in ewes. *Appl. Anim. Ethol.* 7, 57-66.
- Gamez-Vazquez, H.G., Rosales-Nieto C.A., Bañuelos-Valenzuela R., Urrutia-Morales J., Diaz-Gomez M.O., Silva-Ramos J.M., Meza-Herrera C.A. 2008. Body condition score positively influence plasma leptin concentrations in criollo goats. *J Anim. Vet. Adv.* 7, 1237-1240.
- García, E. 1981. Modificaciones al sistema de Coopen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. Instituto de Geografía, UNAM. México. 253 pp.
- Gatica, M.C., Celi, I., Guzmán, J.L. Zarazaga, L.A. 2012. Utilización de fotoperiodo e implantes de melatonina para el control de la reproducción en caprinos Mediterráneos. *REDVET*; 13, 1-15
- Gill, J.L., Hafs H.D., 1971. Analysis of repeated measurements of animals *J. Anim. Sci.*, 33, 331-336.
- Gill S.S., Pulido O.M. 2001. Glutamate receptors in peripheral tissues: current knowledge, future research, and implication for toxicology. *Toxicol. Pathol.* 29, 2089-2223.
- González, A. 2009. Efecto agudo de la suplementación de L-glutamato sobre el desarrollo de folículos antrales y niveles séricos de IGF-1 en cabras. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma Chapingo-URUZA. México. 60 pp
- Gonzalez-Bulnes, A., Meza-Herrera, C.A., Rekik, M., BenSalem, H., Kridli, R.T., 2011. Limiting factors and strategies for improving reproductive outputs of small

ruminants reared in semi-arid environments. In: Degenovine, K.M. (Ed.), *Emi-arid Environments: Agriculture, Water Supply and Vegetation*. Nova Science Publishers Inc., Hauppauge, NY, USA, pp. 41–60 (Chapter 2) ISBN: 978-1-61761-541-2

Goodman, R. L, Bittman E.L, Foster D.L, Karsch F.J. 1982. Alterations in the control of luteinizing hormone pulse frequency underlie the seasonal variation in estradiol negative feedback in the ewe. *Biol. Reprod.* 27, 580-589.

Goldman, B.D. 1999. The circadian timing system and reproduction in mammals. *Steroids.* 64, 679-685

Gong, J.G., Bramley T., Webb R. 1993. The effect of recombinant bovine somatotropin on ovarian function in heifers: follicular populations and peripheral hormones. *Biol. Reprod.* 45, 941-949.

Guerra-García, M., Meza-Herrera, C.A., Sanchez-Torres-Esqueda, M.T., Gallegos-Sanchez, J., Torres-Hernandez, G., Pro-Martínez, A. 2009. IGF-1 and ovarian activity of goats in divergent body condition and supplemented with non-degradable ruminal protein. *Agrociencia.* 43(3), 241-247.

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. Camb.* 85, 465–470.

Huffman, L.J., Inskeep E.K., Goodman R.L. 1987. Changes in episodic luteinizing hormone secretion leading to puberty in the lamb. *Biol. Reprod.* 37, 755–761.

- Jainudeen, M.R., Wahid, H., Hafez, E.S.E. 2002. Ovejas y cabras. En: Reproducción e inseminación artificial en animales. Editorial McGraw-Hill Interamericana, México, D.F., México, 519 pp
- Kennaway, D.J., Sandford, R.L., Godfrey, B., Friesen, H.J. 1983. Patterns of progesterone melatonin and prolactin secretion in ewes maintained in four different photoperiods. *J. Endocr.* 229-242.
- Leone, J, 2011. La otra cara del glutamato: ¿Qué ocurre entre las neuronas y los astrocitos? Departamento de Ciencia y Tecnología.
- Litell, C.R., Freund, J.R., Phillip C. 1991. SAS® System for Linear Models, Third Edition, Cary, NC. SAS Institute Inc., 329 pp.
- Lincoln, G.A., Short, R.V. 1980. Seasonal breeding: Nature's contraceptive. *Rec. Prog. Horm. Res.* 36, 1-52.
- López-Medrano J.I., Meza-Herrera C.A., Gonzalez-Bulnes A., Torres-Moreno M., Mellado-Bosque M., Wurzinger M., Trejo-Calzada R. 2009. Effect of exogenous glutamate supply on the onset of puberty in goats. II. Serum levels of triiodothyronine. *Trop. Subtrop. Agroecosyst.* 11, 197-200.
- Lujan R. 2004. Bases moleculares de señalización neural. *Ciencia al Día Internacional.* Vol. 5, No. 2. ISSN 0717-3849.
- López, M.J.I. 2009. Suplementación de glutamato, inicio de la pubertad y niveles séricos de Triyodotironina en cabras. Tesis de Maestría en Ciencias. Universidad Autónoma Chapingo-URUZA. México, 95 pp.

- Martin, D.L., Rinvall, K. 1993. Regulation of γ -aminobutyric acid synthesis in the brain. *J. Neurochem.* 60, 395–407.
- Mcneilly, A.S., Jonassen J.A., Rhind S.M. 1987. Reduced ovarian follicular development as a consequence of low body condition in ewes. *Acta Endocrinol (Copenh)* 115, 75–83.
- Mahesh, V.B., Brann D.W. 2005. Regulatory role of excitatory amino acids in reproduction. *Endocrinol.* 28, 271–280.
- Martin, G.B., Oldham C.M., Linsay D.R. 1980. Increased plasma levels in seasonally anovular Merino ewes to the introduction of rams; a review. *Livest. Prod. Sci.*, 19, 235-243.
- 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.
- 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.* 2, 37-42.
- Mellado B.M., Valdés O.F. 1998. Guía para el manejo productivo en las explotaciones caprinas del norte de México. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Subdirección de Desarrollo. México.
- Messinis, I.E. 2006. From menarche to regular menstruation: Endocrinological background. *Acad. Sci.* 1042, 49-56.

- Meza-Herrera, C., Sánchez J.M., Chávez P.G., Salinas H., Mellado M. 2004. Protein supplementation, body condition and ovarian activity in goats. Preovulatory serum profile of insulin. *South Afric. J. Anim. Sci.* 34, 223-226.
- Meza-Herrera C.A., Ross T., Hallford D., Hawkins D., Gonzalez-Bulnes A. 2007. Effects of body condition and protein supplementation on LH secretion and luteal function in sheep. *Reprod. Domest. Anim.* 42, 461-465.
- Meza-Herrera, C.A. 2008. Mecanismos reguladores de la pubertad en la cabra: Actualización de algunos conceptos. *Trop. Subtrop. Agroecosyst.* 9, 29-38.
- Meza-Herrera, C.A., Veliz-Deras, F.G., Wurzinger, M., Lopez-Ariza, B., Arellano-Rodriguez, G., Rodriguez-Martinez, R., 2010. The kiss-1, kisspeptin, gpr-54 complex: A critical modulator of GnRH neurons during pubertal activation. *J. Appl. Biomed.* 8, 1-9.
- Meza-Herrera, C.A., Gonzalez-Bulnes, A., Kridli, R., Mellado, M., Arechiga- Flores, C.F., Salinas, H., Luginbhul, J.M., 2011. Neuroendocrine, metabolic and genomic cues signaling the onset of puberty in females. *Reprod. Dom. Anim.* 45(6), e495-e502.
- Meza-Herrera, C.A., M. Torres-Moreno, J.I. Lopez-Medrano, A. Gonzalez-Bulnes, F.G. Veliz, M. Mellado, M. Wurzinger, M.J. Soto-Sanchez, M.G. Calderon-Leyva. 2011. Glutamate supply positively affects serum release of triiodothyronine and insulin across time without increases of glucose during the onset of puberty in the female goat. *Anim. Reprod. Sci.* 125(1-4), 74-80.

- Moffatt-Blue, C.S., Sury J.J., Kelly A.Y. 2006. Short photoperiod induced ovarian regression is mediated by apoptosis. *Reproduction*. 131, 771-782
- NRC, 1981. Effect of environment on nutrients requirements of domestic animals. National Research Council. National Academic Press, Washintong, D, C. 152 pp.
- Nicholls, D.G. 1993. The glutamatergic nerve terminal. *Eur. J. Biochem*. 212, 613-631.
- Ortavant, R., Bocquier, 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,
- Ojeda, S.R., Roth, C., Mungenast, A., Heger, S., Mastronardi, C., Parent, A.S., Lomniczi, A., Jung, H. 2006a. Neuroendocrine mechanisms controlling female puberty: new approaches, new concepts. *Int. J. Androl*. 29. 286-290.
- Ojeda, S.R., Lomniczi, A., Mastronardi, C., Heger, S., Roth, C., Parent, A.S., Matagne, V., Mungenast, A.E. 2006b. The neuroendocrine regulation of puberty: Is time ripe for a systems biology approach? *Endocrinol*. 147, 1166-1174.
- Padilla, E.1989. *El Caprino*. Editorial América, 1ra edición 1989. Capitulo I. Pág.: 15-29 y Capitulo IV. Pag: 143 -158.
- Pinos, R.J., Sánchez T.M. 2001. Efecto del consumo de energía en los procesos reproductores de la hembra bovina. Una revisión. *FCV-LUZ*. 3, 256-263

- Prandi, A., Romagnoli, G., Chiesa, F., Tamanini, C. 1987. Plasma prolactin variations and onset of ovarian activity in lactating anestrus goats given melatonin. *Anim. Reprod. Sci.* 13, 291-297.
- Prandi, A., Motta, M., Chiesa, F., Tamanini, C. 1988. Circannual rhythm of plasma prolactin concentration in the goat. *Anim. Reprod. Sci.* 17, 85-94.
- Rhind, S.M., 1992. Nutrition: its effects on endocrine profiles and reproductive performance in female sheep and goats. En: Speedy A (ed), *Progress in sheep and goat research*. CAB International, Oxford, 25-51 pp.
- Rojas, R.O., Rodríguez R.O. 1997. Tasa ovulatoria y presencia de folículos después del estro en ovejas Blackbelly. *Téc Pecu Méx* 35, 32-38.
- Robinson, J.E., Karsch, F.J. 1987. Photoperiodic history and changing melatonin pattern can determine the neuroendocrine response of the ewe to daylength. *J. Reprod. Fert.*, 80, 159-165.
- Robinson, J.J. 1996. Nutrition and reproduction. *Anim. Reprod. Sci.*, 42, 25-34.
- Roth, C., Schrick, M., Lakomek, M., Strege, A., Heiden, I., Luft, H., Munzel, U., Wuttke, W., Jarry H. 2001. Autoregulation of the gonadotropin-releasing hormone (GnRH) system during puberty: effects of antagonistic versus agonistic GnRH analogs in a female rat model. *J. Endocrinol.* 169, 361-371.
- Sakurai, K., Ohkura, S., Matsuyama, S., Katoh, K., Obara, Okamura, H. 2004. Body Growth and Plasma Concentrations of Metabolites and Metabolic Hormones during the Pubertal Period in Female Shiba Goats. *J. Reprod.* 50, 197-205.

- Schillo, K.K., Hall, J.B., Hileman, S.M. 1992. Effects of nutrition and season on the onset of puberty in the beef. *J. Anim. Sci.* 70, 3994-4005.
- Santa María, A., Cox, J., Muñoz, E., Rodríguez, R., Caldera, L. 1990. Estudio del ciclo sexual, estacionalidad reproductiva y control del estro en la cabra Criolla en Chile. *Livestock Reproduction in Latin America*. En: Proceedings of the final research co-ordination meeting, Bogotá, International Atomic Energy Agency, Vienna. 363-385 pp.
- Santillano, F.J. 2009. Aminoácidos excitadores, folículos antrales y hormona del crecimiento en cabras bajo fotoperiodos decrecientes. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma Chapingo-URUZA. México. 68pp.
- Santos, V.S. 1973. Climatología general de la Región Lagunera. *Boletín Agrícola Lagunero*. 1973. SARH. México.
- SAS 1991. SAS/SAT user's guide. SAS Institute, Inc. Cary, N.C
- Scaramuzzi, R.J., 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.
- Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera (SIAP), 2014. Ganado caprino, tabla de datos de Producción, Precio, Valor y Peso de Ganado en Pie 2014. Consultado el día 6 de ABRIL de 2016 de: <http://www.siap.gob.mx/poblacion-ganadera/>

- Smith, J.F. 1991. A review of recent developments on the effect nutrition on ovulation rate. Proc. New Zeal. Soc. Anim. Prod. 51, 15-23.
- Smith, M.J., Jennes, L. 2001. Neural signals that regulate GnRH neurons directly during the oestrous cycle. Reproduction. 122, 1-10.
- Spicer, L.J., Echterkamp, S. E. 1995. The ovarian insulin and insulin-like growth factor system with an emphasis on domestic animals. Dom. Anim Endocrinol. 12(3), 223-245.
- Tovar, J. 2007. Neurotransmisor. Página web consultada el día 15 de noviembre de 2016, disponible en: <http://www.javeriana.edu.co/Facultades/Ciencias/neurobioquimica/libros/neurobioquimica/neurotrasmision.htm>
- Teresawa, E. 2005. Role of GABA in the mechanism of the onset of puberty in non-human primates. Int. Rev. Neurobiol. 71, 113-129
- Urrutia-Morales, J., Meza-Herrera, C.A., Escobar-Medina, F.J., Gamez-Vazquez, H.G., Ramirez-Andrade, B.M., Diaz-Gomez, M.O., Gonzalez-Bulnes, A. 2009. Relative roles of photoperiodic and nutritional cues in modulating ovarian activity in goats. Reprod. Biol. 9, 283-294.
- Urbanski, H.F., Steven, G.K., Vasilios, T.G. 1996. Mechanisms mediating the response of GnRH neurones to excitatory amino acids. Rev. Reprod. 1, 173-181.
- Valencia, M.J., Zarco, Q.L., Ducoing, W.A., Murcia, C., Navarro, H., 1990. Breeding of criollo and Granadina goats under constant nutritional level in the Mexican highlands. Livest. Reprod. Lat. Am., 312-333.

- Vergara-Hernández, H.P. 2014. Suplementación de glutamato y función reproductiva en cabras primaras durante el período de transición al anestro estacional. Tesis Maestría Internacional. Universidad Autónoma Chapingo-URUZA. Bermejillo, Durango, México y Universidad de Córdoba, Instituto de Estudios de Posgrado, Córdoba, España. 86 pp.
- Walton, J.S., McNeilly, J.R., McNeilly, A.S., Cunningham, F.J. 1977. Changes in concentrations of follicle stimulating hormone, luteinizing hormone, prolactin and progesterone in the plasma of ewes during the transition from anestrus to breeding activity. *J. Endocrinol.* 75, 127-136.
- Yatsushiro, S., Yamada, H., Hayashi, M., Yamamoto, A., Moriyama, Y. 2000. Ionotropic glutamate receptors trigger microvesicle-mediated exocytosis of L glutamate in rat pinealocytes. *J. Neurochem.*, 75, 288–297.
- Zamorano, L.P., Mahesh, V., De Sevilla, L., Brann, D. 1998. Excitatory amino acid receptors and puberty. *Steroids*, 63, 268–270.
- Zarazaga, L.A., Guzmán, J.L., Domínguez, M.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.
- Zarazaga, L.A., Gatica, M.C., Celi, I., Guzmán, J.L., Malpoux, B. 2009. Effect of melatonin implants on sexual activity in Mediterranean goat females without separation from males. *Theriogenology.* 72, 910-918.