



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA CHAPINGO

**DEPARTAMENTO DE ENSEÑANZA, INVESTIGACIÓN Y SERVICIO
EN ZOOTECNIA**

POSGRADO EN PRODUCCIÓN ANIMAL

**COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO DE OVEJAS
CRIOLLAS SUPLEMENTADAS CON ÁCIDOS GRASOS
POLIINSATURADOS**

T E S I S

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

**MAESTRO EN CIENCIAS EN
PRODUCCIÓN ANIMAL**

P R E S E N T A:

JOSÉ EZEQUIEL GUZMÁN



Junio de 2008



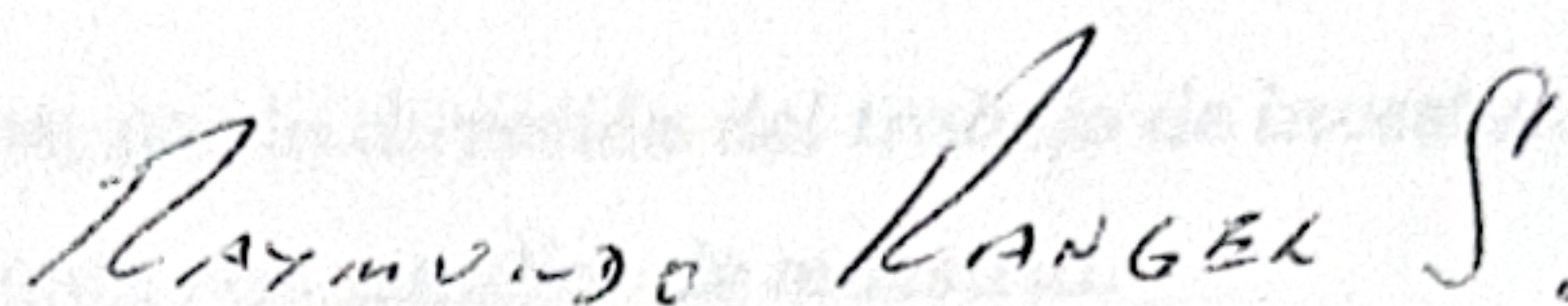
Chapingo, Estado de México.

COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO DE OVEJAS CRIOLLAS SUPLEMENTADAS CON ÁCIDOS GRASOS POLIINSATURADOS

Tesis realizada por **JOSÉ EZEQUIEL GUZMÁN**, bajo la dirección del Comité Asesor indicado, aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

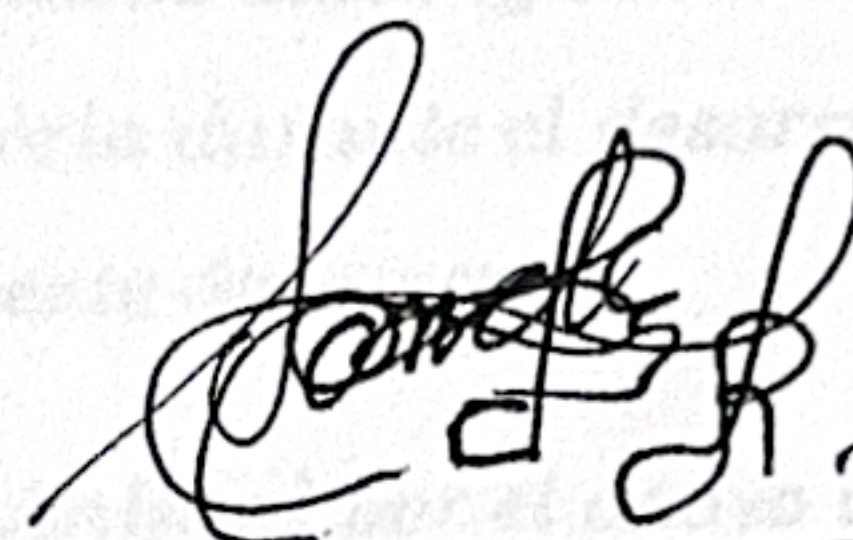
MAESTRO EN CIENCIAS EN PRODUCCIÓN ANIMAL

DIRECTOR:



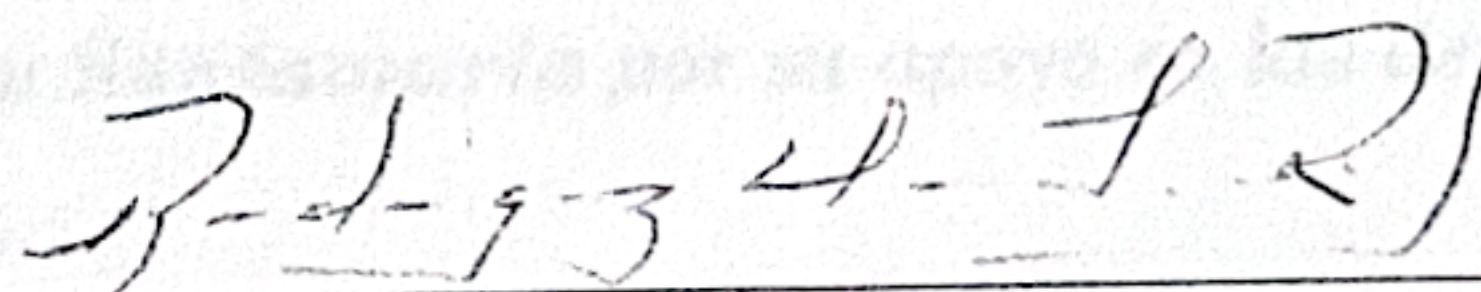
Ph.D. Raymundo Rangel Santos

ASESOR:



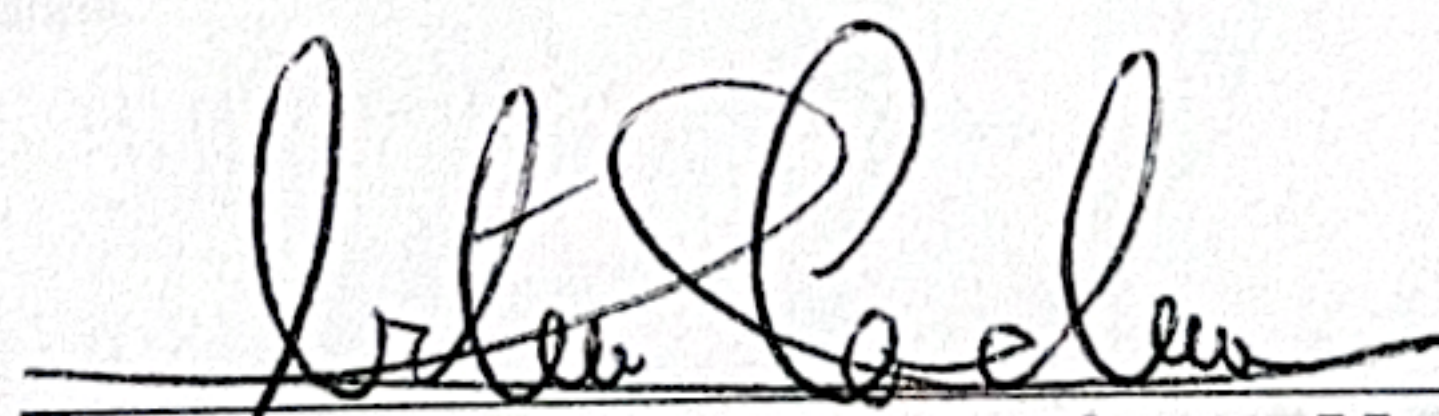
M.C. Carlos Sánchez Del Real

ASESOR:



Ph.D. Raymundo Rodríguez De Lara

ASESOR:



Dr. José Artemio Cadena Meneses

AGRADECIMIENTOS

A Dios, por el milagro de la vida.

A la Universidad Autónoma Chapingo y particularmente al Posgrado en Producción Animal, por la formación profesional y personal recibida.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo económico recibido para realizar mis estudios de maestría y la investigación correspondiente.

Al Consejo Mexiquense de Ciencia y Tecnología (COMECyT) por la ayuda económica para la escritura final de la presente tesis.

Al Ph.D. Raymundo Rangel Santos, por la dirección del trabajo de investigación, los consejos y la confianza brindada durante mis estudios de maestría.

Al M.C. Carlos Sánchez Del Real, Ph.D. Raymundo Rodríguez De Lara y Dr. José Artemio Cadena Meneses por la invaluable asesoría durante el desarrollo de la investigación que culmina con la escritura del presente documento.

A la comunidad del Posgrado en Producción Animal por el apoyo incondicional durante mi estancia en el mismo.

Al Ing. Eliseo Romero Escobedo por las facilidades otorgadas para el desarrollo de la fase experimental y C. Indalecio Flores Santamaría por su apoyo en las determinaciones analíticas durante la fase de laboratorio.

A Jorge, Rosa, Christian y demás amigos y compañeros que me apoyaron durante el desarrollo del trabajo de investigación.

Sinceramente,

J. Ezequiel Guzmán

DEDICATORIAS

A mi madre,

Georgina Guzmán Larios, como un testimonio de cariño y eterno agradecimiento por su apoyo, sus consejos, su comprensión y su amistad incondicional brindados con infinito amor y confianza; por su ejemplo de tenacidad.

A mis Abuelos,

Cirila Larios Guerrero y Demetrio Guzmán Cervantes[†], por enseñarme que la vida está hecha de pequeños momentos irrepetibles y aleccionarme en los valores de una persona útil a su pueblo.

A Cecilia Cabrera Hernández,

Por su infinito amor, compañía, apoyo y comprensión durante todo este tiempo, que ha sido difícil, pero también el más feliz de mi vida por todo lo que he compartido a su lado.

A la Familia Guzmán Larios,

Por su confianza, apoyo y acompañamiento absolutos en cada trecho de mi vida. Especialmente a mis hermanos: Noé, Jorge, Belén, Yareli, Marcos y Bertha. A mis sobrinos Daniel, Zadkiel, Steve, Arim y Samara.

A mis amigos y compañeros,

Gustavo, J. Guadalupe, Román, Miguel, Maricela, Teresa, Alma, Cach, Edén, Benny, Mónica, Aurora, J. Alfredo, Elías, Omar, Adriana, Rosario, Pablo y a todos aquellos que sin intención omita, pero que son parte importante de mi vida.

Con Afecto,

J. Ezequiel Guzmán

DATOS BIOGRÁFICOS

DATOS PERSONALES

Nombre: *José Ezequiel Guzmán*

Fecha de nacimiento: *20 de agosto de 1980*

Lugar de nacimiento: *Santiago Chazumba, Oaxaca.*

Profesión: *Ingeniero Agrónomo Especialista en Zootecnia*

CURP: *GUXE800820HOCZXZ04*

Cédula profesional: *3891793*

FORMACIÓN ACADÉMICA

1995-1998: Preparatoria Agrícola, Universidad Autónoma Chapingo, Texcoco, México.

1998-2002: Ingeniero Agrónomo Especialista en Zootecnia, Universidad Autónoma Chapingo, Texcoco, México.

2006-2008: Maestro en Ciencias en Producción Animal, Universidad Autónoma Chapingo, Texcoco, México.

CONTENIDO

	Página
CAPÍTULO I.....	1
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	2
CAPÍTULO II.....	4
REVISIÓN DE LITERATURA.....	5
2.1 Patrón reproductivo en la oveja	5
2.1.1 Ciclo estral	5
2.1.2 Ciclo anual	8
2.2 Desarrollo folicular y ultrasonografía.....	10
2.3 Interacción nutrición - reproducción	12
2.3.1 Efecto de la suplementación nutricional	13
2.3.2 Efecto de los componentes de la dieta	15
2.3.3 Influencia sobre el eje reproductivo y tasa de ovulación.....	17
2.3.4 Efecto de la nutrición en la viabilidad embrionaria y el crecimiento fetal.....	21
2.3.5 Efectos metabólicos de la suplementación nutricional.....	23
2.4 Suplementación lipídica en rumiantes	26
2.4.1 Metabolismo de lípidos en rumiantes.....	27
2.4.1.1 Hidrólisis	28
2.4.1.2 Biohidrogenación	29
2.4.1.3 Absorción intestinal.....	30
2.5 Los ácidos grasos en la reproducción de rumiantes	31
2.5.1 Estructura y clasificación	32
2.5.2 Efecto de los ácidos grasos poliinsaturados en los procesos reproductivos	32

2.5.3 Efecto del ácido linoléico en el eje hipotálamo-hipófisis-gónadas	34
2.5.4 Efecto del ácido linoléico en la calidad de ovocitos y embriones ..	53
2.5.5 Efecto del ácido linoléico en los parámetros reproductivos	54
LITERATURA CITADA	58
CAPÍTULO III.....	80
COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO DE OVEJAS CRIOLLAS	
SUPLEMENTADAS CON ÁCIDOS GRASOS POLIINSATURADOS.....	81
RESUMEN	81
REPRODUCTIVE PERFORMANCE OF CREOLE EWES	
SUPPLEMENTED WITH POLYUNSATURATED FATTY ACIDS.....	83
ABSTRACT	83
INTRODUCCIÓN	85
MATERIALES Y MÉTODOS	87
Localización y clima	87
Animales y manejo previo	87
Alimentación	87
Manejo reproductivo	88
Obtención de muestras y análisis de muestras de alimento y plasma	89
Análisis estadístico	90
RESULTADOS Y DISCUSIÓN	91
Peso vivo	91
Consumo y concentración plasmática de ácidos grasos poliinsaturados	91
Incidencia y momento de celo.....	94
Distribución de celos.....	95
Actividad folicular	96
Tasa de ovulación.....	98
Tasa de no retorno a celo	100

Tasa de gestación.....	101
Prolificidad	103
CONCLUSIÓN	104
AGRADECIMIENTOS	105
LITERATURA CITADA	106

ÍNDICE DE CUADROS

	Página
Cuadro 1. Dietas experimentales con diferente nivel de ácidos grasos poliinsaturados en la dieta.	88
Cuadro 2. Peso vivo (kg) de ovejas Criollas suplementadas antes del empadre con ácido linoléico.	91
Cuadro 3. Consumo de ácidos grasos poliinsaturados (g día^{-1}) por ovejas Criollas suplementadas antes del empadre.	92
Cuadro 4. Concentración de ácidos grasos en plasma ($\mu\text{g } \mu\text{l}^{-1}$) de ovejas Criollas suplementadas con ácidos grasos poliinsaturados antes del empadre.	92
Cuadro 5. Incidencia de celos en ovejas Criollas suplementadas con ácidos grasos poliinsaturados antes del empadre.	94
Cuadro 6. Distribución de celos en ovejas Criollas suplementadas con ácidos grasos poliinsaturados antes del empadre.	96
Cuadro 7. Tasa de ovulación y tamaño del cuerpo lúteo en ovejas Criollas suplementadas con ácidos grasos poliinsaturados antes del empadre.	99
Cuadro 8. Tasa de no retorno a celo en ovejas Criollas suplementadas con ácidos grasos poliinsaturados antes del empadre.	100
Cuadro 9. Tasa de gestación en ovejas Criollas suplementadas con ácidos grasos poliinsaturados antes del empadre.	101
Cuadro 10. Prolificidad en ovejas Criollas suplementadas con ácidos grasos poliinsaturados antes del empadre.	104

ÍNDICE DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Cambios endócrinos durante el ciclo estral de la oveja.	8
Figura 2. Diámetro del folículo preovulatorio y del segundo folículo más grande en ovejas Criollas suplementadas con ácidos grasos poliinsaturados antes del empadre.	97
Figura 3. Número de folículos grandes, medianos y pequeños en ovejas Criollas suplementadas con ácidos grasos poliinsaturados antes del empadre.....	98
Figura 4. Tasa de gestación en ovejas Criollas suplementadas con ácidos grasos poliinsaturados antes del empadre.	103

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL

La productividad de una unidad de producción animal depende ampliamente de la eficiencia reproductiva (Smith y Somade, 1994; Almeida *et al.*, 2007), en la que ejerce un efecto determinante la nutrición, ya que la reproducción es una de las primeras y principales funciones afectadas por el estado nutricional, tanto en los animales reproductivamente activos, como en aquéllos que lo serán en el futuro (Almeida *et al.*, 2007).

El control y regulación de las funciones reproductivas son resultado de una compleja interacción (Roche y Diskin, 1995), que incluye un efecto directo a través de la disponibilidad de nutrientes específicos que son necesarios para el desarrollo folicular, la ovulación, la maduración de ovocitos, la fertilización, la sobrevivencia embrionaria y el establecimiento de la gestación (Robinson *et al.*, 2006), y un efecto indirecto mediante la activación de genes para la síntesis de proteínas específicas con funciones hormonales, la activación de receptores y la función de organelos (Roche y Diskin, 1995), lo que afecta las concentraciones circulantes de hormonas y otros metabolitos sensibles a los nutrientes implicados en tales procesos (Robinson *et al.*, 2006). Con base en lo anterior, el uso estratégico de los suplementos nutricionales es una importante herramienta de manejo (Martin *et al.*, 2004) para que haya una correspondencia con los eventos reproductivos y/o fisiológicos determinantes de la eficiencia productiva (Rodríguez-Castillo, 2007).

En la producción ovina, la práctica conocida como *flushing* (incremento nutricional por periodos cortos antes del empadre), se utiliza ampliamente para aumentar la fertilidad, especialmente en animales con una pobre condición corporal (Robinson, 1996) y también ha sido asociada con un incremento en el desarrollo de folículos y una disminución en el porcentaje de los mismos que llegan a ser atrésicos (Maurasse, 1985), lo que puede modificar la tasa ovulatoria, como lo han establecido Martin y Kadokawa (2006). Diversos estudios realizados con ovejas han reportado efectos variables en el

comportamiento reproductivo al incluir en la dieta ingredientes como el lupino (Smith, 1988; Smith y Stewart, 1990; Downing *et al.*, 1995b), la pasta de soya (Landau *et al.*, 1995b; Molle *et al.*, 1995), el gluten de maíz (Landau *et al.*, 1996), la urea (Madibela *et al.*, 1995) o al administrar nutrientes específicos como la glucosa mediante infusiones intravenosas o caseína tratada con formaldehído vía oral (Teleni *et al.*, 1989) y aminoácidos de cadena ramificada (Waghorn *et al.*, 1990; Kuhara *et al.*, 1991; Downing *et al.*, 1995c;). Sin embargo, el efecto de la suplementación con ácidos grasos insaturados en la especie ovina ha sido poco estudiado, no así en el ganado bovino lechero y para carne, en el que la mayoría de las investigaciones han demostrado un efecto positivo sobre el comportamiento reproductivo (Rhind *et al.*, 1989; Randel, 1990; Schillo, 1992; Staples *et al.*, 1998; Williams y Stanko, 1999; Calder *et al.*, 2002).

El ácido linoléico (LA) es uno de los ácidos grasos que ha sido objeto de estudio y que ha demostrado efecto sobre la síntesis y metabolismo de hormonas reproductivas y metabólicas, y algunos factores de crecimiento ligados al eje reproductivo en ganado bovino (Williams y Stanko, 1999; Choi *et al.*, 2000; Funston y Filley, 2002; García *et al.*, 2003; Thangavelu *et al.*, 2006). El LA también está presente en la estructura de la membrana del espermatozoide y del ovocito (Aitken y Baker, 1995), por lo que puede afectar la calidad de ovocitos y embriones (Zeron *et al.*, 2002; Cerri *et al.*, 2004) y su capacidad de desarrollo e implantación (Marques *et al.*, 2007), lo que es importante para lograr una gestación exitosa.

Con base en lo anterior se planteó el presente estudio con el objetivo de evaluar el efecto de la suplementación antes del empadre con diferentes niveles de LA, en el comportamiento reproductivo de ovejas Criollas.

CAPÍTULO II

REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 Patrón reproductivo en la oveja

El inicio de la actividad reproductiva en los animales domésticos está marcado por la aparición de la pubertad, que desencadena eventos endócrinos, fisiológicos y cambios de comportamiento; estableciéndose en las hembras un patrón cíclico de algunos días, denominado ciclo estral, y otro patrón anual que afecta tanto a machos como hembras y se presenta sólo en algunas especies; comprende una época reproductiva y otra en la que los ciclos estrales están suprimidos (época de anestro).

La oveja es un rumiante estacional poliéstrico con patrones reproductivos dominados por dos ciclos diferentes (Viñoles, 2003). El primero es un ciclo estral que se establece cada 17 ± 2 días, tiempo en el que se producen de forma continua modificaciones en el sistema endócrino, integrado por el hipotálamo-hipófisis-gónadas, y en la actividad uterina y ovárica (Jimeno *et al.*, 2001; Viñoles, 2003; López, 2004). El segundo es un ciclo reproductivo anual, regulado por la amplitud del fotoperiodo (Arroyo *et al.*, 2006) y su interpretación por el sistema nervioso central mediante la secreción de melatonina por la glándula pineal (Chemineau, 1993).

2.1.1 Ciclo estral

El ciclo estral es el intervalo entre dos periodos de celo o estro (Hafez y Hafez 2002). El celo o estro es el periodo fértil o de receptividad sexual que ocurre de 24 a 48 horas antes de la ovulación (Goodman, 1994). Durante el ciclo estral el eje hipotálamo-hipófisis-gonadal secreta hormonas en respuesta a mecanismos de estimulación e inhibición por retroalimentación y son distribuidas por el torrente circulatorio hasta los órganos donde ejercen su acción (López, 2004).

El ciclo estral se divide en cuatro fases: proestro, estro, metaestro y diestro (Hafez y Hafez 2002), aunque es más común clasificarlo en una fase folicular y

una fase lútea (Baril *et al.*, 1995; Leyva *et al.*, 1998; López, 2004). La fase folicular tiene una duración de 2 a 3 días (Baril *et al.*, 1995, López, 2004) y comprende al proestro y al estro (Castillo *et al.*, 2006). Por otra parte, la fase lútea dura de 14 a 15 días (Ortavant *et al.*, 1985; López, 2004), y abarca el metaestro seguido por el diestro (Castillo *et al.*, 2006).

La fase folicular se caracteriza por el desarrollo de folículos, estructuras ováricas que contienen al óvulo, y la liberación del mismo mediante la ovulación. Por otra parte, la fase lútea está caracterizada por el desarrollo del cuerpo lúteo y su producción de progesterona; el cuerpo lúteo es la estructura formada a partir de los tejidos del folículo una vez que ha ovulado (Castillo *et al.*, 2006).

2.1.1.1 Endocrinología del ciclo estral

El ciclo estral está regulado por la hormona liberadora de gonadotropinas (GnRH), secretada por el hipotálamo; las hormonas luteinizante (LH) y folículo estimulante (FSH), liberadas por la glándula pituitaria (hipófisis); los estrógenos (E_2) y la inhibina, secretados por el folículo; la progesterona (P_4) y la oxitocina, provenientes del cuerpo lúteo (CL); y las prostaglandinas ($PGF_{2\alpha}$ y PGE_2), producidas por el útero (Nalbandov, 1969; Goodman, 1994; Jimeno *et al.*, 2001; Hafez y Hafez, 2002; López, 2004).

El aumento en la duración de la secreción de melatonina durante la época reproductiva, permite la activación del eje hipotálamo-hipófisis (Misztal *et al.*, 2002) mediante un incremento en la frecuencia de pulsos de secreción de GnRH, estimulando de una manera correlacionada la secreción de LH de la pituitaria anterior; un pulso de GnRH antecede a un pulso de LH (Clarke y Cummins, 1982; Clarke *et al.*, 1987), estableciéndose una dinámica de uno a seis pulsos cada seis horas (Goodman y Karsch, 1980; Clarke, 1984). Aproximadamente 24 horas antes de la ovulación ocurre una descarga de LH de magnitud y duración mayor a los pulsos que le anteceden y que se conoce

como descarga preovulatoria (Cuming *et al.*, 1971) o pico preovulatorio, el cual se asocia con la conducta estral (Legan y Karsch, 1979; Goodman, 1994).

La ocurrencia del pico preovulatorio de LH, coincide con un pico de secreción de FSH (Foster *et al.*, 1975; Pant *et al.*, 1977; Baird, 1983), posteriormente la concentración plasmática de esta hormona disminuye por efecto de la secreción de E_2 , así como de la inhibina, secretada también por los folículos preovulatorios (Baird *et al.*, 1981a; Campbell *et al.*, 1990). La ovulación estimula la luteinización de los remanentes foliculares por efecto de la LH, desarrollándose así el cuerpo lúteo y dando origen a la fase lútea; en la que se produce un incremento en las concentraciones plasmáticas de progesterona, que permanecen hasta el día 11 ó 13 (Goodman, 1994), disminuyendo completamente alrededor del día 15, antes de la ovulación (Bartlewski *et al.*, 1999a). En el día 11 - 13 del ciclo, el soporte luteotrópico mínimo permite el incremento en la producción de prostaglandinas que inducen la luteólisis y consecuentemente la disminución en las concentraciones de progesterona (Goodman, 1994), iniciando así la fase folicular.

La luteólisis ocasiona que las concentraciones plasmáticas de progesterona descendan, favoreciendo la secreción pulsátil de LH, y la síntesis y secreción de E_2 en los folículos preovulatorios (Moore *et al.*, 1969; Barcikowski *et al.*, 1974; Baird, 1978), hasta alcanzar su máxima concentración el día 17 del ciclo estral (Cahill y Maudeon, 1981). Mediante un mecanismo de retroalimentación positiva, el incremento progresivo en los niveles de E_2 permite a nivel hipotalámico un estímulo que origina las descargas preovulatorias de GnRH y LH (Padilla *et al.*, 1988), hasta el momento del pico preovulatorio de LH y la ocurrencia del estro (Baird y Scaramuzzi, 1976; Karsch *et al.*, 1980). Una vez ocurrido el estro, sucede la ovulación, induciéndose la formación del cuerpo lúteo y el inicio de un nuevo ciclo. Los eventos endócrinos que ocurren durante el ciclo estral ovino se resumen en la Figura 1.

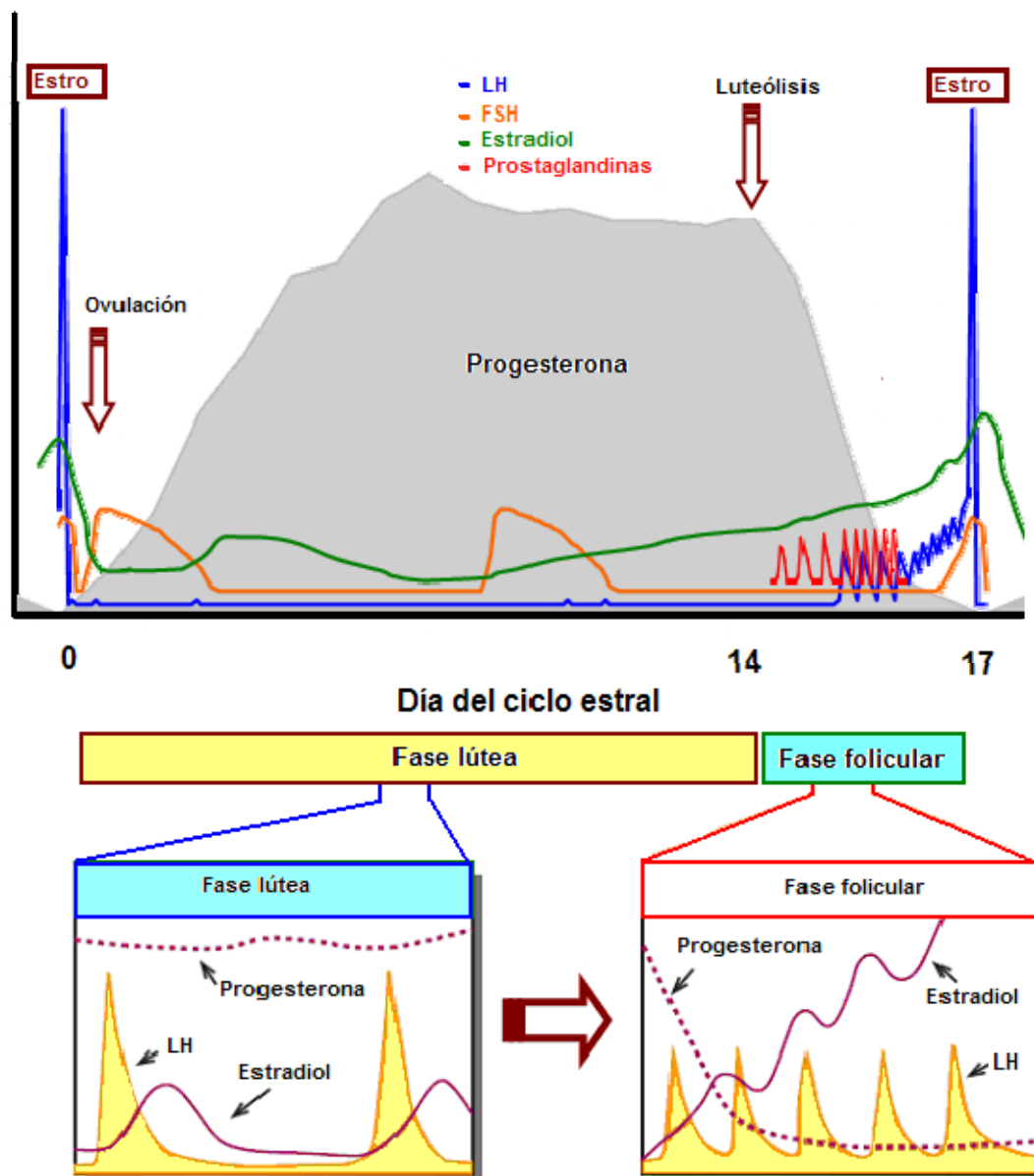


Figura 1. Cambios endócrinos durante el ciclo estral de la oveja (Adaptado de Nalbandov, 1969; Goodman, 1994; Hafez y Hafez, 2000; Jimeno *et al.*, 2001; López, 2004).

2.1.2 Ciclo anual

El ciclo reproductivo anual de razas ovinas criadas en latitudes mayores a 35° se compone por una época reproductiva y una época de anestro. La época reproductiva, en la que se presentan los ciclos ovulatorios normales, ocurre en

la mayoría de las razas ovinas a finales del verano y durante el otoño, mientras que durante el invierno y la primavera se presenta la época de anestro, en la que dichos ciclos cesan (Gallegos-Sánchez *et al.*, 1998; Thiéry y Malpaux, 2003). Desde un punto de vista adaptativo, esta restricción en la actividad ovárica a la época reproductiva asegura que las crías nazcan a finales de invierno y durante la primavera, cuando las condiciones para su sobrevivencia son favorables (Chemineau *et al.*, 2003; Viñoles, 2003).

Las variaciones estacionales son controladas principalmente por un ritmo endógeno circanual de actividad neuroendócrina, y por los cambios de duración del día (fotoperiodo). El fotoperiodo y su interpretación por el sistema nervioso central (fotorreceptores de la retina, el tracto retino-hipotalámico, el núcleo supraquiasmático, los ganglios nerviosos cervicales superiores y la glándula pineal) mediante la duración de secreción de melatonina, es el principal factor que influye en el ritmo anual de reproducción (Goldman, 2001; González, 2002; Chemineau *et al.*, 2003; Castillo *et al.*, 2006). La melatonina es una indolamina derivada de la serotonina que se secreta durante las horas de oscuridad. El ritmo circadiano de secreción de esta hormona sincroniza el ritmo circanual de reproducción de las ovejas, para regular el desarrollo folicular mediante un ritmo de secreción pulsátil de LH (Arendt, 1992; González, 2002).

2.1.2.1 Endocrinología del ciclo anual

La disminución en la duración del fotoperiodo induce la actividad reproductiva y el aumento en las horas luz inhibe la actividad ovulatoria estral, la conducta de estro y la ovulación (anestro estacional, Gallegos-Sánchez *et al.*, 1998; Malpaux *et al.*, 1999; Thiéry *et al.*, 2003). El anestro estacional ocurre por la menor secreción nocturna de melatonina, disminuyendo la secreción pulsátil de GnRH del hipotálamo (Karsch *et al.*, 1993; Vanececk, 1998; Malpaux, 1999), debido a que se genera una retroalimentación negativa a la concentración basal de E₂ (Arroyo *et al.*, 2006; González, 2002), activando los sistemas dopaminérgicos

que inhiben las células productoras de GnRH de las estructuras hipotalámico-preópticas (Thiery *et al.*, 2003), lo que induce los cambios correspondientes en la secreción de LH (Bittman *et al.*, 1985; Malpaux, 1999), consecuentemente no se secreta suficiente estradiol para activar la secreción de gonadotropinas, la inducción del estro y no ocurre la ovulación. Durante la fase lútea de la época reproductiva, la P₄ regula los ciclos estrales de la oveja inhibiendo la secreción pulsátil de GnRH por parte del hipotálamo. En la fase folicular del ciclo estral, los E₂ ejercen un efecto de retroalimentación positiva a nivel de la región mediobasal del hipotálamo, incrementando la secreción pulsátil de GnRH y de LH, e induciendo el pico preovulatorio de ambas hormonas, provocando la conducta de estro y la ovulación (Arroyo *et al.*, 2006).

2.2 Desarrollo folicular y ultrasonografía

Las etapas de desarrollo folicular que son moduladas por las gonadotropinas ocurren en una forma cíclica, conocida como ondas de desarrollo folicular (Viñoles, 2003). La emergencia de una onda folicular es el inicio del crecimiento de un grupo de folículos antrales que subsecuentemente ovulan o se vuelven atrésicos (Ginther *et al.*, 1996), comprende el reclutamiento, la selección y la dominancia folicular.

El reclutamiento se refiere al crecimiento sincronizado de un grupo de folículos antrales que eventualmente adquieren la capacidad de responder completamente a estímulos endócrinos (gonadotrópicos). La selección es el proceso mediante el cual un número limitado de ese grupo de folículos son rescatados de la atresia y continúan creciendo a un tamaño ovulatorio. La dominancia es una característica de un folículo antral grande seleccionado (folículo dominante) de una onda o grupo de folículos, que permite su sobrevivencia y completo desarrollo en un medio ambiente endócrino supresor para otros folículos coexistentes (folículos subordinados; Ginther *et al.*, 1996).

Trabajando con ovejas, Bister y Paquay (1983) observaron que durante un ciclo de 17 días, ocurren tres picos de FSH, con un intervalo de cinco días. Este patrón de secreción de FSH se relacionó con el crecimiento de folículos con un diámetro ≥ 5 mm, observado por laparotomía (Smeaton y Robertson, 1971) y laparoscopia (Noel *et al.*, 1993) en intervalos de aproximadamente cinco días. La introducción de la ultrasonografía en el estudio de las estructuras ováricas en diferentes especies de animales domésticos (Griffin y Ginther, 1992) permitió demostrar que el patrón de crecimiento folicular asocia temporalmente un pico de FSH y la emergencia de cada onda folicular en la oveja (Ginther *et al.*, 1995; Leyva *et al.*, 1998; Souza *et al.*, 1998; Bartlewski *et al.* 1999a; Gibbons *et al.* 1999).

La FSH estimula a un grupo de folículos con capacidad de respuesta a las gonadotropinas para transformarse en folículos dependientes de las mismas (Adams *et al.*, 1992b; Souza *et al.*, 1997; Viñoles *et al.*, 1999b), de los cuales emerge el folículo dominante, mientras que el folículo próximo más grande del mismo grupo regresiona mediante la atresia; proceso conocido como desviación (Driancourt *et al.*, 1985; Ginther *et al.*, 1989; Ginther *et al.*, 1996; Evans *et al.*, 2000). El folículo dominante subsecuentemente ovula o se vuelve atrésico (Ginther *et al.*, 1996), lo que está en función de la regresión del cuerpo lúteo (Viñoles, 2003).

El crecimiento del folículo dominante, genera un incremento en su producción de estradiol, androstenediona e inhibina hasta que alcanza el máximo tamaño (Souza *et al.*, 1997; Souza *et al.*, 1998). El incremento progresivo en la secreción de estradiol e inhibina ejerce un efecto negativo a nivel del eje hipotálamo-hipófisis afectando la secreción de FSH (Adams *et al.*, 1992a; Gibbons *et al.*, 1997), lo que determina la emergencia de las ondas foliculares (Baird *et al.*, 1991). La dominancia funcional del folículo finaliza cuando su producción de estradiol se detiene (Souza *et al.*, 1997; Viñoles *et al.*, 1999b), lo que permite que ocurra un pico de FSH que estimula la emergencia de una

nueva onda (Viñoles, 2003). En la oveja, los folículos ovulatorios se originan en la última onda folicular, que surge entre el día 9 a 14 (Viñoles, 2003), aunque es posible que se desarrollen a partir de la penúltima onda folicular como ocurre en razas prolíficas (Bartlewski *et al.*, 1999a; Gibbons *et al.*, 1999)

Una onda folicular en la oveja comprende el crecimiento de 1 a 4 folículos de un tamaño inicial de 2 a 3 mm de diámetro, hasta un tamaño máximo de 4 a 12 mm al momento de ovular o volverse atrésicos (Noel *et al.*, 1993; Ravindra *et al.*, 1994; Ginther *et al.*, 1995; Bartlewski *et al.*, 1999a; Evans *et al.*, 2000;). El número de ondas foliculares que se desarrollan durante el ciclo varía en función de la raza, aunque el rango oscila entre 2 y 4 (Noel *et al.*, 1993; Ravindra *et al.*, 1994; Ginther *et al.*, 1995; Leyva *et al.*, 1998; Souza *et al.*, 1998; Evans *et al.*, 2000).

El estudio de la dinámica folicular en ovejas mediante ultrasonografía presenta algunas limitantes, como el tamaño de los ovarios y sus estructuras (Viñoles, 2003), por lo que se pueden detectar muy pocos folículos (1 a 3 por onda) para caracterizar el patrón completo de ondas foliculares (Adams, 1999), dificultándose la detección de folículos pequeños al momento de la emergencia de la onda folicular (Ginther *et al.*, 1995; Bartlewski *et al.*, 1999b). Otro obstáculo para estudiar el mecanismo de dominancia folicular en ovejas es que la diferencia en tamaño entre el folículo más grande y el segundo más grande dentro de una onda es pequeña (1-2 mm) (Viñoles, 2003). Lo anterior puede ser un resultado de la variación en la precisión de la ultrasonografía en la detección de folículos de diferentes clases y tamaños (Viñoles, 2003).

2.3 Interacción nutrición - reproducción

La relación entre nutrición y reproducción en rumiantes es compleja y los resultados reportados en la literatura son a menudo variables e inconsistentes. La condición corporal, el nivel de alimentación y el estado fisiológico (lactación,

gestación, etc.) de las ovejas, pueden influir sobre la eficacia del sistema reproductivo (Jimeno *et al.*, 2001).

Los efectos del consumo de alimento sobre el comportamiento reproductivo de las hembras bovinas y ovinas, se reflejan a nivel del hipotálamo y la glándula pituitaria (secreción de GnRH, LH y FSH), el ovario (calidad de los ovocitos, producción de esteroides), así como en el útero (desarrollo y calidad del embrión; Blache *et al.*, 2000; Jimeno *et al.*, 2001), por la acción directa de la glucosa, insulina, leptina, e IGF-I (Muñoz-Gutierrez *et al.*, 2002). Sin embargo, aún no se conocen con exactitud todos los mecanismos endócrinos implicados, por lo que resulta difícil de interpretar y extrapolar los resultados obtenidos, esto aunado a la diversidad de razas ovinas y sistemas de explotación (Jimeno *et al.*, 2001).

2.3.1 Efecto de la suplementación nutricional en la reproducción

Los efectos nutricionales sobre el comportamiento reproductivo en hembras de pequeños rumiantes pueden depender del estado nutricional neto (Smith y Stewart, 1990; Downing y Scaramuzzi, 1991) y se han clasificado como efectos estático, dinámico e inmediato (Smith y Stewart, 1990).

El efecto estático se refleja en una alta tasa de ovulación, observado en ovejas pesadas en comparación con ovejas livianas (Smith y Stewart, 1990; Viñoles *et al.*, 2007); este efecto es inducido por diferentes niveles de metabolismo, manteniéndose constantes el peso y la condición corporal. Forcada *et al.* (1992) reportaron que una diferencia en la condición corporal de 0.25 puntos (en escala de 1 a 5) puede explicar diferencias de alrededor de 0.20 puntos en la tasa de ovulación en ganado ovino de la raza Aragonesa. No obstante, en razas prolíficas el efecto de la condición corporal sobre la tasa de ovulación es más importante que en razas poco mejoradas, como lo son las razas autóctonas (Jimeno *et al.*, 2001). Las ovejas con alto potencial de ovulación con el nivel más alto y más bajo de condición corporal, presentan tasas de ovulación

medias de 3.4 y 2.3, respectivamente. Por otra parte, la condición corporal antes de proporcionar la suplementación condiciona el resultado obtenido, por lo que un incremento en el plano nutricional durante el periodo previo al empadre parece influir sólo en las ovejas con un rango de condición corporal intermedio, y suponen incrementos medios en la tasa de ovulación de entre 0.2 y 0.4 (Rhind *et al.*, 1989).

El efecto dinámico se refiere al incremento en la tasa de ovulación debido a incrementos en el peso vivo y condición corporal durante periodos cortos (tres semanas) antes del empadre (Smith y Stewart, 1990; Viñoles *et al.*, 2007). Una mejora rápida en la condición corporal previa al empadre, a través de la suplementación con concentrados energéticos o protéicos, está asociada a un incremento en la tasa de ovulación y en el porcentaje de partos múltiples (Robinson, 1990; O'Callaghan y Boland, 1999).

El efecto nutricional inmediato permite aumentar la tasa de ovulación mediante el incremento en el aporte nutrimental por 4 a 6 días (Smith y Stewart, 1990), para ejercer un efecto en gran parte de la fase lútea antes de la ovulación, crítico para el desarrollo folicular (Landau y Molle, 1997), sin ocasionar efecto sobre el peso corporal (Scaramuzzi *et al.*, 2006).

Henniawati y Fletcher (1986) mencionan que el principal problema metodológico del estudio de la interacción nutrición-reproducción, ha sido diferenciar los efectos concurrentes y mixtos de los componentes estático, dinámico e inmediato. Los efectos de la condición corporal al empadre y la ganancia de peso antes del empadre son frecuentemente confundidos. Por otra parte, cuando hay suficiente alimento disponible, los animales flacos comen más que los más gordos, confundiéndose el efecto estático de la condición corporal con un efecto dinámico de la misma (Molle *et al.*, 1995) o con un efecto inmediato si las observaciones se realizan durante periodos cortos antes del empadre (Landau y Molle, 1997). La confusión de los efectos de la nutrición antes y

después del empadre también es común; los resultados obtenidos por Lassoued *et al.* (2004) y Ocak *et al.* (2006), muestran que la suplementación con altos niveles de proteína cruda incrementan la tasa de ovulación, pero tienen un efecto negativo sobre la sobrevivencia embrionaria.

2.3.2 Efecto de los componentes de la dieta

La mayoría de las investigaciones encaminadas a determinar la importancia relativa del contenido de proteína y energía en la dieta sobre la reproducción han reportado que la energía es el componente más importante (Foster y Olster, 1985; Teleni *et al.*, 1989a, b; O'Callaghan *et al.*, 2000). Así, Fletcher (1981) sugiere que un incremento en el consumo de proteína estimula la tasa de ovulación, sólo cuando el consumo inicial está cerca de los requerimientos de mantenimiento, y que la energía por si sola o combinada con la proteína se convierte en el factor limitante.

Smith y Stewart (1990) mencionan que la tasa de ovulación se incrementa cuando se realiza una suplementación con lupino (un ingrediente con un elevado contenido energético y protéico), durante seis días, mientras que una suplementación solamente de tipo energético con granos de cereales, requiere un periodo de tres semanas para tener el mismo efecto. Por otra parte, Teleni *et al.* (1989) observaron que las infusiones intravenosas de glucosa por nueve días promovieron una mayor tasa de ovulación, concluyendo que la energía provee importantes señales regulatorias para la ovulación. La insulina, estimulada por la administración de glucosa e inhibida por la subnutrición, puede influir en la disponibilidad de sustratos neurotransmisores involucrados en la secreción de GnRH, y en algunos trabajos ha provocado aumentos en la tasa de ovulación (Foster *et al.*, 1988; Robinson, 1990).

El efecto del aporte nutrimental sobre el eje reproductivo puede resultar en altas concentraciones de las oxidasas de función hepática mixta (MFO) dependientes de Nicotiamida-Adenina Dinucleótido Fosfato (NADPH) en el hígado, lo que

permite un incremento en el metabolismo esteroidal y en la secreción de una mayor cantidad de gonadotropinas que siguen a la retroalimentación negativa, lo que origina un incremento en la tasa de ovulación (Thomas *et al.*, 1987). Las dietas que generan altas cantidades de NADPH, promueven altas tasa de ovulación en ovejas (Russell y Young, 1990; Landau *et al.*, 1995a).

La suplementación de 500 a 750 g día⁻¹ de granos de lupino durante 5 a 8 días antes del estro, esto es, en la fase lútea media, incrementó la tasa de ovulación (Smith, 1988; Smith y Stewart, 1990), pero la alimentación con caseína tratada con formaldehído con el mismo contenido de nitrógeno, no tuvo efecto sobre la tasa de ovulación (Teleni *et al.*, 1989). El periodo crítico para lograr un efecto positivo de la suplementación se ha identificado a partir del día 8 a 5 antes de la ovulación; la alimentación en el día 4 ó 1 antes de la misma no tuvo efecto o fue negativo sobre la tasa de ovulación (Stewart y Oldham, 1986).

La suplementación de corta duración con alto contenido de proteína, a partir de diferentes ingredientes, puede ser peligroso, ya que según las observaciones de Landau *et al.* (1995b), cuando se proporcionan 330 g día⁻¹ de proteína por oveja, empleando pasta de soya, durante siete días antes del estro sincronizado, la tasa de concepción y el tamaño de camada tienden a disminuir, en comparación con dietas que tienen el mismo nivel de energía y de proteína a base de gluten de maíz y una mezcla de granos de maíz. Según Madibela *et al.* (1995), esto se debe a que el exceso de proteína degradable en rumen durante el periodo preovulatorio, ocasiona que fluyan al tracto reproductivo altos niveles de urea y amoníaco. Los óvulos colectados a partir de ovejas alimentadas bajo este régimen metabolizan más glucosa y están más desarrollados, pero son menos viables comparados con óvulos que son colectados a partir de ovejas alimentadas a nivel de mantenimiento sin un aporte extra de proteína. Por lo anterior, se sugiere la existencia de una interacción entre el aporte y fuente de proteína durante el periodo preovulatorio sobre el desarrollo folicular y embrionario.

El incremento en la tasa de ovulación mediante suplementación proteínica, se ha correlacionado positivamente con el cambio en concentraciones plasmáticas de aminoácidos, particularmente de aquellos con cadena ramificada (Waghorn *et al.*, 1990), que no son precursores gluconeogénicos. Downing *et al.* (1995c) observaron que la infusión de una mezcla de este tipo de aminoácidos (Leucina, Isoleucina y Valina) incrementó la tasa de ovulación en ovejas durante la fase lútea tardía, originando una alta secreción y concentración plasmática de insulina, promovida principalmente por la leucina (Kuhara *et al.*, 1991); el mismo efecto se observó en ovejas alimentadas con un alto nivel de proteína en la dieta, proporcionada por pasta de soya (Molle *et al.*, 1995), grano de lupino (Downing *et al.*, 1995b) y gluten de maíz (Landau *et al.*, 1996), pero no con urea (Madibela *et al.*, 1995).

Las grasas también favorecen la función reproductiva por su aporte energético y por suministrar ácidos grasos precursores de hormonas esteroides y de eicosanoides; compuestos que pueden influir en la función ovárica y uterina, modificando la tasa de preñez (Staples *et al.*, 1990; Mattos *et al.*, 2000). A nivel celular, los ácidos grasos pueden tener un efecto directo sobre la transcripción de genes implicados en los eventos reproductivos (Mattos *et al.*, 2000). Así, se ha observado que la alimentación con sales de calcio de ácidos grasos de cadena larga (Ca-LCFA), un alimento no gluconeogénico, incrementa el tamaño de camada en ovejas de raza Manchega, pero no en ovejas Ripollesa (Casals *et al.*, 1991).

2.3.3 Influencia sobre el eje reproductivo y tasa de ovulación

El efecto positivo de la nutrición en la reproducción está asociado a un incremento en la tasa de ovulación y en el porcentaje de partos múltiples (Robinson, 1990; O'Callaghan y Boland, 1999). Los sitios potenciales de acción son el hipotálamo, vía síntesis o liberación de GnRH; en la adenohipófisis, mediante la síntesis y liberación de FSH y LH y hormona del crecimiento (GH);

y a nivel ovárico, en la regulación del crecimiento folicular y la síntesis de esteroides (Rodríguez-Castillo *et al.*, 2007). Debido a que la FSH y LH son necesarias para el crecimiento y desarrollo folicular, el efecto del nivel de consumo de alimento sobre la tasa de ovulación puede ser mediado a través de cambios en las concentraciones de estas hormonas. Sin embargo, los esfuerzos por encontrar correlaciones cuantitativas entre las gonadotropinas (aumento en la frecuencia o en la amplitud de los pulsos de LH/FSH) y la tasa de ovulación han generado resultados inconsistentes (Jimeno *et al.*, 2001; Viñoles, 2003).

Martin y Thomas (1990) reportaron que la inducción artificial del incremento en la frecuencia de pulsos de GnRH a partir del día 11 al día 13 del ciclo no influye en la tasa de ovulación. Por otra parte, Thomas *et al.* (1984) y Rhind y McNeilly (1986) observaron que la frecuencia de pulsos de LH fue más alto durante la fase lútea en ovejas que presentaron ovulaciones dobles, en comparación con ovejas de ovulación sencilla. Así mismo, las ovejas que tuvieron ovulaciones dobles mostraron concentraciones de FSH más altas durante la fase lútea, pero más bajas durante la fase folicular, en comparación con ovejas de ovulación sencilla (Scaramuzzi y Radford, 1983; Thomas *et al.*, 1984; Lindsay *et al.*, 1993). Downing y Scaramuzzi (1991) propusieron que el efecto de la suplementación nutricional puede estar relacionado con una reducción en los niveles de atresia de la población de folículos potencialmente ovulatorios hacia el día 9-13 del ciclo estral (1-2.5 mm de diámetro).

O'Callaghan *et al.* (2000) observaron que ovejas siendo alimentadas con dos veces sus necesidades de mantenimiento durante las 5 semanas previas al empadre, presentaron un mayor número de folículos grandes (>3 mm) y concentraciones de progesterona más bajas que las que se alimentaron con 0.5 ó 1.0 veces las necesidades de mantenimiento; registrando además que las concentraciones de estradiol no se afectaron, mientras que las concentraciones de los factores de crecimiento IGF-I e IGF-II resultaron significativamente

modificadas. La importancia de estos resultados estriba en que la progesterona, a través de un efecto de retroalimentación negativo puede reducir la frecuencia de pulsos de LH, además de jugar un papel importante sobre la maduración de los ovocitos y el desarrollo embrionario temprano.

Haresign (1981) demostró que la suplementación a mediano plazo (efecto dinámico) no afectó al número de folículos pequeños en los ovarios de ovejas alimentadas a un nivel de dos veces sus necesidades de mantenimiento y por tanto, no influyó sobre el desarrollo folicular en las primeras fases. Sin embargo, la tasa de ovulación se incrementó al prevenir la atresia de los folículos más grandes (2-3 mm de diámetro). Lo anterior también puede explicar las mayores tasas de ovulación observadas por Rhind y McNeilly (1986) en ovejas con buena condición corporal, donde el número de folículos grandes (>4 mm de diámetro) fue más alto que en ovejas con condición corporal baja, aunque ambas presentaron igual número de folículos pequeños.

Rhind *et al.* (1985) y Rhind y McNeilly (1986) reportaron que la frecuencia y amplitud de pulsos de LH fue más alto en ovejas con alta condición corporal durante la fase folicular, que en ovejas con baja condición corporal, cuando estudiaron el efecto estático de la nutrición. Así mismo, Stewart (1990) observó que la suplementación por corto tiempo con lupino no ejerció efecto en la frecuencia de pulsos de LH, pero si incrementó su amplitud del día 8 al 5 antes de la ovulación en ovejas suplementadas. Por otra parte, los efectos de la nutrición sobre los niveles de FSH durante el ciclo estral son inconsistentes (Viñoles, 2003). En este sentido, Rhind *et al.* (1985) y Smith y Stewart (1990) reportaron que un mayor consumo de alimento ocasionó un incremento en las concentraciones de FSH en la fase lútea tardía y en la fase folicular del ciclo, asociándose con un incremento en la tasa de ovulación.

Farningham y Whyte (1993), mencionaron que existen cambios en el metabolismo hepático en relación a los niveles de alimentación. Un elevado

consumo de nutrientes puede aumentar el tamaño del hígado y la concentración de hormonas hepáticas, generando un aumento en el metabolismo de hormonas esteroideas, lo que puede incrementar la desaparición de estradiol, disminuyendo los efectos de la retroalimentación negativa sobre las gonadotropinas (Smith y Stewart, 1990). Así mismo, McEvoy *et al.* (1995) reportaron una fuerte correlación negativa entre consumo de alimento y concentraciones de progesterona en plasma, lo que según Jimeno *et al.* (2001) puede deberse a un aumento en la tasa de catabolismo de la progesterona en hígado, provocado por cambios en el tamaño del mismo, lo que también puede explicar los mayores niveles de progesterona observados en ovejas que reciben bajos niveles de alimentación. Adams *et al.* (1997), observaron que en ovejas mantenidas en un plano nutricional alto, el estradiol presente en la circulación periférica fue 10% menor que en ovejas con un plano nutricional bajo, asociando esta disminución en la concentración de estradiol con un incremento en el nivel de FSH.

La función de las gonadotropinas en la determinación de la tasa de ovulación en la oveja aún es confuso, debido a que es difícil demostrar una relación directa entre la nutrición, la secreción de gonadotropinas y la tasa de ovulación. Una razón de esta confusión puede ser la dificultad para estudiar la tasa de ovulación y la frecuencia de pulsos hormonales (variables discontinuas) como respuesta al estímulo nutricional (Lindsay *et al.*, 1993). Más aún, los diseños experimentales apropiados para estudiar estas dos variables no son compatibles, debido a que se necesita un gran número de ovejas para evaluar la tasa de ovulación, mientras que se necesita un número reducido de ovejas para efectuar el muestreo de sangre y medir los pulsos de LH (Viñoles, 2002). Así mismo, existen dificultades al evaluar la frecuencia de pulsos de LH, ya que el momento del ciclo estral en el que se realice el muestreo puede influir en su asociación con el incremento o la disminución en la tasa de ovulación (Adams *et al.*, 1993).

2.3.4 Efecto de la nutrición en la viabilidad embrionaria y el crecimiento fetal

El efecto de la nutrición sobre el desarrollo y crecimiento del feto, depende en gran medida de la etapa de gestación en que se realice la suplementación (Jimeno *et al.*, 2001), observándose que la condición corporal extrema y cambios abruptos en el nivel de alimentación después del empadre generan una baja sobrevivencia embrionaria (Parr *et al.*, 1987). Por lo tanto, las necesidades nutricionales para el crecimiento folicular y la ovulación pueden ser diferentes de las óptimas para el desarrollo embrionario (Jimeno *et al.*, 2001).

El elevado consumo de alimento después del empadre ocasiona que los niveles de progesterona se reduzcan y que se incrementen las pérdidas embrionarias (Parr *et al.*, 1987), lo que ha sido confirmado por McEvoy *et al.* (1995), quienes reportaron que la restricción en el consumo de alimento a corto plazo en ovejas empadradas incrementa la tasa de gestación y *viceversa*; el consumo de alimento en exceso reduce la viabilidad embrionaria, observando una fuerte correlación negativa entre el consumo de alimento y las concentraciones de progesterona en suero, lo que según Jimeno *et al.* (2001), se debe a un aumento en la tasa de catabolismo de la progesterona en hígado con niveles de alimentación altos.

O'Callaghan *et al.* (2000) reportaron que la concentración de progesterona en el líquido folicular, es mayor en los folículos grandes de ovejas con un bajo nivel de consumo de alimento que en ovejas que recibieron niveles de alimentación más altos, sin encontrar diferencias significativas en la concentración de estradiol. Lo anterior pone de manifiesto el efecto de una sobrealimentación de las ovejas durante el primer mes de gestación sobre la sobrevivencia embrionaria (Jimeno *et al.*, 2001).

Yaakub *et al.* (1997) reportaron que la hiperglucemia reduce la producción de embriones de buena calidad en ovejas superovuladas. Lozano *et al.* (2003),

encontraron que ovejas sobrealimentadas tuvieron una respuesta más baja a la superovulación, ovocitos de más baja calidad y el mayor porcentaje de embriones de pobre calidad, en comparación con ovejas alimentadas a niveles normales. Así mismo, se ha observado que altas concentraciones de glucosa son perjudiciales para el desarrollo de embriones *in Vitro* (Furnus *et al.*, 1997). Cuando se alimentan ovejas con exceso de proteína degradable en rumen durante el periodo preovulatorio, los líquidos que fluyen al tracto reproductivo son ricos en urea y amoníaco. Los óvulos colectados de ovejas bajo este régimen alimenticio, metabolizan más glucosa y están más desarrollados pero disminuidos en su viabilidad, comparados con óvulos que son colectados de ovejas alimentadas a nivel de mantenimiento sin un aporte extra de proteína (Landau y Molle, 1997).

Un nivel de alimentación bajo durante el segundo y tercer mes de gestación puede afectar el desarrollo placentario e indirectamente el peso de los fetos, especialmente en ovejas con condición corporal baja al momento del empadre. En cambio, niveles de alimentación altos administrados durante este periodo a ovejas en buena condición corporal pueden generar pérdidas de apetito al final de la gestación, engrasamiento excesivo, hipoglucemia, toxemia de la gestación, partos prematuros y mortalidad de las crías (Daza, 1997). La concentración de glucosa sanguínea en la oveja durante el último tercio de preñez, es el factor más importante para conseguir un óptimo desarrollo del feto y evitar la aparición de toxemia de la preñez. Al final de la gestación, una subalimentación disminuye el flujo sanguíneo al útero, la concentración fetal de insulina e IGF-I, y perjudica el crecimiento y desarrollo del producto. Además, los corderos que nacen con pesos bajos tienen menor índice de supervivencia que los corderos que nacen con un peso adecuado al nacimiento (Jimeno *et al.*, 2001).

2.3.5 Efectos metabólicos de la suplementación nutricional

Las hormonas metabólicas como la insulina, la hormona del crecimiento (GH), el factor de crecimiento semejante a insulina I y II (IGF-I, IGF-II), y la leptina, tienen importantes funciones en el control del desarrollo folicular y son comúnmente, mediadores de los efectos del consumo de la dieta sobre la tasa de ovulación (Muñoz-Gutierrez *et al.*, 2002).

El sistema de la insulina relacionado con la regulación ovárica juega un papel importante en la regulación de la respuesta ovárica a las gonadotropinas. Este sistema está compuesto por la insulina, el IGF-I y el IGF-II; cuyos receptores están presentes en las células de la granulosa y la teca (Poretsky *et al.*, 1999). La unión de la insulina a sus receptores estimula el transporte de glucosa, que es la principal fuente de energía para el ovario (Rabiee *et al.*, 1997).

El incremento en las concentraciones de insulina es una respuesta endócrina común a una variedad de tratamientos nutricionales (Downing y Scaramuzzi, 1991). La administración de insulina en ovejas no afecta la tasa de ovulación, probablemente debido a la consecuente reducción en las concentraciones de glucosa (Leury *et al.*, 1990; Downing y Scaramuzzi, 1997). Teleni *et al.* (1989a) reportaron que la glucosa y la insulina en plasma se incrementaron en ovejas bajo suplementación con lupino por 8 días, ocurriendo un pico de insulina al tercer día de la suplementación, y disminuyendo a niveles basales al día 5-6 después del inicio de la misma. Así mismo, Downing *et al.* (1995a) observaron que la infusión intravenosa de glucosa por 5 días (del día 8 al 12 del ciclo estral) incrementó los niveles séricos de glucosa e insulina, así como la tasa de ovulación; concluyendo que la insulina está involucrada en las respuestas ovulatorias al estímulo nutricional, directamente o por la estimulación del consumo de glucosa. Williams *et al.* (1997) reportaron un incremento en la tasa de ovulación de ovejas que recibieron niveles de alimentación de 0.5 ó 1.5 veces sus necesidades energéticas de mantenimiento, como alimento o como infusión intravenosa de glucosa. Lo anterior implica a la glucosa en el control de

la función ovárica y, dado que los niveles de este metabolito están regulados por la insulina, también sugiere un papel de esta hormona en el mecanismo de efectos nutricionales que afectan el crecimiento folicular en ovejas (O'Callaghan y Boland, 1999).

Los cambios en la tasa de ovulación en ovejas que reciben niveles de alimentación altos parecen estar relacionados con un aumento en la entrada de glucosa a nivel celular. Así, Downing *et al.* (1995a,b) demostraron que la suplementación con lupino o la infusión intravenosa directa de glucosa, aumentan la tasa de ovulación y resultan en un incremento sostenido de la concentración de insulina.

La insulina, estimulada por la administración de glucosa e inhibida por la subnutrición, puede también influir en la disponibilidad de sustratos neurotransmisores involucrados en la secreción de GnRH y en algunos trabajos ha provocado aumentos en la tasa de ovulación (Foster *et al.*, 1988; Robinson, 1990). Downing *et al.* (1999), sugieren que el aporte nutricional puede modular la capacidad esteroidogénica del folículo, lo que observaron al realizar la infusión de insulina y glucosa juntas; este tratamiento disminuyó la secreción de androstenediona y en menor grado el estradiol. Por otra parte, Leury *et al.* (1990) no encontraron efecto sobre la tasa de ovulación en respuesta a inyecciones de insulina en ausencia de suplementación con lupino, ni relación entre la concentración de insulina y la presencia de uno o dos cuerpos lúteos.

El IGF-I es un potente estimulador de la esteroidogénesis durante la fase folicular en la oveja (Scaramuzzi *et al.*, 1999), ejerciendo un efecto importante sobre la secreción de LH (Khalid y Haresign, 1996). El IGF-I, que incrementa su concentración después de la suplementación de corta duración, afecta la respuesta de los folículos a las gonadotropinas (Blache *et al.*, 1996; Monget y Martin, 1997), suprimiendo la apoptosis, lo que se traduce en una reducción de la atresia y en un incremento en el número de folículos que desarrollan a la

etapa ovulatoria (Poretsky *et al.*, 1999; Scaramuzzi *et al.*, 1999). El IGF-I no es producido localmente, sino que se genera en el hígado después de la estimulación por la GH. Se ha sugerido que el IGF-I puede alcanzar el ovario ovino a través de una ruta o vía local, dado que el estradiol folicular incrementa la síntesis de IGF-I en el útero, podría actuar de una manera endócrina para afectar el desarrollo celular del folículo (Perks *et al.*, 1995). Por otro lado, cambios en los niveles de insulina inducidos por modificaciones en el nivel de alimentación, están estrechamente relacionados con las concentraciones de IGF-I e IGF-II y un incremento en los niveles de IGF-I aumenta la capacidad esteroideogénica y de crecimiento de los folículos ováricos (Spicer y Echternkamp, 1995).

La leptina tiene un papel importante y funciona como una señal metabólica en la relación que existe entre el estado nutricional y la reproducción (Considine *et al.*, 1996; Houseknecht y Portocarrero, 1998; Chemineau *et al.*, 1999; Jimeno *et al.*, 2001; Spicer, 2001); actúa directamente en el hipotálamo regulando el consumo de alimento y el completo balance energético corporal, y tiene una acción directa a nivel del ovario (Spicer, 2003). En el caso de las ovejas, los receptores específicos para la leptina se encuentran en el hipotálamo, la hipófisis, las gónadas y la placenta (Chemineau *et al.*, 1999). En las ovejas la leptina es sintetizada por los adipocitos (Dyer *et al.*, 1997b; Chemineau *et al.*, 1999), aunque la placenta y el epitelio gástrico también la producen (Masuzaki *et al.*, 1997; Bado *et al.*, 1998; Chemineau *et al.*, 1999).

La insulina estimula indirectamente la secreción de leptina por los adipocitos, debido a que promueve la lipogénesis (Poretsky *et al.*, 1999), incrementando sus concentraciones de 2 a 8 horas después de la ingestión de alimento, existiendo una asociación entre la insulina y la leptina (Marie *et al.*, 2001), lo que ha sido confirmado por Muñoz-Gutierrez *et al.* (2002), quienes al alimentar ovejas con granos de lupino observaron un incremento en las concentraciones séricas de insulina y leptina; esta última hormona se incrementó 24 horas

después del inicio de la suplementación y permaneció así hasta por 72 horas, declinando a concentraciones basales después de este tiempo. Spicer (2001), menciona que cuando existe una baja concentración de leptina (en animales con baja condición corporal o bajo consumo de alimento), la función ovárica está regulada principalmente por las gonadotropinas y la insulina/IGF-I; en cambio cuando la concentración de leptina es moderada a alta (animales en alta condición corporal o elevado consumo de alimento), el ovario se mantiene con una sobreproducción de estradiol mediante la inhibición de la leptina o la producción de androstenediona inducida por la insulina en las células de la teca y la actividad de la aromatasa por las células de la granulosa.

Bocquier *et al.* (1998) reportaron que un nivel de sobrealimentación alto frente a uno bajo (190% y 22% de las necesidades energéticas de mantenimiento, respectivamente), modificó positivamente la expresión del gen que codifica la síntesis de leptina en el tejido adiposo (un 44% más en los animales sobrealimentados). Según Jimeno *et al.* (2001), debido a que es improbable que un incremento del nivel de alimentación durante un periodo tan breve (sólo 5 días) pueda alterar el peso vivo o el contenido en grasa corporal, otros factores que resulten modificados por el cambio de dieta, como ciertos nutrientes (glucosa y ácidos grasos) u hormonas metabólicas (como la insulina), deben afectar la secreción de leptina en el tejido adiposo. Por lo tanto, la regulación de la producción de leptina por los esteroides gonadales y las interacciones entre producción de leptina y otras hormonas metabólicas afectadas por la nutrición, como la insulina, todavía necesitan ser investigadas con más profundidad en el futuro.

2.4 Suplementación lipídica en rumiantes

La suplementación lipídica en rumiantes es una estrategia para incrementar la energía de la dieta en un esfuerzo para mejorar los balances energéticos en los animales (Staples *et al.*, 1990; Lucy *et al.*, 1991a) y mejorar la eficiencia reproductiva (Staples *et al.*, 1998). Un balance energético negativo prolongado

es asociado con una disminución en la frecuencia de los pulsos de LH, los cuales se encuentran ligados a una inadecuada secreción de GnRH (Rhind *et al.*, 1989; Randel, 1990; Schillo, 1992). La liberación de esta hormona es extremadamente sensible a los cambios del estado nutricional del animal influyendo directamente a nivel del hipotálamo (Robinson, 1990).

Los incrementos en el balance energético positivo probablemente se deben a la composición de ácidos grasos de las fuentes de lípidos incluidas en las dietas, más que a la simple suplementación energética (Lucy *et al.*, 1992; Petit *et al.*, 2002); dichos ácidos grasos son precursores de hormonas que afectan la función ovárica, la función uterina y las tasas de concepción (Calder *et al.*, 2002). El efecto de la suplementación lipídica en la reproducción depende de la fuente empleada, y pueden proporcionarse en forma protegida mediante un tratamiento con caseína y formaldehído para evitar su degradación ruminal (Byers y Schelling, 1993), en forma de jabones (Jenkins y Palmquist, 1984; Byers y Schelling, 1993), mediante la inclusión de semillas enteras o bien sin ninguna protección incorporándose en forma de aceites o grasa libre a la ración.

2.4.1 Metabolismo de lípidos en rumiantes

Los lípidos ingeridos por los rumiantes proceden principalmente de los forrajes; entre el 4 y 6% de la masa foliar en base seca, corresponde al contenido de lípidos. Otras fuentes importantes con un mayor contenido de ácidos grasos, en forma de triglicéridos, son los concentrados, cereales, semillas oleaginosas y grasas libres (De Blas *et al.*, 2003; Bauman *et al.*, 2003). Generalmente los forrajes poseen una concentración alta de ácido linolénico (LNA), mientras que en los granos de cereales y algunas semillas predomina el ácido linoléico (LA; Bauman *et al.*, 2003).

La digestión ruminal de la grasa incluye sucesivamente su hidrólisis e hidrogenación modificando en gran medida el perfil de ácidos grasos disponibles para la absorción intestinal y su utilización a nivel de tejidos (Wu *et*

al., 1991; Bauman *et al.*, 2003). Sin embargo, algunas circunstancias ligadas al tipo de dieta y al tipo de animal que la recibe, origina que estos procesos ocurran de forma incompleta (Bauman *et al.*, 2003). Con base en lo anterior, la inclusión de grasas en la dieta de vacas lecheras no debe exceder el 7% de la materia seca, pues genera efectos adversos en la fermentación microbiana a nivel ruminal (Jenkins, 1993; Doreau *et al.*, 1997).

2.4.1.1 Hidrólisis

El paso inicial del metabolismo de lípidos en el rumen es la hidrólisis o ruptura, mediante la incorporación de moléculas de agua, de los enlaces éster encontrados en triglicéridos, fosfolípidos y glicolípidos. Este proceso ocurre a nivel extracelular y se lleva a cabo por la acción de lipasas, galactosidasas y fosfolipasas producidas por las bacterias ruminales, *Anaerovibrio lypolitica*, que tiene como sustrato los triglicéridos y *Butyrivibrio fibrisolvens*, que hidroliza los fosfolípidos y glicolípidos, y en menor medida por hongos y protozoarios, así como por lipasas salivales o nativas de las plantas (Harfoot y Hazlewood, 1997). La hidrólisis ocurre de forma rápida y es casi total (>85%; Doreau *et al.*, 1997; Harfoot y Hazlewood, 1997). Este proceso es un prerrequisito para la biohidrogenación de los ácidos grasos insaturados (Bauman *et al.*, 1999).

La hidrólisis se ve disminuida por el descenso en el pH ruminal, la adición de antibióticos bajo condiciones *in Vitro*, especialmente ionóforos (Van Nevel y Demeyer, 1995) y el incremento en el nivel de grasa en la dieta (Beam *et al.*, 2000). Otro factor que influye en la velocidad y grado de hidrólisis es la fuente de grasa, siendo más alta cuando las grasas se suministran puras que cuando se encuentran protegidas (en forma de sales cálcicas) o integradas en una estructura celular, como las semillas enteras de oleaginosas (Doreau y Ferlay, 1994).

2.4.1.2 Biohidrogenación

La biohidrogenación es un proceso que consiste en la saturación de los dobles enlaces presentes en la cadena carbonada de ácidos grasos insaturados, mediante la incorporación de moléculas de hidrógeno. Según Bauman *et al.* (2003), éste es el segundo paso más importante, después de la hidrólisis, en el metabolismo de los lípidos que llegan al rumen. Este proceso es realizado principalmente por bacterias ruminales, aunque algunos protozoarios son también importantes (Harfoot y Hazlewood, 1997). La principal bacteria implicada en la biohidrogenación ha sido *Butirivibrio fibrisolvens* (Kepler *et al.*, 1966). Este proceso requiere la hidrólisis previa de las grasas ya que sólo ocurre cuando los ácidos grasos tienen el grupo carboxilo libre (Demeyer y Hendericks, 1967). Por consiguiente, los mismos factores que reducen la hidrólisis reducen también la biohidrogenación (Gerson *et al.*, 1985; Van Nevel y Demeyer, 1996).

La biohidrogenación es necesaria debido a que los ácidos grasos insaturados no esterificados son muy tóxicos para las bacterias gram-positivas (celulolíticas), las bacterias metanogénicas y los protozoarios (Brodiscou *et al.*, 1994), mientras que los ácidos grasos saturados obtenidos mediante este proceso tienen menor toxicidad sobre tales microorganismos (De Blas *et al.*, 2003). Mientras los lípidos esterificados se encuentran principalmente en el fluido ruminal, los ácidos grasos aparecen asociados a la superficie de las partículas; los microorganismos y las partículas alimenticias compiten por la adsorción de los ácidos grasos. Aumentando la cantidad de partículas alimenticias en el contenido ruminal, disminuye la adsorción de ácidos grasos en los microorganismos (Harfoot *et al.*, 1974).

Los principales sustratos de la biohidrogenación son el LA y LNA (Bauman *et al.*, 2003), y ocurre más rápido cuanto mayor sea el grado de insaturación. Así, el LA es hidrogenado en una proporción del 70 al 95%, mientras que el ácido LNA es hidrogenado desde un 85 a un 95% (Doreau y Ferlay, 1994; Beam *et*

al., 2000). Este alto nivel de hidrogenación se reduce cuando se proporcionan dietas con alto contenido de concentrado, lo que puede atribuirse a la inhibición de la lipólisis por un bajo pH en el rumen (Van Nevel y Demeyer, 1996). La biohidrogenación también se afecta adversamente cuando se incluyen en exceso en la dieta lípidos no protegidos (Jenkins, 1993).

Doreau y Ferlay (1994), a partir de una revisión de experimentos relacionados con este proceso, dedujeron que el grado de hidrogenación de los ácidos LA y LNA es casi total en dietas con menos de un 70% de concentrado. En cambio, en dietas que incluyen concentrado en alto porcentaje y/o la utilización de ionóforos da lugar a un menor grado de hidrogenación, de forma que se incrementa la cantidad de ácidos grasos que llegan al duodeno.

2.4.1.3 Absorción intestinal

Los ácidos grasos que llegan al intestino delgado son altamente saturados (esteárico y palmítico, principalmente), como consecuencia del metabolismo ruminal (Demeyer y Doreau, 1999) y no sufren absorción o modificación a nivel de omaso y abomaso (Noble, 1981).

El 80 a 90% de los lípidos que llegan al intestino delgado son ácidos grasos libres, unidos a las partículas de alimento (Doreau y Chilliard, 1997). El 20 a 10% restante está conformado por fosfolípidos de los microorganismos ruminales junto con pequeñas cantidades de triglicéridos y glicolípidos del alimento residual, los cuales son hidrolizados por lipasas pancreáticas e intestinales (Doreau y Ferlay, 1994). Aún cuando se proporcionen grasas protegidas a los rumiantes, se observará un incremento en el flujo de triglicéridos excepto cuando los lípidos estén encapsulados; las sales de calcio de ácidos grasos libres, utilizadas como fuentes de lípidos protegidos, se disocian en cierto grado a nivel de rumen, pero dicha disociación ocurre principalmente a nivel de abomaso donde las condiciones son más ácidas. Así, los lípidos de la dieta protegidos por el uso de sales de calcio incrementan la

cantidad de ácidos grasos libres que llegan al intestino delgado (Bauman *et al.*, 2003).

Los lípidos son absorbidos en el intestino delgado en forma de micelas y ocurre a nivel de yeyuno (Davis, 1990). La formación de micelas se logra por las secreciones de la bilis y jugo pancreático previas a nivel de duodeno (Demeyer y Doreau, 1999). La bilis proporciona lecitina y sales biliares, que permanecen ionizadas y solubles en la región de pH ácido del duodeno, actuando como detergentes para emulsionar los ácidos grasos. El jugo pancreático provee de fosfolipasas que convierten la lecitina a isolecitina y bicarbonato para disminuir el pH. La isolecitina y el ácido oleico resultantes son poderosos emulsionantes que facilitan la solubilización de los ácidos grasos de las partículas de alimento y bacterias, lo que permite la formación de micelas, a partir de las cuales los ácidos grasos son absorbidos (Moore y Christie, 1984; Demeyer y Doreau, 1999).

2.5 Los ácidos grasos en la reproducción de rumiantes

Los ácidos grasos tienen un importante papel en diferentes actividades biológicas, almacenan energía en forma de triacilglicerolos, forman parte del citoesqueleto y compartimentos biológicamente aislados, actúan como señales intercelulares e intracelulares y son precursores de hormonas (Van Soest, 1994; Weng, 2002). Los procesos reproductivos, en algunos estudios, han sido positivamente influenciados como resultado de una adición de energía a la dieta o del efecto directo de ácidos grasos específicos (Funston y Filley, 2002), cuyo efecto se refleja en el estímulo de la secreción o inhibición de factores neuroendocrinos y de factores metabólicos ligados al eje reproductivo.

2.5.1 Estructura y clasificación

Los ácidos grasos están formados por la adición de unidades de dos carbonos derivadas de la Acetil-CoA, la cual se rompe en el ciclo del ácido cítrico para el catabolismo de combustibles metabólicos (Pratt y Cornely, 2004). Se clasifican como saturados (ausencia de dobles enlaces en la cadena acil) o insaturados (presencia de dobles enlaces en la cadena acil). Los ácidos grasos insaturados se clasifican en monoinsaturados o poliinsaturados de acuerdo al número de carbonos y al número de dobles enlaces presentes en su estructura (Mattos *et al.*, 2000).

Los ácidos grasos poliinsaturados se clasifican en tres grandes grupos de acuerdo a la posición del primer doble enlace a partir del último grupo metil de la molécula: omega-3 (n-3), omega-6 (n-6) y omega-9 (n-9), lo que indica que el primer doble enlace se encuentra en el carbono 3, 6 ó 9 (Wathes *et al.*, 2007). El sistema para identificarlos incluye también una descripción del número de carbonos presentes dentro de la cadena, el número de dobles enlaces y la localización y configuración de los dobles enlaces. Por ejemplo, la notación del LA es C18:2, n-6 debido a que tiene 18 carbonos, dos dobles enlaces y el primer doble enlace está en el carbono 6 del extremo metil; la notación del ácido LNA es C18:3, n-3. Últimamente, los ácidos grasos también pueden clasificarse dentro de la categoría n-9, como el ácido oleico. Los ácidos grasos omega de una serie no pueden dar origen a otros de una serie diferente a la que pertenecen (Cullens, 2005).

2.5.2 Efecto de los ácidos grasos poliinsaturados en los procesos reproductivos

Los ácidos grasos poliinsaturados proporcionan energía y forman parte de los componentes estructurales de la membrana celular (Cheng *et al.*, 2005), y las proporciones de los distintos tipos de ellos en esta estructura celular, son un

reflejo de las cantidades consumidas en la dieta (Fischer, 1989). Estos compuestos también están involucrados en la síntesis y metabolismo de una variedad de moléculas que actúan en diferentes procesos fisiológicos, como los eicosanoides (Abayasera y Wathes, 1999; Cheng *et al.*, 2005), un grupo de compuestos que incluyen a las prostaglandinas, tromboxanos y leucotrienos, y de hormonas esteroideas (Mattos *et al.*, 2000), como la progesterona y estradiol, que cumplen importantes roles en la regulación de la función reproductiva. Según Aitken y Baker (1995), la presencia de estos compuestos en las membranas celulares del espermatozoide y del ovocito, es importante ya que puede afectar la fertilización.

El consumo de fuentes de ácidos grasos poliinsaturados por los animales, tiene efecto en eventos endócrinos y metabólicos del organismo. Williams y Stanko (1999), manifiestan que el consumo de estos compuestos incrementa las concentraciones plasmáticas de insulina, dicho evento puede tener un papel importante en la regulación del crecimiento folicular tanto directa como indirectamente, modificando la producción de IGF-I en la granulosa y como combustible metabólico para el folículo. Así mismo, se incrementan los niveles plasmáticos de GH, colesterol, progesterona, la vida del cuerpo lúteo inducido, el número de folículos de tamaño medio y el crecimiento del folículo preovulatorio. Funston y Filley (2002), mencionan que también se generan modificaciones en la secreción de LH y PGF_{2α}.

Burr y Burr (1929; 1930), identificaron que el LA y el LNA son esenciales para los animales debido a la deficiencia de las enzimas desaturasas Δ -12 y Δ -15, que son necesarias para su síntesis *de novo* por el organismo (Staples *et al.*, 2002). Estas enzimas están presentes sólo en las plantas (Groff *et al.*, 1994). El LA y LNA están involucrados en procesos reproductivos (Gurr *et al.*, 2002); afectan la síntesis y secreción de hormonas y metabolitos relacionados con dichos procesos, por lo que se hace necesaria su inclusión en la dieta de los animales (Mattos *et al.*, 2000; Staples *et al.*, 2002). Otros ácidos grasos

poliinsaturados de cadena larga, implicados en el comportamiento reproductivo son el ácido eicosapentanoico (EPA, C20:5) y docosahexaenoico (DHA, C22:6) (Staples *et al.*, 2002), siendo el tejido en el que actúan y la respuesta reproductiva dependiente del tipo de ácidos grasos presentes en la dieta (Funston, 2004), así como de las propiedades de la fuente empleada. En este sentido, se han utilizado aceites o grasas que se incorporan directamente a la ración sin ninguna protección (Oldick *et al.*, 1997; Lammoglia *et al.*, 2000), fuentes protegidas en forma de jabones (Jenkins y Palmquist, 1984; Byers y Schelling, 1993), fuentes tratadas con caseína y formaldehído (Byers y Schelling, 1993) o semillas enteras de oleaginosas (Wehrman *et al.*, 1991; Robinson *et al.*, 2000; Ambrose *et al.*, 2006), lo que se traduce en efectos diferenciales en los eventos reproductivos.

Las principales fuentes de LA y LNA son las plantas y se sintetizan a través de la fotosíntesis, mientras que el EPA y el DHA se encuentran en productos de origen marino por el consumo de fitoplancton (Ching, 2000; Weng, 2002).

2.5.3 Efecto del ácido linoléico en el eje hipotálamo-hipófisis-gónadas

Los efectos de la suplementación del LA en las dietas de rumiantes en los procesos reproductivos, han sido reportados ampliamente en ganado bovino lechero y para carne. La mayoría de las investigaciones han reportado un efecto positivo o nulo, en la secreción de factores endócrinos y metabólicos que afectan el eje hipotálamo-hipófisis-gónadas y promueven un mejor comportamiento reproductivo.

2.5.3.1 Secreción de LH

La secreción de LH de la pituitaria y el crecimiento folicular están regulados parcialmente por el balance energético del animal (Randel, 1990; Mattos *et al.*, 2000). El balance energético negativo reduce la frecuencia de los pulsos de LH necesarios para el crecimiento de folículos hasta el estadio preovulatorio en

ganado bovino para carne y en ovejas (Schillo, 1992). Este efecto negativo de la deficiencia energética, puede contrarrestarse mediante la suplementación con grasas en la dieta (Hightshoe *et al.*, 1991; Sklan *et al.*, 1994). Sin embargo, no se ha establecido el mecanismo independiente de la energía, mediante el cual los ácidos grasos incrementan la secreción de LH (Mattos *et al.*, 2000), pues se ha observado en algunos estudios que la dinámica de la secreción de LH fue estimulada mediante su suplementación, pero en otros estudios no tuvo cambio alguno o disminuyó (Staples *et al.*, 1998).

La suplementación en vacas Simmental de 1 kg día⁻¹ de sales cálcicas de ácidos grasos de cadena larga con un contenido de 7.8% de LA y 34.1% de ácido oleico (OA), incrementó los niveles séricos de LH, respecto a vacas no suplementadas (1.47 y 1.12 ng mL⁻¹, respectivamente) y mejoró el crecimiento del folículo (Hightshoe, 1991). Por otra parte, Sklan *et al.* (1994) reportaron que en vacas lecheras la concentración media, número de pulsos y amplitud de los mismos no se afectaron por la inclusión en la dieta de la misma fuente de LA. Lucy *et al.* (1991a), observaron que el perfil de LH (concentración media, nivel basal, número de picos en 8 horas y la amplitud de los picos) al día 10 posparto en vacas lecheras no fue afectado por la suplementación con la misma fuente de LA utilizada en los dos casos anteriores.

Robinson *et al.* (2002), reportaron que el intervalo del pico de LH al momento de ovulación fue de 22.6±0.60, 23.8±0.91, 28.6±4.57 horas, con rangos de 21 - 24, 22 - 28 y 18 - 44 horas, para una dieta control, una dieta suplementada con LNA o una dieta suplementada con LA. Estos datos indican que el intervalo del pico preovulatorio de LH a la ovulación fue más variable en las vacas suplementadas con LA (P<0.05). Así mismo, la duración (días) del ciclo estral fue de 21.5±0.5 para la dieta control, 21.7±0.53 para la dieta conteniendo LNA y 20.6±0.30 para la dieta que incluyó LA.

La suplementación con grasa puede incrementar la producción de glucosa a través de la producción de propionato a nivel ruminal, este incremento puede funcionar como una señal positiva a nivel del eje hipotálamo-pituitaria que controla la secreción de la LH (Funston *et al.*, 1995; Staples *et al.*, 1998).

2.5.3.2 Concentración de colesterol y secreción de progesterona

La progesterona es sintetizada a partir de colesterol y su concentración es frecuentemente utilizada como una referencia de la función del cuerpo lúteo (Wuenschel, 2006). Esta hormona prepara al útero para la implantación del embrión y ayuda a mantener la preñez mediante la nutrición del embrión vía inducción de las proteínas heterotróficas del endometrio (Cullens, 2005).

La concentración plasmática de colesterol se incrementa en forma consistente bajo regímenes de suplementación con grasa, lo mismo que los niveles de lipoproteínas ya que la mayor parte del colesterol en sangre (90 a 95%) se encuentra en forma de lipoproteínas de alta densidad (HDL; Grummer y Carroll, 1988). La absorción de ácidos grasos en intestino se realiza en forma de quilomicrones y proteínas de muy baja densidad (VLDL) en el intestino delgado (Staples *et al.*, 1998).

Wehrman *et al.* (1991) al incluir 30% de semilla de algodón, que contiene altos niveles de LA (>50% del extracto etéreo (EE)), en la dieta de vacas Brahman en lactancia, observaron que la concentración total de colesterol y HDL en plasma y dentro de los folículos estrogénicamente activos, se incrementaron ($P < 0.0001$), en comparación con la concentración de estos metabolitos en los animales control. Los mismos autores reportaron que la concentración de colesterol y HDL también fue mayor ($P < 0.05$) en vacas F1, al ser alimentadas con una dieta que incluyó semilla de algodón en su composición (20.8%) y que las células de la granulosa de los folículos preovulatorios de los mismos animales secretaron 2.1 a 3.5 veces más pregnenolona ($P < 0.03$) y progesterona *in Vitro*. Este efecto en la secreción de progesterona también fue

reportado por Moallen *et al.* (1999), quienes encontraron que las concentraciones de progesterona en el líquido folicular en vacas lecheras, se incrementan (55.4 ng mL^{-1} ; $P < 0.05$) cuando son suplementadas con sales cálcicas de ácidos grasos con 6.0% de LA, en comparación con animales control (33.0 ng mL^{-1}) y animales a los que se les administró una inyección de somatotropina bovina (bST, 30.0 ng mL^{-1}). Así mismo, la suplementación en vacas lecheras en pastoreo con 1.4 a $1.6 \text{ kg animal}^{-1} \text{ d}^{-1}$ de semilla de algodón enriquecida con una base de almidón, incrementó en 18% la actividad ovárica lútea, medida mediante las concentraciones de progesterona plasmática considerando concentraciones $>1 \text{ ng mL}^{-1}$, en comparación con animales que recibieron un suplemento a base de sorgo, maíz y harinolina (Wehrman *et al.*, 1991).

Lammoglia *et al.* (2000), reportaron que al suplementar con semilla de cártamo (LA= 79.9% del EE) a novillas F1 para carne, los niveles de colesterol se incrementaron ($P < 0.001$) en animales que consumieron la dieta suplementada en comparación con aquellos que consumieron la dieta control, encontrándose al mismo tiempo diferencias significativas por efecto de la dieta en las concentraciones de progesterona del día 7 al 10 del ciclo estral (3.60 ± 0.16 y 3.15 ± 0.17 ; $P < 0.05$). Al respecto, Oldick *et al.* (1997) observaron que en vacas a las que se les practicó una infusión abomasal de grasa amarilla (con 17% de ácido LA), la vida media del cuerpo lúteo se incrementó en 1.2 días en comparación con aquellas a las que se le realizó una infusión de sebo (2% de ácido LA).

Robinson *et al.* (2002), reportaron que al alimentar vacas Holstein de primera lactancia con una dieta control, una dieta suplementada con aceite de linaza (42.6% LNA) o una dieta suplementada con aceite de soya (53.7% LA), se observó un efecto altamente significativo de la dieta en las concentraciones de progesterona en la fase lútea temprana (día 4-8, $P < 0.004$) y en la fase lútea media (día 9-15, $P < 0.002$). Los niveles de progesterona durante la fase lútea

temprana fueron similares entre las dietas conteniendo LNA y LA, pero más bajas que en la dieta control. En la fase lútea media la concentración de progesterona fue significativamente más baja en vacas alimentadas con la dieta suplementada con LNA en comparación con vacas control ($P<0.006$), pero no hubo diferencia entre las vacas alimentadas con la dieta que incluyó LA ($P=0.40$). En este mismo experimento se observó que las vacas alimentadas con la dieta conteniendo LA presentaron concentraciones de colesterol más altas que aquellas que consumieron la dieta control o la dieta alta en LNA ($P<0.03$). En concordancia con los autores anteriores, Thangavelu *et al.*, (2006) observaron que en vacas lecheras alimentadas con una dieta alta en ácido palmítico (PA), LNA o LA, la concentración de progesterona durante un periodo de 10 días después de la ovulación fue menor ($P<0.05$) en las vacas alimentadas con la dieta alta en PA (1.42 ng mL^{-1}) en comparación con aquellas que consumieron la dieta alta en ácidos grasos insaturados (1.81 y 1.79 ng mL^{-1} para la dieta alta en LNA y LA, respectivamente).

Ambrose *et al.* (2006), no encontraron diferencias en las concentraciones plasmáticas de colesterol, triglicéridos, glucosa y ácidos grasos no esterificados (6.29 y 5.39 mmol L^{-1} , 0.15 y 0.16 mmol L^{-1} , 2.47 y 2.31 mmol L^{-1} , 0.30 y 0.41 mEq L^{-1}) en vacas alimentadas con una dieta suplementada con semilla de linaza (LNA=56.7 y LA=16.5% del EE) o semilla de girasol (LA=74.1% del EE). De la misma manera, no observaron diferencias significativas ($P>0.10$) en las concentraciones de progesterona. Por otra parte también se ha observado que la suplementación de EPA y DHA, a través de la inclusión de harina de pescado en la dieta de vacas Holstein multíparas lactantes, origina un incremento en los perfiles de progesterona plasmática en comparación con vacas control ($P<0.01$) y la respuesta a la administración de $\text{PGF}_{2\alpha}$ exógena es más tardía ($P<0.025$; Burke *et al.*, 1997). Así mismo, Espinoza *et al.* (2000) reportaron que al alimentar ovejas Pelibuey con dietas conteniendo 1.5% de sales cálcicas de ácidos grasos, 1.2% de sebo o una dieta control, los niveles de progesterona,

colesterol total y triglicéridos, fueron similares entre tratamientos al día 9 del ciclo estral ($P>0.05$).

El incremento en la concentración de progesterona que se ha observado en algunos estudios, puede deberse más a la formación de folículos de mayor tamaño y como consecuencia, de un cuerpo lúteo de mayor tamaño, y no directamente a la concentración de colesterol, que sirve como un intermediario. Staples *et al.* (1998) reportaron que en vacas suplementadas con grasa, el tamaño del folículo dominante fue en promedio 3.5 mm más grande (un incremento del 27% en tamaño), respecto a las vacas control. En este sentido Vasconcelos *et al.* (2001), encontraron una relación directa entre un folículo dominante ovulatorio más grande y un cuerpo lúteo más grande, lo que se asoció con una mayor concentración de progesterona en plasma y mayores tasas de preñez. Así mismo, vacas lactantes alimentadas con sales cálcicas de aceite de palma desarrollaron cuerpos lúteos con un diámetro de 5 mm mayor en comparación con vacas control (17.2 y 12.2 mm, respectivamente; García-Bojalil *et al.*, 1998).

La estimulación de la ciclicidad ovárica o función del cuerpo lúteo por la grasa dietética puede contribuir a incrementar la fertilidad. En este sentido, Staples *et al.* (1997), reportaron que la tasa de concepción se incrementó en 1.44% por cada ng mL^{-1} de incremento en la progesterona plasmática ($R^2 = 0.11$). Britt *et al.* (1996), reportaron que el número de embriones recuperados al día 7 después del estro, fue mayor conforme se incrementó la concentración de progesterona antes de la inseminación artificial. Otros estudios también reportan efectos positivos de la suplementación de LA en la fertilidad, empleando como fuentes a la semilla de girasol (Talavera *et al.*, 1985), semilla de algodón (Williams, 1989) y sales cálcicas de ácidos grasos de cadena larga (Hightshoe *et al.*, 1991; Hawkins *et al.*, 1995) en ganado bovino para carne. El mismo efecto se observó en ganado lechero cuando se suplementó con sales cálcicas de ácidos grasos de cadena larga (Sklan *et al.*, 1991; Lucy *et al.*, 1993;

Spicer *et al.*, 1993b), ácidos grasos encapsulados (Carroll *et al.*, 1990) y en ovejas cuando se realizó una infusión intravenosa de aceite de soya (fuente de LA) o aceite de olivo (fuente de OA; Burke *et al.*, 1996).

2.5.3.3 Secreción de prostaglandinas

La evidencia a partir de los trabajos de investigación desarrollados en animales domésticos en relación al efecto de ácidos grasos poliinsaturados en la reproducción sugiere que estos compuestos tienen un mayor efecto en la síntesis de eicosanoides (Baguma-Nibasheka *et al.*, 1996; Chartrand *et al.*, 2003). Debido a que los ácidos grasos poliinsaturados se almacenan en los fosfolípidos de la membrana celular, su cantidad y tipo presentes en esta estructura celular está relacionada al consumo de lípidos en la dieta y tiene un papel importante en la determinación de la cantidad y tipo de prostaglandinas producidas (Thatcher *et al.*, 1995; Burke *et al.*, 1996; Filley *et al.*, 1999; Mattos *et al.*, 2003).

Las prostaglandinas tienen diversas funciones en la fisiología y metabolismo de mamíferos; son reguladores locales y se sintetizan generalmente en tejidos próximos a los que actúan. En el tracto reproductivo, el tejido uterino es la principal fuente de prostaglandinas de la serie 2 (PGF_{2α} principalmente; Guilbault *et al.*, 1984), compuestos implicados en la regresión del cuerpo lúteo, evento que debe evitarse para prevenir la muerte embrionaria temprana en rumiantes. Las PGF_{2α} son metabolizadas en un solo paso a través de los pulmones hasta en un 90% (Cunningham, 2002), debido a lo anterior, la concentración del metabolito precursor 13, 14-dihidro-15-ceto PGF_{2α} (PGFM) se utiliza en referencia de la concentración de PGF_{2α} (Wuenschel, 2006).

La PGF_{2α} es de los prostanoideos, el compuesto que posee mayor actividad biológica y se deriva del ARA (Needleman *et al.*, 1979; Lanas, 1992), el cual es producido mediante la desaturación y elongación del LA por las enzimas Δ_6 -desaturasa y la ciclooxigenasa (Staples *et al.*, 1998; Petit *et al.*, 2002). En la

mayoría de las células, el ARA está presente en forma esterificada en los fosfolípidos de la célula y la generación de ARA libre por la fosfolipasa A₂ y/o fosfolipasa C es el paso limitante en su síntesis (Irvine, 1982; Lapetina, 1982).

La suplementación con niveles altos de LA, puede originar una mayor síntesis de ARA, lo que puede conducir a concentraciones más altas de prostaglandinas PGF_{2α}. Sin embargo, en forma alterna, el exceso de LA origina que éste sea convertido a ácido eicosadienoico (C20:2) en lugar de ARA incrementando la síntesis de prostaglandinas de la serie 3 a expensas de las prostaglandinas de la serie 1 y 2 (Kaduce *et al.*, 1982). Así mismo, el ARA es también precursor de prostaglandinas E₂ (PGE₂) que tienen el efecto contrario a la PGF_{2α}; son vasodilatadores e incrementan el flujo sanguíneo al folículo dominante; en el momento de la ovulación ocurre una acción sinérgica de las PGE₂ y la PGF_{2α}, lo que permite un aporte adecuado de nutrientes y hormonas para la maduración final de dicho folículo y el incremento en las contracciones del tejido ovárico, necesarias para la ovulación (Senger, 1999).

El LNA y sus ácidos grasos derivados (EPA y DHA), generan un efecto inhibitorio en la producción de PGF_{2α}. Esto puede suceder mediante mecanismos diferentes en las vías de síntesis: a) inhibición de la síntesis de ARA durante los procesos de desaturación y elongación en el hígado (Bezard *et al.*, 1994), b) competencia con el ARA para su incorporación en los fosfolípidos de la membrana celular (German *et al.*, 1998; Caldari-Torres *et al.*, 2006), o c) bloqueo directo de la actividad de la ciclooxigenasa (Marnett *et al.*, 1999).

Los efectos que se han reportado en relación a la suplementación de LA y la síntesis de PGF_{2α} son inconsistentes, existiendo un efecto diferencial de acuerdo a la fuente y condiciones de experimentación. En este sentido, Petit *et al.* (2004), al suplementar vacas lecheras con sales cálcicas de aceite de palma, semilla de linaza o girasol y una dieta control, encontraron una significativa interacción (P<0.01) entre tiempo por tratamiento en la concentración de PGFM

(55.1, 102.7, 55.5 y 71.4 ng mL⁻¹, respectivamente), sin encontrar relación alguna con los niveles plasmáticos de LA en cualquiera de los tratamientos. Así mismo, las concentraciones plasmáticas de PGFM después de la inyección de oxitocina el día 15 de un ciclo estral sincronizado, en vacas lecheras abomasalmente infundidas con 0.45 kg d⁻¹ de grasa amarilla, fueron menores en comparación con los animales a los que se les practicó una infusión de sebo, glucosa o agua (Oldick *et al.*, 1997). La grasa amarilla proporcionó 78 g animal⁻¹ d⁻¹ de LA, mientras que el sebo sólo 9 g animal⁻¹ d⁻¹.

El consumo por vacas Brahman de una dieta baja en grasa (LNA=48.4 y OA=25.15% del EE) o una alta en grasa (LA=33.71 y OA=30.60% del EE), no presentó diferencias significativas en el área bajo la curva de producción de PGFM ($P>0.10$), pero las vacas alimentadas con la dieta alta en grasa mostraron una tendencia ($P=10$) a presentar un mayor pico en las concentraciones de PGFM (208.8 ± 47.2 pg mL⁻¹ y 143.1 ± 50.1 pg mL⁻¹), en comparación con vacas que consumieron la dieta baja en grasa (Lammoglia *et al.*, 1997). Los resultados anteriores son equiparables a los reportados por Petit *et al.*, (2002) quienes observaron incrementos mínimos ($P<0.07$) en las concentraciones de PGFM en vacas suplementadas con harina de pescado (fuente de DHA y EPA) y linaza entera en una proporción 50:50, en comparación con aquellas vacas que consumieron una dieta suplementada con sales cálcicas de aceite de palma, linaza entera tratada con formaldehído, o aceite de linaza infundido duodenalmente. De manera similar, Wamsley *et al.* (2005) reportaron que la suplementación con harina de pescado, sólo atenuó ($P<0.05$) la liberación de PGFM después del tratamiento con oxitocina en vaquillas con bajas concentraciones.

Caldari-Torres *et al.* (2006), al incubar células endometriales bovinas y examinar el efecto de la suplementación con EPA en la producción endometrial de PGF_{2 α} en presencia de concentraciones crecientes de LA, encontraron que el efecto inhibitorio del EPA disminuyó de un 88% a un 40% conforme se

incrementó la relación de ácidos grasos n-3 a n-6 de 0 a 19. El incremento en la relación de ácidos grasos n-3 y n-6 en el medio de incubación, puede incrementar la disponibilidad de ARA en los fosfolípidos de la membrana y por lo tanto disminuir la competencia de los ácidos grasos n-3. Así mismo, Mattos *et al.* (2004) alimentaron vacas Holstein con dietas suplementadas con aceite de pescado o aceite de oliva (AO~ 70%) comenzando el día 21 antes del parto y hasta el día 21 del periodo posparto, observando que las vacas suplementadas con aceite de pescado presentaron una disminución en las concentraciones plasmáticas de PGFM durante el periodo de máxima liberación en el posparto temprano, a partir del día 0 hasta el 2.5 ($P < 0.05$).

La producción de $\text{PGF}_{2\alpha}$ puede afectarse negativamente por la presencia de altos niveles de LA, mediante inhibición competitiva por estas enzimas clave (Staples *et al.*, 1998) y por el EPA y DHA, junto con su precursor el LNA, que inhiben la desaturación y elongación del LA en las células del hígado (Pace-Asciak y Wolfe, 1968; Bezard *et al.*, 1994). Con base en los resultados publicados se puede plantear que la disponibilidad de ácidos grasos en forma de ácido LA, puede tener un pequeño o nulo efecto en la producción de prostaglandinas en el útero (Petit *et al.*, 2004).

Los resultados anteriores, permiten plantear que la cantidad y tipo ácido de graso almacenado o presente en ciertos tejidos, puede controlar tanto la inhibición o la estimulación de la síntesis de $\text{PGF}_{2\alpha}$ (Thatcher y Staples, 2000; Cullens, 2005), lo que es de relevancia debido a que a través de la suplementación de cierto tipo de grasas en la dieta, se podrían mejorar las tasas de preñez reduciendo la mortalidad embrionaria (Cullens, 2005).

2.5.3.4 Secreción de estrógenos

Los estrógenos estimulan la secreción uterina de $\text{PGF}_{2\alpha}$ (Knickerbocker *et al.*, 1986; Thatcher *et al.*, 1994), e incrementan la sensibilidad del cuerpo lúteo a la acción de esta hormona (Howard *et al.*, 1990), causando su regresión completa;

la disminución en la secreción de estradiol-17 β puede por lo tanto, prevenir la regresión prematura del mismo y prevenir la muerte embrionaria temprana (Staples *et al.*, 1998).

Lammoglia *et al.* (1997), reportaron que al alimentar vacas Brahman con una dieta baja en grasa y alta en grasa (los contenidos de LA, se reportan en párrafos anteriores), observaron que las concentraciones de estradiol en los animales que consumieron la última dieta, se incrementaron durante el primer ciclo estral posparto, no así en el segundo ($P < 0.01$). Por otra parte, la infusión abomasal de sebo o grasa amarilla, en vacas, presentó concentraciones de estradiol-17 β más bajas en el día 15 a 20 del ciclo estral sincronizado, respecto a la infusión de glucosa (2.42 y 3.81 pg mL⁻¹, respectivamente; Oldick *et al.*, 1997). Hightshoe *et al.* (1991), reportaron que en vacas Simmental suplementadas con sales cálcicas de aceite de palma, las concentraciones plasmáticas medias de estradiol-17 β , fueron más bajas que en vacas control (1.41 pg mL⁻¹ y 1.64 pg mL⁻¹, respectivamente). Estos resultados son comparables con los reportados por Echternkamp y Hansel (1973), quienes reportan bajas concentraciones de estradiol-17 β durante el primer ciclo estral posparto en vacas Holstein lactantes.

Las concentraciones de estradiol plasmático en tres ciclos estrales, cuando se proporcionó a vacas lecheras una dieta control, una dieta suplementada con aceite de linaza (42.6% LNA) o una dieta suplementada con aceite de soya (53.7% LA), no mostraron diferencias como resultado de la dieta, observándose la mayor concentración en los animales alimentados con la dieta alta en LNA; la dieta alta en LA presentó valores intermedios entre ésta y la dieta control. Sin embargo, al ser analizadas las áreas bajo las curvas, se encontraron diferencias significativas en los distintos grupos de animales durante el pico preovulatorio ($P < 0.001$), pero no en otra etapa del ciclo estral (Robinson *et al.*, 2002). En forma similar, se ha reportado que la concentración plasmática de estradiol-17 β no cambió durante la fase lútea mediante la suplementación con sales cálcicas

de aceite de palma en dietas conteniendo del 10 al 12.5 % de semilla de algodón (Lucy *et al.*, 1993) y durante la fase folicular (Sklan *et al.*, 1994) en vacas lactantes suplementadas con el mismo ingrediente.

2.5.3.5 Secreción de factores metabólicos (Insulina, Glucosa, GH, IGF y leptina)

Las modificaciones metabólicas debido al consumo de grasas, ocurren principalmente a nivel de tejido hepático y adiposo (Chilliard, 1993; Grum *et al.*, 1996), junto con alteraciones en las concentraciones sanguíneas de hormonas metabólicas (Choi *et al.*, 2000; García *et al.*, 2003).

El consumo de ácidos grasos insaturados incrementa las concentraciones plasmáticas basales de insulina en ganado lechero (Palmquist y Moser, 1981) y ganado bovino para carne (Thomas y Williams, 1996; Ryan *et al.*, 1995). Se ha sugerido que este incremento en la concentración de insulina, modula el desarrollo folicular a través de su propio receptor o regulando la producción de IGF-I por las células de la granulosa (Yoshimura *et al.*, 1994). En este sentido, la suplementación con sebo (ácidos grasos saturados) o aceite de pescado (ácidos grasos altamente insaturados), también incrementa gradualmente las concentraciones de insulina, en concurrencia con un moderado incremento en la población de folículos de tamaño medio (Williams y Stanko, 1999).

La insulina junto con la GH se han asociado con el reclutamiento y desarrollo folicular (Fortune *et al.*, 2003), que está bajo el control, en gran medida, de la retroalimentación positiva y negativa del estradiol-17 β y la estimulación de la LH. La adición de insulina a células de la granulosa colectadas a partir de folículos pequeños (1 a 5 mm) y grandes (>8mm) de ovarios de bovinos, estimuló una mayor proliferación celular y producción de progesterona que en células a las que no se les aplicó el tratamiento (Langhout *et al.*, 1991; Spicer *et al.*, 1993a).

Robinson *et al.* (2002), encontraron que las concentraciones de insulina en animales con una dieta control, una dieta suplementada con aceite de linaza o una dieta suplementada con aceite de soya fueron de 0.044, 0.014 y 0.021 ng mL⁻¹, respectivamente, sin presentar diferencias significativas. Así mismo, ni la concentración de ácidos grasos no esterificados, ni los niveles de insulina mostraron diferencias significativas por efecto de la dieta.

Las concentraciones de glucosa en sangre generalmente no cambian bajo condiciones de suplementación de grasas (Grummer y Carroll, 1988). Chilliard (1993), encontró que en 25 de 52 investigaciones en las que se relacionaron las concentraciones plasmáticas de glucosa con la suplementación de grasa en vacas, fueron diferentes en ± 3 mg dL⁻¹, en comparación a las concentraciones encontradas en animales control, sin observar un efecto consistente. Respecto a lo anterior, Christensen *et al.*, (1994a) reportaron que las concentraciones de glucosa plasmática no fueron afectadas por la suplementación con altas cantidades de aceite de maíz (LA ~60% del EE) y sebo (compuesto principalmente por ácidos grasos saturados y OA). Así mismo, la infusión abomasal de 450 g d⁻¹ de una suspensión con 12.6% de OA, 62.5 y 24.1% de OA y LA, 23.8 y 57.9% de OA y LA ó 24.8 y 67.3% de OA y LA tampoco tuvo efecto alguno en la concentración de glucosa (66.2, 69.9, 67.4 y 68.7 mg dL⁻¹, respectivamente; Christensen *et al.*, 1994b). Así mismo, Sklan *et al.*, (1991) reportaron que las concentraciones de glucosa plasmática fueron de 59.8 ± 3.1 y 59.4 ± 3.8 mg dL⁻¹ en vacas alimentadas con una dieta control y una dieta con sales cálcicas de aceite de palma, sin presentar diferencias significativas. En contraste, la suplementación de sales cálcicas de aceite de palma originó que los niveles de glucosa disminuyeran en la semana 3 posparto, pasando de 72.7 g dL⁻¹ a 68.7 g dL⁻¹, sin encontrar diferencias significativas (Simas *et al.*, 1995). En forma alterna, la glucosa plasmática disminuyó en vacas a las que se realizó una infusión abomasal de 0.64 kg día⁻¹ de aceite de colza (Chilliard y Ottou, 1995). El mismo efecto lo observaron Bateman *et al.*, (1996) al suplementar

vacas lecheras con sebo del día 1 al 12 posparto, que al igual que el aceite de colza posee un alto contenido de OA.

La suplementación con aceite de soya o sebo, en ganado de carne, incrementó ($P<0.02$) las concentraciones de GH en relación a la dieta control (Thomas y Williams, 1996). El mismo comportamiento se observó ($P<0.05$) en dietas isoenergéticas suplementadas con sebo, aceite de soya y aceite de pescado, al 4% en la dieta, en comparación con una dieta control (Thomas *et al.*, 1997) en el mismo tipo de animales. Sin embargo, Becú-Villalobos *et al.*, (2007), reportaron que en vacas lecheras lactantes, pastoreando una pradera de orchard y alfalfa, las concentraciones plasmáticas de GH no fueron modificadas con la suplementación de 0.5 kg dia^{-1} ó 1.0 kg dia^{-1} de un aceite con alto contenido de OA, adicionado a un concentrado base. Así mismo, Lammoglia *et al.* (2000), tampoco encontraron diferencias en las concentraciones de GH al alimentar a vaquillas de carne con dietas que incluyeron semilla de girasol en su composición. De manera opuesta, Estienne *et al.* (1990) reportaron que la infusión de ácidos grasos en corderas ovariectomizadas, no afectó la concentración, la frecuencia o la amplitud de los pulsos de LH ($P>0.1$). Sin embargo, la concentración y frecuencia de pulsos de GH, similares entre grupos ($14.0\pm0.8 \text{ ng mL}^{-1}$ y $0.36 \pm 0.07 \text{ pulsos h}^{-1}$, respectivamente), disminuyeron en 51 y 81% ($P<0.01$; $P=0.006$, respectivamente). En un trabajo experimental previo, se reportó el mismo efecto en la concentración y pulsos de GH (Estienne *et al.*, 1989).

Las concentraciones de IGF-I en el líquido folicular se incrementan conforme el diámetro folicular se incrementa y su producción está relacionada al estímulo proporcionado por la estimulación de la GH (Adashi *et al.*, 1985; Spicer y Enright, 1991). Becú-Villalobos *et al.* (2007), reportaron que las concentraciones de IGF-I en el líquido folicular se incrementaron conforme se incrementaron los niveles de GH en el plasma, independientemente de los cambios en las concentraciones plasmáticas de IGF-I y el tamaño del folículo. Estos resultados

difieren de lo encontrado por Robinson *et al.* (2002) quienes reportaron que las concentraciones de IGF-I no presentaron cambios significativos en un periodo de 24 horas antes hasta 24 horas después del inicio del pico de LH, pero si fueron significativamente más altos en vacas alimentadas con una dieta suplementada con aceite de soya en comparación con las vacas control ($P<0.02$) y vacas suplementadas con aceite de linaza ($P<0.0003$). Contrastando con los resultados de las investigaciones anteriores, Grum *et al.* (1996), reportaron que en vacas lactantes alimentadas con ácidos grasos saturados comprimidos, los niveles de IGF-I disminuyeron. Por otra parte, Gagliostro *et al.* (1991), no observaron cambios en la concentración de IGF-I en vacas Holstein infundidas posruminalmente con aceite de canola (fuente de OA).

Becú-Villalobos *et al.* (2007), reportaron que los niveles plasmáticos de leptina en vacas lactantes, no se afectaron por la adición, o el reemplazo de energía, por grasa con un contenido de ácido LA de 3.3%. Resultados similares han sido reportados en vaquillas jóvenes y vacas lactantes que recibieron una dieta alta en grasa mediante la inclusión de semilla de girasol (García *et al.*, 2003), sales cálcicas de aceite de palma o LA conjugado (Block *et al.*, 2003), aceite de maíz o ácidos LA y LNA protegidos (Gillis *et al.*, 2004) o aceite de linaza (Loor *et al.*, 2005). En forma similar Gillis *et al.* (2004) reportaron que en vacas para carne los niveles circulantes de leptina no difirieron cuando éstas fueron alimentadas con una dieta control o con una dieta con 4% de aceite de maíz o una dieta con 2% de sales de calcio de ácido LA conjugado por 32 ó 60 días. Sin embargo, las concentraciones de leptina en el tejido adiposo fueron más elevadas para las vacas alimentadas con 4% de aceite de maíz en comparación con la dieta control o la que incluyó 2% de sales de calcio de LA conjugado (0.28, 0.18, and 0.17 $\mu\text{g } \mu\text{g}^{-1}$ de proteína, respectivamente). Baumgard *et al.* (2002), tampoco observaron efecto de la infusión abomasal de LA conjugado cis-9, trans-11 o LA conjugado trans-10, cis-12, en las concentraciones plasmáticas de leptina.

Espinoza *et al.* (2000), al alimentar ovejas Pelibuey con dietas conteniendo 1.5% de sales cálcicas de ácidos grasos, 1.2% de sebo o una dieta control, encontraron que las ovejas suplementadas con grasa presentaron concentraciones de insulina de 1.9 ± 0.11 , 2.5 ± 0.11 y 1.7 ± 0.11 ng mL⁻¹, siendo mayores en los animales alimentados con sebo que los alimentados con sales cálcicas de ácidos grasos ($P < 0.001$). Por otra parte, los niveles de GH, fueron menores ($P < 0.06$) en ovejas alimentadas con grasa que en las que consumieron la dieta control. Así mismo, al día 9 del ciclo estral, los niveles de progesterona, colesterol total y triglicéridos, fueron similares entre tratamientos ($P > 0.05$).

La infusión intravenosa en vacas lactantes de una emulsión acuosa de aceite con alto contenido de LNA, no cambió las concentraciones de leptina en la lactancia temprana, pero se observó un incremento de esta hormona en la última etapa de la lactancia (Chelikani *et al.*, 2003). De acuerdo a lo anterior, se puede proponer una regulación diferente de la hormona dependiendo del estado fisiológico del animal.

2.5.3.6 Dinámica ovárica

Las vacas en un balance energético negativo o en pobre condición corporal, pueden experimentar una reducción en la actividad ovárica (Staples *et al.*, 1990), generada por una baja secreción pulsátil de LH (Beam y Butler, 1999), lo que puede mitigarse rápidamente mediante la suplementación con grasas.

Lucy *et al.* (1993), alimentaron vacas con una dieta con 2.2% de sales cálcicas de aceite de palma en base seca o una dieta isoenergética, observando que aunque los animales estaban en un balance energético similar, las vacas suplementadas tuvieron un folículo dominante más grande en la segunda onda folicular (18.7 mm) que en vacas que consumieron la dieta control (16.1 mm). Así mismo, Beam y Butler (1997), suplementaron vacas Holstein con la inclusión de 0%, 2.2% y 4.4% de una mezcla de sebo y grasa amarilla en la

dieta del día 0 al día 84 de la lactancia. En el día 14 posparto, el número de folículos mayores de 15 mm de diámetro se incrementó en 0.7 unidades en vacas suplementadas con 2.2% y 4.4% de grasa en la dieta, en comparación con el control (0.3 unidades) y no estuvo correlacionado con el balance energético. El diámetro del folículo más grande del día 8 al día 14 posparto fue mayor en vacas suplementadas con 2.2% de grasa en la dieta (13.5 mm) en comparación con el observado en animales control (11.0 mm).

Robinson *et al.* (2002), encontraron un efecto significativo de la suplementación de aceite de linaza o aceite de soya en la dieta, en comparación con el control, en el número de folículos de tamaño medio (5 -10 mm de diámetro) presentes en la primera y segunda onda folicular del ciclo estral (día 5 y 15, respectivamente; $P<0.05$). El número de folículos encontrados en animales suplementados con LA fue de 2.3 ± 0.3 y 3.5 ± 0.3 ; para los animales suplementados con LNA fue de 1.4 ± 0.3 y 3.4 ± 0.2 folículos y para la dieta control de 1.6 ± 0.2 y 1.8 ± 0.3 , respectivamente. Así mismo, el tamaño del primer folículo dominante fue significativamente mayor en vacas suplementadas con LA (16.9 ± 0.7 mm, $P<0.05$) en comparación con vacas suplementadas con LNA (15.6 ± 0.7 mm) y vacas alimentadas con la dieta control (13.3 ± 1.7 mm). También se observó una tendencia similar sin significancia, en el diámetro de los folículos preovulatorios en vacas suplementadas con LNA (18.3 ± 0.2 mm) y LA (17.9 ± 0.4 mm), en comparación con los animales alimentados con la dieta control (17.0 ± 0.3 mm). En forma similar, Hightshoe *et al.* (1991) reportaron que la suplementación de vacas con sales cálcicas de aceite de palma (0.5% de su peso corporal), incrementó el crecimiento de folículos de clase dos (6 a 9 mm), clase tres (10 a 15 mm) y clase cuatro (>15 mm) en comparación con animales que consumieron una dieta que incluyó sebo en su composición.

La inclusión de 2.2% de sales cálcicas de aceite de palma del día 0 al día 60 posparto, en una dieta para vacas Holstein con 14.5% de semilla de algodón, promovió que en los primeros 25 días las vacas suplementadas tuvieran un

menor número de folículos de 3-5 mm de diámetro y un mayor número de folículos de 6-9 mm de diámetro. Después del día 25 posparto, se sincronizó el estro, observándose que el número de folículos de 3 a 5 mm y >25 mm se incrementó en vacas alimentadas con sales cálcicas de ácidos grasos, generando al mismo tiempo un tamaño más grande del folículo dominante y del segundo más grande ($P<0.07$) en comparación con el tamaño de estas estructuras en los animales alimentados con una dieta control (Lucy *et al.*, 1991a). Así mismo, en vacas Holstein, la alimentación con una dieta control, una dieta suplementada con sales cálcicas de aceite de palma pero con un nivel energético equivalente al control, o una dieta suplementada sales cálcicas de aceite de palma y un nivel energético mayor, resultó en un mayor tamaño de los folículos preovulatorios en vacas alimentadas con un nivel energético bajo y con suplementación de sales cálcicas de ácidos grasos de cadena larga en comparación con la dieta control o la dieta alta en energía (Lucy *et al.*, 1991b). Otros estudios también han relacionado las diferencias en los efectos reproductivos de varias fuentes de grasas, al perfil de ácidos grasos de las mismas (Staples *et al.*, 1997; Petit *et al.*, 2002), lo que ha incrementado el interés en los ácidos grasos y en su suplementación.

Petit *et al.* (2004), no reportaron diferencias en el diámetro de los folículos más grandes y segundo más grande, en vacas lecheras suplementadas con sales cálcicas de aceite de palma, semilla de linaza o girasol y una dieta control con una dieta control (12.4 y 6.9, 11.3 y 7.1, 13.3 y 8.3, 11.8 y 7.5 mm, respectivamente). Sin embargo, si observaron diferencias significativas ($P=0.07$) en el número de folículos de clase media (5.0 a 9.9 mm), siendo, en el orden anterior, de 1.6, 1.5, 1.1 y 1.0. Por otra parte, el tamaño del cuerpo lúteo, no presentó diferencias significativas entre tratamientos. En forma análoga, Wehrman *et al.* (1991) observaron que el consumo por vacas lecheras de una dieta formulada con semilla de algodón, incrementó el número ($P<0.06$) de folículos de tamaño medio (3.1 a 9.9 mm) y 11.1 veces la concentración de

androstenediona en el fluido folicular, en comparación con lo observado en animales que no recibieron este tratamiento.

Cansino (2004) al suplementar aceite de maíz en la dieta de ovejas de pelo, observó que no hubo efecto significativo ($P>0.05$) sobre el tamaño de folículos (3.0 ± 1.23 mm), en comparación con la dieta testigo (2.9 ± 1.20 mm), ni sobre el número de folículos pequeños (2 a 2.9 mm), medianos (3 a 4.9 mm) o grandes (≥ 5 mm), cuya población folicular en el orden anterior fue de 5.81 ± 1.04 , 3.25 ± 0.52 y 1.06 ± 0.25 , para los animales suplementados y de 5.68 ± 1.04 , 2.56 ± 0.52 y 1.06 ± 0.25 para los animales testigo. Sin embargo, la calidad de los ovocitos colectados por aspiración folicular si fue diferente ($P<0.05$), observándose un mayor porcentaje de ovocitos de calidad excelente ($25.0\pm6.8\%$) en comparación con el grupo testigo ($11.5\pm7.4\%$). En forma similar Herrera *et al.* (2001a) reportaron que al suplementar ovejas Pelibuey con aceite de maíz o aceite de pollo, la población folicular de las tres clases de folículos no fue diferente ($P>0.05$). Sin embargo, Herrera *et al.* (2001b) encontraron diferencias ($P<0.05$) entre el número de folículos grandes de ovejas suplementadas con ácidos grasos poliinsaturados y ovejas alimentadas con una dieta control (1.1 ± 0.5 y 0.5 ± 0.11), no así en la población folicular de tamaño mediano y pequeño.

Staples *et al.* (2000), reportaron que al alimentar vacas lecheras con una dieta control y dietas suplementadas con ácidos grasos de sobrepaso (OA, LA o una mezcla de EPA/DHA), el número de días entre ovulaciones para cada tratamiento fue de 23.6, 26.7, 27.6 y 26.8, y para la regresión del cuerpo lúteo a la ovulación fue de 3.7, 5.3, 5.6 y 5.3, respectivamente. Así mismo, el tamaño del folículo dominante fue mayor en las vacas suplementadas con ácidos grasos poliinsaturados (17.1 mm para LA y 17.1 mm para EPA/DHA), en comparación con aquellas que consumieron la dieta control y la que incluyó OA (14.3 y 14.4 mm, respectivamente). Por otra parte, los autores encontraron que la expresión del ácido ribonucleico mensajero (mRNA) para la síntesis de

prostaglandinas y progesterona fue mayor en los animales suplementados con LA.

2.5.4 Efecto del ácido linoléico en la calidad de ovocitos y embriones

Los ácidos grasos contribuyen en forma crucial en la integridad estructural, funcionalidad y metabólica de los embriones antes de la implantación (Pereira *et al.*, 2005). En este sentido, la suplementación con ácidos grasos tiene relevancia, ya que el contenido de estos compuestos en las membranas celulares puede afectar las propiedades e interferir en su maduración y capacidad de desarrollo (Marques *et al.*, 2007).

La suplementación con ácidos grasos poliinsaturados ha mostrado resultados diversos al evaluar su efecto en la calidad de ovocitos y embriones. De esta manera, Zeron *et al.* (2002) al suplementar sales cálcicas de aceite de pescado en ovejas, encontraron que el número de ovocitos de alta calidad fue mayor que en las ovejas que no recibieron el suplemento (74.3 and 57.0%, $P < 0.05$). Así mismo, la suplementación con grasa protegida en ovejas Dorset sometidas a un protocolo de superovulación, mostró que el número (9.5 ± 0.85) de embriones recuperados fue diferente significativamente ($P < 0.05$) respecto a los obtenidos en animales control (14.75 ± 2.36), respectivamente. Así mismo, el número de embriones de buena calidad fue de 7.17 ± 1.10 y 11.5 ± 2.36 , respectivamente ($P > 0.05$; Molina *et al.*, 2007). En forma similar, la inclusión en la dieta de vacas lecheras de una mezcla de LA y ácido monoenoico del día 25 preparto y hasta el día 55 posparto, mostró una tendencia a incrementar ($P = 0.11$) la tasa de fertilización (87%), más espermatozoides accesorios por estructura colectada (34) y una tendencia mayor ($P = 0.06$) en la proporción de embriones clasificados como de alta calidad (73%) en comparación con los animales suplementados con sales cálcicas de aceite de palma, con valores de 73%, 21% y 51% respectivamente (Cerri *et al.*, 2004). Por otra parte, Thangavelu *et al.* (2006) observaron que los embriones de vacas alimentadas con dietas altas en ácidos grasos insaturados presentaron un mayor número de células que los

obtenidos de vacas alimentadas con ácido PA ($P<0.05$; 97.2, 93.4 y 77.1, para el ácido LA, LNA y PA, respectivamente).

Cansino (2004), al suplementar aceite de maíz a ovejas Pelibuey, reportó que el porcentaje de embriones calificados como de buena calidad no fue diferente ($P>0.05$) del encontrado en animales sin suplementación (70.56 ± 8.0 y $64.76\pm 8.4\%$, respectivamente), lo mismo que los embriones de mala calidad ($P>0.05$) cuyos valores fueron 15.33 ± 7.3 y $32.81\pm 7.7\%$, respectivamente. En cambio, los porcentajes de embriones de calidad regular si presentaron diferencias ($P<0.05$; 14.11 ± 3.7 y $2.43\pm 3.9\%$, respectivamente) entre las ovejas suplementadas y las ovejas control. De manera similar, Ryan *et al.* (1992) al suplementar novillas para carne con una dieta alta en grasa que incluyó en su composición semilla de algodón, no encontró diferencias en el número de ovocitos recuperados, embriones transferibles, embriones congelables u ovocitos no fertilizados.

Bilby *et al.* (2006), reportaron que la alimentación de vacas lecheras durante el verano, con 78.8 y 13.7, 61.0 y 13.0, 26.1 y 28.5, ó 16.0 y 19.6 % de OA y LA respectivamente (como porcentaje del total de ácidos grasos de la dieta), no tuvo efecto ($P>0.05$) sobre el número de ovocitos que llegaron a la etapa de mórula o blastocitos. El mismo comportamiento se observó en el número de blastómeros en la mórula y blastocisto ($P>0.05$). Por otra parte, la suplementación de diferentes dosis de ARA y EPA en la producción de ovocitos *in Vitro* no influyó en la calidad de los mismos. Sin embargo, la calidad de los embriones, cuando se fertilizaron dichos ovocitos, fue mejor ($P=0.02$) cuando se empleó una dosis de 20 μM de ARA (Marques *et al.*, 2007).

2.5.5 Efecto del ácido linoléico en los parámetros reproductivos

Los resultados de investigaciones en el desempeño reproductivo de animales suplementados con grasa, muestran efectos inconsistentes atribuibles al estado fisiológico de los animales empleados y fuentes utilizadas. De este modo,

Staples *et al.* (1998), en una revisión de 20 trabajos de investigación en los que se suplementó con fuentes grasas, se encontró que en el 55% de ellos hubo una mejora en la tasa de preñez ($P < 0.10$); el promedio en el incremento en la tasa de gestación fue de 17%.

La inclusión de fuentes de ácido LA en las dietas de ganado lechero han tenido un efecto positivo en la fertilidad. Diversos autores han reportado que la suplementación de sales cálcicas de aceite de palma presentó un incremento en las tasas de concepción y gestación (Ferguson *et al.*, 1990; Garcia-Bojalil *et al.*, 1998; Scott *et al.*, 1995; Sklan *et al.*, 1991). Son *et al.* (1996), observaron una tendencia a incrementar la tasa de concepción a los 98 días de lactancia en vacas lecheras que consumieron una dieta con 3% de sebo (que 4.3% de ácido LA) en base seca, en comparación con animales que consumieron una dieta control. Por otra parte, Howlett *et al.* (2003), al alimentar vaquillas para carne con dietas que incluyeron maíz y pasta de soya, soya entera, semilla de algodón entera o cascarilla de soya peletizada, ingredientes con alto contenido de LA, no observaron efectos significativos de ninguno de los tratamientos en la tasa de concepción ($P > 0.05$; 37, 38, 57 y 42%).

La tasa de concepción, en vacas lecheras alimentadas con la mezcla de sales de LA y ácidos graso monoenoico trans fue de 38.9% mientras que en animales que consumieron con sales cálcicas de aceite de palma fue de 25.9% (Santos *et al.*, 2004). Estos resultados coinciden con lo observado por Juchem *et al.* (2004), quienes al suplementar ganado lechero con sales cálcicas de una mezcla de LA y ácido monoenoico, observaron una mayor tasa de concepción al primer servicio ($P < 0.09$), en comparación con la suplementación de sales cálcicas de aceite de palma (33.5 vs 25.6%;).

Robinson *et al.* (2002), encontraron que la tasa de gestación fue de 33.3% en vacas alimentadas con una dieta control, 57.14% en vacas suplementadas con aceite de linaza y 40% para las vacas suplementadas con aceite de soya. Así

mismo, Ambrose *et al.*, (2006), encontraron que la tasa de concepción en vacas que consumieron una dieta suplementada con semilla de linaza fue mayor ($P<0.05$), que en vacas consumiendo una dieta suplementada con semilla de girasol (72.6 y 47.5%, respectivamente), aún cuando el contenido de LA en la última dieta fue 54.6% mayor que en la primera. En este sentido, Petit *et al.* (2001), postularon que el alto contenido de ácido LA y LNA de la semilla de linaza (14 y 57%, respectivamente) pudo haber sido responsable de la mejora en la tasa de concepción (87.5%) en vacas suplementadas con linaza entera tratada con formaldehído, en comparación con la observada en vacas suplementadas con sales cálcicas de aceite de palma (50%), de la semana 9 a la 19 después del parto.

Scott *et al.* (1995), observaron que al suplementar con sales cálcicas de aceite de palma, una alta proporción de vacas mostraron un estro más intenso (71.4%), mayor actividad ovárica (75.4%), y requirieron menos $\text{PGF}_{2\alpha}$ exógena para inducir el estro (43.7%) al compararse con vacas no suplementadas (65.6, 69.5 y 55.7%, respectivamente). Castañeda-Gutierrez *et al.* (2005), reportaron que al suplementar vacas lecheras con LA el intervalo a la primera ovulación se redujo, coincidiendo con Bernal-Santos *et al.* (2003).

Cansino (2004) mediante la suplementación de aceite de maíz en la dieta de ovejas Pelibuey, observó que la fertilidad se incrementó en 10.2 y 6.9% respecto a animales alimentados con una dieta suplementada con melaza o los que consumieron una dieta control, sin encontrar diferencias significativas ($P>0.05$). Por el contrario, la comparación de la prolificidad entre las ovejas que consumieron la dieta suplementada con aceite de maíz (1.79 ± 0.08) con la observada en animales testigo (1.13 ± 0.10) fue diferente significativamente ($P<0.05$). Así mismo, la tasa de concepción en ovejas Dorset suplementadas con grasa protegida, fue de 35% y la de animales alimentados con una dieta control fue 31.5% ($P>0.05$; Molina *et al.*, 2007)

La influencia negativa de la suplementación lipídica también se ha reportado en la tasa de concepción al primer servicio en ganado lechero. Sin embargo, este efecto negativo se ha acompañado de un incremento en la producción de leche (Staples *et al.*, 1998). La suplementación de vacas primíparas con Ca-LCFA produjeron 4.5 kg día⁻¹ más de grasa corregida en leche, con una tasa de concepción al primer servicio más baja (33.3%) respecto a la dieta control (73.7%; Sklan *et al.*, 1994). Así mismo, la suplementación con Ca-LCFA, incrementó la producción en 2.3 kg día⁻¹ de grasa corregida en leche pero originó una disminución en la tasa de preñez, pasando de 45% a 10%. Lo anterior sugiere que existe una relación antagónica entre la producción de leche y la fertilidad.

LITERATURA CITADA

- Abayasekara, D. R. E., and D. C. Wathes. 1999. Effects of altering dietary fatty acid composition on prostaglandin synthesis and fertility. *Prostaglandins Leukot. Essent. Fatty Acids*. 61: 275-287.
- Adams, G.P. 1999. Comparative patterns of follicle development and selection in ruminants. *J. Reprod. Fertil.* 54(Suppl.): 17-32.
- Adams, N. R., J. R. Briegel, M. R. Sanders, M. A. Blackberry, and G. B. Martin. 1997. Level of nutrition modulates the dynamics of oestradiol feedback on plasma FSH in ovariectomized ewes. *Anim. Reprod. Sci.* 47: 59-70.
- Adams, N. R., S. Atkinson, G. B. Martin, J. R. Briegel, R. Boukhliq, and M. R. Sanders. 1993. Frequent blood sampling changes the plasma concentration of LH and FSH and the ovulation rate in merino ewes. *J. Reprod. Fertil.* 99: 689-694.
- Adashi, E. Y., C. E. Resnick, A. J. D' Ercole, M. E. Svoboda, and J. J. Van Wyk, 1985. Insulin-like growth factors as intraovarian regulators of granulosa cell growth and function. *Endocr. Rev.* 6: 400-420.
- Aitken, R. J., and H. W. Baker. 1995. Seminal leukocytes: passengers, terrorists or good samaritans?. *Hum. Reprod.* 10: 1736-1739.
- Almeida, A. P., A. L. Souza, E. S. Menezes B., I. J. Arruda, e D. Rondina. 2007. Recentes avanços na relação entre nutrição e reprodução em ruminantes. *In: I Simpósio de Nutrição e Alimentação Animal*. Fortaleza, Ceará, Brasil. pp: 1-24.
- Ambrose, D. J., J. P. Kastelic, R. Corbett, P. A. Pitney, H. V. Petit, J. A. Small, and P. Zalkovic. 2006. Lower pregnancy losses in lactating dairy cows fed a diet enriched in α -linolenic acid. *J. Dairy Sci.* 89: 3066-3074.
- Arendt, J. 1998. Melatonin and the pineal gland: Influence on mammalian seasonal and circadian physiology. *Rev. Reprod.* 3: 13-22.
- Arroyo L. J., Gallegos-Sánchez J., A. Villa G. y J. Valencia M. 2006. Sistemas neurales de retroalimentación durante el ciclo reproductivo anual de la oveja: Una revisión. *Interciencia* 31: 8-15.
- Bado, A., S. Levasseur, S. Attoub, S. Kermorgant, J. P. Laigneau, M. N. Bortoluzzi, L. Moizo, T. Lehy, M. Guerre-Millo, Y. Le Marchand-Brustel, and M. J. Lewin. 1998. The stomach is a source of leptin. *Nature* 394: 790-793.
- Baguma-Nibasheka, M. J., T. Brenna, and P. W. Nathanielsz. 1999. Delay of preterm delivery in sheep by n-3 long chain polyunsaturates *Biol. Reprod.* 60: 698-701.
- Baird, D. T. 1978. Pulsatile secretion of LH and ovarian estradiol during the follicular phase of the sheep estrous cycle. *Biol. Reprod.* 18: 359-364.
- Baird, D. T. 1983. Factors regulating the growth of the preovulatory follicle in the sheep and human. *J. Reprod. Fertil.* 69: 343-352.
- Baird, D. T., B. K. Campbell, G. E. Mann, and A. S. McNeilly. 1991. Inhibin and oestradiol in the control of FSH secretion in the sheep. *J. Reprod. Fertil.* (Suppl). 43: 125-138.

- Baird, D. T., I. A. Swanston, and A. S. McNeilly. 1981. Secretion of androgens and estrogens by the preovulatory follicle in the ewe. *Biol. Reprod.* 24: 1013-1025.
- Barcikowski, B., J., C. Carlson, L. Wilson, and J. A. McCracken. 1974. The effect of endogenous and exogenous estradiol-17 β on the release of prostaglandin F_{2 α} from the ovine uterus. *Endocrinology* 95: 1340-1349.
- Baril, G., P. Brebion y P. Chesné. 1995. Manual de Formación Práctica para el Trasplante de Embriones en Ovejas y Cabras. Estudio FAO. Prod. San. Anim. 175 p.
- Bartlewski, P. M., A. P. Beard, and N. C. Rawlings. 1999b. An ultrasonographic study of luteal function in breeds of sheep with different ovulation rates. *Teriogenology* 52: 115-130.
- Bartlewski, P. M., A. P. Beard, S. J. Cook, R. K. Chandolia, A. Honaramooz, and N. C. Rawlings. 1999a. Ovarian antral follicular dynamics and their relationships with endocrine variables throughout the oestrous cycle in breeds of sheep differing in prolificacy. *J. Reprod. Fertil.* 115: 111-124.
- Bateman, H. G., J. N. Spain, and M. R. Ellersieck. 1996. Influence of by-product feeds and tallow on lactation performance of Holstein cows during two seasons. *J. Dairy Sci.* 79: 114-120.
- Bauman, D. E., J. W. Perfield II, M. J. De Veth, and A. L. Lock. 2003. New perspectives on lipid digestion and metabolism in ruminants. *In: Proceedings of Cornell Nutrition Conference.* pp: 175-189.
- Bauman, D. E., L. H. Baumgard, B. A. Corl, and J. M. Griinari. 1999. Biosynthesis of conjugated linoleic acid in ruminants. *Proceedings of the American Society of Animal Science.* 13 p. Available at: <http://www.asas.org/jas/symposia/proceedings/0937.pdf>
- Baumgard, L. H., B. A. Corl, D. A. Dwyer, and D. E. Bauman. 2002. Effects of conjugated linoleic acids (CLA) on tissue response to homeostatic signals and plasma variables associated with lipid metabolism in lactating dairy cows. *J. Anim. Sci.* 80: 1285-1293.
- Beam, S. W., and W. R. Butler. 1999. Effects of energy balance on follicular development and first ovulation in postpartum dairy cows. *J. Reprod. Fertil.* 54: 411-424.
- Beam, S., and W. Butler. 1997. Energy balance and ovarian follicle development prior to the first ovulation postpartum in dairy cows receiving three levels of dietary fat. *Biol. Reprod.* 56: 133-142.
- Beam, T. M., T. C. Jenkins, P. J. Moate, R. A. Kohn, and D. L. Palmquist. 2000. Effects of amount and source of fat on the rates of lipolysis and biohydrogenation of fatty acids in ruminal contents. *J. Dairy Sci.* 83: 2564-2573.
- Becú-Villalobos, D., I. García-Tornadú, G. Shroeder, E. E. Salado, G. Gagliostro, C. Delavaud, Y. Chilliard, and I. M. Lacau-Mengido. 2007. Effect of fat supplementation on leptin, insulin-like growth factor I, growth hormone, and insulin in cattle. *Can. J. Vet. Res.* 71: 218-225.
- Bernal-Santos, G., J. W. Perfield II, D. M. Barbano, D. E. Bauman, and T. R. Overton. 2003. Production responses of dairy cows to dietary

- supplementation with conjugated linoleic acid (CLA) during the transition period and early lactation. *J. Dairy Sci.* 86: 3218-3228.
- Bezard, J., J. P. Blond, A. Bernard, and P. Clouet. 1994. The metabolism and availability of essential fatty acids in animal and human tissues. *Reprod. Nutr. Dev.* 34: 539-568.
- Bilby, T. R., J. Block, B. C. do Amaral, O. Sa Filho, F. T. Silvestre, P. J. Hansen, C. R. Staples, and W. W. Thatcher. Effects of dietary unsaturated fatty acids on oocyte quality and follicular development in lactating dairy cows in summer. *J. Dairy Sci.* 89: 3891-3903.
- Bister, J. L., and R. Paquay. 1983. Fluctuations in the plasma levels of the follicle stimulating hormone during estrous cycle, anestrus, gestation and lactation in the ewe: evidence for an endogenous rhythm of FSH release. *Teriogenology* 19: 565-582.
- Bittman, E. L., A. H. Kaynard, D. H. Olster, J. E. Robinson, S. M. Yellon, and F. J. Karsch. 1985. Pineal melatonin mediates photoperiodic control of pulsatile luteinizing hormone secretion in the ewe. *Neuroendocrinology*. 40: 409-418.
- Blache, D., D. W. Miller, J. T. B. Milton, and G. B. Martin. 1996. The secretion of gonadotrophins, insulin and insulin-like growth factor I by Merino rams supplemented with different legume seeds. *Austr. J. Agric. Res.* 47: 843-852.
- Blache, D., L. M. Chagas, M. A. Blacberry, P. E. Vercoe, and G. B. Martin. 2000. Metabolic factors affecting the reproductive axis in male sheep. *J. Reprod. Fertil.* 120: 1-11.
- Block, S. S., J. M. Smith, R. A. Ehrhardt, M. C. Diaz, R. P. Rhoads, M. E. Van Amburgh, and Y. R. Boisclair. 2003. Nutritional and developmental regulation of plasma leptin in dairy cattle. *J. Dairy Sci.* 86: 3206-3214.
- Bocquier, F., G. Kann, and J. Thimonier. 1993. Effects of body composition variations on the duration of the postpartum anovulatory period in milked ewes submitted to two different photoperiods. *Reprod. Nutr. Dev.* 33: 395-403.
- Brand, A., and W. H. De Jong. 1973. Qualitative and quantitative micromorphological investigations of the tertiary follicle population during the oestrous cycle in sheep. *J. Reprod. Fertil.* 33: 431-439.
- Britt, J. H., D. W. Shaw, S. P. Washburn, and V. S. Hedgpeth. 1996. Endogenous progesterone during the luteal phase before insemination influences embryo recovery in lactating dairy cows. *J. Anim. Sci.* 74(Suppl. 1): 225(Abst.).
- Broudiscou, L., S. Pochet, and C. Poncet. 1994. Effect of linseed oil supplementation on feed degradation and microbial synthesis in the rumen of ciliate-free and refaunated sheep. *Anim. Feed Sci. Technol.* 49: 189-202.
- Burke, J. M., C. R. Staples, C. A. Risco, R. L. De la Sota, and W. W. Thatcher 1997. Effect of ruminant grade menhaden fish meal on reproductive and productive performance of lactating dairy cows. *J. Dairy Sci.* 80: 3386-3398.

- Burke, J. M., D. J. Carroll, K. E. Rowe, W. W. Thatcher, and F. Stormshak. 1996. Intravascular infusion of lipid into ewes stimulates production of progesterone and prostaglandin. *Biol. Reprod.* 55: 169-175.
- Burns, P. D., T. R. Bonnette, T. E. Engle, and J. C. Whittier. 2002. Case Study: Effects of fishmeal supplementation on fertility and plasma (omega-3) fatty acid profiles in primiparous, lactating beef cows. *Prof. Anim. Sci.* 18: 373-379.
- Burr, G. O., and M. M. Burr. 1929. A new deficiency disease produced by the rigid exclusion of fat from the diet. *J. Biol. Chemistry* 82: 345-367.
- Burr, G. O., and M. M. Burr. 1930. On the nature and role of the fatty acids essential in nutrition. *J. Biol. Chemistry* 86: 587-620.
- Byers, F. M. y G. T. Schelling. 1993. Los lípidos en la nutrición de los rumiantes. *In: El rumiante: Fisiología Digestiva y Nutrición.* Church, D. C. (Ed.). Editorial Acribia. Zaragoza, España. 652 p.
- Cahill, L. P., and P. Mauleon. 1981. A study of the population of primordial and small follicles in the sheep. *J. Reprod. Fertil.* 61: 201-206.
- Caldari-Torres, C., C. Rodriguez-Sallaberry, E. S. Greene, and L. Badinga. 2006. Differential effects of n-3 and n-6 fatty acids on prostaglandin F_{2α} production by bovine endometrial cells. *J. Dairy Sci.* 89: 971-977.
- Campbell, B. K., G. E. Mann, A. S. McNeilly, and D. T. Baird. 1990. The pattern of ovarian inhibin, estradiol, and androstenedione secretion during the estrous cycle of the ewe. *Endocrinology.* 127: 227-235.
- Cansino A., G. R. 2004. Efecto de la suplementación grasa sobre la calidad de oocitos y embriones de ovejas de pelo. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Yucatán. Yucatán, México. 163 p.
- Carroll, D. J., M. J. Jerred, R. R. Grummer, D. K. Combs, R. A. Rierson, and E. R. Hauser. 1990. Effects of fat supplementation and immature alfalfa to concentrate ratio on plasma progesterone, energy balance, and reproductive traits of dairy cattle. *J. Dairy Sci.* 73: 2855-2863.
- Carroll, D. J., R. R. Grummer, and F. C. Mao. 1992. Progesterone production by cultured luteal cells in the presence of bovine low and high density lipoproteins purified by heparin affinity chromatography. *J. Anim. Sci.* 70: 2516-2526.
- Casals, R., G. Caja, M. T. Paramio, C. Torre, and A. Ferret. 1991. Primeros resultados del empleo de lípidos protegidos en el "flushing" de ovejas. *In: IV Jornadas sobre Producción Animal.* TEA. 11: 133-135.
- Castañeda-Gutierrez, E., T. R. Overton, W. R. Butler, and D. E. Bauman. 2005. Dietary supplements of two doses of calcium salts of conjugated linoleic acid during the transition period and early lactation. *J. Dairy Sci.* 88: 1078-1089.
- Castillo G. L. B., Â. J. Burla D., e M. Pessanha de S. 2006. Aspectos Gerais da Reprodução de Caprinos e Ovinos. Primeira edição. Campos dos Goytacazes, Rio do Janeiro, Brasil. 54 p. Disponível em: www.capritec.com.br/pdf/reproducaodeovinosocaprinos.pdf
- Cerri, R. L. A., R. G. S. Bruno, R. C. Chebel, K. N. Galvao, H. Rutgliano, S. O. Juchem, W. W. Thatcher, D. Luchini, and J. E. P. Santos. 2004. Effect of

- fat sources differing in fatty acid profile on fertilization rate and embryo quality in lactating dairy cows. *J. Dairy Sci.* 87(Suppl. 1): 297(Abst.).
- Chartrand, R., J. J. Matte, M. Lessard, P. Y. Chouinard, A. Giguere, and J. P. Laforest. 2003. Effect of dietary fat sources on systemic and intrauterine synthesis of prostaglandins during early pregnancy in gilts. *J. Anim. Sci.* 81: 726-734.
- Chelikani, P. K., D. H. Keisler, and J. J. Kennelly. 2003. Response of plasma leptin concentration to jugular infusion of glucose or lipid is dependent on the stage of lactation of Holstein cows. *J. Nutr.* 133: 4163-4171.
- Chemineau, P. 1993. Environment and animal reproduction. *In: Influence of Climate on Livestock Breeding.* D. Chupin (Ed). World Anim. Rev. 77. Available at: <http://www.fao.org/docrep/v1650t/v1650T04>.
- Chemineau, P., H. Morillo, J. A. Delgadillo, and B. Malpaux. 2003. Estacionalidad reproductiva en pequeños rumiantes: mecanismos fisiológicos y técnicas para la inducción de una actividad sexual a contra-estación. *In: Proceedings del 3^{er} Congreso de la Asociación Latinoamericana de Especialistas en Pequeños Rumiantes y Camélidos Sudamericanos (ALEPRYCS).* Viña del Mar, Chile. pp: 15-21.
- Chemineau, P., M. Blanc, A. Caraty, G. Bruneau, and P. Monget. 1999. Sous-nutrition, reproduction et système nerveux central chez les mammifères: rôle de la leptine. *INRA. Prod. Anim.* 12: 217-223.
- Cheng, Z., M. Elmes, S. E. Kirkup, E. C. Chin, D. R. E. Abayasekara, and D. C. Wathes. 2005. The effect of a diet supplemented with the n-6 polyunsaturated fatty acid linoleic acid on prostaglandin production in early- and late-pregnant ewes. *J. Endocrinol.* 184: 165-178.
- Chilliard, Y. 1993. Dietary fat and adipose tissue metabolism in ruminants, pigs, and rodents: A review. *J. Dairy Sci.* 76: 3897-3931.
- Chilliard, Y., and J. F. Ottou. 1995. Duodenal infusion of oil in midlactation cows. 7. Interaction with niacin on responses to glucose, insulin, and β -agonist challenges. *J. Dairy Sci.* 78: 2452-2463.
- Ching, K.C. 2000. Fatty Acids in Foods and their Health Implication. Marcel Dekker, Inc. New York, U. S. A. 1045 p.
- Choi, B. R., D. L. Palmquist, and M. S. Allen. 2000. Cholecystokinin mediates depression of feed intake in dairy cattle fed high fat diets. *Domest. Anim. Endocrinol.* 19: 159-175.
- Christensen, R. A., J. K. Drackley, D. W. LaCount, and J. H. Clark. 1994b. Infusion of four long-chain fatty acid mixtures into the abomasum of lactating dairy cows. *J. Dairy Sci.* 77: 1052-1069.
- Christensen, R. A., M. R. Cameron, J. H. Clark, J. K. Drackley, J. M. Lynch, and D. M. Barbano. 1994a. Effects of amount of protein and ruminally protected amino acids in the diet of dairy cows fed supplemental fat. *J. Dairy Sci.* 77: 1618-1629.
- Clarke, I. J., and J. T. Cummins. 1982. The temporal relationship between gonadotropin releasing hormone (GnRH) and luteinising hormone (LH) secretion in ovariectomised ewes. *Endocrinology* 111: 1737-1739.

- Clarke, I. J., and J. T. Cummins. 1984. Direct pituitary effects of estrogen and progesterone on gonadotropin secretion in the ovariectomized ewe. *Neuroendocrinology* 39: 267-274.
- Clarke, I. J., G. B. Thomas, B. Yao, and J. T. Cummins. 1987. GnRH secretion throughout the ovine estrous cycle. *Neuroendocrinology* 46: 82-88.
- Clarke, I. J., J. T. Cummins and D. M. Krester. 1983. Pituitary gland function after disconnection from direct hypothalamic influences in the sheep. *Neuroendocrinology*. 36: 376-384.
- Considine, R. V., M. K. Sinha, M. L. Heiman, A. Kriaciunas, T. W. Stephens, M. R. Nyce, J. P. Ohannesian, C. C. Marco, L. J. McKee, and T. L. Bauer. 1996. Serum immunoreactive leptin concentrations in normal-weight and obese humans. *N. Engl. J. Med.* 334: 292-295.
- Cullens, F. M. 2005. Effects of the timing of initiation of fat supplementation on productive and reproductive responses of periparturient dairy cows during summer. Master of Science Thesis, University of Florida. Florida, U .S. A. 146 p.
- Cumming, I. A., J. M. Buckmaster, M. A. de B. Blockey, J. R. Goding, C. G. Winfield, and R. W. Baxter. 1973. Constancy of interval between luteinizing hormone release and ovulation in the ewe. *Biol. Reprod.*, 9: 24-29.
- Cunningham, J. 2002. Textbook of Veterinary Physiology. Third edition. W. B. Saunders Co., Philadelphia, U. S. A. 575 p.
- Daza, A. 1997. Reproducción y Sistemas de Explotación en el Ganado Ovino. Editorial Mundi-Prensa. Madrid, España. 384 p.
- De Blas, C., G. G. Mateos y P. G. Rebollar. 2003. Tablas FEDNA de Composición y Valor Nutritivo de Alimentos para la Fabricación de Piensos Compuestos. Segunda edición. Fundación Española para el Desarrollo de la Nutrición Animal. Madrid, España. 423 p.
- Demeyer, D. I., and H. K. Hendericks. 1967. The effect of C18 unsaturated fatty acids on methane production *in Vitro* by mixed rumen bacteria. *Biochem. Biophys. Acta.* 137: 484-497.
- Demeyer, D., and M. Doreau. 1999. Targets and procedures for altering ruminant meat and milk lipids. *Proc. Nutr. Soc.* 58: 593-607.
- Doreau, M., and A. Ferlay. 1994. Digestion and utilization of fatty-acids by ruminants. *Anim. Feed Sci. Technol.* 45: 379-396.
- Doreau, M., and Y. Chilliard. 1997. Digestion and metabolism of dietary fat in farm animals. *Br. J. Nutr.* 78: S15-S35.
- Doreau, M., D. I. Demeyer, and C. J. Van Nevel. 1997. Transformation and effects of unsaturated fatty acids in the rumen: consequences on milk fat secretion. *In: Milk Composition, Production and Biotechnology.* Welch, R. A. S. D., J. W. Burns, S. R. Davis, A. I. Popay, and C. G. Prosser (Eds.). CAB International. Wallingford, Oxfordshire, U. K. 512 p.
- Downing, J. A., J. Joss, and R. J. Scaramuzzi. 1999. The effect of a direct arterial infusion of insulin and glucose on the ovarian secretion rates of androstenedione and oestradiol in ewes with an autotransplanted ovary. *J. Endocrinol.* 163: 531-541.

- Downing, J. A., J. Joss, P. Connell, and R. J. Scaramuzzi. 1995b. Ovulation rate and the concentrations of gonadotrophic and metabolic hormones in ewes fed lupin grain. *J. Reprod. Fertil.* 103: 137-145.
- Downing, J. A., J. Joss, P. Connell, and R. J. Scaramuzzi. 1995c. A mixture of the branched chain amino acids leucine, isoleucine and valine increases ovulation rate in ewes when infused during the luteal phase of the oestrous cycle: An effect that may be mediated by insulin. *J. Endocrinol.* 145: 315-323.
- Downing, J.A., and R. J. Scaramuzzi. 1991. Nutrient effects on ovulation rate, ovarian function and the secretion of gonadotrophic and metabolic hormones in sheep. *J. Reprod. Fertil.* 43(Suppl.): 209-227.
- Downing, J.A., and R. J. Scaramuzzi. 1997. The effect of the infusion of insulin during the luteal phase of the estrous cycle on the ovulation rate and on plasma concentrations of LH, FSH and glucose in ewes. *Theriogenology* 47: 747-759.
- Downing, J.A., J. Joss, and R. J. Scaramuzzi. 1995a. Ovulation rate and the concentrations of gonadotrophins and metabolic hormones in ewes infused with glucose during the late luteal phase of the oestrous cycle. *J. Endocrinol.* 146: 403-410.
- Driancourt, M. A., W. R. Gibson, and L. P. Cahill, 1985. Follicular dynamics throughout the oestrous cycle in sheep: A review. *Reprod. Nut. Dev.* 25: 1-15.
- Dyer, C. J., J. M. Simmons, R. L. Matteri, and D. H. Keisler. 1997. cDNA cloning and tissue-specific gene expression of ovine leptin, NPY-Y1 receptor, and NPY-Y2 receptor. *Dom. Anim. Endocrinol.* 14: 295-303.
- Echternkamp, S. E., and W. Hansel. 1973. Concurrent changes in bovine plasma hormone levels prior to and during the first postpartum estrous cycle. *J. Dairy Sci.* 37: 1362-1370.
- Edgar, D. G., and J. W. Ronaldson. 1958. Blood levels of progesterone in the ewe. *Endocrinology* 16: 378-384.
- Espinoza J. L. S. Soto-Simental, J. A. Ramirez, A. Palacios, and R. Ortega. 2000. Effects of fat intake on hormone secretion and lipid metabolites in cycling Pelibuey ewes. *J. Anim. Sci.* 78(Suppl. 2): 108(Abst.).
- Estienne, M. J., K. K. Schillo, S. M. Hileman, M. A. Green, and J. A. Boling. 1989. Free fatty acids suppress growth hormone, but not luteinizing hormone, secretion in sheep. *Endocrinology* 125: 85-91.
- Estienne, M. J., K. K. Schillo, S. M. Hileman, M. A. Green, S. H. Hayes, and J. A. Boling. 1990. Effects of free fatty acids on luteinizing hormone and growth hormone secretion in ovariectomized lambs. *Endocrinology* 126: 1934-1940.
- Evans, A. C. O. 2003. Ovarian follicle growth and consequences for fertility in sheep. *Anim. Reprod. Sci.* 78: 289-306.
- Evans, A. C. O., P. Duffy, N. Hynes, and M. P. Boland. 2000. Waves of follicle development during the estrous cycle in sheep. *Theriogenology* 53: 699-715.
- Farningham, D. A., and C. C. Whyte. 1993. The role of propionate and acetate in the control of food intake in sheep. *Brit. J. Nutr.* 70: 37-46.

- Ferguson, J. D., D. Sklan, W. V. Chalupa, and D. S. Kronfeld. 1990. Effects of hard fats on *in Vitro* and *in Vivo* rumen fermentation, milk production, and reproduction in dairy cows. *J. Dairy Sci.* 73: 2864-2879.
- Filley, S. J., H. A. Turner, and F. Stormshak. 1999. Prostaglandin F_{2α} concentrations, fatty acid profiles, and fertility in lipid-infused postpartum beef heifers. *Biol. Reprod.* 62: 1317-1323.
- Fischer, S. 1989. Dietary polyunsaturated fatty acids and eicosanoid formation in humans. *Adv. Lipid. Res.* 23: 169-198.
- Fletcher, Y. C. 1981. Effects of energy and protein intake on ovulation rate associated with the feeding of lupin grain to Merino ewes. *Australian J. Agric. Res.* 32: 79-87.
- Forcada, F., J. A. Abecia, and I. Sierra. 1992. Seasonal changes in oestrus activity and ovulation rate in Rasa Aragonesa ewes maintained at two different body condition levels. *Small. Rum. Res.* 8: 313-324.
- Fortune, J. E. 2003. The early stages of follicular development: activation of primordial follicles and growth of preantral follicles. *Anim. Reprod. Sci.* 78: 135-163.
- Foster, D. L., and D. H. Olster. 1985. Effect of restricted nutrition on puberty in the lambs: Patterns of tonic luteinizing hormone (LH) secretion and competency of the LH surge system. *Endocrinology* 116: 375-381.
- Foster, D. L., F. J. P. Ebling, L. A. Vannerson, D. C. Bucholtz, R. I. Wood, D. F. Micka, J. M. Sutie, and B. A. Veenliet. 1988. Modulation of gonadotrophin secretion during development by nutrition and growth. *In: Proceedings 11th International Congress in Animal Reproduction and Artificial Insemination* 5: 101-108.
- Frandon, R. D. 1967. *Anatomía y Fisiología de los Animales Domésticos*. Cuarta edición. Editorial Interamericana. México. 427 p.
- Funston, R. and S. Filley. 2002. Effects of fat supplementation on reproduction in beef cattle. *In: The Applied Reproductive Strategies in Beef Cattle Workshop*. Manhattan, Kansas, USA. 9 p. Available at: <http://oregonstate.edu/dept/animal-sciences/faculty/Funston&Filley.pdf>.
- Funston, R. N. 2004. Fat supplementation and reproduction in beef females. *J. Anim. Sci.* 82(Suppl. E.): E154-E161.
- Funston, R. N., A. J. Roberts, D. L. Hixon, D. M. Hallford, D. W. Sanson, and G. E. Moss. 1995. Effect of acute glucose antagonism on hypophyseal hormones and concentrations of insulin like growth factor (IGF)-I and IGF-binding proteins in serum, anterior pituitary and hypothalamus of ewes. *Biol. Reprod.* 52: 1179-1186.
- Furnus, C. C., De Matos, D. G., Martínez, A. G., and M. Matkovic. 1997. Effect of glucose on embryo quality and post-thaw viability of in-vitro-produced bovine embryos. *Theriogenology* 47: 481-490.
- Gagliostro, G., Y. Chilliard, and M. J. Davicco. 1991. Duodenal rapeseed oil infusion in early and midlactation cows. 3. Plasma hormones and mammary apparent uptake of metabolites. *J. Dairy Sci.* 74: 1893-1903.
- Gallegos-Sánchez, J., B. Malpoux, and J. C. Thiéry. 1998. Control of pulsatile LH secretion during seasonal anoestrus in the ewe. *Reprod. Nutr. Dev.* 38: 3-15.

- García, M. R., M. Amstalden, C. D. Morrison, D. H. Keisler, and D. H. Williams. 2003. Age at puberty, total fat and conjugated linoleic acid content of carcass, and circulating metabolic hormones in beef heifers fed a diet high in linoleic acid beginning at four months of age. *J. Anim. Sci.* 81: 261-268.
- Garcia-Bojalil, C. M., C. R. Staples, C. A. Risco, J. D. Savio, and W. W. Thatcher. 1998. Protein degradability and calcium salts of long-chain fatty acids in the diets of lactating dairy cows: productive responses. *J. Dairy Sci.* 81: 1374-1384.
- German, J. B., B. Lokesh, and J. E. Kinsella. 1988. The effect of dietary fish oils on eicosanoid biosynthesis in peritoneal macrophages is influenced by both dietary n-6 polyunsaturated fats and total dietary fat. *Prostaglandins Leukot. Essent. Fatty Acids.* 34: 37-45.
- Gerson, T., A. John, and A. S. D. King. 1985. The effect of dietary starch and fiber on the *in Vitro* rates of lipolysis and hydrogenation by sheep rumen digesta. *J. Agric. Sci. Camb.* 105: 27-30.
- Gillis, M. H., S. K. Duckett, J. R. Sackmann, C. E. Realini, D. H. Keisler, and T. D. Pringle. 2004. Effects of supplemental rumen-protected conjugated linoleic acid or linoleic acid on feedlot performance, carcass quality, and leptin concentrations in beef cattle. *J. Anim. Sci.* 82: 851-859.
- Ginther, O. J., K. Kot, and M. C. Wiltbank. 1995. Associations between emergence of follicular waves and fluctuations in FSH concentrations during the estrous cycle in ewes. *Teriogenology* 43: 689-703.
- Ginther, O. J., M. C. Wiltbank, P. M. Fricke, J. R. Gibbons, and K. Kot. 1996. Selection of the dominant follicle in cattle. *Biol. Reprod.* 55: 1187-1194.
- Goldman, B. D. 2001. Mammalian photoperiodic system: formal properties and neuroendocrine mechanisms of photoperiodic time measurement. *J. Biol. Rhythms.* 16: 283-301.
- González, F. H. D. 2002. Introdução a Endocrinologia Reprodutiva Veterinária. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, Brasil. 87 p. Disponível em: www.ufrgs.br/favet/bioquimica/posgrad/.
- Goodman, R. L. 1994. Neuroendocrine control of the ovine estrous cycle. *In: Physiology of Reproduction.* Knobil, E., and J. D. Neill (Eds.). Second Edition. Raven Press Ltd., New York, U. S. A. 3302 p.
- Goodman, R. L., and F. J. Karsch. 1980. Pulsatile secretion of luteinising hormone: differential suppression by ovarian steroids. *Endocrinology* 107: 1286-1290.
- Groff, J. L., S. S. Gropper, and S. M. Hunt. 1994. Advanced Nutrition and Human Metabolism. Thomson Learning Edit., New York, U. S. A. 574 p.
- Grum, D. E., J. K. Drackley, L. R. Hansen, and J. D. Cremin Jr. 1996. Production, digestion, and hepatic lipid metabolism of dairy cows fed increased energy from fat or concentrate. *J. Dairy Sci.* 79: 1836-1849.
- Grummer, R. R., and D. J. Carroll. 1988. A review of lipoprotein cholesterol metabolism: importance to ovarian function. *J. Anim. Sci.* 66: 3160-3173.
- Grummer, R. R., and D. J. Carroll. 1991. Effects of dietary fat on metabolic disorders and reproductive performance of dairy cattle. *J. Anim. Sci.* 69: 3838-3852.

- Guilbault, L. A., W. W. Thatcher, M. Drost, and S. M. Hopkins. 1984. Source of F series prostaglandins during the early postpartum period in cattle. *Biol. Reprod.* 31: 879-887.
- Hafez, E. S. E. y B. Hafez. 2002. Reproducción e Inseminación Artificial en Animales. Séptima Edición. Mc Graw Hill Interamericana. México, D. F. 519 p.
- Haresign, W. 1981. The influence of nutrition on reproduction in the ewe. 1. Effects on ovulation rate, follicle development and luteinizing hormone release. *Anim. Prod.* 32: 197-202.
- Harfoot, C. G., and G. P. Hazlewood. 1997. Lipid metabolism in the rumen. *In: The Rumen Microbial Ecosystem*. Hobson, P. N., and C. S. Steward (Eds.). Chapman & Hall Editorial. London, England. 718 p.
- Harfoot, C. G., M. L. Crouchman, R. C. Noblé, and J. H. Moore. 1974. Competition between food particles and rumen bacteria in the uptake of long-chain fatty acids and triglycerides. *J. Appl. Bact.* 37: 633-641.
- Hawkins, D. E., K. D. Niswender, G. M. Oss, C. L. Moeller, K. G. Odde, H. R. Sawyer, and G. D. Niswender. 1995. An increase in serum lipids increases luteal lipid content and alters the disappearance rate of progesterone in cows. *J. Anim. Sci.* 73: 541-545.
- Henniawati, I., and C. Fletcher. 1986. Reproduction in Indonesian sheep and goats fed at two levels of nutrition. *Anim. Reprod. Sci.* 12: 77-84.
- Herrera, C. J., F. J. A. Quintal, V. J. C. Ku, A. M. M. Aguayo y L. G. Williams. 2001b. Dinámica folicular y concentración sérica de lípidos en ovejas Pelibuey suplementadas con ácidos grasos poliinsaturados en la dieta. *In: Memorias II Congreso Latinoamericano de Especialistas en Pequeños Rumiantes y Camélidos Sudamericanos*. XI Congreso Nacional de Producción Ovina.
- Herrera, C. J., F. J. A. Quintal, V. J. C. Ku, A. M. M. Aguayo, L. G. Williams y C. C. H. Sulú. 2001a. Respuesta ovárica de ovejas Pelibuey mantenidas bajo condiciones de trópico suplementadas con dos fuentes de grasa en la dieta. *In: Memorias II Congreso Latinoamericano de Especialistas en Pequeños Rumiantes y Camélidos Sudamericanos*. XI Congreso Nacional de Producción Ovina.
- Hightshoe, R. B., R. C. Cochran, L. R. Corah, G. H. Kiracofe, D. L. Harmon, and R. C. Perry. 1991. Effects of calcium soaps of fatty acids on postpartum reproductive function in beef cows. *J. Anim. Sci.* 69: 4097-4103.
- Houseknecht, K. L., and C. P. Portocarrero. 1998. Leptin and its receptors: Regulators of whole-body energy homeostasis. *Dom. Anim. Endocrinol.* 15: 457-475.
- Howard, J. J., R. G. Scott, and J. H. Britt. 1990. Associations among progesterone, estradiol-17b, and prostaglandin in cattle treated with hCG during diestrus to extend corpus luteum function. *Prostaglandins* 40: 51-70.
- Howie, A., H. A. Leaver, N. H. Wilson, P. L. Yap, and I. D. Aitken. 1992. The influence of dietary essential fatty acids on uterine C20 and C22 fatty acid composition. *Prostaglandins Leukot. Essent. Fatty Acids.* 46: 111-121.
- Howlett, C. M., E. S. Vanzant, L. H. Anderson, W. R. Burris, B. G. Fieser, and R. F. Bapst. 2003. Effect of supplemental nutrient source on heifer growth and

- reproductive performance, and on utilization of corn silage-based diets by beef steers. *J. Anim. Sci.* 81: 2367-2378.
- Irvine, R. F. 1982. How is the level of free arachidonic acid controlled in mammalian cells?. *Biochem. J.* 204: 3-16.
- Jenkins, T. C. 1993. Lipid metabolism in the rumen. *In: Symposium Advances in Ruminant Lipid Metabolism. J. Dairy Sci.* 76: 3851-3863.
- Jenkins, T. C., and D. L. Palmquist. 1984. Effect of fatty acids or calcium soaps on rumen and total nutrient digestibility of dietary rations. *J. Dairy Sci.* 67: 978-986.
- Jimeno, V., T. Castro y P. G. Rebollar. 2001. Interacción nutrición-reproducción en ovino de leche. *In: XVII Curso de Especialización FEDNA: Avances en Nutrición y Alimentación Animal. Fundación Española para el Desarrollo de la Nutrición Animal. Eds.: Rebollar, P. G., C. de Blas y G. G. Mateos. Madrid, España. pp: 131-160.*
- Juchem, S. O., R. L. A. Cerri, R. Bruno, K. N. Galvao, E. W. Lemos, M. Villasenor, A. C. Coscioni, H. M. Rutgliano, W. W. Thatcher, D. Luchini, and J. E. P. Santos. 2004. Effect of feeding Ca salts of palm oil (PO) or a blend of linoleic and monoenoic trans fatty acids (LTFA) on uterine involution and reproductive performance in Holstein cows. *J. Dairy Sci.* 87(Suppl.1): 310(Abst.).
- Kaduce, T. L., A. A. Spector, and R. S. Bar. 1982. Linoleic acid metabolism and prostaglandin production by cultured bovine pulmonary artery endothelial cells. *Artherosclerosis* 2: 380-389.
- Karsch, F. J., G. E. Dahl, N. P. Evans, J. M. Manning, K. P. Mayfield, S. M. Moenter, and D. L. Foster. 1993. Seasonal changes in gonadotropin-releasing hormone secretion in the ewe: alteration in response to the negative feedback action of estradiol. *Biol. Reprod.* 49: 1377-1383.
- Karsch, F. J., S. J. Legan, K. D. Ryan, and D. L. Foster. 1980. Importance of estradiol and progesterone in regulating LH secretion and estrous behaviour during the sheep estrous cycle. *Biol. Reprod.* 23: 404-413.
- Kepler, C. R., K. P. Hirons, J. J. McNeill, and S. B. Tove. 1966. Intermediates and products of the biohydrogenation of linoleic acid by *Butyrivibrio fibrisolvens*. *J. Biol. Chem.* 241: 1350-1354.
- Khalid, M., and W. Haresign. 1996. Relationships between concentrations of ovarian steroids, IGF1 and IGF-binding proteins during follicular development in the ewe. *Anim. Reprod. Sci.* 41: 119-129.
- Knickerbocker, J. J., W. W. Thatcher, F. W. Bazer, D. H. Barron, and R. M. Roberts. 1986. Inhibition of uterine prostaglandin F_{2α} production by bovine conceptus secretory proteins. *Prostaglandins* 31: 777-793.
- Kuhara, T., S. Ikeda, A. Aohneda, and Y. Sasaki. 1991. Effects of intravenous infusion of 17 amino acids on the secretion of GH, glucagon and insulin in sheep. *Am. J. Physiol. Endocrin. Metab.* 23: E21-E26.
- Lammoglia M. A., R. A. Bellows, E. E. Grings, J. W. Bergman, S. E. Bellows, R. E. Short, D. M. Hallford, and R. D. Randel. 2000. Effects of dietary fat and sire breed on puberty, weight, and reproductive traits of F1 beef heifers. *J. Anim. Sci.* 78:2244-2252.

- Lammoglia, M. A., S. T. Willard, D. M. Hallford, and R. D. Randel. 1997. Effects of dietary fat on follicular development and circulating concentrations of lipids, insulin, progesterone, estradiol-17 β , 13,14-dihydro-15-keto-prostaglandin F_{2 α} , and growth hormone in estrous cyclic Brahman cows. *J. Anim. Sci.* 75: 1591-1600.
- Landau, S., A. Bor, H. Leibovich, Z. Zoref, Z. Nitsan, and Z. Madar. 1995a. The effect of ruminal starch degradability in the diet of Booroola crossbred ewes on induced ovulation rate and prolificacy. *Anim. Reprod. Sci.* 38:97-108.
- Landau, S., and G. Molle. 1997. Nutrition effects on fertility in small ruminants with an emphasis on Mediterranean sheep breeding systems. *In: Recent Advances in Small Ruminant Nutrition.* Lindberg J. E., H. L. Gonda, and I. Ledin (Eds.). CIHEAM-IAMZ. 34: 203-216.
- Landau, S., Egber, A., H. Leibovitch, and D. Aharoni. 1995b. A comparison of protein sources for short flushing in dairy ewes. *Hanoked* 25: 15-18.
- Landau, S., J. A. S. Houghton, J. R. Mawhinney, and E. K. Inskeep. 1996. Protein sources affect follicular dynamics in ewes near onset of the breeding season. *Reprod. Fert. Dev.* 8: 1021-1028.
- Langhout, D. J., L. J. Spicer, and R. D. Geisert. 1991. Development of a culture system for bovine granulosa cells: effects of growth hormone, estradiol, and gonadotropins on cell proliferation, steroidogenesis, and protein synthesis. *J. Anim. Sci.* 69: 3321-3384.
- Lapetina, E. G. 1982. Regulation of arachidonic acid production: role of phospholipases C and A2. *Trends Pharmacol. Sci.* 4: 115-118.
- Lassoued, N., M. Rekik, M. Mahouachi, and M. Ben Hamouda. 2004. The effect of nutrition prior to and during mating on ovulation rate, reproductive wastage, and lambing rate in three sheep breeds. *Small Rum. Res.* 52: 117-125
- Legan, S. J., and F. J. Karsch. 1979. Neuroendocrine regulation of the oestrus cycle and seasonal breeding in the ewe. *Biol. Reprod.* 20: 74-85.
- Leury, B. J., P. J. Murray, and J. B. Rowe. 1990. Effect of nutrition on the response in ovulation rate in Merino ewes following short-term lupin supplementation and insulin administration. *Austr. J. Agric. Res.* 41: 751-759.
- Leyva, V., B. C. Buckrell, and J. S. Walton. 1998. Regulation of follicular activity and ovulation in ewes by exogenous progestagen. *Teriogenology* 50: 395-416.
- Lindsay, D., G. Martin, and I. Williams. 1993. Nutrition and reproduction. *In: Reproduction in Domesticated Animals.* G. J. King (Ed.) World Animal Science Series. Elsevier Science Publishers, Amsterdam, The Neetherlands. 590 p.
- Loor, J. J., A. Ferlay, A. Ollier, M. Doreau, and Y. Chilliard. 2005. Relationship among trans and conjugated fatty acids and bovine milk fat yield due to dietary concentrate and linseed oil. *J. Dairy. Sci.* 88: 726-740.
- López, A. C. 2004. Supresión del efecto de dominancia folicular en protocolos de estimulación ovárica en ganado ovino mediante la administración de una dosis única de antagonista de GnRH. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid, Madrid, España. 139 p.

- Lozano, J. M., J. A. Abecia, F. Forcada, L. Zarazaga, and B. Alfaro. 1998. Effect of undernutrition on the distribution of progesterone in the uterus of ewes during the luteal phase of the estrous cycle. *Teriogenology* 49: 539-546.
- Lucy, M. C., C. R. Staples, F. M. Michel, W. W. Thatcher, and D. J. Bolt. 1991a. Effect of feeding calcium soaps to early postpartum dairy cows on plasma prostaglandin F_{2α}, luteinizing hormone, and follicular growth. *J. Dairy Sci.* 74: 483-489.
- Lucy, M. C., C. R. Staples, W. W. Thatcher, P. S. Erickson, R. M. Cleale, J. L. Firkins, J. H. Clark, M. R. Murphy, and B. O. Brodie. 1992. Influence of diet composition, dry matter intake, milk production and energy balance on time of postpartum ovulation and fertility in dairy cows. *Anim. Prod.* 54: 323-331.
- Lucy, M. C., R. L. De La Sota, C. R. Staples, and W. W. Thatcher. 1993. Ovarian follicular populations in lactating dairy cows treated with recombinant bovine somatotropin (sometribove) or saline and fed diets differing in fat content and energy. *J. Dairy Sci.* 76: 1014-1027.
- Lucy, M. C., R. L. De la Sota, C. R. Staples, and W. W. Thatcher. 1991b. Effect of dietary calcium salts of long chain fatty acids (CaLCFA), energy intake, and lactation on ovarian follicular dynamics in Holstein dairy cows. *J. Anim. Sci.* 69(Suppl.1): 451(Abst.).
- Madibela, O. R., T. G. McEvoy, J. J. Robinson, P. A. Findlay, R. P. Aitken, and I. S. Robertson. 1995. Excess rumen degradable protein influences the rate of development and glucose metabolism of fertilised sheep ova. *J. Anim. Sci.* 3: 536-537.
- Malpaux, B., J. C. Thiéry, and P. Chemineau. 1999. Melatonin and the seasonal control of reproduction. *Reprod. Nutr. Dev.* 39: 355-366.
- Marie, M., P. A. Findlay, L. Thomas, and C. L. Adams. 2001. Daily patterns of plasma leptin in sheep: Effects of photoperiod and food intake. *J. Endocrinol.* 170: 277-286.
- Marnett, L. J., S. W. Rowlinson, D. C. Goodwin, A. S. Kalgutkar, and C. A. Lanzo. 1999. Arachidonic acid oxygenation by COX-1 and COX-2. Mechanisms of catalysis and inhibition. *J. Biol. Chem.* 274: 22903-22906.
- Marques, C. C., M. C. Baptista, M. I. Vasques, A. E. M. Horta, and R. M. Pereira. 2007. Effect of polyunsaturated fatty acids (PUFA) on bovine oocyte in *Vitro* maturation and subsequent embryo development and freezability. *Reprod. Domestic Anim.* 42(Suppl. 2): 108-109.
- Marshall, F. H. A. 1905. Fertility in Scottish sheep. *In: Proceedings of the Royal Society of London.* 77: 58-62.
- Martin, G. B. y H. Kadokawa. 2006. "Clean, green and ethical" Animal production. Case study: Reproductive efficiency in small ruminants. *J. Reprod. Dev.* 52: 145-152.
- Martin, G. B., and G. B. Thomas. 1990. Roles of communication between the hypothalamus, pituitary gland and ovary in the breeding activity of ewes. *In: Reproductive Physiology of Merino Sheep: Concepts and Consequences.* Oldham C. M., G. B. Martin, and I. W. Purvis. (Eds.). The University of Western Australia, Australia. 327 p.

- Martin, G. B., and R. J. Scaramuzzi. 1983. The induction of oestrous and ovulation in seasonally anovular ewes by exposure to rams. *J. Steroid. Biochem.* 19: 869-875.
- Martin, G. B., J. T. Milton, R. H. Davidson, G. E. Banchero Hunzicker, D. R. Lindsay, and D. Blache. 2004. Natural methods for increasing reproductive efficiency in small ruminants. *Anim. Reprod. Sci.* 82-83: 231-245.
- Masuzaki, H., Y. Ogawa, N. Sagawa, H. Kiminori, M. Tsunekazu, M. Hiroko, N. Haruo, Y. Yaunao, T. Issei, M. Takahide, and N. Kazuwa. 1997. Nonadipose tissue production of leptin: Leptin as a novel placenta-derived hormone in humans. *Nature Med.* 3: 1029-1033.
- Mattos, R., A. Guzeloglu, L. Badinga, C. R. Staples, and W. W. Thatcher. 2003. Polyunsaturated fatty acids and bovine interferon- τ modify phorbol ester-induced secretion of prostaglandin $F_{2\alpha}$ and expression of prostaglandin endoperoxide synthase-2 and phospholipase-A2 in bovine endometrial cells. *Biol. Reprod.* 69: 780-787.
- Mattos, R., C. R. Staples, A. Arteche, M. C. Wiltbank, F. J. Diaz, T. C. Jenkins, and W. W. Thatcher. 2004. The effects of feeding fish oil on uterine secretion of $PGF_{2\alpha}$, milk composition, and metabolic status of periparturient Holstein cows. *J. Dairy Sci.* 87: 921-932.
- Mattos, R., C. R. Staples, and W. W. Thatcher. 2000. Effects of dietary fatty acids on reproduction in ruminants. *Rev. Reprod.* 5: 38-45.
- Maurasse, C., P. Marton, and J. J. Dufour. 1985. Ovarian follicular populations at two stages of an oestrus cycle in heifers given high energy diets. *J. Anim. Sci.* 61: 1194-1200.
- McEvoy, T. G., J. J. Robinson, R. P. Aitken, P. A. Findlay, R. M. Palmer, and I. S. Robertson. 1995. Dietary-induced suppression of pre-ovulatory progesterone concentrations in superovulated ewes impairs the subsequent *in Vivo* and *in Vitro* development of their ova. *Anim. Reprod. Sci.* 39: 89-107.
- Meza-Herrera C. A., T. Ross, D. Hallford, D. Hawkins, and A. Gonzalez-Bulnes. 2007. Effects of body condition and protein supplementation on LH secretion and luteal function in sheep. *Reprod. Domest. Anim.* 42: 461-465.
- Misztal, T., K. Romanowicz, and B. Barcikowski. 2002. Melatonin - A modulator of the GnRH/LH axis in sheep. *Reproduct. Biol.* 2: 267-75.
- Moallen, U., Y. Folman, A. Bor, A. Arav, and D. Sklan. 1999. Effect of calcium soaps of fatty acids and administration of somatotropin on milk production, preovulatory follicular development, and plasma and follicular fluid lipid composition in high yielding cows. *J. Dairy Sci.* 82: 2358-2368.
- Molina P., T. Sánchez, O. Mejía, J. Nuñez, E. García, O. D. Montañez-Valdez, J. Cordero, J. Peralta, M. E. Ortega, R. Nieto, E. Mendoza, and R. Avila. 2007. Addition of protected fat in ewes with different corporal condition on superovulation and conception rate. *J. Anim. Sci.* 85(Suppl.1): 401(Abst.).
- Molle, G., S. Branca, S. Ligios, M. Sitzia, S. Casu, S. Landau, and Z. Zoref. 1995. Effect of grazing background and flushing supplementation on reproductive performance in Sarda ewes. *Small Rum. Res.* 17: 245-254.

- Monget, P., and G. B. Martin. 1997. Involvement of insulin-like growth factors in the interactions between nutrition and reproduction in female mammals. *Human Reprod.* 12(Suppl.1): 33-52.
- Moore, J. H., and W. W. Christie. 1984. Digestion, absorption and transport of animal fats in ruminant animal. *In: Fats in Animal Nutrition*. Wiseman, J. (Ed.). Butterworths Editorial. London, England. 521 p.
- Moore, N. W., S. Barrett, J. B. Brown, I. Schindler, M. A. Smith, and B. Smyth. 1969. Oestrogen and progesterone content of ovarian vein blood of the ewe during the oestrus cycle. *J. Endocrinol.* 44: 55-62.
- Muñoz-Gutierrez, M. D. Blache, G. B. Martin, and R. J. Scaramuzzi. 2002. Folliculogenesis and ovarian expression of mRNA encoding aromatase in anoestrous sheep after 5 days of glucose or glucosamine infusion or supplementary lupin feeding. *Reproduction* 124: 721-731.
- Nalbandov, A. V. 1969. *Fisiología de la Reproducción*. Editorial Acribia. Zaragoza, España. 303 p.
- Noble, R. C. 1981. Digestion, transport and absorption of lipids. *In: Lipid Metabolism in Ruminant Animals*. Christie, W. W. (Ed.). Pergamon Press Ltd. Oxford, U. K. 452 p.
- Noel, B., J. L. Bister, and R. Paquay. 1993. Ovarian follicular dynamics in Suffolk ewes at different periods of the year. *J. Reprod. Fertil.* 99: 695-700.
- O'Callaghan, D., and M. P. Boland. 1999. Nutritional effects on ovulation, embryo development and the establishment of pregnancy in ruminants. *Anim. Sci.* 68: 299-314.
- O'Callaghan, D., H. Yaakub, P. Hytel, L. J. Spicer, and M. P. Boland. 2000. Effect of nutrition and superovulation on oocytes morphology, follicular fluid and systemic hormone concentrations in ewes. *J. Reprod. Fertil.* 118: 303-313.
- Ocak, N., M. Cam, and M. Kuran. 2006. The influence of pre- and post-mating protein supplementation on reproductive performance in ewes maintained on rangeland. *Small Rum. Res.* 64: 16-21.
- Oldick, B. S., C. R. Staples, W. W. Thatcher, and P. Gyawu. 1997. Abomasal infusion of glucose and fat effect on digestion, production, and ovarian and uterine function of cows. *J. Dairy Sci.* 80: 1315-1328.
- Ortavant, R., J. Pelletier, J. P. Ravault, J. Thimonier, and P. Volland-Nail. 1985. Photoperiod: main proximal and distal factor of the circannual cycle of reproduction in farm mammals. *Oxford Rev. Reprod. Biol.* 7: 305-345.
- Pace-Asciak, C., and L. S. Wolfe. 1968. Inhibition of prostaglandin synthesis by oleic, linoleic, and linolenic acids. *Biochem. Biophys. Acta.* 152: 784-787.
- Padilla, R. F. J., S. G. E. Mapes y K. F. Jiménez. 1988. Perfiles hormonales durante el ciclo estral de la oveja. *Tec. Pec. Mex.* 28: 96-108.
- Palmquist, D. L., and E. A. Moser. 1981. Dietary fat effects on blood insulin, glucose utilization, and milk protein content of lactating cows. *J. Dairy Sci.* 64: 1664-1670.
- Parr, R. A., I. F. Davis, R. J. Fairclough, and M. A. Miles. 1987. Overfeeding during early pregnancy reduces peripheral progesterone concentration and pregnancy rate in sheep. *J. Reprod. Fertil.* 80: 317-320.

- Pereira, R. M., M. C. Baptista, M. I. Vasques, A. E. M. Horta, e C. C. Marques. 2005. Efeito de ácidos gordos polinsaturados da série n-3 (ácido eicosapentaénoico) ou n-6 (ácido araquidónico) no desenvolvimento embrionário bovino *in Vitro*. Em: Livro de Resumo do 3º Congresso da SPCV. 119 p.
- Perks, C. M., P. A. Denning-Kendall, R. S. Gilmour, and D. C. Wathes. 1995. Localization of messenger ribonucleic acids for insulin-like growth factor I (IGF-I), IGF-II, and the type 1 IGF receptor in the ovine ovary throughout the estrous cycle. *Endocrinology* 136: 5266-5273.
- Petit, H. V., and H. Twagiramungu. 2002. Reproduction of dairy cows fed flaxseed, Megalac, or micronized soybeans. *J. Dairy Sci.* 85(Suppl.1): 312(Abst.).
- Petit, H. V., C. Germiquet, and D. Lebel. 2004. Effect of feeding whole, unprocessed sunflower seeds and flaxseed on milk production, milk composition, and prostaglandin secretion in dairy cows. *J. Dairy Sci.* 87: 3889-3898.
- Petit, H. V., R. J. Dewhurst, J. G. Proulx, M. Khalid, W. Haresign, and H. Twagiramungu. 2001. Milk production, milk composition, and reproductive function of dairy cows fed different fats. *Can. J. Dairy Sci.* 81: 263-271.
- Petit, H. V., R. J. Dewhurst, N. D. Scollan, J. G. Proulx, M. Khalid, W. Haresign, H. Twagiramungu, and G. E. Mann. 2002. Milk production and composition, ovarian function, and prostaglandin secretion of dairy cows fed omega-3 fats. *J. Dairy Sci.* 85:889-899.
- Poretsky, L., N. A. Cataldo, Z. Rosenwaks, and L. C. Giudice. 1999. The insulinrelated ovarian regulatory system in health and disease. *Endocrinol. Rev.* 20:535-582.
- Pratt, C. W., and K. Cornely. 2004. *Essential Biochemistry*. J. Wiley & Sons. New. Jersey, U. S. A. 784 p.
- Rabiee, A. R., I. J. Lean, J. M. Gooden, and B. G. Miller. 1997. Short-term studies of ovarian metabolism in the ewe. *Anim. Reprod. Sci.* 47: 43-58.
- Randel, R. D. 1990. Nutrition and postpartum rebreeding in cattle. *J. Anim. Sci.* 68: 853-862.
- Rhind, S. M., and A. S. McNeilly. 1986. Follicle populations, ovulation rates and plasma profiles of LH, FSH and prolactin in Scottish blackface ewes in high and low levels of body condition. *Anim. Reprod. Sci.* 10: 105-115.
- Rhind, S. M., L. D. Leslie, R. G. Gunn, and J. M. Doney. 1985. Plasma FSH, LH, prolactin and progesterone profiles of Cheviot ewes with different levels of intake before and after mating, and associated effects on reproductive performance. *Anim. Reprod. Sci.* 8: 301-313.
- Rhind, S. M., S. McMillen, W. A. McKelvey, F. F. Rodriguez-Herrejon, and A. S. McNeilly. 1989. Effect of the body condition of ewes on the secretion of LH and FSH and the pituitary response to gonadotrophin-releasing hormone. *J. Endocrinol.* 120: 497-502.
- Robinson, J. J. 1990. Nutrition in the reproduction of farm animals. *Nut. Res. Rev.* 3: 253-276.
- Robinson, J. J. 1996. Nutrition and reproduction. *Anim. Reprod. Sci.* 42: 25-34.

- Robinson, J. J., C. J. Ashworth, J. A. Rooke, L. M. Mitchell, and T. G. McEvoy. 2006. Nutrition and fertility in ruminant livestock. *Anim. Feed Sci. Tech.* 126: 259-276.
- Robinson, R. S., P. G. A. Pushpakumara, Z. Cheng, A. R. Peters, D. R. E. Abayasekara, and D. C. Wathes. 2002. Effects of dietary polyunsaturated fatty acids on ovarian and uterine function in lactating dairy cows. *Reproduction* 124: 119-131.
- Roche, J. F., and M. G. Diskin. 1995. Hormonal regulation of reproduction and interactions with nutrition in female ruminants. *In: Ruminant Physiology: Digestion, metabolism, growth and reproduction. Proc. Eighth Int. Symp. Ruminant Physiol.* Willengen, Germany. pp: 409-428.
- Rodríguez-Castillo J. C., J. C. Ronquillo C., M. Méndez M., R. Huerta C., F. J. V. Franco G., O. Villareal E. y A. Pro-Martínez. Suplementación pre-empadre en pequeños rumiantes: Implicación reproductiva. *In: Memorias V Curso Internacional de Reproducción en rumiantes.* Colegio de Posgraduados, Texcoco; México. pp: 152-172.
- Rueggsegger, G. J., and L. H. Schultz. 1985. Response of high producing dairy cows in early lactation to the feeding of heattreated whole soybeans. *J. Dairy Sci.* 68: 3272-279.
- Russell, R. W. and J. W. Young. 1990. A review of metabolism of labeled glucoses for use in measuring glucose recycling. *J. Dairy Sci.* 73: 1005-1016.
- Ryan, D. P., B. Bao, M. K. Griffth, and G. L. Williams. 1995. Metabolic and luteal sequelae to heightened dietary fat intake in undernourished, anestrous beef cows induced to ovulate. *J. Anim. Sci.* 73: 2086-2093.
- Ryan, D. P., R. A. Spoon, and G. L. Williams. 1992. Ovarian follicular characteristics, embryo recovery, and embryo viability in heifers fed high-fat diets and treated with follicle-stimulating hormone. *J. Anim. Sci.* 70: 3505-3513.
- Santos, J. E. P., S. O. Juchem, R. L. A. Cerri, E. J. DePeters, and W. W. Thatcher. 2004. Results of feeding different fatty acids on the cow's transition and reproductive cycle. *In: Proceedings of 19th Annual Southwest Nutrition and Management Conference.* University of Arizona. Arizona, U. S. A. pp: 29-40.
- Scaramuzzi, R. J., and H. M. Radford. 1983. Factors regulating ovulation rate in the ewe. *J. Reprod. Fertil.* 69: 353-367.
- Scaramuzzi, R. J., B. K. Campbell, J. A. Downing, N. G. Kendall, M. Khalid, M. Muñoz-Gutiérrez, and A. Somchit. 2006. A review of the effects of supplementary nutrition in the ewe on the concentrations of reproductive and metabolic hormones and the mechanisms that regulate folliculogenesis and ovulation rate. *Reprod. Nutr. Dev.* 46: 339-354.
- Scaramuzzi, R. J., J. F. Murray, J. A. Downing, and B. K. Campbell. 1999. The effects of exogenous growth hormone on follicular steroid secretion and ovulation rate in sheep. *Dom. Anim. Endocrinol.* 17: 269-277.
- Schillo, K. K. 1992. Effects of dietary energy on control of luteinizing hormone secretion in cattle and sheep. *J. Anim. Sci.* 70: 1271-1282.

- Schrick, F. N., R. A. Surface, J. Y. Pritchard, R. A. Dailey, E. C. Townsend, and E. K. Inskeep. 1993. Ovarian structures during the estrous cycle and early pregnancy in ewes. *Biol. Reprod.* 49: 1133-1140.
- Scott, T. A., R. D. Shaver, L. Zepeda, B. Yandell, and T. R. Smith. 1995. Effects of rumen-inert fat on lactation, reproduction, and health of high producing Holstein herds. *J. Dairy Sci.* 78: 2435-2451.
- Senger P. L. 1999. Pathways to Pregnancy and Parturition. Editorial Current Conceptions, Inc. Washington State University Research & Technology Park. Pullman WA, U. S. A. 272 p.
- Sirois, J., and J. E. Fortune. 1988. Ultrasonographic monitoring of ovarian follicular dynamics during the estrous cycle in heifers. *Teriogenology* 29: 308-315.
- Sklan, D., M. Kaim, U. Moallem, and Y. Folman. 1994. Effect of dietary calcium soaps on milk yield, body weight, reproductive hormones, and fertility in first parity and older cows. *J. Dairy Sci.* 77: 1652-1660.
- Sklan, D., U. Moallem, and Y. Folman. 1991. Effect of feeding calcium soaps of fatty acids on production and reproductive responses in high producing lactating cows. *J. Dairy Sci.* 74: 510-517.
- Smeaton, T. C., and H. A. Robertson. 1971. Studies on the growth and atresia of graafian follicles in the ovary of the sheep. *J. Reprod. Fertil.* 25: 243-52.
- Smith, A.J., and R. D. Stewart. 1990. Effects of nutrition on the ovulation rate of ewes. *In: Reproductive Physiology of Merino Sheep. Concepts and Consequences.* Oldham C. M., G. B. Martin, and I. W. Purvis. (Eds.). The University of Western Australia, Australia. 327 p.
- Smith, J. F. 1988. Influence of nutrition on ovulation ratio in the ewe. *Aust. J. Biol. Sci.* 41: 27-36.
- Smith, O. B., and B. Somade. 1994. Nutrition reproduction interactions in farm animals. *In: International Foundation Seminar on Animal Reproduction, Niamey, Niger.* 17-21 of January. 33 p.
- Son, J., R. J. Grant, and L. L. Larson. 1996. Effects of tallow and escape protein on lactational and reproductive performance of dairy cows. *J. Dairy Sci.* 79: 822-830.
- Souza, C. J., B. K. Campbell, and D. T. Baird. 1997. Follicular dynamics and ovarian steroid secretion in sheep during the follicular and early luteal phases of the estrous cycle. *Biol. Reprod.* 56: 483-488.
- Souza, C. J., B. K. Campbell, and D. T. Baird. 1998. Follicular waves and concentrations of steroids and inhibin A in ovarian venous blood during the luteal phase of the oestrous cycle in ewes with an ovarian autotransplant. *J. Endocrinol.* 156: 563-572.
- Spicer, L. J. 2001. Leptin: A possible metabolic signal affecting reproduction. *Dom. Anim. Endocrinol.* 21: 251-270.
- Spicer, L. J. 2003. The effect of leptin on ovarian steroidogenesis. *In: Leptin and Reproduction.* Henson, M. C., and V. D. Castracane (Eds.), Kluwer Academic/Plenum Publishers. New York, U. S. A. 372 p.
- Spicer, L. J., and S. E. Echternkamp. 1995. The ovarian insulin and insulin-like growth factor system with an emphasis on domestic animals. *Dom. Anim. Endocrinol.* 12: 223-245.

- Spicer, L. J., and W. J. Enright. 1991. Concentrations of insulin-like growth factor I and steroids in follicular fluid of preovulatory bovine ovarian follicles: effect of daily injections of a growth hormone-releasing factor analog and(or) thyrotropin-releasing hormone. *J. Anim. Sci.* 69: 1133-1139.
- Spicer, L. J., E. Alpizar, and S. E. Echternkamp. 1993a. Effects of insulin, insulin-like growth factor I, and gonadotropins on bovine granulosa cell proliferation, progesterone production, estradiol production, and(or) insulin-like growth factor I production *in Vitro*. *J. Anim. Sci.* 71: 1232-1241.
- Spicer, L. J., R. K. Vernon, W. B. Tucker, R. P. Wettemann, J. F. Hogue, and G. D. Adams. 1993b. Effects of inert fat on energy balance, plasma concentrations of hormones, and reproduction in dairy cows. *J. Dairy Sci.* 76: 2664-2673.
- Staples, C. R., J. M. Burke, and W. W. Thatcher. 1997. Influence of supplemental fats on reproductive tissues and performance of lactating cows. *J. Dairy Sci.* 81:856-871.
- Staples, C. R., J. M. Burke, and W. W. Thatcher. 1998. Influence of supplemental fats on reproductive tissues and performance of lactating cows. *In: Symposium Optimizing Energy Nutrition for Reproducing Dairy Cows. J. Dairy Sci.* 81: 856-871.
- Staples, C. R., M. C. Wiltbank, R. R. Grummer, J. Guenther, R. Sartori, F. J. Diaz, S. Bertics, R. Mattos, and W. W. Thatcher. 2000. Effect of long chain fatty acids on lactation performance and reproductive tissues of Holstein cows. *J. Dairy Sci.* 83(Suppl.1): 278(Abst.).
- Staples, C. R., W. W. Thatcher, and J. H. Clark. 1990. Relationship between ovarian activity and energy status during the early postpartum period in high producing dairy cows. *J. Dairy Sci.* 73: 938-947.
- Staples, C., R. Mattos, S. Boken, L. Sollenberge, W. Thatcher, and T. Jenkins. 2002. Feeding fatty acids for fertility?. *In: Proceedings of 13th Annual Florida Ruminant Nutrition Symposium.* pp: 71-85.
- Stewart, R. 1990. The effect of nutrition on the ovulation rate of the ewe. Doctoral Thesis. University of Western Australia, Australia. 206 p.
- Stewart, R., and C. M. Oldham. 1986. Feeding lupins to ewes for four days during the luteal phase can increase ovulation rate. *Proceedings of the Australian Society of Animal Production.* 16: 367-370.
- Talavera, F., C. S. Park, and G. L. Williams. 1985. Relationships among dietary lipid intake, serum cholesterol and ovarian function in Holstein heifers. *J. Anim. Sci.* 60: 1045-1051.
- Teleni, E., J. B. Rowe, K. P. Croker, P. J. Murray, and W. R. King. 1989b. Lupins and energy-yielding nutrients in ewes. II. Responses in ovulation rate in ewes to increased availability of glucose, acetate and amino acids. *Reprod. Fertil. Dev.* 1: 117-125
- Teleni, E., W. R. King, J. B. Rowe, and G. H. McDowell. 1989a. Lupins and energy yielding nutrients in ewes. I. Glucose and acetate biokinetics and metabolic hormones in sheep fed a supplement of lupin grain. *Aust. J. Agric. Res.* 40: 913-924.

- Thangavelu, G. M. G. Colazo, D. J. Ambrose, M. Oba, E. K. Okine, and M. K. Dyck. 2006. Embryo development is enhanced in dairy cows fed unsaturated fatty acids. *In: DRTC Dairy Day*. pp: 20-21.
- Thatcher W. W., M. D. Meyer, and G. Danet-Desnoyers. 1995. Maternal recognition of pregnancy. *J. Reprod. Fertil.* 49(Suppl.): 15-28.
- Thatcher, W. W., and C. R. Staples. 2000. Effects of dietary fat supplementation on reproduction in lactating dairy cows. *Adv. Dairy Technol.* 12: 213-232.
- Thatcher, W. W., C. R. Staples, G. Danet-Desnoyers, B. Oldick, and E. P. Schmitt. 1994. Embryo health and mortality in sheep and cattle. *J. Anim. Sci.* 72(Suppl. 3): 16-30.
- Thatcher, W. W., M. Binelli, J. Burke, C. R. Staples, J. D. Ambrose, and S. Coelho. 1997. Antiluteolytic signals between the conceptus and endometrium. *Theriogenology* 47: 131-140.
- Thiery, J. C., and B. Malpoux. 2003. Seasonal regulation of reproductive activity in sheep. Modulation of access of sex steroids to the brain. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1007: 169-175(Abst.).
- Thiery, J. C., P. Chemineau, X. Hernández, M. Migaud, and B. Malpoux. 2002. Neuroendocrine interactions and seasonality. *Domest. Anim. Endocrinol.* 23: 87-100.
- Thomas M. G., B. Bao, and G. L. Williams. 1997. Dietary fats varying in their fatty acid composition differentially influence follicular growth in cows fed isoenergetic diets. *J. Anim. Sci.* 75: 2512-2519.
- Thomas, D. L., P. J. Thomford, J. G. Crickman, A. R. Cobb, and P. J. Dziuk. 1987. Effects of plane of nutrition and phenobarbital during the pre-mating period on reproduction in ewes fed differentially during the summer and mated in the fall. *J. Anim. Sci.* 64: 1144-1152.
- Thomas, G. B., C. M. Oldham, and G. B. Martin. 1984. Frequency of luteinizing hormone release in merino ewes with one and two ovulations. *In: Reproduction in Sheep*. Lindsay D. R., and D. T. Pearce (Eds.). Australian Academy of Science Australian Wool Corporation, Canberra, Australia. 416 p.
- Thomas, M. G., and G. L. Williams. 1996. Metabolic hormone secretion and FSH-induced superovulatory responses of beef heifers fed dietary fat supplements containing predominantly saturated or polyunsaturated fatty acids. *Theriogenology* 45: 451-458.
- Van Nevel, C. J., and D. I. Demeyer 1996. Influence of pH on lipolysis and biohydrogenation of soybean oil by rumen contents *in Vitro*. *Reprod. Nutr. Dev.* 36: 53-63.
- Van Soest, P.J. 1994. *Nutritional Ecology of the Ruminant*. Second Edition. Cornell University Press, New York, U. S. A. 528 p.
- Vanecek, J. 1998. Cellular mechanisms of melatonin action. *Physiol. Rev.* 78: 687-721.
- Vasconcelos, J. L. M., R. Satori, H. N. Oliveira, J. N. Guenther, and M. C. Wiltbank. 2001. Reduction in size of the ovulatory follicle reduces subsequent luteal size and pregnancy rate. *Theriogenology* 56: 307-314.

- Viñoles, G. C. 2003. Effect of nutrition on follicle development and ovulation rate in the ewe. Doctoral Thesis. Swedish University of Agricultural Sciences. Uppsala, Sweden. 56 p.
- Viñoles, G. C., A. Meikle, M. Forsberg, and E. Rubianes 1999. The effect of subluteal levels of exogenous progesterone on follicular dynamics and endocrine patterns during early luteal phase of the ewe. *Teriogenology* 51: 1351-61.
- Viñoles, G. C., B. L. Paganoni, K. M. M. Glover, J. T. B. Milton y G. B. Martin. 2007. Alimentación focalizada para aumentar la eficiencia reproductiva en ovinos: Modelo de una oleada folicular para estudiar su efecto en el desarrollo folicular y los perfiles hormonales. *In: Memorias V Curso Internacional de Reproducción en Rumiantes*. Colegio de Posgraduados, México. pp: 152-172.
- Waghorn, G. C., J. F. Smith, and M. J. Ulyatt. 1990. Effect of protein and energy intake on digestion and nitrogen metabolism in wethers and on ovulation rate in ewes. *Anim. Prod.* 51: 291-300.
- Wamsley, N. E., P. D. Burns, T. E. Engle, and R. M. Enns. 2005. Fish meal supplementation alters uterine prostaglandin F_{2α} synthesis in beef heifers with low luteal phase progesterone. *J. Anim. Sci.* 83: 1832-1838.
- Wathes, D. C., D. R. E. Abayasekara, and R. J. Aitken. 2007. Polyunsaturated Fatty Acids in Male and Female Reproduction. *Biol. Reprod.* 77: 190-201.
- Wehrman, M. E., T. H. Welsh, Jr., and G. L. Williams. 1991. Diet-induced hyperlipidemia in cattle modifies the intrafollicular cholesterol environment, modulates ovarian follicular dynamics, and hastens the onset of postpartum luteal activity. *Biol. Reprod.* 45: 514-522.
- Weng, B. C. 2002. Immunomodulation by dietary lipids: Soybean oil, menhaden fish oil, chicken fat, and hydrogenated soybean oil in Japanese quail and Bobwhite quail. Philosophy Doctor Dissertation. Virginia Polytechnic Institute and State University, Virginia, U. S. A. 156 p.
- Williams, G. L. 1989. Modulation of luteal activity in postpartum beef cows through changes in dietary lipid. *J. Anim. Sci.* 67: 785-793.
- Williams, G. L., and R. L. Stanko. 1999. Dietary fats as reproductive nutraceuticals in beef cattle. *Proc. Am. Soc. Anim. Sci.* 12 p. Available at: <http://www.asas.org/jas/symposia/proceedings/0915.pdf>.
- Williams, S. A., H. Yaakub, D. O'Callaghan, M. P. Boland, and R. J. Scaramuzzi. 1997. Effect of energy intake from diet or infusion of glucose on ovulation rate in ewes. *J. Reprod. Fertil.* 19: 150(Abst.).
- Wu, Z., O. A. Ohajuruka, and D. L. Palmquist. 1991. Ruminal synthesis, biohydrogenation and digestibility of fatty acids by dairy cows. *J. Dairy Sci.* 74: 3025-3034.
- Wuenschel, J. C. 2006. Effects of feeding supplemental eicosapentanoic acid and docosahexanoic acid to beef females on reproductive responses and free fatty acids. Master of Science Thesis. Virginia State University, Blacksburg, Virginia, U. S. A. 83 p.
- Yaakub, H., S. A. Williams, D. O'Callaghan, P. O' Doherty, and H. Hyttel. 1997. Effect of dietary intake and glucose infusion on ovulation rate and embryo quality in superovulated ewes. *J. Reprod. Fertil.* 19: 151(Abst.).

- Yoshimura, Y., M. Iwashita, M. Karube, Oda T., M. Akiba, S. Shiokawa, A. Motomu, A. Yoshinaga, and Y. Nakamura. 1994. Growth hormone stimulates follicular development by stimulating ovarian production of insulin-like growth factor-I. *Endocrinology*. 135: 887-894.
- Zeron Y., D. Sklan, and A. Aray. 2002. Effect of polyunsaturated fatty acid supplementation on biophysical parameters and chilling sensitivity of ewe oocytes. *Mol. Reprod. Devel.* 61: 271-278.

CAPÍTULO III

COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO DE OVEJAS CRIOLLAS SUPLEMENTADAS CON ÁCIDOS GRASOS POLIINSATURADOS

Guzmán, José Ezequiel¹

Rangel Santos, Raymundo²

RESUMEN

El objetivo de la investigación fue evaluar el efecto de la inclusión, antes del empadre, de diferentes niveles de ácidos grasos poliinsaturados en la dieta, en la concentración de ácidos grasos en plasma, la actividad ovárica y variables reproductivas de ovejas Criollas. Para ello, 72 ovejas con diferente número de parto se asignaron al azar a una de cuatro dietas isoenergéticas e isoproteínicas, con un contenido de 0 (SA0), 6 (SA6), 12 (SA12) ó 18% (SA18) de semilla de algodón, administradas durante 19 días. Se obtuvieron muestras de sangre cada 3 días para determinar la concentración plasmática de ácidos grasos. El estro de las ovejas se sincronizó utilizando esponjas intravaginales por 12 días, impregnadas con 40 mg de acetato de fluorogestona, en el día 10 se aplicaron 0.075 mg de D-Cloprostenol oveja⁻¹ vía intramuscular. La detección de celos se realizó 24 horas después de retirada la esponja. Las ovejas se inseminaron por laparoscopia 24 horas después de inicio de celo. El análisis de los datos se realizó empleando un diseño completamente al azar mediante los procedimientos CATMOD, GLM, MIXED, la prueba no paramétrica Kruskal-Wallis y regresión cuadrática en SAS (2001). Las ovejas presentaron diferente concentración plasmática de ácidos grasos por efecto del tratamiento ($p<0.05$) y se encontró una interacción tratamiento por día ($p<0.05$) para la misma variable. Así mismo, fueron diferentes la distribución de celos ($p<0.01$), el diámetro del folículo preovulatorio y segundo folículo más grande ($p<0.01$), número de

¹ Tesista. Posgrado en Producción Animal, Universidad Autónoma Chapingo, Texcoco, Estado de México. Km. 38.5 Carretera México-Texcoco. C. P. 56230. Tel: 01(595) 9521621 ezeguzman@yahoo.com.mx

² Director de Tesis.

folículos grandes ($p<0.01$) y diámetro del cuerpo lúteo ($p<0.01$), en favor de SA12. Así mismo, se observó un efecto cuadrático ($p<0.05$) en la tasa de gestación en respuesta a los diferentes niveles de ácidos grasos poliinsaturados. Los resultados mostraron que la suplementación de ácidos grasos poliinsaturados antes del empadre en ovejas Criollas afectan la concentración plasmática de ácidos grasos, la actividad ovárica y las variables reproductivas, excepto la tasa de ovulación.

Palabras clave: *ácidos grasos poliinsaturados, eficiencia reproductiva, flushing, semilla de algodón.*

REPRODUCTIVE PERFORMANCE OF CREOLE EWES SUPPLEMENTED WITH POLYUNSATURATED FATTY ACIDS

Guzmán, José Ezequiel¹

Rangel Santos, Raymundo²

ABSTRACT

The study was conducted to evaluate the effect of polyunsaturated fatty acids supplementation on the plasma fatty acids profile, ovarian activity, and reproductive parameters in Creole ewes. Seventy-two multiparous ewes were randomly assigned to one of four isoenergetic and isoprotein diets containing 0 (SA0), 6 (SA6), 12 (SA12) or 18% (SA18) cottonseed. Diets were administered for nineteen days, seven of them corresponding to the adaptation phase and the other twelve to the experimental phase. Blood samples were collected every 3 days to determine the plasmatic fatty acids profile. Ewes were synchronized with intravaginal sponges impregnated with 40 mg of FGA during twelve days. On day 10, an injection of prostaglandin ($0.075 \text{ mg ewe}^{-1}$; D-cloprostenol) was given. On day 12, the sponge was removed and 24 hours later heat was detected. The ewes were inseminated by laparoscopy 24 hours after estrus onset. Data were analyzed using CATMOD, GLM and MIXED procedures, and Kruskal-Wallis non-parametric test and quadratic regression test (SAS, 2001). The plasma fatty acid profile was affected by treatment ($p < 0.05$) and a treatment x day interaction ($p < 0.05$) was detected. There were differences in the estrus distribution ($p < 0.01$), preovulatory follicle size and second largest follicle ($p < 0.01$), number of large follicles ($p < 0.01$) and the diameter of the corpus luteum ($p < 0.01$). The pregnancy rate has a quadratic response to the level of

¹ Student. Postgraduate in Animal Production, Chapingo Autonomous University, Chapingo, Texcoco, state of Mexico, Km. 38.5 Carretera Mexico-Texcoco. C.P. 56230. Tel: 01(595) 9521621 ezeguzman@yahoo.com.mx. C. P. 56230. Tel: 01(595) 9521621 ezeguzman@yahoo.com.mx

² Thesis supervisor.

polyunsaturated fatty acids in the diet ($p < 0.05$). In conclusion, supplementation with polyunsaturated fatty acids affects the plasma fatty acids profile, ovarian activity, and some reproductive parameters, but not ovulation rate.

Key words: *polyunsaturated fatty acids, reproductive performance, flushing, cottonseed.*

INTRODUCCIÓN

La eficiencia económica en una unidad de producción ovina se explica en gran medida por la eficiencia reproductiva, medida a través del número de corderos destetados por oveja⁻¹ año⁻¹ (Alonso, 1981). La eficiencia reproductiva está determinada por la fertilidad, la prolificidad y la sobrevivencia de crías (Scaramuzzi, 1988) y para mejorarla se han desarrollado estrategias de tipo genético, reproductivo y nutricional (Alonso, 1981). En este sentido, el uso estratégico de la suplementación nutricional antes del empadre es una importante herramienta de manejo (Martin *et al.*, 2004), que permite mejorar la prolificidad, determinada por la tasa de ovulación (Scaramuzzi, 1988).

El efecto de la nutrición antes del empadre, práctica conocida como *flushing*, sobre el comportamiento reproductivo en ovinos y particularmente sobre la tasa de ovulación, ha sido objeto de un intenso estudio debido al efecto positivo que se ha reportado en la mayoría de las investigaciones realizadas. En este sentido, se han desarrollado estudios suplementando ovejas con lupino, (Smith, 1988; Smith y Stewart, 1990; Downing *et al.*, 1995a), pasta de soya (Landau *et al.*, 1995; Molle *et al.*, 1995), gluten de maíz (Landau *et al.*, 1996), urea (Madibela *et al.*, 1995) o administrando nutrientes específicos como la glucosa mediante infusiones intravenosas o caseína tratada con formaldehído vía oral (Teleni *et al.*, 1989) y aminoácidos de cadena ramificada (Waghorn *et al.*, 1990; Kuhara *et al.*, 1991; Downing *et al.*, 1995b), pero poco se ha estudiado sobre el efecto de la suplementación de fuentes de ácidos grasos poliinsaturados como en la especie bovina.

Las investigaciones realizadas en ganado bovino en relación con la suplementación con fuentes de ácidos grasos saturados y/o poliinsaturados han reportado efectos diferenciales en la función ovárica y uterina, modificando la tasa de ovulación y preñez (Mattos *et al.*, 2000). En este sentido, se ha identificado que el ácido linoléico, es uno de los ácidos grasos poliinsaturados con mayor efecto sobre la síntesis y secreción de gonadotropinas y hormonas

esteroidales, el crecimiento y desarrollo de folículos y cuerpos lúteos en cada ciclo estral, así como en la calidad de ovocitos y embriones. Sin embargo, la suplementación de este tipo de compuestos debe considerar que el metabolismo ruminal modifica en gran medida el perfil de ácidos grasos de los ingredientes de la dieta (Beam *et al.*, 2000), que puede estar disponible para la absorción intestinal y su posterior utilización a nivel de tejido. Así, la respuesta en el comportamiento reproductivo por efecto de la suplementación con ácidos grasos está en función de las propiedades de la fuente empleada.

Las investigaciones desarrolladas se han basado en la inclusión en la dieta de fuentes protegidas mediante métodos químicos, como el Megalac®, que la mayoría de las veces son caras, o de fuentes protegidas en forma natural, representadas principalmente por las semillas enteras de oleaginosas y algunos otros vegetales y que generalmente son más baratas. En este sentido, el perfil de ácidos grasos (alto contenido de ácido linoléico) y la protección natural que presenta la semilla de algodón contra el metabolismo ruminal, la ha convertido en un ingrediente de uso común en las dietas de ganado bovino para mejorar el comportamiento reproductivo.

El objetivo del presente estudio fue evaluar el efecto de la suplementación con diferentes niveles de ácidos grasos poliinsaturados (linoléico), proporcionado por la semilla de algodón, en la concentración plasmática, la actividad ovárica y el comportamiento reproductivo de ovejas Criollas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Localización y clima

El estudio se desarrolló durante los meses de enero a junio de 2007 en la Granja Experimental de la Universidad Autónoma Chapingo (UACH), ubicada en Chapingo, Estado de México (19° 29' latitud norte y 98° 53' longitud oeste), a una altitud de 2250 m. De acuerdo con la clasificación climática de Köppen modificada por García (1981), el clima es del tipo Cb(w₀)(w)(i')g, que se describe como templado subhúmedo, el más seco de los subhúmedos, con poca oscilación de temperaturas medias mensuales; la diferencia entre el mes más caliente (mayo) y el más frío (enero) es de 6.1 °C, presenta lluvias en verano con una precipitación media de anual de 636.5 mm.

Animales y manejo previo

Se utilizaron 72 ovejas Criollas, con una condición corporal de 2.5 a 3, basada en la escala de 1 a 5 propuesta por Russell (1984) (1=emaciada y 5=obesa) y con diferente número de parto, a las que se desparasitó con ivermectina adicionada con vitaminas (1 mL 50 kg PV⁻¹, Virbamec ADE Fuerte^{MR}) vía subcutánea.

Alimentación

Las ovejas fueron asignadas al azar a uno de cuatro grupos (n=18), que recibieron una dieta conteniendo 0, 6, 12 ó 18% de semilla de algodón (SA0, SA6, SA12 y SA18) como fuente de ácidos grasos poliinsaturados. Las dietas fueron formuladas para aportar el mismo nivel de energía y proteína (Cuadro 1) para ovejas en empadre según recomendaciones del NRC (1985) y se ofrecieron dos veces por día (8:00 y 15:00 horas), durante 19 días, 7 de los cuales correspondieron a la fase de adaptación y los 12 días restantes a la fase experimental. Durante este tiempo los animales tuvieron libre acceso a agua limpia. El alimento ofrecido y rechazado fue muestreado aleatoriamente en cada tratamiento para análisis posteriores en laboratorio. Los animales fueron

pesados al inicio (PV inicial) y al final (PV final) de la fase de suplementación para determinar el cambio de peso vivo (CPV).

Cuadro 1. Dietas experimentales con diferente nivel de ácidos grasos poliinsaturados en la dieta.

Ingrediente (% Base seca)	Tratamiento ¹			
	SA0	SA6	SA12	SA18
Heno de alfalfa	31.32	31.22	30.62	29.52
Paja de avena	23.75	25.73	27.20	29.66
Sorgo molido	32.60	26.58	21.60	16.14
Pasta de soya	6.99	4.98	2.98	0.99
Semilla de algodón	0.00	6.18	12.32	18.41
Mezcla mineral	1.13	1.12	1.12	1.11
Melaza	4.21	4.20	4.18	4.17
Composición energética y proteínica				
Materia seca (%)	89.08	89.27	89.45	89.78
Energía metabolizable (Mcal/kg)	2.41	2.41	2.46	2.46
Extracto etéreo (%)	2.33	3.38	4.43	5.48
Proteína cruda (%)	14.26	14.29	14.20	14.26
Perfil de ácidos grasos, % del extracto etéreo				
Ácido palmítico (C16:0)	11.65	13.29	15.30	18.52
Ácido esteárico (C18:0)	0.73	1.15	1.38	1.52
Ácido oleico (C18:1)	14.69	14.98	15.29	15.42
Ácido linoléico (C18:2)	23.36	30.83	35.09	37.69
Ácido linolénico (C18:3)	7.03	4.82	3.57	2.75
Ácido araquidónico (C20:4)	0.69	0.82	0.88	0.91

¹ SA0, SA6, SA12, SA18 = dieta con 0, 6, 12 y 18% de semilla de algodón.

Manejo reproductivo

Las ovejas fueron sincronizadas para presentación del estro mediante la colocación de una esponja intravaginal impregnada con 40 mg de acetato de fluorogestona (FGA, Chronogest^{MR}), 10 días después de la inserción de la esponja se aplicaron 0.075 mg de D-cloprostenol (Prosolvín^{MR}) por vía intramuscular. Las esponjas fueron retiradas el día 12 y 24 horas después se inició la detección de celos con la ayuda de 4 machos provistos de un mandil a

intervalos de 6 horas durante 4 días para determinar la incidencia (INC) y distribución (DIST) de celos. Las ovejas en celo fueron inseminadas artificialmente por laparoscopia 24 horas después, previo a la inseminación se determinó el diámetro del folículo preovulatorio (DIAFP), del segundo folículo más grande (DIASF) y el número de folículos grandes (FOLG, >4.0 mm), medianos (FOLM, 3.0 a 4.0 mm) y pequeños (FOLP, <3.0 mm), empleando un ultrasonido (Sonovet 600®; Universal Medical Systems, Inc.) equipado con un transductor rectal de 7.0 MHz. En el día 10 postinseminación se determinó la tasa de ovulación (TO) mediante ultrasonografía rectal contando el número de cuerpos lúteos visibles en la superficie de los ovarios, al mismo tiempo se midió el diámetro del cuerpo lúteo (DACL). A partir del día 14 postinseminación se introdujo en cada grupo de ovejas un macho provisto de un mandil para determinar la tasa de no retorno a celo (TNR) y el día 45 se realizó el diagnóstico de gestación mediante ultrasonografía abdominal empleando un ultrasonido (Sonovet 600®; Universal Medical Systems, Inc.) equipado con un transductor de 3.5 MHz, para determinar la tasa de gestación (TG). Al momento del parto se determinó la prolificidad (PROL).

Obtención de muestras y análisis de muestras de alimento y plasma.

El alimento ofrecido y rechazado fue analizado para determinar su valor nutritivo mediante la metodología descrita por la Association of Official Analytical Chemists (1990) y el perfil de ácidos grasos por transesterificación directa (Whitney *et al.*, 1999). Para determinar la concentración de ácidos grasos en plasma se obtuvieron muestras de sangre de 5 ovejas de cada tratamiento cada tercer día mediante punción directa de la vena yugular utilizando agujas y tubos vacutainer nuevos y sin anticoagulante, los cuales fueron colocados dentro de un termo con bolsas conteniendo congelante. Posteriormente, las muestras fueron centrifugadas a 3000 rpm durante 15 minutos para la obtención del plasma, el cual se colectó en tubos de vidrio y almacenó a -4 °C para la determinación de la concentración de ácidos grasos.

Los ácidos grasos presentes en plasma fueron separados del resto de los componentes mediante una mezcla de cloroformo:hexano (2:1), previa precipitación de las proteínas con ácido tricloroacético al 10%, posteriormente se metilaron con hidróxido de trimetilsulfonio y fueron sometidas a cromatografía de gases (Perkin Elmer Autosystem Gas Chromatograph). Las condiciones de temperatura fueron de 150 °C para el horno, 250 °C para el inyector y de 260 °C para el detector, el tiempo de cada determinación fue de 26 minutos. Para la identificación de los ácidos grasos se utilizaron estándares purificados (Sigma-Aldrich Co., Steinheim, Germany).

Análisis estadístico

Los datos fueron analizados mediante SAS (2001) utilizando un diseño completamente al azar, sin emplear covariables, pues se realizó un análisis previo sobre TO y PROL, sin encontrar efecto significativo del peso vivo o número de parto. Las variables INC, TNR y TG se analizaron por el procedimiento CATMOD; DIST se analizó mediante la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis; y PV final, CPV, DIAFP, DIASF, FOLG, FOLM, FOLP, TO, DIACL y PROL mediante el procedimiento GLM. La variable TG también fue analizada mediante regresión cuadrática para determinar el nivel máximo de inclusión de SA en la dieta.

El efecto del tratamiento sobre la concentración plasmática de ácidos grasos se analizó mediante el procedimiento MIXED para medidas repetidas incluyendo como fuentes de variación el tratamiento, el día de muestreo y la interacción tratamiento x día de muestreo. El animal fue el efecto aleatorio anidado dentro del tratamiento.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Peso vivo

El PV inicial y final, así como el CPV fueron similares entre tratamientos (Cuadro 2), como se esperaba pues las dietas fueron formuladas en forma isoenergética e isoproteínica para una misma ganancia de peso y así evitar efectos confundidos sobre las variables reproductivas evaluadas.

Cuadro 2. Peso vivo (PV) y cambio de PV (CPV) de ovejas Criollas suplementadas antes del empadre con ácido linoléico¹.

Parámetro	Tratamiento ²				P
	SA0	SA6	SA12	SA18	
PV inicial (kg)	34.75±0.18	34.50±0.18	34.94±0.18	34.50±0.18	---
PV final (kg)	35.88±0.18 ^a	35.71±0.18 ^a	36.08±0.18 ^a	35.73±0.18 ^a	0.42
CPV (kg)	1.13±0.07 ^a	1.21±0.07 ^a	1.14±0.07 ^a	1.23±0.07 ^a	0.63

¹ Media ± error estándar.

² SA0, SA6, SA12, SA18 = dieta con 0, 6, 12 y 18% de semilla de algodón.

^a Medias con diferente literal en la misma hilera son diferentes (p<0.05).

Consumo y concentración plasmática de ácidos grasos poliinsaturados

El consumo de los ácidos grasos palmítico, esteárico, oleico y linoléico, durante la fase experimental, fue mayor (p<0.01) conforme se incrementó el nivel de SA en la dieta (Cuadro 3), lo que no se observó para el caso del ácido linolénico y araquidónico (p>0.05). En el Cuadro 4 se presentan las concentraciones plasmáticas de ácidos grasos al día 0 y 19, las que en el caso del ácido palmítico, esteárico, oleico y linoléico fueron afectadas por el tratamiento (p<0.01), lo que no se observó en el caso del ácido linolénico y araquidónico (p>0.05). En esta variable también se encontró una interacción tratamiento x día (p<0.01) para el caso del ácido esteárico, linoléico y araquidónico. A partir del perfil plasmático de ácidos grasos determinado en el presente experimento puede observarse que dicho perfil no es un reflejo del perfil de la dieta.

Cuadro 3. Consumo de ácidos grasos poliinsaturados (g día⁻¹) por ovejas Criollas suplementadas antes del empadre.

Ácido Graso	Tratamiento ¹				P
	SA0	SA6	SA12	SA18	
Palmítico	3.04 ^a	5.70 ^b	8.57 ^c	11.86 ^d	0.0001
Estearico	0.18 ^a	0.45 ^b	0.69 ^c	0.96 ^d	0.0001
Oleico	3.85 ^a	5.59 ^b	7.58 ^c	9.87 ^d	0.0001
Linoléico	6.39 ^a	11.48 ^b	17.89 ^c	25.45 ^d	0.0001
Linolénico	1.73 ^a	1.78 ^a	1.79 ^a	1.80 ^a	0.3124
Araquidónico	0.18 ^a	0.31 ^a	0.44 ^a	0.59 ^a	0.2419

¹ SA0, SA6, SA12, SA18 = dieta con 0, 6, 12 y 18% de semilla de algodón.

^{a,b,c,d} Medias con diferente literal en la misma hilera son diferentes (p<0.05).

Cuadro 4. Concentración de ácidos grasos en plasma (µg µl⁻¹) de ovejas Criollas suplementadas con ácidos grasos poliinsaturados antes del empadre.

Ácido Graso	Día	Tratamiento ¹			
		SA0	SA6	SA12	SA18
Palmítico	0	0.27±0.04	0.28±0.04	0.24±0.04	0.34±0.04
	19	0.46±0.04 ^a	0.48±0.04 ^a	0.64±0.04 ^b	0.69±0.04 ^c
Estearico	0	0.02±0.01	0.04±0.01	0.03±0.01	0.03±0.01
	19	0.04±0.01 ^a	0.07±0.01 ^b	0.10±0.01 ^b	0.09±0.01 ^b
Oleico	0	0.34±0.07	0.33±0.07	0.37±0.07	0.39±0.07
	19	0.73±0.07 ^a	1.02±0.07 ^b	1.05±0.07 ^b	1.06±0.07 ^b
Linoléico	0	0.56±0.04	0.85±0.08	0.75±0.08	0.66±0.08
	19	1.29±0.04 ^a	1.60±0.08 ^b	1.43±0.08 ^b	1.53±0.08 ^b
Linolénico	0	0.08±0.01	0.07±0.01	0.09±0.01	0.07±0.01
	19	0.14±0.01 ^a	0.11±0.01 ^b	0.15±0.01 ^a	0.09±0.01 ^b
Araquidónico	0	0.02±0.001	0.02±0.001	0.02±0.001	0.02±0.001
	19	0.03±0.001 ^a	0.03±0.001 ^a	0.02±0.001 ^b	0.02±0.001 ^b

¹ SA0, SA6, SA12, SA18 = dieta con 0, 6, 12 y 18% de semilla de algodón.

^{a,b,c} Medias con diferente literal en la misma hilera son diferentes (p<0.05).

Los resultados obtenidos en este experimento por efecto de los tratamientos concuerdan con los publicados por Filley *et al.* (2000), quienes encontraron efecto significativo (p<0.01) del tratamiento en la concentración de ácido esteárico y linoléico principalmente, en el plasma de vaquillas para carne suplementadas con ácidos grasos poliinsaturados, mientras que Scholljegerdes

et al. (2007) no observaron la misma respuesta y registraron en cambio una interacción tratamiento x día en la concentración de ácido esteárico y linoléico al suplementar vacas para carne con una fuente de ácido linoléico, como se observó en el presente experimento. Investigaciones previas han reportado que cuando el aporte de ácidos grasos se incrementa en la dieta, el aporte de ácido linoléico a nivel intestinal se incrementa (Scholljegerdes *et al.*, 2004; Archibeque *et al.*, 2005).

Se ha postulado que los rumiantes conservan los ácidos grasos esenciales para las funciones en los que se demandan (Moore *et al.*, 1969), para ello incrementan la retención plasmática de tales ácidos grasos como estrategia para hacerlos disponibles (Scholljegerdes *et al.*, 2007), mientras que el resto de ellos tienden a estar en equilibrio con el contenido de ácidos grasos en los tejidos (Moore *et al.*, 1969). En este sentido, Scholljegerdes *et al.* (2007), no encontraron efecto significativo ($p>0.05$) del consumo de un suplemento proporcionado a vacas para carne con alto contenido de ácido oleico en la concentración plasmática del mismo ácido. Lo anterior explicaría en parte los resultados obtenidos en el presente experimento, pues se observó un incremento en la concentración plasmática de ácido linoléico, pero también en el resto de los ácidos grasos no esenciales difiriendo de lo reportado en la literatura, lo que puede estar en función de la especie animal y a la diferencia en la demanda de estos nutrientes, afectada por el estado fisiológico, pues se han utilizado vacas lactantes, mientras que las ovejas empleadas en el presente experimento no lo estaban.

Por otra parte, los resultados observados en las concentraciones plasmáticas de ácido linoléico y ácido araquidónico, concuerdan con lo reportado por Filley *et al.* (2000), quienes encontraron que la suplementación en vaquillas para carne con sales cálcicas de ácidos grasos, incrementó la concentración plasmática de ácido linoléico mientras que la del ácido araquidónico disminuyó. Staples *et al.* (1998) mencionan al respecto que el ácido linoléico puede afectar su elongación a ácido araquidónico mediante inhibición competitiva por las

enzimas implicadas en este proceso, mientras que Kaduce *et al.* (1982), mencionan que el exceso de ácido linoléico origina que éste sea convertido a ácido eicosadienoico (C20:2) en lugar de araquidónico. Lo anterior puede establecer las bases para explicar la disminución en la concentración plasmática de ácido araquidónico en SA12 y SA18.

Incidencia y momento de celo

La INC no fue influida ($p>0.05$) por el nivel de ácido linoléico en la dieta, observándose que en promedio el 89.14% de las ovejas mostraron signos de celo (Cuadro 5). Sin embargo, los mayores valores porcentuales se obtuvieron con SA6 y SA12, siendo de 94.4% en ambos casos.

Cuadro 5. Incidencia de celos en ovejas Criollas suplementadas con ácidos grasos poliinsaturados antes del empadre.

Parámetro	Tratamiento ¹				P
	SA0	SA6	SA12	SA18	
Número de animales en celo	16/18	17/18	17/18	14/18	
Incidencia de celos (%)	88.89 ^a	94.44 ^a	94.4 ^a	77.77 ^a	0.34

¹ SA0, SA6, SA12, SA18 = dieta con 0, 6, 12 y 18% de semilla de algodón.

^a Medias con diferente literal en la misma hilera son diferentes ($p<0.05$).

Estudios previos reportan en ovejas valores variables para la INC por efecto de la suplementación previa al empadre empleando diferentes ingredientes. Así, los resultados obtenidos en el presente experimento son mayores que los reportados al suplementar ovejas antes del empadre con una dieta a base de harina de algodón (Abu El-Ella, 2006), concentrado (Rekik *et al.*, 2007) o una dieta a base de maíz amarillo molido (Rodríguez *et al.*, 2007), pero similares a los publicados por Méndez (2007) en ovejas suplementadas con glicerol antes del empadre. Sin embargo, en todos los casos se ha encontrado un efecto favorable sobre la actividad estral, lo mismo que en ganado bovino al

suplementar con fuentes de ácidos grasos. En este sentido, Scott *et al.* (1995) encontraron que el consumo por vacas Holstein de una dieta que incluyó sales cálcicas de aceite de palma incrementó la incidencia de celos comparativamente con vacas control (71.4 y 65.6%; $p < 0.10$). Los resultados obtenidos sugieren una mejora en este parámetro por efecto del alto contenido de energía en las dietas debido a que su restricción prolonga el periodo de inhibición de secreción de hormona luteinizante (LH) por la retroalimentación negativa de los estrógenos en el hipotálamo (Day *et al.*, 1986; Hileman *et al.*, 1999), lo que según Currie *et al.* (1991), Gordon (1999) y Malpoux *et al.* (1993) mantiene una secreción tónica o basal para las dos hormonas sin que se produzca el pico de LH asociado a la manifestación de celo. Sin embargo, la disminución en la INC observada en SA18 puede deberse al efecto del gossypol, pigmento presente en la semilla de algodón que a altas concentraciones inhibe la esteroidogénesis ovárica (Zirkle *et al.*, 1988; Gu *et al.*, 1990; Lin *et al.*, 1994; Brocas *et al.*, 1997), lo que pudo haber afectado la actividad estral de las ovejas generando la menor incidencia de celos.

Distribución de celos

En cuanto a la DIST, se obtuvieron diferencias ($p < 0.01$; Cuadro 6), observándose que casi la totalidad de las ovejas asignadas a los tratamientos SA0, SA6 y SA12, manifestaron signos de celo en un intervalo de 12 horas y a partir de las 48 horas después de la remoción de la esponja, mientras que en aquellas que recibieron los tratamientos SA0 y SA18, dicho intervalo fue de 18 horas a partir de las 54 horas después de retirada la esponja.

El efecto de la suplementación con SA sobre la DIST se debe a que la inclusión de fuentes de grasa en la dieta incrementan las concentraciones circulantes de progesterona como lo publicaron Lammoglia *et al.* (1996), lo que disminuye su tasa de desaparición (Hawkins *et al.*, 1995), esto puede ocasionar un retraso en la manifestación del celo. Por otra parte, la suplementación con fuentes de grasa se ha asociado con una disminución en los niveles de estrógenos en la

circulación (Oldick, 1997; Hightshoe *et al.*, 1991) y en el líquido folicular (Ryan *et al.*, 1992), lo que puede tener un efecto importante en la manifestación del estro, pues los estrógenos son responsables de la manifestación de los signos de celo al antagonizar el efecto de la progesterona (El Shamaa *et al.*, 2003). Lo anterior, aunado al incremento probable en el consumo de gossipol conforme se eleva el nivel de SA en la dieta y su efecto negativo sobre la esteroidogénesis (Zirkle *et al.*, 1988; Gu *et al.*, 1990; Lin *et al.*, 1994; Brocas *et al.*, 1997), pudo haber afectado la DIST en las ovejas asignadas al tratamiento SA18.

Cuadro 6. Distribución de celos en ovejas Criollas suplementadas con ácidos grasos poliinsaturados antes del empadre.

Tratamiento ¹	Distribución de celos (no.)					Promedio $\pm$ e.e ²
	48h	54h	60h	66h	72h	
SA0 ^b	2/16	2/16	12/16			57.75 $\pm$ 1.16
SA6 ^b	5/17	6/17	6/17			54.35 $\pm$ 1.13
SA12 ^b	2/17	5/17	10/17			56.82 $\pm$ 1.13
SA18 ^a		2/14	6/14	5/14	1/14	62.14 $\pm$ 1.24

¹ SA0, SA6, SA12, SA18 = dieta con 0, 6, 12 y 18% de semilla de algodón.

² e.e = error estándar.

^{a,b} Tratamientos con diferente literal difieren significativamente ($p < 0.05$)

Actividad folicular

El diámetro del folículo preovulatorio y del segundo folículo más grande fueron mayores (4.15 ± 0.14 y 2.91 ± 0.12 mm; $p < 0.01$) en las ovejas asignadas al tratamiento SA12, que los observados en las ovejas que recibieron los tratamientos SA0 (3.31 ± 0.15 y 2.47 ± 0.12 mm), SA6 (3.56 ± 0.14 y 2.38 ± 0.12 mm) y SA18 (3.50 ± 0.16 y 2.43 ± 0.13 mm), como se presentan en la Figura 2. En la Figura 3 se muestra el promedio de folículos por tamaño al momento de la inseminación artificial. Se observaron diferencias ($p < 0.01$) entre SA12 y el resto de los tratamientos para el número de folículos grandes (> 4 mm), mientras que el número de folículos medianos (3.0 a 4.0 mm) y pequeños (< 3.0 mm) no fueron diferentes ($p > 0.05$).

Los resultados concuerdan con lo publicado por Herrera *et al.* (2001), quienes encontraron diferencias ($p<0.05$) entre el número de folículos grandes de ovejas suplementadas con aceite de maíz como fuente de ácido linoléico y ovejas alimentadas con una dieta control (1.1 ± 0.5 y 0.5 ± 0.11), no así en la población folicular de tamaño mediano y pequeño. En contraste, Cansino (2004) no encontró diferencias en el número de folículos grandes medianos o pequeños al suplementar ovejas empleando la misma fuente de ácido linoléico que Herrera *et al.* (2001).

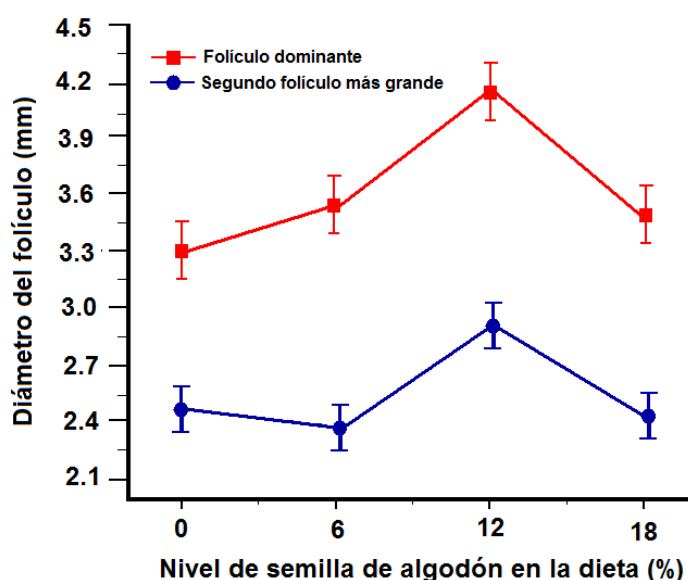


Figura 2. Diámetro del folículo preovulatorio y del segundo folículo más grande en ovejas Criollas suplementadas con ácidos grasos poliinsaturados antes del empadre.

Diversas investigaciones han reportado un efecto favorable de la inclusión de fuentes de ácidos grasos poliinsaturados en la dieta de rumiantes sobre la actividad ovárica (Sklan *et al.*, 1991; Lucy *et al.*, 1993; Beam y Butler, 1997; Staples *et al.*, 1998), y se ha asociado un efecto positivo de los ácidos grasos poliinsaturados, particularmente del ácido linoléico en el número y/o tamaño del folículo preovulatorio (Hightshoe *et al.*, 1991; Lucy *et al.*, 1991a,b; Thomas *et al.*, 1997; De Fries *et al.*, 1998; Robinson *et al.*, 2002). Los resultados del presente experimento concuerdan con lo reportado en la literatura, aunque la

disminución del diámetro del folículo preovulatorio en SA18, puede deberse a un incremento de gósipol en la dieta, lo que según Lin *et al.* (1994) tiene repercusiones negativas en la actividad de las células foliculares de la granulosa, afectando probablemente el desarrollo del folículo preovulatorio.

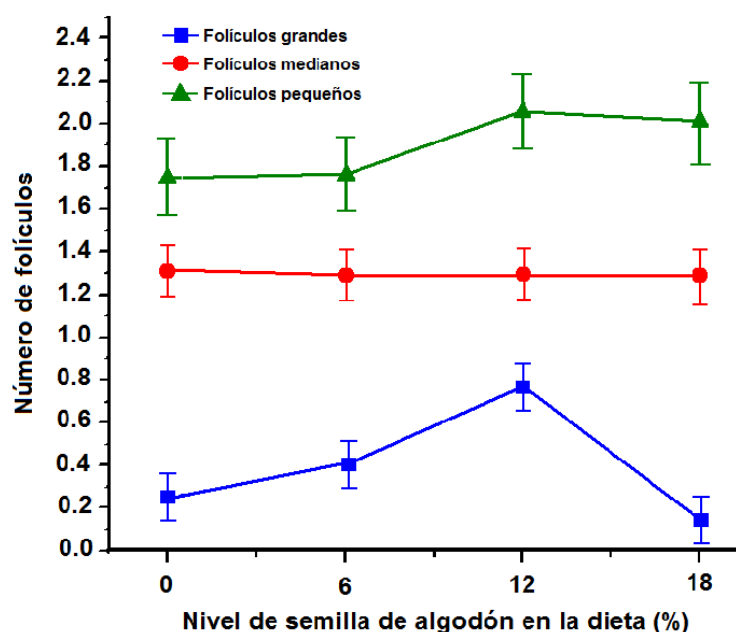


Figura 3. Número de folículos grandes, medianos y pequeños en ovejass Criollas suplementadas con ácidos grasos poliinsaturados antes del empadre.

Tasa de ovulación

La TO no fue afectada por el nivel de inclusión de semilla de algodón en la dieta ($p > 0.05$, Cuadro 7). El promedio de cuerpos lúteos oveja⁻¹ fue de 1.17, similar a la TO reportada en ovejass del mismo genotipo (1.04 cuerpos lúteos oveja⁻¹) por Núñez (1999). Los resultados obtenidos difieren de lo reportado por Herrera-Camacho *et al.* (2008), quienes publicaron que al superovular ovejass Pelibuey suplementadas con aceite de maíz como fuente de LA, la respuesta en la TO fue diferente ($p < 0.05$) al compararla con la obtenida en ovejass control (14.73 ± 1.87 y 10.73 ± 1.42).

El DIACL fue diferente ($p<0.05$) entre tratamientos, observándose la mayor respuesta en SA12 (Cuadro 7). Lo anterior concuerda con Garcia-Bojalil *et al.* (1998), quienes reportaron que la suplementación de vacas con una fuente de LA, desarrollaron cuerpos lúteos con un diámetro mayor en comparación con vacas control, lo que se debe a que la suplementación con fuentes de ácidos grasos poliinsaturados incrementa el tamaño del folículo dominante (Lucy *et al.*, 1993; Staples *et al.*, 1998; Robinson *et al.*, 2002) y del cuerpo lúteo (Vasconcelos *et al.*, 2001).

Cuadro 7. Tasa de ovulación y tamaño del cuerpo lúteo en ovejas Criollas suplementadas con ácidos grasos poliinsaturados antes del empadre.

Parámetro	Tratamiento ¹				P
	SA0	SA6	SA12	SA18	
Tasa de ovulación (Media $\pm$ e.e ²)	1.13 $\pm$ 0.10 ^a	1.24 $\pm$ 0.10 ^a	1.24 $\pm$ 0.10 ^a	1.07 $\pm$ 0.11 ^a	0.55
Diámetro del cuerpo lúteo (mm, Media $\pm$ e.e ²)	5.31 $\pm$ 0.15 ^{ab}	5.32 $\pm$ 0.14 ^{ab}	5.71 $\pm$ 0.14 ^a	5.04 $\pm$ 0.16 ^b	0.02

¹ SA0, SA6, SA12, SA18 = dieta con 0, 6, 12 y 18% de semilla de algodón.

² e.e= error estándar.

^{a,b} Medias con diferente literal en la misma hilera son diferentes ($p<0.05$).

El promedio general en la TO obtenida en el presente experimento, es menor a la reportada por diferentes autores en ovejas de otras razas por efecto de la suplementación antes del empadre (Rodríguez *et al.*, 1996; Nottle *et al.*, 1997a; Nottle *et al.*, 1997b; Wilkins, 1997; Martínez, 2004; Méndez, 2007) y ello se explica con base en la interacción entre raza y nutrición (Gunn *et al.*, 1991), pues se ha reportado que las razas con baja prolificidad, como la empleada en el presente experimento, tienen una menor capacidad de respuesta en la TO por efecto de la estimulación nutricional antes del empadre, como lo publicaron Lassoued *et al.* (2004) al someter ovejas caracterizadas por Lassoued y Rekik (2001) como no prolíficas (Queue Fine de l'Ouest), prolíficas (D'Man) y de prolificidad promedio (Queue Fine de l'Ouest x D'Man) a distintos protocolos de suplementación nutricional antes del empadre.

Tasa de no retorno a celo

La TNR que se ha adoptado como una medida indirecta de la fertilidad (Miglior *et al.*, 1997), no fue afectada por el nivel de ácido linoléico en la dieta ($P>0.05$; Cuadro 8), presentando los mayores valores en SA6 y SA12; el promedio obtenido fue de 86.8%.

Los resultados obtenidos difieren de lo observado por Abu El-Ella (2006), quien reportó diferencias ($p<0.05$) en la TNR en ovejas suplementadas durante nueve días antes del empadre con un concentrado que incluyó 35% de harina de semilla de algodón comparativamente con ovejas que recibieron una dieta control (50.0 y 100.0 %, respectivamente). En ovejas de pelo, Méndez (2007) reportó valores de 68.18, 55.0, 81.82 y 75.0% ($p<0.05$) en animales control o suplementadas durante ocho días antes del empadre con 100, 200 ó 300 mL de glicerol oveja⁻¹ día⁻¹, respectivamente.

Cuadro 8. Tasa de no retorno a celo en ovejas Criollas suplementadas con ácidos grasos poliinsaturados antes del empadre.

Parámetro	Tratamiento				P
	SA0	SA6	SA12	SA18	
Tasa de no retorno a celo (%)	68.75 ^a	88.24 ^a	94.12 ^a	57.14 ^a	0.06

¹ SA0, SA6, SA12, SA18 = dieta con 0, 6, 12 y 18% de semilla de algodón.

^a Medias en la misma hilera con diferente literal son diferentes ($p<0.05$)

La suplementación con LA tiene efectos benéficos en la calidad de los embriones (Herrera *et al.*, 2001; Cansino, 2004), debido al efecto positivo que este tipo de suplementación tiene sobre la calidad de los ovocitos (Zeron *et al.*, 2001), repercutiendo en la fertilidad. Lo anterior se refleja en la TNR observada en los tratamientos SA6 y SA12, respecto a SA0. Sin embargo, la menor TNR registrada en SA18 podría estar relacionada con la mayor ingestión de gosipol y al efecto adverso de este compuesto sobre la actividad folicular y luteal, así como en la calidad de ovocitos y embriones.

Tasa de gestación

La TG no presentó una respuesta lineal ($P=0.9420$; Cuadro 9), registrándose los mayores valores en SA6 y SA16. Sin embargo, al realizar un análisis de regresión cuadrática se observó un efecto significativo ($P=0.04$) de la inclusión de diferentes niveles de SA en la dieta, como se observa en la Figura 3. Resultados similares fueron publicados por Williams (1996) y Thomas y Williams (1996), quienes mencionan que el comportamiento reproductivo se mejora en rumiantes cuando son suplementados con fuentes de grasa. Los resultados parecen estar relacionados al tamaño del cuerpo lúteo observado, que está relacionado directamente con la capacidad de secreción de progesterona y la tasa de preñez (Staples *et al.*, 1997; Vasconcelos *et al.*, 2001; Robinson *et al.*, 2002).

Cuadro 9. Tasa de gestación en ovejas Criollas suplementadas con ácidos grasos poliinsaturados antes del empadre.

Parámetro	Tratamiento ¹				P
	SA0	SA6	SA12	SA18	
Tasa de gestación, %	62.50 ^a	70.60 ^a	70.60 ^a	64.30 ^a	0.94

¹ SA0, SA6, SA12, SA18 = dieta con 0, 6, 12 y 18% de semilla de algodón.

^a Medias en la misma hilera con diferente literal son diferentes ($p<0.05$).

La TG promedio fue de 67.19%, similar a la reportada por Méndez (2007) en ovejas Pelibuey suplementadas durante ocho días con 100, 200 ó 300 mL de glicerol oveja⁻¹ día⁻¹ y Wilkins (1997) en ovejas Merino suplementadas con 750 g de lupino 9 días antes del empadre e inseminadas intrauterinamente.

La suplementación con diversas fuentes de ácido linoléico, inhibe la síntesis de prostaglandinas (Kaduce *et al.*, 1982; Zevenbergen *et al.*, 1988; Staples *et al.*, 1998; Oldick *et al.*, 1997; Mattos *et al.*, 2000), lo que incrementa la vida media del cuerpo lúteo (Ryan *et al.*, 1995) y mejorar su función, incrementando la tasa de gestación (Staples *et al.*, 1998) y el número de corderos nacidos (Cansino, 2004). Así mismo, se ha reportado un efecto importante de la suplementación

con LA en la fertilidad debido al efecto que tiene en el contenido de LA en la membrana del ovocito y por lo tanto en su calidad (Zeron *et al.*, 2001).

El incremento en la TG observada en los tratamientos SA6 y SA12 es similar a lo reportado en ganado bovino por diversos investigadores, quienes han publicado que la suplementación con ingredientes que son fuentes de ácido linoléico incrementan la tasa de gestación del 5 al 25% (Robinson *et al.* 2002; Juchem *et al.* 2004, Santos *et al.*, 2004). Sin embargo, el efecto en la disminución de la TG en ovejas que recibieron el tratamiento SA18 pudiera deberse a que al incrementar el nivel de SA en la dieta se ha observado un incremento en la concentración sanguínea de gosipol (Santos *et al.*, 2003; Mena *et al.*, 2004), un pigmento presente en la semilla de algodón que es tóxico para los rumiantes y que afecta negativamente la fertilidad, como ha sido documentado en ganado lechero (Lindsey *et al.*, 1980; Arieli, 1998). También se ha reportado que bajo condiciones *in Vitro* el gosipol tiene un impacto negativo sobre las células foliculares y luteales, ovocitos y embriones afectando su viabilidad y desarrollo (Zirkle *et al.*, 1988; Lin *et al.*, 1994; Brocas *et al.*, 1997; Chenoweth *et al.*, 2000), lo que puede reducir la capacidad de implantación del embrión (Santos *et al.*, 2002; Prieto *et al.*, 2003), afectando negativamente el número de embriones que potencialmente pueden generar un cordero.

La ecuación generada mediante el análisis de regresión ($Y_{ij} = 62.59 + 1.89X_i - 0.1X_i^2 + \epsilon_{ij}$) permitió estimar que la inclusión de SA en un nivel de 9.5% genera la mayor TG (71.51%) (Figura 4).

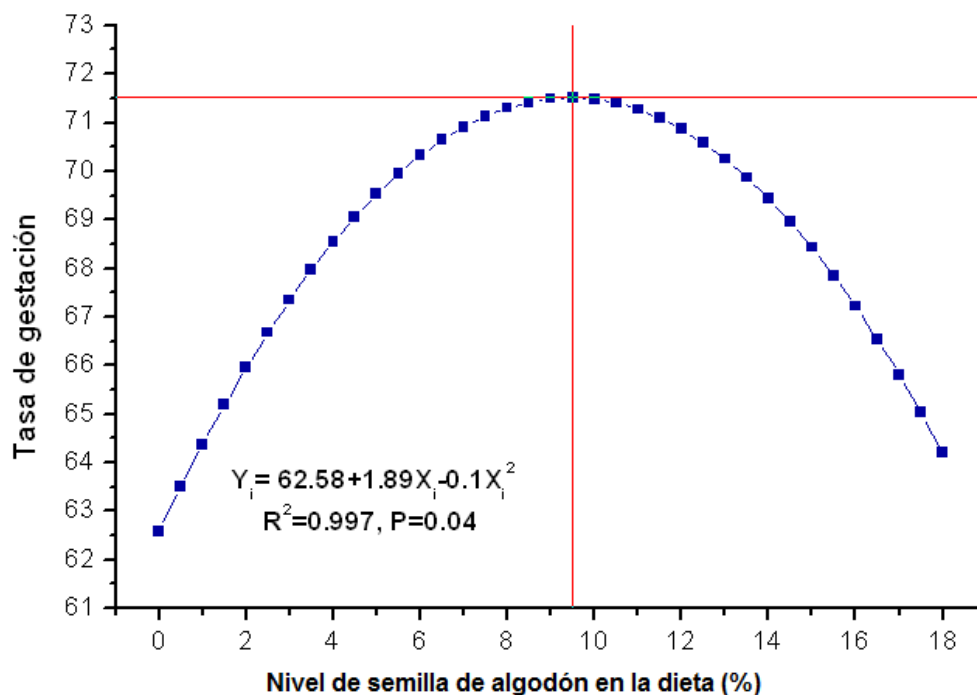


Figura 4. Tasa de gestación en ovejas Criollas suplementadas con ácidos grasos poliinsaturados antes del empadre.

El máximo nivel de inclusión de SA en la dieta que se puede lograr, según la ecuación de regresión, parece estar en correspondencia con lo publicado por Colin-Negrete *et al.* (1996), quienes sugirieron que en ganado bovino para carne el máximo nivel de inclusión de SA en la dieta debe ser del 15% para evitar problemas productivos y reproductivos. La inconsistencia observada entre TNR y la TG se debe a que la primera está influenciada por factores como el ambiente, el animal y el personal (Guaita *et al.*, 1996), lo que influye en la precisión de la detección de celos y el registro de datos (Rycroft y Bean, 1991).

Prolificidad

Los resultados de PROL no presentaron diferencias ($P > 0.05$) por efecto de los tratamientos (Cuadro 10), observándose el mayor valor en las ovejas asignadas al tratamiento SA12.

Estudios previos han reportado resultados variables en la PROL por efecto de la suplementación con fuentes de ácido linoléico. Así, Cansino (2004) reportó que en ovejas Pelibuey suplementadas con aceite de maíz, la prolificidad fue de 1.79, mientras que en ovejas control fue de 1.46. Herrera *et al.* (2003), reportaron que al suplementar ovejas Pelibuey con aceite de maíz o grasa de pollo reportaron una prolificidad de 1.26 y 1.10, respectivamente.

Cuadro 10. Prolificidad en ovejas Criollas suplementadas con ácidos grasos poliinsaturados antes del empadre.

Parámetro	Tratamiento ¹				P
	SA0	SA6	SA12	SA18	
Tasa de gestación, %	1.10 ^a	1.08 ^a	1.17 ^a	1.00 ^a	0.64

¹ SA0, SA6, SA12, SA18 = dieta con 0, 6, 12 y 18% de semilla de algodón.

^a Medias con diferente literal en la misma hilera son diferentes ($p < 0.05$)

Los resultados de PROL obtenidos en el presente trabajo son un reflejo de la TO obtenida, como lo ha postulado Scaramuzzi (1988). Tales resultados pueden explicarse con base en que el genotipo de las ovejas es un factor que determina en gran medida la TO y por lo tanto la PROL, lo que puede limitar el efecto favorable de la suplementación nutricional previa al empadre en dichas variables (Lassoued *et al.*, 2004).

CONCLUSIÓN

La suplementación con ácidos grasos poliinsaturados antes del empadre en ovejas Criollas no afecta la tasa de ovulación ni la prolificidad, pero sí la concentración plasmática de ácidos grasos, la distribución de celos, el tamaño del folículo preovulatorio y el número de folículos grandes, así como el tamaño del cuerpo lúteo y la tasa de gestación. El patrón de respuesta y la ecuación generada sugieren que la semilla de algodón puede incluirse en niveles de 9 a 10% en la dieta, para evitar repercusiones negativas en el comportamiento reproductivo.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen el apoyo de la Universidad Autónoma Chapingo por las facilidades otorgadas del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico brindado durante los estudios de maestría, y del Consejo Mexiquense de Ciencia y Tecnología (COMECYT) por el apoyo económico durante la redacción final de este documento.

LITERATURA CITADA

- Abu El-Ella, A. A. 2006. Response of Barki ewes to treatment with gonadotrophin hormones and energy supplementation (Flushing). Egypt. J. Sheep, Goat and Desert Anim. Sci. 1: 73-88.
- Alonso, A., J. I. 1981. Manejo de la reproducción en el ovino. Ciencia Veterinaria 3: 433-461.
- Archibeque, S. L., D. K. Lunt, C. D. Gilbert, R. K. Tume, and S. B. Smith. 2005. Fatty acid indices of stearyl-CoA desaturase do not reflect actual stearyl-CoA desaturase enzyme activities in adipose tissues of beef steers finished with corn-, flaxseed-, or sorghum-based diets. J. Anim. Sci. 83: 1153-1166.
- Arieli, A. 1998. Whole cottonseed in dairy cattle feeding: A review. Anim. Feed. Sci. Technol. 72: 97-110.
- Association of Official Analytical Chemists (AOAC). 1990. Official Methods of Analysis. 15th Edition. Association of Official Analytical Chemists. Arlington, VA. U. S.A. 1141 p.
- Beam, S., and W. Butler. 1997. Energy balance and ovarian follicle development prior to the first ovulation postpartum in dairy cows receiving three levels of dietary fat. Biol. Reprod. 56: 133-142.
- Beam, T. M., T. C. Jenkins, P. J. Moate, R. A. Kohn, and D. L. Palmsquit. 2000. Effects of amount and source of fat on the rates of lipolysis and biohydrogenation of fatty acids in ruminal contents. J. Dairy Sci. 83: 2564 - 2573.
- Brocas, C., R., M. F. Rivera, F. L. Paula-Lopes, R. McDowell, M. C. Calhoun, C. R. Staples, N. S. Wilkinson, A. J. Boning, P. J. Chenoweth, and P. J. Hansen. 1997. Deleterious actions of gossypol on bovine spermatozoa, oocytes, and embryos. Biol. Reprod. 57: 901-907.
- Cansino, A. G. R. 2004. Efecto de la suplementación grasa sobre la calidad de oocitos y embriones de ovejas de pelo. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Yucatán. Yucatán, México. 143 p.

- Chenoweth, P. J., C. C. Chase Jr., C. A. Risco, and R. E. Larsen. 2000. Characterization of gossypol-induced sperm abnormalities in bulls. *Theriogenology* 53: 1193-1203.
- Colin-Negrete J., H. E. Kiesling, T. T. Ross, and J. F. Smith. 1996. Effect of whole cottonseed on serum constituents, fragility of erythrocyte cells, and reproduction of growing Holstein heifers. *J. Dairy Sci.* 79: 2016-2023.
- Currie, W. D., S. J. Cook, and N. C. Rawlings. 1991. LH secretion in ovariectomized ewes: effects of morphine and ovarian steroid interactions with naloxone during the breeding season and anestrus. *Can. J. Anim. Sci.* 71: 333-342.
- Day, M. L., K. Imakawa, D. D. Zalesky, R. J. Kittok, and J. E. Kinder. 1986. Effects of restriction of dietary energy intake during the prepubertal period on secretion of luteinizing hormone and responsiveness of the pituitary to luteinizing hormone-releasing hormone in heifers. *J. Anim. Sci.* 62: 1641-1648.
- De Fries, C. A., D. A. Neuendorff, and R. D. Randel. 1998. Fat supplementation influences postpartum reproductive performance in Brahman cows. *J. Anim. Sci.* 76: 864-870.
- Downing, J. A., J. Joss, P. Connell, and R. J. Scaramuzzi. 1995a. Ovulation rate and the concentrations of gonadotrophic and metabolic hormones in ewes fed lupin grain. *J. Reprod. Fertil.* 103: 137-145.
- Downing, J. A., J. Joss, P. Connell, and R. J. Scaramuzzi. 1995b. A mixture of the branched chain amino acids leucine, isoleucine and valine increases ovulation rate in ewes when infused during the luteal phase of the oestrous cycle: An effect that may be mediated by insulin. *J. Endocrinol.* 145: 315-323.
- El-Shamaa, I. S., A. A. Sallam, and Abd El Razek, I. M. 2003. Effect of prostaglandin F_{2α} dosage and route of administration on estrus induction in Romanov crossbred ewes during the end of breeding season. *J. Agric. Res. Tanta Univ.* 29: 387-398.

- Filley, S. J., Turner, H. A., and F. Stormshak. 2000. Plasma fatty acids, prostaglandin F₂ α metabolite, and reproductive response in postpartum heifers fed rumen bypass fat. *J. Anim. Sci* 78: 139-144.
- García, E. 1988. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 246 p.
- Gordon, I. 1999. Controlled reproduction in sheep and goat. CAB Publishing. Wallingford, U. K. 450 p.
- Gu, Y., C. J. Chang, Y. Rikihisa, and Y. C. Lin. 1990. Inhibitory effect of gossypol on human chorionic gonadotropin (hCG)-induced progesterone secretion in cultured bovine luteal cells. *Life Sci.* 47: 407-414.
- Guaita, N., F. Pizzi, A. Caroli, and G. Pagnacco. 1996. Non-return rates variability in dairy bulls. 47th Annual Meeting of the European Association for Animal Production. August 25-29. Lillehammer, Norway. pp: 165.
- Gunn, R. G., T. J. Maxwell, D. A. Sim, J. R. Jones, and M. E. James. 1991. The effect of level of nutrition prior to mating on the reproductive performance of ewes of two Welsh breeds in different levels of body condition. *Anim. Prod.* 52: 157-163.
- Hawkins, D. E., K. D. Niswender, G. M. Oss, C. L. Moeller, K. G. Odde, H. R. Sawyer, and G. D. Niswender. 1995. An increase in serum lipids increases luteal lipid content and alters the disappearance rate of progesterone in cows. *J. Anim. Sci.* 73: 541-545.
- Herrera, C. J. F. J. A. Quintal, V. J. C. Ku, A. M. M. Aguayo y L. G. Williams. 2001. Dinámica folicular y concentración sérica de lípidos en ovejas Pelibuey suplementadas con ácidos grasos poliinsaturados en al dieta. II Congreso Latinoamericano de Especialistas en Pequeños Rumiantes y Camélidos Sudamericanos. XI Congreso Nacional de Producción Ovina. Del 22 al 25 de mayo. Mérida, Yucatán, México.
- Herrera, C. J., F. J. A. Quintal, J. V. C. Ku, and L. G. Williams. 2003. Efecto de la adición de ácidos grasos poliinsaturados sobre la dinámica folicular, tasa de gestación y respuesta ovárica en ovejas Pelibuey. *Trop. Subtrop. Agroecosystems.* 2: 102-104.

- Herrera-Camacho, J., J. R. Aké-López, J. C. Ku-Verab, G. L. Williams, y J. A. Quintal-Francod. 2008. Respuesta ovulatoria, estado de desarrollo y calidad de embriones de ovejas Pelibuey superovuladas suplementadas con ácidos grasos poliinsaturados. *Téc. Pec. Méx.* 46: 107-117.
- Hightshoe, R. B., R. C. Cochran, L. R. Corah, G. H. Kiracofe, D. L. Harmon, and R. C. Perry. 1991. Effects of calcium soaps of fatty acids on postpartum reproductive function in beef cows. *J. Anim. Sci.* 69: 4097-4103.
- Hileman, S. M., L. S. Lubbers, H. T. Jansen, and M. N. Lehman. 1999. Changes in hypothalamic estrogen receptor-containing cell numbers in response to feed restriction in the female lamb. *Neuroendocrinology.* 69: 430-437.
- Juchem, S. O., R. L. A. Cerri, R. Bruno, K. N. Galvao, E. W. Lemos, M. Villaseñor, A. C. Coscioni, H. M. Rutigliano, W. W. Thatcher, D. Luchini, and J. E. P. Santos. 2004. Effect of feeding Ca salts of palm oil (PO) or a blend of linoleic and monoenoic trans fatty acids (LTFA) on uterine involution and reproductive performance in Holstein cows. *J. Dairy Sci.* 87(Suppl.1): 310(Abst.).
- Kaduce, T. L., A. A. Spector, and R. S. Bar. 1982. Linoleic acid metabolism and prostaglandin production by cultured bovine pulmonary artery endothelial cells. *Artherosclerosis.* 2: 380-389.
- Kuhara, T., S. Ikeda, A. Aohneda, and Y. Sasaki. 1991. Effects of intravenous infusion of 17 amino acids on the secretion of GH, glucagon and insulin in sheep. *Am. J. Physiol. Endocrin. Metab.* 23: 21-26.
- Kuran, M., A. G. Onal, J. J. Robinson, K. Mackie, B. K. Speake, and T. G. McEvoy, 1999. A dietary supplement of calcium of fatty acids enhances luteal function in sheep. *Anim. Sci.* 69: 381-393.
- Lammoglia, M. A., S. T. Willard, J. R. Oldham, and R. D. Randel, 1996. Effects of dietary fat and season on steroid hormonal profiles before parturition and on hormonal, cholesterol, triglycerides, follicular patterns, and postpartum reproduction in Brahman cows. *J. Anim. Sci.* 74: 2253-2262.
- Landau, S., A. Egber, H. Leibovitch, and D. Aharoni. 1995. A comparison of protein sources for short flushing in dairy ewes. *Hanoked* 25: 15-18.

- Landau, S., J. A. S. Houghton, J. R. Mawhinney, and E. K. Inskeep. 1996. Protein sources affect follicular dynamics in ewes near onset of the breeding season. *Reprod. Fert. Dev.* 8: 1021-1028.
- Lassoued, N., M. Rekik, M. Mahouachi, and M. Ben Hamouda. 2004. The effect of nutrition prior to and during mating on ovulation rate, reproductive wastage, and lambing rate in three sheep breeds. *Small Rumin. Res.* 52: 117-125.
- Lassoued, N., and M. Rekik. 2001. Differences in reproductive efficiency between female sheep of the Queue Fine de l'Ouest purebreed and their first cross with the D'Man. *Anim. Res.* 50: 373-381.
- Lin, Y. C., S. Coskun, and A. Sanbuissho. 1994. Effects of gossypol on *in Vitro* bovine oocytes maturation and steroidogenesis in bovine granulosa cells. *Theriogenology* 41: 1601-1611.
- Lindsey, T. O., G. E. Hawkins, and L. D. Guthrie. 1980. Physiological responses of lactating cows to gossypol from cottonseed meal rations. *J. Dairy Sci.* 63: 562-573.
- Lucy, M. C., C. R. Staples, F. M. Michel, W. W. Thatcher, and D. J. Bolt. 1991a. Effect of feeding calcium soaps to early postpartum dairy cows on plasma prostaglandin F_{2α}, luteinizing hormone, and follicular growth. *J. Dairy Sci.* 74: 483-489.
- Lucy, M. C., R. L. De la Sota, C. R. Staples, and W. W. Thatcher. 1991b. Effect of dietary calcium salts of long chain fatty acids (CaLCFA), energy intake, and lactation on ovarian follicular dynamics in Holstein dairy cows. *J. Anim. Sci.* 69(Suppl.1): 451(Abst.).
- Lucy, M. C., R. L. De La Sota, C. R. Staples, and W. W. Thatcher. 1993. Ovarian follicular populations in lactating dairy cows treated with recombinant bovine somatotropin (sometribove) or saline and fed diets differing in fat content and energy. *J. Dairy Sci.* 76: 1014-1027.
- Madibela, O. R., T. G. McEvoy, J. J. Robinson, P. A. Findlay, R. P. Aitken, and I. S. Robertson. 1995. Excess rumen degradable protein influences the rate

- of development and glucose metabolism of fertilised sheep ova. *J. Anim. Sci.* 3: 536-537.
- Malpaux, B., A. Daveau, F. Maurice, V. Gayrard, and J. C.Thiery. 1993. Short-day effects of melatonin on luteinizing hormone secretion in the ewe: Evidence for central sites of action in the mediobasal hipotalamus. *Biol. Reprod.*48: 752-760.
- Martin, G. B., J. T. Milton, R. H. Davidson, G. E. Banchemo Hunzicker, D. R. Lindsay, and D. Blache. 2004, Natural methods for increasing reproductive efficiency in small ruminants. *Anim. Reprod. Sci.* 82-83: 231-245.
- Martínez, T. V. M. 2004. Efecto del tratamiento con unas solución gluconeogénica oral sobre la tasa de ovulación en ovejas Pelibuey. Tesis de Maestría. Universidad Nacional autónoma de México. 107 p.
- Mattos, R., C. R. Staples, and W. W. Thatcher. 2000. Effects of dietary fatty acids on reproduction in ruminants. *Rev. Reprod.* 5: 38-45.
- Mena, H., J. E. P. Santos, J. T. Huber, M. Tarazon, and M. C Calhoun. 2004. The effects of varying gossypol intake from whole cottonseed and cottonseed meal on lactation and blood parameters in lactating dairy cows. *J. Dairy Sci.* 87: 2506-2518.
- Méndez C., R. 2007. Parámetros reproductivos en ovejas de pelo en la época de anestro y reproductiva suplementadas con glicerol. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Estado de México, México. 103 p.
- Miglior, F., F. Pizzi, and N. Guaita. 1997. Effect of environmental factors on non return rate in Italian Holstein-Friesians. *In: Proceedings of International Workshop on Genetic Improvement of Functional Traits in Cattle, Fertility and Reproduction.* November. 18. Grub, Germany. pp: 106-108.
- Molle, G., S. Branca, S. Ligios, M. Sitzia, S. Casu, S. Landau, and Z. Zoref. 1995. Effect of grazing background and flushing supplementation on reproductive performance in Sarda ewes. *Small. Rumin. Res.* 17: 245-254.

- Moore, J. H., R. C. Noble, and W. Steele. 1969. The incorporation of linolenic and linoleic acids into plasma lipids of sheep given intra-abomasal infusions of linseed oil, maize oil or linoleic acid. *Br. J. Nutr.* 23: 141-152.
- Nottle, M. B., D. O. Kleemann, and R. F. Seamark. 1997a. Effect of previous undernutrition on the ovulation rate of Merino ewes supplemented with lupin grain. *Anim. Reprod. Sci.* 49: 29-36.
- Nottle, M. B., D. O. Kleemann, T. I. Grosser, and R. F. Seamark. 1997b. Evaluation of a nutritional strategy to increase ovulation rate in Merino ewes mated in late spring-early summer. *Animal Reproduction Science* 47: 255-261.
- NRC. 1985. Nutrient Requirements of Sheep. Sixth Revised Edition. Committee on Animal Nutrition, National Research Council. 112 p.
- Núñez H., E. Y. 1999. Reprtibilidad de tasa de ovulación en ovejas Suffolk y Criollas con estro sincronizado y natural. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Estado de México, México. 70 p.
- Oldick B. S., C. R. Staples, W. W. Thatcher, and P. Gyawu. 1997. Abomasal infusion of glucose and fat - effects on digestion, production and ovarian and uterine functions of cows. *J. Dairy Sci.* 80: 1315-1328.
- Prieto, J. G., E. J. P. DePeters, H. Robinson, J. E. P. Santos, J. W. Pareas, S. J. Taylor, and M. C. Calhoun. 2003. Increasing dietary levels of processed Pima cottonseed increase plasma gossypol but do not influence productive performance of lactating Holstein cows. *J. Dairy Sci.* 86: 254-267.
- Rekik M., N. Lassoued, H. Ben Salem, and I. Tounsi. 2007. Reproductive traits of Tunisian Queue Fine de l'Ouest ewes fed on wheat straw supplemented with concentrate and *Acacia cyanophylla* Lindl. foliage with and without polyethylene glycol (PEG). *Livestock Research for Rural Development*. 19: Article #174. Available at: <http://www.cipav.org.co/lrrd/lrrd19/11/reki19174.htm>.
- Robinson, R. S., P. G. A. Pushpakumara, Z. Cheng, A. R. Peters, D. R. E. Abayasekara, and D. C. Wathes. 2002. Effects of dietary polyunsaturated

- fatty acids on ovarian and uterine function in lactating dairy cows. *Reproduction*. 124: 119-131.
- Rodriguez I., R. M., N. H. Ciccioli, H. Irazoqui, and C. Giglioli. 1996. Ovulation rate in ewes after single oral glucogenic dosage during a ram-induced follicular phase. *Anim. Reprod. Sci.* 44: 211-221.
- Rodríguez-Castillo, J. Del C., J. C. Camacho R., M. Méndez M, R. Huerta C., , F. J. V. Franco G., O. Villareal E. y Pro-Martínez, A. 2007. Suplementación pre-empadre en pequeños rumiantes: implicación reproductiva. *In: Memorias del V Curso Internacional de Reproducción en Rumiantes. Del 19 al 21 de septiembre. Montecillos, Texcoco, Estado de México, México. pp: 173-186.*
- Russell, A. 1984. Body condition scoring of sheep. *In Practice*. 6: 91-93.
- Ryan, D. P., B. Bao, M. K. Griffith, and G. L. Williams. 1995. Metabolic and luteal sequelae to heightened dietary fat intake in undernourished, anestrus beef cows induced to ovulate. *J. Anim. Sci.* 73: 2086-2093.
- Ryan, D. P., R. A. Spoon, and G. L. Williams. 1992. Ovarian follicular characteristics, embryo recovery, and embryo viability in heifers- fed high-fat diets and treated with follicle-stimulating hormone. *J. Anim. Sci.* 70: 3505-3513.
- Rycroft, H., and B. Bean. 1992. Factors influencing non-return data. *In : Proceedings of the 14th Technical Conference on Artificial Insemination and Reproduction, National Association of Animal Breeders. Columbia, MO , U.S.A. pp: 43-46.*
- Santos, J. E. P., S. O. R. Juchem, L. A. Cerri, E. J. DePeters, and W. W. Thatcher. 2004. Results of feeding different fatty acids on the cow's transition and reproductive cycle. *In: Proceedings of 19th Annual Southwest Nutrition and Management Conference. University of Arizona. Arizona, U. S. A. pp: 29-40.*
- Santos, J. E. P., M. E. Villaseñor, J. DePeters, P. H. Robinson, and B. C. Baldwin. 2002. Type of cottonseed and gossypol in diets of lactating dairy

- cows: Lactation performance and plasma gossypol. *J. Dairy Sci.* 85: 1491-1501.
- Santos, J. E. P., M. Villaseñor, E. J. DePeters, P. H. Robinson, and C. H. Holmberg. 2003. Type of cottonseed and gossypol in diets of lactating dairy cows: Plasma gossypol, reproduction, and health. *J. Dairy Sci.* 86: 892-905.
- SAS, 2001. User's Guide. SAS Institute Inc., Cary, NC, USA.
- Scaramuzzi, R. J. 1988. Reproduction research in perspective. *In: Proceedings of the Australian Society of Animal Production.* 17: 57-73.
- Scholljegerdes, E. J., S. L. Lake,, T. R. Weston, D. C. Rule, G. E. Moss, T. M. Nett, and B. W. Hess. 2007. Fatty acid composition of plasma, medial basal hypothalamus, and uterine tissue in primiparous beef cows fed high-linoleate safflower seeds. *J. Anim. Sci.* 85: 1555-1564.
- Scholljegerdes, E. J., B. W. Hess, G. E. Moss, D. L. Hixon, and D. C. Rule. 2004. Influence of supplemental cracked high-linoleate or high-oleate safflower seeds on site and extent of digestion in beef cattle. *J. Anim. Sci.* 82: 3577-3588.
- Scott, T. A., R. D. Shaver, L. Zepeda, B. Yandell, and T. R. Smith. 1995. Effects of rumen-inert fat on lactation, reproduction, and health of high producing Holstein herds. *J. Dairy Sci.* 78: 2435-2451.
- Sklan, D., U. Moallem, and Y. Folman. 1991. Effect of feeding calcium soaps of fatty acids on production and reproductive responses in high producing lactating cows. *J. Dairy Sci.* 74: 510-517.
- Smith, A. J., and R. D. Stewart. 1990. Effects of nutrition on the ovulation rate of ewes. *In: Reproductive physiology of Merino sheep. Concepts and consequences.* Oldham C. M., G. B. Martin, and I. W. Purvis. (Eds.). The University of Western Australia, Australia. 327 p.
- Smith, J. F. 1988. Influence of nutrition on ovulation rate in the ewe. *Aust. J. Biol. Sci.* 41: 27-36.
- Staples, C. R., J. M. Burke, and W. W. Thatcher. 1998. Influence of supplemental fats on reproductive tissues and performance of lactating

- cows. *In*: Symposium optimizing energy nutrition for reproducing dairy cows. J. Dairy Sci. 81: 856-871.
- Staples, C. R., J. M. Burke, and W. W. Thatcher. 1997. Influence of supplemental fats on reproductive tissues and performance of lactating cows. J. Dairy Sci. 81: 856-871.
- Teleni, E., J. B. Rowe, K. P. Croker, P. J. Murray, and W. R. King. 1989. Lupins and energy-yielding nutrients in ewes. II. Responses in ovulation rate in ewes to increased availability of glucose, acetate and amino acids. *Reprod. Fertil. Dev.* 1: 117-125.
- Thomas, M. G., B. Bao, and G. L. Williams. 1997. Dietary fats varying in their fatty acid composition differentially influence follicular growth in cows fed isoenergetic diets. J. Anim. Sci. 75: 2512-2519.
- Thomas, M. G., and G. L. Williams. 1996. Metabolic hormone secretion and FSH-induced superovulatory responses of beef heifers fed dietary fat supplements containing predominantly saturated or polyunsaturated fatty acids. *Theriogenology* 45: 451-458.
- Vasconcelos, J. L. M., R. Satori, H. N. Oliveira, J. N. Guenther, and M. C. Wiltbank. 2001. Reduction in size of the ovulatory follicle reduces subsequent luteal size and pregnancy rate. *Theriogenology* 56: 307-314.
- Waghorn, G. C., J. F. Smith, and M. J. Ulyatt. 1990. Effect of protein and energy intake on digestion and nitrogen metabolism in wethers and on ovulation rate in ewes. *Anim. Prod.* 51: 291-300.
- Whitney, M. B., B. W. Hess, J. E. Kaltenbach, H. J. Harlow, and D. C. Rule. 1999. Direct transesterification of lipids from feedstuffs and ruminal bacteria. *Can. J. Anim. Sci.* 79: 247-249.
- Wilkins, J. F. 1997. Method of stimulating ovulation rate in Merino ewes may affect conception but not embryo survival. *Anim. Reprod. Sci.* 47: 31-42.
- Williams, G. L. 1996. Influence of dietary fat intake and metabolism on follicular growth in cattle. *Reprod. Domest. Anim.* 31: 539-542.
- Zeron, Y., A. Ocheretny, O. Kedar, A. Borochoy, D. Sklan, and A. Arav. 2001. Seasonal changes in bovine fertility: relation to developmental competence

of oocytes, membrane properties and fatty acid composition of follicles. *Reproduction* 121: 447-454.

Zevenbergen, J. L., U. M. Houtsmuller, and J. J. Gottenbos. 1988. Linoleic acid requirement of rats fed trans fatty acids. *Lipids* 23: 178-186.

Zirkle, S. M., Y. C. Lin, F. C. Gwazdauskas, and R. S. Canseco. 1988. Effect of gossypol on bovine embryo development during the preimplantation period. *Teriogenology* 30: 575-582.