

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA CHAPINGO

Departamento de Enseñanza, Investigación y Servicio en Zootecnia

REINICIO DE LA ACTIVIDAD OVÁRICA POSPARTO EN FUNCIÓN DEL NIVEL DE PRODUCCIÓN DE LECHE, NÚMERO Y ÉPOCA DE PARTO EN VACAS HOSTEIN

TESIS

QUE COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS EN PRODUCCIÓN ANIMAL

PRESENTA:

DAVID JARA AGUILAR



Diciembre de 2001
Chapingo, Estado de México.

**REINICIO DE LA ACTIVIDAD OVÁRICA POSPARTO EN FUNCIÓN DEL
NIVEL DE PRODUCCIÓN DE LECHE, NÚMERO Y ÉPOCA DE PARTO EN
VACAS HOLSTEIN**

Tesis realizada por **David Jara Aguilar** 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: Raymundo Rangel S.

Ph. D. Raymundo Rangel Santos

ASESOR: 

M. C. Carlos Sánchez del Real

ASESOR: 

Ph. D. José Guadalupe García Muñiz

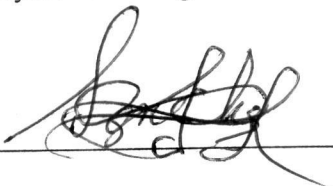
38942

**REINICIO DE LA ACTIVIDAD OVÁRICA POSPARTO EN FUNCIÓN DEL
NIVEL DE PRODUCCIÓN DE LECHE, NÚMERO Y ÉPOCA DE PARTO EN
VACAS HOLSTEIN**

El jurado que revisó y aprobó el examen de grado de **David Jara Aguilar** autor de la presente tesis de Maestría en Ciencias en Producción Animal estuvo constituido por:

PRESIDENTE: Raymundo Rangel S.

Ph. D. Raymundo Rangel Santos

ASESOR: 

M. C. Carlos Sánchez del Real

ASESOR: 

Ph. D. José Guadalupe García Muñiz

DEDICATORIA

➤ Quiero dedicar esta tesis a JEHOVA nuestro señor por permitirme conocer la verdad y darme una esperanza en el nuevo reino venidero.

➤ A mi Papá y Mamá por los valores y principios morales que me han enseñado.

➤ A mis hermanos Ma. Guadalupe, Ma. Elena, Reina, Rosalba y Jorge por su interés en formar una familia unida.

Sigan pidiendo y se les dará; sigan buscando, y hallarán; sigan tocando, y se les abrirá. Porque todo el que pide recibe, y todo el que busca halla, y a todo el que toca se le abrirá. Mateo 7:7-8

En aquel tiempo los ojos de los ciegos serán abiertos, y los oídos mismos de los sordos serán destapados. En aquel tiempo el cojo trepará justamente como lo hace el ciervo y la lengua del mudo clamará con alegría ... Isaías 35:5-6

... Y tendrán que batir sus espadas en rejas de arado y sus lanzas en podaderas. No alzará espada nación contra nación, ni aprenderán más la guerra. Isaías 2:4

AGRADECIMIENTOS

- Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo brindado para la realización de esta investigación.
- A la Universidad Autónoma Chapingo y al Departamento de Zootecnia por darme la oportunidad de desarrollarme académicamente.
- A la Sociedad Cooperativa de Chapingo y anexas por las facilidades brindadas para la realización de esta tesis.
- Al Ph. D. Raymundo Rangel Santos por su confianza, apoyo y entusiasmo para la realización de este trabajo.
- Al Ph. D. José Guadalupe García Muñiz por su interés de que se presentara un buen trabajo de tesis.
- Al M. C. Carlos Sánchez del Real por su disponibilidad para la realización de este trabajo.
- Al Ing. José Jaimes Jaimes por el apoyo incondicional que nos brindó durante nuestra estancia en el establo “El 18 de julio”.
- A todos mis amigos y compañeros de la maestría por brindarme su amistad.

DATOS BIOGRÁFICOS

1. DATOS PERSONALES

NOMBRE	David Jara Aguilar
FECHA DE NACIMIENTO	29 de diciembre de 1969
LUGAR DE NACIMIENTO	Torreón, Coahuila.
PROFESIÓN	Ingeniero Agrónomo Zootecnista
CÉDULA PROFESIONA	2678169

2. DESARROLLO ACADÉMICO

1976-1982	Escuela Primaria Ignacio Allende, Buen Abrigo, Municipio de Matamoros, Coahuila.
1982-1985	Escuela Secundaria Técnica No. 14, Coyote, Municipio de Matamoros, Coahuila.
1985-1988	Preparatoria Agrícola de la Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, Estado de México.
1988-1992	Licenciatura en el Departamento de Zootecnia de la Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, Estado de México.
1998-20001	Maestría en Producción Animal en el Departamento de Zootecnia de la Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, Estado de México.

3. EXPERIENCIA PROFESIONAL

1994-1995	Encargado del establo Evita en Ciudad Juárez.
1995-1996	Encargado del establo Pamela en Ciudad Juárez.
1996-1998	Asesor pecuario, Torreón Coahuila.
2000-2001	Asesor Técnico en Industrias Melder, Guadalajara, Jalisco.
2001 a la Fecha	Asesor en Free Choice Enterprises.

TABLA DE CONTENIDO

	página
LISTA DE CUADROS	i
LISTA DE FIGURAS	ii
LISTA DE CUADROS	1
LISTA DE FIGURAS	1
CAPITULO 1	1
INTRODUCCIÓN GENERAL	2
CAPITULO 2	4
REVISIÓN DE LITERATURA	5
1. BASES Y USOS DEL ULTRASONIDO	5
2. FOLICULOGÉNESIS	7
2.1 RECLUTAMIENTO DE FOLÍCULOS PREOVULATORIOS	8
2.2 SELECCIÓN DEL FOLÍCULO DOMINANTE	9
2.3 DOMINANCIA FOLICULAR	10
2.4 OVULACIÓN	14
2.5 ATRESIA	16
3. DINÁMICA FOLICULAR	17
4. CAMBIOS ENDÓCRINOS POSPARTO	20
5. CRECIMIENTO FOLICULAR EN VACAS POSPARTO	24
5.1 APARICIÓN DEL PRIMER FOLÍCULO DOMINANTE POSPARTO	24
5.2 APARICIÓN DEL PRIMER CUERPO LÚTEO POSPARTO	29
5.3 CICLOS ESTRALES POSPARTO	32
6. FACTORES ASOCIADOS CON EL ANESTRO POSPARTO	34
6.1 AMAMANTAMIENTO	34
6.2 NÚMERO DE PARTO	37
6.3 NUTRICIÓN	39
6.3.1 Balance de energía	40
6.3.2 Condición corporal	42
6.4 PRODUCCIÓN DE LECHE	44
6.5 PROBLEMAS DURANTE Y DESPUÉS DEL PARTO	48
6.6 ÉPOCA DE PARTO	49
6.7 RAZA DE LA VACA	50
7. EFECTO DEL ÚTERO SOBRE LA ACTIVIDAD OVÁRICA POSPARTO	50
LITERATURA CITADA	54
CAPITULO 3	63
RESUMEN	64
REINICIO DE LA ACTIVIDAD OVÁRICA POSPARTO EN FUNCIÓN DEL NIVEL DE PRODUCCIÓN DE LECHE, NÚMERO Y ÉPOCA DE PARTO EN VACAS HOLSTEIN	64
ABSTRACT	65
INTRODUCCIÓN	66
MATERIALES Y MÉTODOS	67
1. UBICACIÓN DEL EXPERIMENTO	68
2. SELECCIÓN DE LAS VACAS Y SU MANEJO	68
3. RECOLECCIÓN DE DATOS	69
3.1 Seguimiento folicular	69
3.2 Producción de leche	70
3.3 Involución uterina	70
3.4 Condición corporal	71
4. ANÁLISIS ESTADÍSTICO	71
4.1 Intervalos posparto	71
4.2 Variables categóricas	72
4.3 Producción de leche	75
4.4 Condición corporal	75

RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	77
1. Días al primer folículo dominante posparto	77
2. Ovario en el que se presentó el primer folículo dominante posparto	81
3. Ovulación del primer folículo dominante.....	81
4. Días a la aparición del primer cuerpo lúteo posparto	83
5. Primera ovulación acompañada con celo	89
6. Ovario del primer cuerpo lúteo posparto.....	91
7. Días a la involución uterina.....	93
CONCLUSIONES	96
LITERATURA CITADA	97

LISTA DE CUADROS

	página
Cuadro 1. Intervalo entre el parto y la primera ovulación posparto de vacas de distintos genotipos.	28
Cuadro 2. Efecto del nivel de producción de leche acumulada al día 50 posparto sobre los días a la aparición del primer folículo dominante.	79
Cuadro 3. Coeficientes de regresión ($\pm$ error estándar), intervalos de confianza al 95% y nivel de significancia (P) de la propensión relativa (PR) a que la primera onda folicular ovule en vacas Holstein en confinamiento.	83
Cuadro 4. Efecto del número de parto sobre los días al primer cuerpo lúteo posparto.	87
Cuadro 5. Efecto de la época de parto sobre los días a la aparición del primer cuerpo lúteo.	89
Cuadro 6. Efecto de la época de parto sobre los días para completar la involución uterina en vacas Holstein.	95

LISTA DE FIGURAS

	página
Figura 1. Curvas de sobrevivencia para días a la aparición del primer folículo dominante en vacas de alta o baja producción de leche acumulada hasta el día 50 posparto.	79
Figura 2. Curvas de sobrevivencia para días a la aparición del primer folículo dominante para vacas Holstein de 1, 2, 3 y 4 o más partos.	80
Figura 3. Curvas de sobrevivencia para días a la aparición del primer cuerpo lúteo posparto de vacas Holstein de 1, 2, 3 y 4 o más partos.	86
Figura 4. Curvas de sobrevivencia para días a la aparición del primer cuerpo lúteo posparto en primavera o en invierno.	88
Figura 5. Efecto de la producción de leche acumulada a los 25 días posparto sobre el ovario en el que se presentó la primera ovulación.	92
Figura 6. Efecto del número de parto sobre el ovario en el que se presentó la primera ovulación posparto.	93
Figura 7. Curvas de sobrevivencia para días para completar la involución uterina posparto de vacas Holstein paridas en invierno y en primavera.	95

CAPITULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL

La selección continua en el ganado Holstein, principalmente hacia una mayor producción de leche (incrementos de 114 litros año⁻¹) ha permitido una mayor rentabilidad en las explotaciones lecheras modernas (Harrison, 1990); sin embargo, este progreso genético para mayor producción de leche ha ocasionado una reducción en los parámetros reproductivos de las vacas de esta raza (Faust *et al.*, 1988).

En el periodo posparto temprano la vaca lechera experimenta un lento aumento en el consumo de alimento y un rápido incremento en la producción de leche, ocasionando un déficit de energía que se refleja en una marcada movilización de tejido corporal y un reinicio de actividad ovárica retardado. Después de la regresión del cuerpo lúteo de la preñez, existe un periodo de inactividad ovárica antes que suceda la primera ovulación, durante este intervalo de anestro posparto se ha observado que existe el crecimiento y atresia de folículos menores de 8 mm de diámetro (Savio *et al.*, 1990b).

Los altos niveles de producción de leche retardan el reinicio de la actividad ovárica posparto y la detección del primer celo posparto debido a que mayores niveles de producción de leche ocasionan un mayor estrés, una mayor incidencia de quistes ováricos (Marion y Gier, 1968) y un balance de energía negativo que suprime o disminuye la frecuencia pulsátil de la hormona luteinizante (LH) (Zurek *et al.*, 1995).

El número de parto es otro factor que retarda el reinicio de la actividad ovárica posparto. Stevenson y Britt (1979) encontraron un mayor ($P < 0.10$) intervalo a la primera ovulación posparto en vacas múltiparas (18.7 días) en comparación con las vacas

primíparas (16.3 días). El número de parto puede influenciar el reinicio de la actividad ovárica a través de trastornos reproductivos que se asocian a cada número de parto. Por ejemplo, vacas de primer y segundo parto presentan mayor incidencia de metritis y quistes ováricos que vacas de más de dos partos (Reyes y Mellado, 1994).

El diagnóstico transrectal con ultrasonido en vacas permite visualizar rápidamente y con gran exactitud diversas estructuras (folículos, quistes y cuerpos lúteos) en el ovario. Savio *et al.* (1990) observaron que durante los primeros 10 días después del parto existe crecimiento folicular y que al menos un folículo dominante (> 10 mm de diámetro) capaz de ovular se puede observar en los primeros 20 días después del parto en vacas lecheras (Roche *et al.*, 1992). El objetivo de este trabajo fue evaluar el efecto de la producción de leche acumulada hasta el día 25 o 50 después del parto, número y época de parto sobre el intervalo del parto a la aparición del primer folículo dominante, presencia o ausencia de ovulación del primer folículo dominante y el reinicio de la actividad ovárica posparto en vacas Holstein en confinamiento total.

CAPITULO 2

REVISIÓN DE LITERATURA

1. BASES Y USOS DEL ULTRASONIDO

El diagnóstico transrectal con ultrasonido es una técnica no invasiva que permite visualizar el tracto reproductivo de la vaca (Pierson y Ghinter, 1988). Este equipo provee un método rápido y exacto para visualizar estructuras ováricas que fueron confusas en la palpación manual. Con exactitud se pueden determinar estructuras como folículos (> 2 mm), quistes foliculares, quistes luteales o diagnosticar preñez a pocos días de inseminada la vaca (Edmondson *et al.*, 1986). El equipo de ultrasonografía además facilita la evaluación de condiciones patológicas en el útero como piometras, fetos momificados o macerados y endometritis. Por estas razones el ultrasonido es una herramienta de gran utilidad en la industria de la transferencia de embriones y en general, en las explotaciones de interés zootécnico (Fissore *et al.*, 1986; Pierson y Ghinter, 1988).

Existen tres tipos básicos de uso del ultrasonido: modo A, modo B y el modo M. El modo A solo refleja una dimensión de la amplitud del eco a la distancia. El modo B produce una imagen bidimensional exacta de secciones a través del tejido suave. El modo B es una adaptación en el cual la imagen es grabada sobre un papel sensible a la luz. La digitalización con ultrasonido de tiempo real (modo M) es una modificación del modo B, el cual emplea un número de cristales en la cabeza del transductor. Con la digitalización de tiempo real una imagen bidimensional en movimiento puede ser reproducida en un monitor de video. La técnica del diagnóstico con ultrasonido emplea sonido de alta frecuencia para producir imágenes seccionadas de tejido blando. Cristales

con propiedades piezoeléctricas son estimulados eléctricamente para producir ondas de presión, y los sonidos emitidos son transmitidos a través de tejido suave del cuerpo. Cuando el sonido emitido se encuentra con capas de tejido de diferente impedancia acústica (fluido, grasa, tejido muscular, etc.) una porción del sonido emitido es reflejado hacia el transductor que actúa como un receptor. Los ecos que retornan de las diferentes capas de tejido suave son convertidos a pulsos eléctricos y transmitidos a un monitor de video (Reeves *et al.*, 1984). Para realizar el diagnóstico ecográfico se requiere evacuar el recto de materia fecal para obtener un contacto completo entre la cara del transductor y la pared rectal. Materia fecal entre el transductor y la pared rectal resulta en bandas negras en la pantalla del monitor; otras causas que ocasionan una baja calidad de imagen son el movimiento del ovario durante el transcurso de la palpación y la presencia de tejido entre el ovario y el transductor (Pierson y Ghinter, 1984).

Las estructuras ováricas presentan diferentes tipos de imágenes en el monitor del ultrasonido. Los folículos producen imágenes no ecogénicas (no reflejan el sonido) que son fácilmente detectables, comúnmente, las imágenes aparecen redondas y de color negro, sin embargo, la imagen del folículo puede ser modificada debido a la presión del transductor sobre el ovario (Edmondson *et al.*, 1986). Se debe tener cuidado de no confundir folículos con las cavidades centrales de los cuerpos lúteos o vasos sanguíneos, los folículos se diferencian de estas áreas no ecogénicas debido a que los folículos presentan una línea suave a su alrededor. En algunos casos el diámetro de un folículo es sujeto a variación debido a la compresión entre folículos adyacentes, o entre un folículo y una estructura luteal que ocasionan contornos foliculares irregulares. Para obtener el diámetro de estos folículos se requiere medir el diámetro más largo y el diámetro más

corto del folículo para posteriormente obtener un promedio de ambas mediciones que represente un diámetro más real del folículo (Pierson y Ghinter, 1988).

La ovulación es fácilmente detectable por la desaparición de un folículo dominante que en mediciones anteriores estuvo presente en el ovario y por la formación de un cuerpo lúteo posteriormente (Pierson y Ghinter, 1988), que se visualiza en el monitor como una imagen ecogénica con bordes bien delineados. Esta estructura puede ser detectada después del cuarto día de la ovulación y sus características visibles no cambian a través de la fase luteal (Edmondson *et al.*, 1986).

2. FOLICULOGÉNESIS

La foliculogénesis es el proceso mediante el cual un grupo de folículos primordiales en reposo y sus ovocitos maduran hasta formarse folículos preovulatorios durante cada ciclo (Spicer y Echternkamp, 1986). Los folículos primordiales inician su crecimiento y diferenciación en ausencia de gonadotropinas por lo que el mecanismo inicial del crecimiento folicular es desconocido. Cuando un folículo empieza a crecer su destino final es la ovulación o atresia; esta última sucede para el 99% de los folículos (Murphy y Pescador, 1997). Los folículos primordiales transforman la capa de células de la granulosa aplanadas a células cuboidales y la teca interna inicia su diferenciación. El folículo en desarrollo es llamado folículo primario y después de la proliferación de células de la granulosa se origina a un folículo secundario; durante estos dos estadios los folículos se describen como folículos preantrales (Hirshfield, 1991; citado por Murphy y Pescador, 1997). Posteriormente se forma la cavidad del folículo y su antro, en este

momento el folículo continúa su crecimiento bajo los procesos de selección (2-4 días), dominancia (3 días) y ovulación (1 día) (Murphy y Pescador, 1997).

2.1 RECLUTAMIENTO DE FOLÍCULOS PREOVULATORIOS

El ciclo estral en ganado bovino se caracteriza por ondas de crecimiento folicular, donde cada onda de crecimiento inicia con el reclutamiento de varios folículos de 4-5 mm de diámetro. El conjunto de folículos reclutados empieza su crecimiento bajo la influencia de la hormona folículo estimulante (FSH), siendo esta hormona la que regula en gran parte el proceso de reclutamiento (Roche *et al.*, 1992). Fortune (1993) comenta que durante un ciclo estral existen dos periodos en los cuales los niveles de gonadotropinas son considerados más altos que los niveles basales: durante la oleada de la hormona luteinizante (LH) y FSH que antecede la ovulación y durante la segunda oleada de FSH que ocurre en el día de la ovulación; esta ultima oleada puede jugar una función importante en el reinicio de las ondas de desarrollo folicular. El reclutamiento y crecimiento de folículos entre 2-4 mm hasta 7-9 mm de diámetro son procesos que requieren de FSH (Bao y Garverick, 1998).

Ireland (1987) menciona que los folículos preantrales poseen receptores para FSH, sin embargo, estos folículos solo desarrollan receptores para LH cuando empiezan a formar su antro (folículos preantrales no poseen la capacidad para sintetizar y acumular estradiol en el fluido folicular debido a que esta es favorecida por la acción de FSH y LH en la teca interna y las células de la granulosa). La respuesta en crecimiento diferencial que presentan los folículos preantrales, aun cuando el estímulo por parte de las gonadotropinas es similar para todos los folículos, es debido a que los folículos al

momento del reclutamiento no tienen el mismo estado de desarrollo, por lo que su cantidad de células de la teca, células de la granulosa y número de receptores para gonadotropinas son diferentes (Ireland, 1987). De los 4 a 6 folículos que son reclutados, solo uno es seleccionado para continuar creciendo y llegar a ser dominante (Bao y Garverick, 1998).

2.2 SELECCIÓN DEL FOLÍCULO DOMINANTE

La selección es el proceso mediante el cual solamente un folículo se escoge para seguir creciendo y llegar a ser dominante; aunque el número de folículos seleccionados depende en gran medida de la especie y la raza (Webb *et al.*, 1999). En la vaca solo un folículo es seleccionado comúnmente, sin embargo, algunas veces dos folículos son seleccionados para continuar creciendo y culminar con la ovulación. Este fenómeno de selección de dos folículos dominantes se le ha llamado codominancia (Fricke y Wiltbank, 1999). Ireland (1987) menciona que “el proceso de selección envuelve la capacidad del folículo para responder a las gonadotropinas, producir factores inhibidores por parte del folículo dominante y la retroalimentación entre el folículo dominante y la pituitaria”. En esta etapa el (los) folículo(s) evita(n) la atresia y continúa(n) creciendo (Bao y Garverick, 1998), y es durante este proceso donde se ajusta el número de folículos reclutados al número de folículos que van a ovular (Driancourt, 1991).

La selección del folículo dominante puede presentarse a través de dos procesos (pasivo y activo). En el proceso pasivo el folículo más grande de los reclutados inhibe la liberación de FSH más allá del umbral necesario para el sostenimiento de los folículos pequeños. Este proceso se realiza a través de una retroalimentación negativa que ejercen

el estradiol y la inhibina en la hipófisis. En el caso del ganado bovino, el proceso pasivo es apoyado por un proceso activo mediante el cual el folículo más grande inhibe directamente el crecimiento de los folículos de menor tamaño a través de una sustancia paracrina desconocida que disminuye la sensibilidad de los folículos subordinados (Driancourt, 1991). Este proceso de desviación se caracteriza por el crecimiento continuo del folículo más grande y la reducción del tamaño de los folículos más pequeños. El mecanismo de desviación es completado en menos de 8 horas y ocurre cuando el folículo más grande alcanza un diámetro mayor a 8.5 mm, y es en este momento cuando los folículos son designados como dominante y subordinados (Ginther *et al.*, 1999). Díaz *et al.* (1998) mencionan que el proceso de selección del folículo dominante se presenta entre el 3° y 4° día después de la emergencia de cada onda de crecimiento folicular.

2.3 DOMINANCIA FOLICULAR

La dominancia es el mecanismo mediante el cual el folículo dominante continúa su rápido crecimiento en un medio donde el crecimiento y desarrollo de otros folículos reclutados al mismo tiempo son suprimidos (Webb *et al.*, 1999). Savio *et al.* (1990a) definen al folículo dominante como el folículo más grande en el ovario (mayor de 10 mm de diámetro) y que suprime el crecimiento de los otros folículos. La inhibición que ejerce el folículo dominante hacia los folículos subordinados fue corroborada por Driancourt *et al.* (2000), quienes encontraron que el fluido proveniente del folículo dominante bloquea la actividad de la enzima aromatasa en mayor grado que el fluido de los folículos atrésicos. El inhibidor se produce por las células de la granulosa y la hormona LH, la cual parece potenciar el efecto del fluido folicular por lo que se

disminuye en mayor medida la actividad de la enzima aromatasa. El folículo dominante por lo general alcanza un diámetro de 15 mm y mantiene su dominancia durante pocos días hasta llegar a ser atrésico y es renovado por otro folículo dominante en los siguientes 5 días (Webb *et al.*, 1999).

La FSH es la responsable de la emergencia y selección de los folículos en crecimiento. Una vez que se completa el proceso de selección, el folículo dominante produce folistatina, estradiol y/o inhibina (producidas por las células de la granulosa) que a través de una retroalimentación negativa, disminuyen la liberación de FSH en sangre por parte de la glándula pituitaria, ocasionando la inhibición del crecimiento de folículos subordinados de la onda y del folículo dominante estático de la onda folicular anterior (Ginther *et al.*, 1989b; Sunderland *et al.*, 1994; Murphy y Pescador, 1997). Alternativamente otro mecanismo propuesto es que el folículo dominante secreta un factor sistémico que inhibe directamente el crecimiento de folículos pequeños en ambos ovarios (Fortune, 1993).

Aunque el folículo dominante requiere de FSH para seguir creciendo, el desarrollo de receptores para LH en las células de la granulosa pueden hacer que el folículo sea menos dependiente de la FSH (Bao y Garverick, 1998). Murphy y Pescador (1997) mencionan que los folículos antrales adquieren los receptores para LH y FSH en la teca y en las células de la granulosa, respectivamente. Las células de la teca sintetizan andrógenos bajo la influencia de la LH y estos andrógenos cruzan la lamina basal para llegar a las células de la granulosa. Bajo la influencia de la FSH, los andrógenos son transformados a estrógenos a través de la enzima aromatasa. Por lo que la adquisición de receptores

para LH por parte de las células de la granulosa, es un punto clave que ocurre durante el desarrollo de la competencia ovulatoria. La LH junto con la FSH inducen la síntesis de grandes cantidades de estradiol que a su vez favorece la formación de más receptores de LH y que junto con la FSH ocasionan una alta secreción de estrógenos.

El crecimiento del folículo dominante en condiciones de bajas concentraciones de FSH puede ser estimulado por un aumento en el número de receptores para FSH y a un mecanismo autocrino (Insulina y el factor de crecimiento parecido a insulina número 1, IGF-I) que aumenta la sensibilidad del folículo a las gonadotropinas. La presencia de receptores para LH en las células de la granulosa contribuye a que la dominancia sea ejercida por el folículo. Otra teoría propuesta es que se presenta una entrega y almacenaje preferencial de gonadotropinas hacia el folículo dominante (Driancourt, 1991; Webb *et al.*, 1999).

El proceso de selección del folículo dominante se presenta entre el 3° y 4° día después de la emergencia de cada onda de crecimiento folicular (Díaz *et al.*, 1998). Ginther *et al.* (1989a) encontraron que el folículo que llegó a ser dominante no difirió en tamaño con respecto a los folículos que llegaron a ser subordinados en el primer día en que emergió la onda de crecimiento folicular. Sin embargo, el folículo que llegó a ser dominante presentó un mayor tamaño que el resto de los folículos al segundo día de la onda de crecimiento folicular, mientras que a los 4.4 días después de comenzada la onda de crecimiento folicular los folículos subordinados dejaron de crecer. Además de un mayor tamaño, los folículos dominantes presentan una mayor síntesis de estradiol ($P < 0.001$) que folículos subordinados (Prado *et al.*, 1990) debido a un mayor número de células de

la granulosa y de receptores para FSH y LH en las células de la granulosa y teca interna (Ireland y Roche, 1983). Sin embargo, la relación de estradiol:progesterona es un parámetro más confiable para predecir si el folículo está ejerciendo su dominancia o si el folículo llegará a ser dominante en comparación con la concentración de estradiol en el fluido folicular o el tamaño del folículo (Sunderland *et al.*, 1994).

La dominancia de un folículo puede considerarse como dominancia morfológica o como dominancia funcional, el folículo más grande presente en los dos ovarios representa el folículo dominante morfológicamente, mientras que un folículo dominante funcional tiene la capacidad para inhibir el desarrollo de los folículos subordinados y ovular bajo condiciones apropiadas de hormonas. Por esto, el folículo dominante de la última onda de crecimiento folicular es un folículo dominante morfológica y funcionalmente; mientras que los folículos dominantes de la primera y segunda onda en los ciclos estrales de tres ondas de crecimiento folicular, son definidos solamente como folículos dominantes morfológicamente (Fortune, 1993).

Independientemente del ovario en el que se presentó tanto el folículo dominante de la onda de crecimiento folicular anterior, así como el ovario en que esté presente el cuerpo lúteo de la ovulación anterior, la emergencia de folículos dominantes durante un ciclo estral se presentan en la misma proporción en el ovario derecho o izquierdo. Similarmente, el folículo dominante no interfiere con el día de detección del siguiente folículo dominante, la duración del intervalo desde la emergencia del folículo dominante hasta la regresión del folículo subordinado más grande, o sobre la duración del intervalo desde la emergencia del folículo dominante de la segunda onda de crecimiento hasta la

regresión del folículo dominante de la primer onda de crecimiento, por lo que se concluye que el folículo dominante inhibe el crecimiento de los folículos subordinados a través de mecanismos sistémicos y no a través de mecanismos locales (Ginther *et al.*, 1989).

Las concentraciones de progesterona se incrementan conforme el folículo dominante pierde su dominancia y con esto se permite la aparición de folículos de 2 mm, de los cuales emerge una nueva onda de crecimiento folicular (Oldick *et al.*, 1997). Price *et al.* (1995) encontraron que la concentración de progesterona de folículos en regresión fue mayor ($P < 0.05$) en comparación con los folículos en crecimiento (122 ± 71 vs 48 ± 13 ng ml⁻¹), y observaron una correlación positiva ($r = 0.61$, $P < 0.05$) entre la concentración de progesterona en el folículo y el número de días en que el folículo es detectado con el equipo de ultrasonografía.

2.4 OVULACIÓN

La ovulación es un fenómeno raro si se toma en cuenta que durante un ciclo estral existe el crecimiento de 500 a 1000 folículos primordiales (Ireland, 1987). De los folículos reclutados durante un ciclo estral, por lo general un folículo llega a ser dominante y ovula si su crecimiento coincide con la regresión del cuerpo lúteo presente o llega a ser atrésico si su crecimiento coincide con la presencia de un cuerpo lúteo activo (Roche *et al.*, 1992). Los folículos que alcanzan la dominancia en presencia de un cuerpo lúteo funcional, llegarán a ser atrésicos debido a la ausencia de un patrón pulsátil adecuado

para estimular la producción de andrógenos y por consiguiente estrógenos suficientes para inducir una oleada de LH (Roche y Boland, 1991; Murphy y Pescador, 1997).

Las funciones principales de un folículo ovulatorio son: proveer el medio apropiado para el crecimiento y desarrollo del ovocito y coordinar todos los eventos de la fase folicular a través de la secreción de hormonas que afectan blancos específicos fuera y dentro del ovario (Fortune *et al.*, 1988). “La ovulación es el proceso en el que se da la ruptura del folículo y la liberación de un ovocito maduro capaz de ser fertilizado”. El mecanismo por el cual se da el proceso de la ovulación es desconocido, sin embargo, se conoce que la liberación de LH y la consecuente producción de esteroides actúan como un estímulo inicial de la ovulación (Rosales y Rosado, 1993). El sistema nervioso central juega un papel determinante en la ovulación, a través del surgimiento de una oleada preovulatoria de LH como respuesta a un aumento en la liberación de GnRH desde el hipotálamo, que es ocasionada y sostenida por un aumento en la circulación sanguínea de estradiol proveniente de folículos ováricos preovulatorios en desarrollo (Karsch *et al.*, 1992). Las concentraciones de estradiol son mayores ($P < 0.05$) en folículos dominantes durante el día de la ovulación (256 ng ml^{-1}) que a los 2 (21 ng ml^{-1}) o 3 (30 ng ml^{-1}) días antes de la ovulación (McNatty *et al.*, 1984). Price *et al.* (1995) reportaron que los folículos preovulatorios contienen concentraciones más altas de estradiol y más bajas concentraciones de inhibina ($P < 0.05$) que los folículos en regresión o atrésicos.

Roche y Boland (1991) comentan que los procesos de crecimiento folicular y ovulación son regulados por la acción e interacción de diversas hormonas, factores de crecimiento y sistemas de comunicación intercelular. La función de la FSH es estimular el

crecimiento de los folículos (4-9 mm) y la selección del folículo, mientras que la LH es la responsable de la maduración (> 9mm) y ovulación de los folículos dominantes. Para que la ovulación se presente se requieren pulsos de LH cada 40-60 minutos que estimulen la hipófisis a través de una retroalimentación positiva (Roche *et al.*, 1992).

Diversas hipótesis se han propuesto para explicar el fenómeno de la ovulación: una hipótesis menciona que la ruptura folicular es consecuencia de un aumento en la presión dentro del folículo; en otra se propone que el tejido que rodea al folículo se debilita debido a la acción de enzimas proteolíticas; o que la ruptura del folículo es consecuencia de un proceso inflamatorio que se origina de un proceso proteolítico en cascada. Sin embargo, actualmente se propone una hipótesis múltiple que engloba “ el aumento rápido de volumen en el folículo, provocado por la despolimerización de los glicosamino-glicanos del líquido folicular, induciendo cambios isquémicos y necrosis del estigma folicular, seguido o acompañado por la digestión del tejido conectivo de esta región crítica y finalmente la ovulación será provocada por la contracción del músculo liso perifolicular y ovárico” (Rosales y Rosado, 1993).

2.5 ATRESIA

La atresia en los folículos puede deberse a la falla para estimular la actividad de la aromatasa o a la pérdida de la actividad enzimática debido a la degeneración de las células de la granulosa (McNatty *et al.*, 1984; Spicer y Echterkamp, 1986). El mayor porcentaje de atresia o degeneración folicular se presenta en el estadio antral temprano, antes del reclutamiento; el proceso más común de la degeneración celular fisiológica es por apoptosis o muerte celular programada ocasionada tal vez por un aumento en las

proteínas unidas a IGF (IGFBP) que disminuyen la disponibilidad de los IGFs, haciendo menos eficiente el uso de FSH por parte del folículo (Murphy y Pescador, 1997). Los folículos son morfológicamente sanos hasta el día 10 de la onda folicular, sin embargo, la atresia del folículo dominante probablemente se inicia entre el día 4 y 6 de la onda folicular, por lo que la atresia de folículos dominantes se presenta antes de que ocurran signos morfológicos de atresia (Bao y Garverick, 1998). Los folículos sanos presentan mayores ($P < 0.001$) concentraciones de estradiol, testosterona (Prado *et al.*, 1990) y androstenediona (McNatty *et al.*, 1984), mientras que folículos atrésicos presentan mayores ($P < 0.001$) concentraciones de progesterona.

Ko *et al.* (1991) encontraron que cauterizando el folículo dominante al tercer día en la primera onda folicular, se retardó la regresión de los folículos subordinados (10.8 días) en comparación con la onda folicular que continuó con una foliculogénesis normal (4.3 días). Después de cauterizado el folículo dominante, se presentó el crecimiento del folículo subordinado más grande e inclusive en algunos casos ejerció una dominancia en la segunda onda de crecimiento folicular; esto demuestra que la presencia de un folículo dominante es requerida para completar la regresión de los folículos subordinados. Sin embargo, en vaquillas en las que la cauterización del folículo dominante se realiza a los 5 días de la onda folicular, la regresión de los folículos subordinados solo tarda un día.

3. DINÁMICA FOLICULAR

El ciclo estral en ganado bovino se caracteriza por la presencia de 1 a 4 ondas de crecimiento folicular, que dan origen al mismo número de folículos dominantes, y donde el folículo ovulatorio es proveniente de la última onda folicular (Lucy *et al.*, 1992; Bao y

Garverick, 1998). Ginther *et al.* (1989a,b) encontraron que 20 de 24 ciclos estrales monitoriados con ultrasonido en vaquillas Holstein sexualmente maduras (380-500 kg de peso) presentaron dos ondas de crecimiento folicular mientras que el resto de los ciclos estrales presentaron tres. Aunque en menor proporción, hasta cuatro ondas de crecimiento folicular han sido observadas en algunos ciclos estrales (Sirois y Fortune, 1988).

Los factores que determinan la presentación de 2 o 3 ondas de crecimiento folicular durante un ciclo estral no están bien definidos; sin embargo, se ha observado que la presencia de tres ondas puede deberse a un menor intervalo entre ondas foliculares ocasionado por una emergencia temprana de la onda que permite el crecimiento de una nueva onda sin alterar la duración del ciclo estral. Otro factor es una mayor duración del cuerpo lúteo que favorece la aparición de otra onda folicular que ocasiona un ciclo estral más largo, aun cuando el intervalo entre ondas es constante (Ko *et al.*, 1991). En consecuencia, dos factores determinan la presencia de 2 o 3 ondas de crecimiento folicular durante un ciclo estral: la duración de la fase luteal y la emergencia de la segunda onda folicular (Roche y Boland, 1991; Fortune, 1993).

Ginther *et al.* (1989a,b) encontraron que el intervalo interovulatorio con dos ondas foliculares fue más corto (20.4 ± 0.3 días) que con tres (22.8 ± 0.6 días); en este último el intervalo se alarga debido principalmente a una fase luteal más larga. La cauterización del folículo dominante a los 3 o 5 días de la primera onda de crecimiento folicular aceleró la emergencia de la segunda onda de crecimiento folicular, con lo que se

incrementó el número de ondas por ciclo estral al igual que la duración del mismo (Ko *et al.*, 1991).

Ginther *et al.* (1989b) observaron que la emergencia de las ondas foliculares se presentó a los -0.2 ± 0.1 y 9.6 ± 0.2 días en ciclos de dos ondas foliculares, mientras que en ciclos estrales de tres ondas, la emergencia ocurrió a los -0.5 ± 0.3 , 9.0 ± 0.0 y 16.0 ± 1.1 días del ciclo estral. Por otro lado, Sirois y Fortune (1988) encontraron que en ciclos estrales con tres ondas, las ondas de crecimiento folicular emergieron a los 1.9 ± 0.3 , 9.4 ± 0.5 y 16.1 ± 0.7 días de iniciado el ciclo. El folículo ovulatorio apareció 5.9 ± 0.3 días antes de la ovulación y la duración del ciclo fue de 20.7 ± 0.4 días; la tasa de crecimiento (1.1 ± 0.1 vs 1.6 ± 0.2 y 1.7 ± 0.2 mm día⁻¹) y el diámetro máximo del folículo dominante (10.2 ± 0.5 vs 12.3 ± 0.2 y 12.8 ± 0.3 mm) de la segunda onda de crecimiento folicular fueron menores con respecto a la primera y tercera onda de crecimiento, respectivamente. En el caso de ciclos estrales con cuatro ondas de crecimiento folicular, las ondas emergieron a los 2, 8, 14 y 17 días del ciclo; el folículo ovulatorio apareció 7 días antes de la ovulación y presentó una tasa de crecimiento de 2.3 mm día⁻¹. Los diámetros máximos alcanzados por los cuatro folículos dominantes presentes durante el ciclo fueron 13.5, 12, 9.5 y 17 mm, respectivamente.

Sunderland *et al.* (1994) encontraron ligeros incrementos en la concentración sérica de FSH en el día 0.5-1.5 y 8-10.5 días después de la ovulación, que coincidieron con el desarrollo de folículos dominantes no ovulatorios. El máximo diámetro del folículo no ovulatorio (17.1 ± 0.5 mm) fue similar al folículo ovulatorio un día antes de ovular (16.5

± 0.4 mm) en ciclos de dos ondas foliculares; sin embargo, en ciclos de tres ondas foliculares, el primer folículo no ovulatorio presentó un mayor diámetro (16.0 ± 0.4 mm; $P < 0.01$) en comparación con el segundo folículo no ovulatorio (12.9 ± 0.7 mm) y el folículo ovulatorio de la tercer onda folicular (13.9 ± 0.4 mm; $P < 0.05$), tal vez debido a una menor inhibición por parte de la progesterona.

Lucy *et al.* (1992) mencionan que el tiempo en el que los folículos dominantes son activos en ciclos estrales de dos ondas de crecimiento folicular varía entre 5 y 7 días. Este tiempo depende de la secreción pulsátil de LH. Después de este tiempo el folículo llega a ser atrésico (primera onda) o llega a ovular (segunda onda). Se observan mayores concentraciones de estradiol ($P < 0.1$) durante los tres días antes de la ovulación en ciclos estrales de dos ondas de crecimiento folicular en comparación con vaquillas que presentaron ciclos estrales con tres ondas de crecimiento folicular. Lo anterior se debió a una mayor duración del folículo de la segunda onda folicular (Díaz *et al.*, 1998). Ginther *et al.* (1989b) observaron que a los 15-16 días después de la ovulación se presentó la primera disminución significativa en el área luteinizada del ovario para el ciclo de dos ondas foliculares y a los 18-20 días para los ciclos de tres ondas foliculares ($P < 0.1$), y el día de regresión fue a los 16.5 ± 0.4 y 19.2 ± 0.5 días, respectivamente ($P < 0.01$).

4. CAMBIOS ENDÓCRINOS POSPARTO

El reinicio de la actividad ovárica posparto está estrechamente relacionada con el restablecimiento del pulso generador de GnRH, que involucra el complejo

funcionamiento del eje hipotálamo-hipófisis-ovario (Short *et al.*, 1990). Aunque durante el posparto temprano la cantidad de GnRH en el hipotálamo y la sensibilidad de la pituitaria anterior son suficientes para estimular la liberación de gonadotropinas, la baja cantidad de LH en ésta glándula es el principal factor que limita el reinicio de la actividad ovárica posparto. Sin embargo, la liberación de LH depende de una adecuada síntesis y liberación de GnRH en el hipotálamo, una cantidad adecuada de receptores para GnRH en la hipófisis y una síntesis óptima de LH en la hipófisis. La existencia de bajas concentraciones de LH y FSH en la glándula pituitaria se deben a una retroalimentación negativa ejercida por la acción combinada del estradiol y la progesterona al final del parto (Nett, 1987). Stevenson y Britt (1979) encontraron que las concentraciones de LH ($P < 0.001$), el número de picos episódicos de LH ($P < 0.08$), y la magnitud del pico más grande de LH ($P < 0.1$) aumentaron del día siete al día 14 posparto.

Savio *et al.* (1990a) encontraron bajas concentraciones de estradiol ($< 5 \text{ pg ml}^{-1}$) durante los primeros cinco días posparto, las cuales escasamente estimularon la liberación pulsátil de LH (2-3 cada 6 horas). Sin embargo, conforme los folículos aumentaron de tamaño, los pulsos de LH aumentaron (6 pulsos cada 6 horas) en respuesta a mayores niveles de estradiol ($> 10 \text{ pg ml}^{-1}$) en sangre. Las concentraciones de $17\text{-}\beta$ estradiol aumentaron ($P < 0.001$) conforme se aumentaron los días posparto de $7.4 \pm 0.7 \text{ pg ml}^{-1}$ en el día 7 a $11.1 \pm 0.7 \text{ pg ml}^{-1}$ a los 35 días posparto (Lucy *et al.*, 1991). El papel del estradiol en la retroalimentación del hipotálamo y pituitaria para regular la onda preovulatoria de LH, puede ser el punto clave en el restablecimiento de los ciclos

estrales en vacas posparto, debido a que el estradiol producido puede aumentar la sensibilidad de la pituitaria hacia el GnRH (Kesler *et al.*, 1979).

El reinicio de la actividad ovárica posparto se realiza bajo dos pasos: el primer paso se caracteriza por liberaciones inestables de GnRH (un pulso cada 4-8 horas), los cuales inician a estimular la liberación de LH; sin embargo, estos pulsos son de magnitud insuficiente para lograr la maduración de los folículos. El segundo paso se presenta cuando la pituitaria recupera las concentraciones normales de LH que permiten una mayor liberación de LH. Mayores concentraciones de LH en plasma estimulan la producción de estradiol como consecuencia de un mayor crecimiento folicular; el estradiol estimula la proliferación de sus propios receptores en el hipotálamo y en la glándula pituitaria, estableciéndose una retroalimentación positiva que favorece la liberación de gonadotropinas y la ovulación (Nett, 1987).

Stevenson y Britt (1979) encontraron que vacas que ovularon después de los 20 días posparto presentaron durante la primer semana mayores ($P < 0.01$) concentraciones de estradiol en sangre ($15.4 \pm 2 \text{ pg ml}^{-1}$) que vacas que ovularon entre los 9 y 14 días posparto ($7.2 \pm 1 \text{ pg ml}^{-1}$), aun cuando el número de folículos mayores de 10 mm fue similar en todas las vacas. Esta diferencia en la concentración de estradiol no fue significativa en la segunda semana después del parto; sin embargo, el número de picos episódicos de LH y la concentración promedio de LH en sangre a los 7 y 14 días posparto estuvieron inversamente asociados con el intervalo a la primera ovulación. Las vacas que presentaron la primera ovulación durante las dos primeras semanas después

del parto, presentaron mayores concentraciones de LH ($2.0 \pm 0.3 \text{ ng ml}^{-1}$, $P < 0.01$), un mayor número de picos episódicos de LH (2.1 ± 0.2 , $P < 0.05$) y un mayor pico de LH ($5.5 \pm 1.1 \text{ ng ml}^{-1}$, $P < 0.05$) que vacas que presentaron la ovulación entre los 15 a 20 ($0.9 \pm 0.2 \text{ ng ml}^{-1}$, 1.5 ± 0.1 , $2.8 \pm 0.7 \text{ ng ml}^{-1}$) y 21 a 34 días posparto ($0.7 \pm 0.3 \text{ ng ml}^{-1}$, 1.1 ± 0.2 , $1.3 \pm 1.1 \text{ ng ml}^{-1}$), respectivamente. Canfield y Butler (1990) observaron que la aparición de la primera ovulación posparto estuvo correlacionada con la frecuencia pulsátil de LH ($r = 0.63$, $P < 0.05$) y con los días posparto ($r = 0.91$, $P < 0.01$).

Kesler *et al.* (1979) encontraron que 13 de las 35 vacas utilizadas en el experimento presentaron quistes foliculares, lo cual fue atribuido a falla del hipotálamo y/o pituitaria para liberar la LH. Las vacas que no presentaron quistes foliculares, ovularon rápidamente y presentaron mayores concentraciones de LH en respuesta a los aumentos plasmáticos de $17\text{-}\beta$ estradiol, mientras que el 61% de las vacas que presentaron quistes foliculares restablecieron espontáneamente la actividad ovárica después de dos semanas.

El reinicio de la actividad ovárica posparto se ve afectada por la producción de prostaglandinas ($\text{PgF}_{2\alpha}$) en el útero. Lucy *et al.* (1991) mencionan que la concentración de metabolitos de $\text{PgF}_{2\alpha}$ disminuyó ($P < 0.001$) desde los tres días posparto ($2209.5 \pm 172.5 \text{ pg ml}^{-1}$) hasta encontrar un nivel mínimo a los 21 días posparto ($78.4 \pm 168.6 \text{ pg ml}^{-1}$). Bosu y Peter (1987) detectaron el primer folículo ovulatorio posparto después de que las concentraciones de metabolitos de $\text{PgF}_{2\alpha}$ en sangre bajaron hasta 400 pg ml^{-1} . Kindahl *et al.* (1992) concluyen que la primera ovulación posparto no se presenta hasta que las concentraciones de $\text{PgF}_{2\alpha}$ en sangre disminuyen o regresan a niveles basales.

5. CRECIMIENTO FOLICULAR EN VACAS POSPARTO

La duración del anestro posparto representa el tiempo necesario para la detección del primer celo posparto, este periodo varía ampliamente debido a la ausencia de celos en las primeras ovulaciones después del parto y a la falta de detección de celos en la explotación. Aunque el intervalo a la primera ovulación o el intervalo a la concepción son parámetros más confiables del comportamiento reproductivo de la vaca, en la práctica, el parámetro más utilizado es el intervalo al primer celo posparto (Short *et al.*, 1990). Nett (1987) define el anestro posparto como la ausencia de ciclos ováricos después del parto, esta es la definición a la que se hará referencia.

5.1 APARICIÓN DEL PRIMER FOLÍCULO DOMINANTE POSPARTO

Savio *et al.* (1990a) observaron crecimiento folicular durante los primeros diez días posparto, tres de las 22 vacas del experimento presentaron su primera ovulación durante este intervalo de tiempo. Sin embargo, durante el posparto temprano, la mayoría de las vacas para leche (Savio *et al.*, 1990a) y carne (Murphy *et al.*, 1990) presentaron el crecimiento y regresión de folículos menores de 8 mm de diámetro, hasta que uno de los folículos en crecimiento llegó a ser dominante. El crecimiento folicular durante el periodo posparto temprano es debido a las secreciones de FSH, sin embargo, la ovulación de estos folículos solo se presenta cuando se incrementan las concentraciones de LH en sangre (Stevenson y Britt, 1979; Roche *et al.*, 1992). Al menos un folículo dominante es observado en vacas lecheras en los primeros 20 días después del parto (Roche *et al.*, 1992). Por esta razón, más que a la falta de crecimiento folicular, el anestro posparto es influenciado por la falla en la ovulación (Murphy *et al.*, 1990; Rajamahendran y Taylor, 1990; Opsomer *et al.*, 1996), ocasionada por la baja frecuencia

pulsátil de LH (Roche *et al.*, 1992). Zaied *et al.* (1980) encontraron que las concentraciones de LH (3.0 ± 0.7 vs 1.5 ± 0.1 ng ml⁻¹) y 17- β estradiol (5.9 ± 0.5 vs 3.7 ± 0.3 pg ml⁻¹) en plasma fueron mayores ($P < 0.01$) en vacas que ovularon durante los primeros 12 días después del parto en comparación con las vacas que no ovularon durante ese mismo periodo de tiempo.

Los eventos foliculares que llevaron a la primera ovulación posparto fueron caracterizados por una disminución en la presencia de folículos pequeños (2-5 mm) y un aumento en el número de folículos mayores de 10 mm conforme los días posparto aumentaron. El desarrollo de un folículo dominante o un folículo quístico coincidió con concentraciones de estradiol mayores a 10 pg ml⁻¹ y 6 pulsos cada 6 horas (Savio *et al.*, 1990a).

El intervalo entre el parto y el primer folículo dominante detectado fue de 11.6 ± 8.9 días (rango 5-39). El primer folículo dominante ovuló en el 73.68% de las vacas; en el 21.05% de las vacas, este primer folículo llegó a ser quístico y solo una vaca presentó el crecimiento y regresión de dos folículos dominantes antes del desarrollo del folículo dominante ovulatorio (Savio *et al.*, 1990a).

Murphy *et al.* (1990) encontraron que el primer folículo dominante posparto ovuló en el 11% de los casos en vacas de carne, mientras que el resto de los animales presentó el crecimiento de tres folículos dominantes (rango de 2-6 folículos dominantes) antes de

presentar la primera ovulación. La primera ovulación posparto se presentó a los 35.9 ± 3.3 días y solo el 11% de las vacas presentaron signos manifiestos de celo.

El folículo ovulatorio incrementó la producción de estradiol conforme aumentó su diámetro; sin embargo, antes de que se presente la ovulación, el folículo ovulatorio puede llegar a disminuir su diámetro sin disminuir la producción de estradiol. En el caso de vacas que desarrollaron quistes ováricos, estas presentaron ovulaciones dobles en la primera ovulación posparto, sin embargo, el intervalo a la primera ovulación posparto se retardó (Savio *et al.*, 1990a). Posiblemente una solución para inhibir el desarrollo de folículos quísticos en vacas después del parto es la aplicación de 100 μ g de GnRH intramuscular entre los 12 y 14 días después del parto (Zaied *et al.*, 1980).

El intervalo entre el parto y la primera ovulación posparto es muy variable (Cuadro 1). Bosu y Peter (1987) encontraron que vacas que no desarrollaron quistes foliculares presentaron la primera ovulación entre los 7 y 20 días después del parto. Kesler *et al.* (1979) observaron que la primera ovulación posparto se presenta a los 18.4 ± 1.7 días (2.4 días después de detectar los folículos de 1.5-2.0 mm de diámetro); mientras que Savio *et al.* (1990a) encontraron un mayor intervalo a la primera ovulación posparto (27.4 ± 23 días, rango 9-85). Kindahl *et al.* (1992) comentan que la primera ovulación posparto no se presenta hasta que las concentraciones de $PgF_{2\alpha}$ en sangre disminuyen o regresan a niveles basales. De las vacas que presentaron una actividad ovárica normal, solo el 41% de los casos acompañaron la primera ovulación con signos manifiestos de celo (Kesler *et al.*, 1979). El 45% de las vacas presentaron la primera ovulación durante

los primeros 30 días después del parto mientras que el 37% lo presentó entre el día 31 y 45, y el 18% restante lo presentaron después de los 45 días posparto (Roche *et al.*, 1992).

Staples y Thatcher (1990) encontraron que el 44.4% de las vacas utilizadas en el experimento (54 vacas multíparas) presentaron una ovulación antes de los 40 días después del parto; el 25.9% presentaron su primera ovulación entre los 40-60 días posparto, y el 27.7% presentó su primera ovulación después de los 60 días posparto. Por otro lado, Marion y Gier (1968) a través de palpaciones manuales vía recto determinaron que el 85.6% de las vacas ovularon antes de los 20 días posparto, el 4.8% fueron observadas en celo y solo el 3.2% desarrollaron quistes foliculares.

Roche *et al.* (1992) reportaron que solo el 17% de las ovulaciones que se presentan en los primeros 30 días posparto son acompañadas con signos manifiestos de celo; el porcentaje se incrementa a 52% y 100% para las ovulaciones que se presentan entre los 31-45 días y después de los 45 días después del parto, respectivamente. Kesler *et al.* (1979) encontraron que la primera ovulación posparto fue acompañada con signos manifiestos de celo en el 41% de los casos. Sin embargo, Eger *et al.* (1988) reportaron que solo el 15% de las vacas presentaron signos manifiestos de celo durante la primera ovulación posparto. La ausencia de signos manifiestos de celo en los primeros ciclos posparto puede ser debido a las bajas concentraciones de progesterona antes del estro (Kyle *et al.*, 1992) y a mayores pérdidas de condición corporal después del parto (Harrison *et al.*, 1990).

Cuadro 1. Intervalo entre el parto y la primera ovulación posparto de vacas de distintos genotipos.

AUTOR	RAZA	OVULACIÓN (días)	TÉCNICA
Buimán y Lamming (1978)	Holstein Fresian, Ayrshire	24.0 ± 0.6	Progesterona en leche > 3 ng ml ⁻¹
Kesler <i>et al.</i> (1979)	Holstein Fresian, Guernsey	18.4 ± 1.7	Palpación rectal
Fonseca <i>et al.</i> (1983)	Holstein Fresian Jersey	20.8 ± 13.2 20.0 ± 14.4	Palpación rectal
Duby <i>et al.</i> (1985)	Holstein Fresian	17.9 ± 3.6	Palpación rectal
Guilbault (1987)	Pardo suizo	30 (rango 16-58)	Palpación rectal
Villa-Godoy <i>et al.</i> (1988)	Holstein Fresian	23.9 ± 2.2	Progesterona en leche
Murphy <i>et al.</i> (1990)	Limousin x Holstein Fresian	35.9 ± 3.3	Ultrasonido
Oxenreider y Wagner (1971)	Holstein amamantando lactando No lactando	56.0 ± 0.0 43.0 ± 6.4 23.0 ± 6.9	Palpación rectal
Savio <i>et al.</i> (1990)	Holstein Fresian	27.4 ± 23	Ultrasonido
Spicer <i>et al.</i> (1990)	Holstein Fresian	24.4 ± 2.3	Progesterona en plasma > 1.5 ng ml ⁻¹
Perry <i>et al.</i> (1991)	Hereford x Angus Amamantando	82.0 ± 4.7	Ultrasonido
Sklan y Moallen (1991)	Israeli-Fresian Control Control + 2.6% grasa de sobrepeso	25.3 ± 2.3 ($\bar{x} \pm SE$) 26.1 ± 1.4 ($\bar{x} \pm SE$)	Progesterona en plasma
El-Din <i>et al.</i> (1995)	Holstein Fresian	25.0 ± 13	Ultrasonido
Henao <i>et al.</i> (2000)	Brahman sin amamantar amamantando	34.8 ± 5.8 * 65.0 ± 4.8	Ultrasonido

*P < 0.01

5.2 APARICIÓN DEL PRIMER CUERPO LÚTEO POSPARTO

La primera ovulación posparto es seguida por la formación de un cuerpo lúteo que es detectado a los ocho días de ocurrida la ovulación (Kesler *et al.*, 1979). El cuerpo lúteo se forma por la acción de una oleada de LH sobre un folículo preovulatorio; las células de la granulosa cambian la secreción de estradiol a progesterona (Baird, 1992). La duración de este primer cuerpo lúteo por lo general es corta (Stevenson y Britt, 1979; Manns *et al.*, 1983; Duby *et al.*, 1985; Peter *et al.*, 1989; Baird, 1992; Garverick *et al.*, 1992). Marion y Gier (1968) encontraron que el cuerpo lúteo formado después de la primera ovulación posparto presentó un tamaño normal, sin embargo, su duración fue menor que la observada en los cuerpos lúteos de ciclos estrales normales.

La concentración de progesterona en sangre producida por los cuerpos lúteos provenientes de ovulaciones silenciosas ($4 \pm 1.5 \text{ ng ml}^{-1}$) y ovulaciones que estuvieron acompañadas por signos manifiestos de celo ($6 \pm 1.6 \text{ ng ml}^{-1}$) no fueron estadísticamente diferentes ($P > 0.01$) en vacas de carne sin amamantar; sin embargo, si existió diferencia ($P < 0.01$) entre ovulaciones silenciosas ($2.8 \pm 1.2 \text{ ng ml}^{-1}$) y ovulaciones acompañadas con signos de celo ($6.1 \pm 1.0 \text{ ng ml}^{-1}$) en vacas que amamantaron (Henaó *et al.*, 2000).

Duby *et al.* (1985) encontraron que vacas Holstein ovularon a los 17.9 ± 3.6 días (rango 13 a 25 días) y el 83% de los cuerpos lúteos provenientes de esta primera ovulación presentaron una cavidad luteal a los 7-9 días después de la ovulación. Estas cavidades variaron en tamaño de 0.5 a 3 cm y fueron desapareciendo conforme el número de fases luteales fueron en aumento. Los cuerpos lúteos formados después de la primera

ovulación presentaron un menor peso (3.28 ± 1.4 g, $P < 0.05$) en comparación con los cuerpos lúteos provenientes de la segunda (4.56 ± 1.6 g) y la tercera (6.1 ± 2.2 g) ovulación posparto. Diferencias estadísticas ($P < 0.05$) fueron observadas en las células vivas del primer ($70.8 \pm 4.83\%$), segundo ($89.3 \pm 1.65\%$) y tercer ($82.2 \pm 4.60\%$) cuerpo lúteo formado después del parto. Una tendencia similar fue observada en el número de células por unidad de volumen.

Staples y Thatcher (1990) encontraron que el pico de progesterona del primer ciclo posparto fue menor (5.95 ± 3.44 ng ml⁻¹) que el observado en el segundo (8.79 ± 3.30 ng ml⁻¹). También se observaron menores ($P < 0.01$) concentraciones de progesterona durante la primera fase luteal posparto en vacas con infecciones uterinas (3.23 ± 0.29 ng ml⁻¹) y retenciones placentarias (3.34 ± 0.31 ng ml⁻¹) que en vacas sin estos problemas (4.66 ± 0.36 ng ml⁻¹) (Holt *et al.*, 1989). Las bajas producciones de progesterona producida por los primeros cuerpos lúteos posparto pueden deberse a un desarrollo luteal reducido o a una disminución en la actividad secretora por parte de la célula o la combinación de ambas (Villa-Godoy *et al.*, 1988).

Una mayor incidencia de ciclos cortos (≤ 11 días) se observa durante el primer ciclo estral posparto (53.6%, $P \leq 0.001$) que en el segundo (23.9%) y el tercer (20.2%) (Eger *et al.*, 1988; Rajamahendran y Taylor, 1990). La presencia de fases luteales cortas después del parto se debe a la liberación de oxitocina y prostaglandinas promovidas por las infecciones uterinas (Lewis *et al.*, 1984; Peter *et al.*, 1989; Garverick *et al.*, 1992), más que a la reducida funcionalidad o crecimiento folicular antes de la primera

ovulación (Meisterling y Dailey, 1987). El cuerpo lúteo es refractario a la acción luteolítica de la $\text{PgF}_{2\alpha}$ durante los primeros 5 días después de la ovulación; sin embargo, desde el siguiente día después de la ovulación la $\text{PgF}_{2\alpha}$ causa la regresión del cuerpo lúteo. Uno de los mecanismos propuestos de cómo actúa las $\text{PgF}_{2\alpha}$ sobre el cuerpo lúteo es a través de una disminución en el flujo sanguíneo luteal que causa disminución en la concentración de oxígeno en el tejido luteal causando la muerte celular. Sin embargo, se han encontrado mayores niveles de irrigación sanguínea en el cuerpo lúteo que en el resto del ovario (Wiltbank y Niswender, 1992).

Manns *et al.* (1983) mencionan que la vida corta del primer cuerpo lúteo posparto en vacas de carne no se ocasiona por el proceso de luteólisis normal sino por la pérdida de la habilidad para producir progesterona. Esto es probablemente ocasionado por la insensibilidad del cuerpo lúteo al estímulo de las gonadotropinas como resultado del bajo contenido de receptores para LH en el ovario (Rajamahendran y Taylor, 1990). Baird (1992) también menciona que esto tal vez se debe a un bajo estímulo de las gonadotropinas hacia el folículo preovulatorio o a un reducido soporte luteotrópico para el cuerpo lúteo. Sin embargo, Duby *et al.* (1985) mencionan que la corta duración del cuerpo lúteo proveniente de la primera ovulación puede deberse a un mecanismo de control local más que a la deficiencia de hormonas gonadotrópicas. Williams (1989) concluye que mayores secreciones de progesterona por parte del cuerpo lúteo durante el posparto temprano pueden ser estimuladas con dietas altas en grasas. Oldick *et al.* (1997) observaron que la infusión de grasa a nivel del abomaso en vacas Holstein con 111 ± 14 días en leche, disminuyó el tamaño del cuerpo lúteo en 2mm, sin embargo, la

duración del cuerpo lúteo se alargó debido a que la infusión de grasa (ácido linoléico) a nivel del abomaso inhibió la producción de prostaglandinas.

5.3 CICLOS ESTRALES POSPARTO

En general, el reinicio de la actividad ovárica en vacas después del parto se presenta en tres patrones diferentes: a) un periodo anovulatorio corto seguido por una fase luteal normal en tiempo y producción de progesterona por parte del cuerpo lúteo, b) un periodo anovulatorio de duración regular (21-25 días después del parto), seguido por una fase luteal de duración corta y baja síntesis de progesterona en el cuerpo lúteo, c) un periodo anovulatorio de larga duración (mayor a 28 días) seguido por una fase luteal corta, baja producción de progesterona y un cuerpo lúteo de tamaño pequeño (Rajamahendran y Taylor 1990).

Savio *et al.* (1990) encontraron que cuando el folículo dominante se detecta antes de los nueve días posparto, la duración del ciclo estral siguiente es normal (20.6 ± 2.2 días) o larga (30.0 ± 4.5 días), mientras que cuando el folículo dominante se detecta después del día 10 o 20 posparto, la duración del siguiente ciclo es generalmente larga (30.0 ± 4.5 días) o corta (11.2 ± 1.8 días), respectivamente.

Murphy *et al.* (1990) observaron que durante los primeros ciclos estrales posparto se presenta el crecimiento de 1, 2 y hasta 3 ondas de crecimiento folicular. Sin embargo, el número de ondas de crecimiento folicular en los primeros ciclos estrales posparto es muy variable. Rajamahendran y Taylor (1990) encontraron que de los ciclos estrales

posparto digitalizados con un equipo de ultrasonografía, el 86% de los casos presentaron el crecimiento de dos ondas de crecimiento folicular. Savio *et al.* (1990) encontraron que solo el 54% de las vacas posparto presentaron ciclos estrales con tres ondas de crecimiento folicular, mientras que el resto de las vacas (46%) solo presentaron dos. La incidencia de ciclos estrales de tres ondas foliculares puede deberse a la falla del segundo folículo dominante a responder correctamente a la estimulación gonadotrópica durante la luteólisis.

Savio *et al.* (1990) encontraron que la emergencia de los folículos dominantes en ciclos estrales de tres ondas de crecimiento folicular fue en el día cuatro (rango 1-6 días) de la primera onda, el día 14 (rango 11-16 días) de la segunda onda y el día 19 (rango 18-21 días) de la tercera onda del ciclo estral; mientras que el máximo diámetro alcanzado por estos folículos dominantes se presentó en el día ocho (rango 6-11 días), 18 (rango 15-21 días) y en el día del estro del ciclo estral, respectivamente. Sin embargo, en ciclos estrales de dos ondas de crecimiento folicular, el día de emergencia y máximo diámetro del primer folículo dominante se presentaron respectivamente en el día 3 (rango 2-5 días) y 8 (rango 6-12 días) del ciclo estral, mientras que para el segundo folículo dominante se presentaron en el día 16 (rango 10-25 días) y en el día del estro, respectivamente. Las tasas de crecimiento y diámetros máximos fueron similares entre el primero (3.8 ± 1.9 mm día⁻¹ y 17.1 ± 2.2 mm), segundo (3.5 ± 1.9 mm día⁻¹ y 14.4 ± 1.3 mm) y tercer (3.4 ± 1.1 mm día⁻¹ y 16.3 ± 2.2 mm) folículo dominante del ciclo estral. En el caso de ciclos estrales de dos ondas de crecimiento, la tasa de crecimiento y diámetros máximos fueron similares entre el primero (3.3 ± 1.0 mm día⁻¹ y 17.5 ± 3.6

mm) y segundo (3.0 ± 1.4 mm día⁻¹ y 17.2 ± 1.2 mm) folículo dominante del ciclo estral. La duración de los ciclos estrales de 2 y 3 ondas de crecimiento folicular fueron 22.2 ± 2.6 días y 24.0 ± 1.2 días, respectivamente.

6. FACTORES ASOCIADOS CON EL ANESTRO POSPARTO

La duración del anestro posparto es variable y es afectado principalmente por el amamantamiento (Carruthers *et al.*, 1980; Walters *et al.*, 1982a; Williams *et al.*, 1983), la nutrición (Staples y Thatcher, 1990; Lucy *et al.*, 1991), la época de parto (Bulman y Lamming, 1978; Savio *et al.*, 1990a; Opsomer *et al.*, 2000), el número de parto (Bulman y Lamming, 1978; Stevenson y Britt, 1979), el nivel de producción de leche (Stevenson y Britt, 1979; Peters, 1984; Staples y Thatcher, 1990) y los problemas durante y después del parto (Bosu y Peter, 1987; Opsomer *et al.*, 2000).

6.1 AMAMANTAMIENTO

Henao *et al.* (2000) encontraron que vacas Brahaman bajo condiciones silvopastoriles reiniciaron su actividad ovárica a los 28 ± 10 días posparto. Las vacas que estuvieron amamantando y las vacas que no lo hicieron, presentaron ondas de crecimiento folicular antes de la primera ovulación, y el diámetro de los folículos dominantes fue similar en ambos grupos de vacas (10.9 ± 0.5 y 11.2 ± 0.4 mm), respectivamente. El intervalo entre el parto y la primera ovulación posparto fue más corto ($P < 0.01$) en vacas que no amamantaron en comparación con vacas que permanecieron amamantando durante el experimento. Walters *et al.* (1982) encontraron que los pulsos de LH fueron mayores en

vacas que no amamantaron a sus becerros (6.3 vs 1.3 pulsos cada 96 h) en comparación con vacas que amamantaron durante los primeros 21 días posparto.

Walters *et al.* (1982b) sugieren que el amamantamiento inhibe la liberación pulsátil de GnRH, ocasionando una disminución en la frecuencia de liberación de LH (1.3 vs 2.1 pulsos cada 4 h) y un aumento en el intervalo del anestro posparto; al dejar de amamantar, la vaca aumenta la frecuencia de liberación pulsátil de GnRH y la sensibilidad de la pituitaria al GnRH que desencadenan un aumento en la liberación de LH y FSH en la pituitaria. Este incremento en las gonadotropinas estimula la síntesis de sus propios receptores en los folículos más grandes, los cuales producen estrógenos que retroalimentan positivamente a la pituitaria e hipotálamo para producir los picos de FSH y LH que desencadenarán la ovulación.

Williams *et al.* (1983) encontraron que el amamantamiento reduce las concentraciones de LH (1.1 ± 0.02 vs 1.5 ± 0.03 ng ml⁻¹) y FSH (11.8 ± 0.4 vs 30.9 ± 0.8 ng ml⁻¹) en sangre; un patrón similar se observa en la frecuencia pulsátil de LH (1.3 ± 0.5 vs 4.1 ± 1.0 cada 6 horas) y FSH (1.2 ± 0.5 vs 5.3 ± 0.7 pulsos cada 6 horas), y en la amplitud del pulso de LH (1.1 ± 0.2 vs 1.2 ± 0.1 ng ml⁻¹) y FSH (20.8 ± 1.9 vs 20.4 ± 1.5 ng ml⁻¹) a los 7 días posparto. Similarmente, concentraciones menores de estradiol (4.6 vs 8.4 pg ml⁻¹, $P < 0.01$) se encontraron en vacas que estuvieron amamantando (Walters *et al.*, 1982b). Walters *et al.* (1982a) encontraron menores ($P < 0.01$) concentraciones de prolactina durante el posparto temprano en vacas de carne que amamantaron (20.2 mg ml⁻¹) en comparación con el grupo control (39.1 mg ml⁻¹); las altas concentraciones de

prolactina, LH y FSH estimulan la síntesis de receptores para LH y FSH en el folículo de mayor tamaño en el ovario. Las vacas que no amamantaron presentaron un mayor número de receptores de LH a nivel del ovario ($71.1 \text{ fmoles mg}^{-1}$ de proteína) en comparación con las vacas que amamantaron ($48.3 \text{ fmoles mg}^{-1}$ de proteína); los pulsos de LH aumentaron a 0.4, 1.1 y 2 pulsos durante la primera, segunda y tercera semana posparto (Walters *et al.*, 1982).

Henao *et al.* (2000) mencionan que del grupo de vacas que no amamantaron, el 40% no presentaron signos manifiestos de celo en la primera ovulación posparto; mientras que la incidencia se aumentó a 85.7% en las vacas que amamantaron. La duración del primer cuerpo lúteo posparto en las vacas que no presentaron signos manifiestos de celo no fue diferente, ni la duración ni el volumen del primer cuerpo lúteo posparto en vacas que estuvieron amamantando (10.3 ± 1.18 días y $2.4 \pm 1.0 \text{ cm}^3$) en comparación con vacas que no amamantaron (10.5 ± 1.12 días y $2.3 \pm 0.7 \text{ cm}^3$).

Carruthers *et al.* (1980) encontraron que vacas amamantando a su becerro durante los primeros 13 días posparto, presentaron menores concentraciones séricas de LH en el último día de amamantamiento, lo que ocasionó una menor ($P < 0.05$) frecuencia (0.9 ± 0.2 vs 2.1 ± 0.2 picos cada 4 h) y una menor amplitud (1.8 ± 0.1 vs $3.1 \pm 0.9 \text{ ng ml}^{-1}$) de los picos episódicos de LH. Sin embargo, el amamantamiento no alteró las concentraciones de LH (1.3 ± 0.1 vs $1.2 \pm 0.1 \text{ } \mu\text{g mg}^{-1}$), FSH (10.8 ± 0.9 vs $9.8 \pm 1.9 \text{ } \mu\text{g mg}^{-1}$) y prolactina (25.5 ± 4.4 vs $23.9 \pm 5.0 \text{ } \mu\text{g mg}^{-1}$) presentes en la glándula pituitaria. Probablemente la liberación de la hormona liberadora de LH (LHRH) desde el

hipotálamo es la responsable de la liberación episódica de LH; sin embargo, el contenido de este factor liberador en el hipotálamo fue de 118.2 ± 16.3 y 111.4 ± 19.5 ng para vacas amamantando y las que no amamantaron, respectivamente. Por lo que el contenido de LHRH en el hipotálamo no limita el reinicio de la secreción de LH en vacas posparto, sino la baja sensibilidad de la pituitaria para responder a la LHRH. Del total de LHRH encontrada en el hipotálamo, el 85% se localizó en el área media basal y el 15% restante se localizó en el área preóptica y en el área anterior del hipotálamo.

Carruthers *et al.* (1980) mencionan que el amamantamiento de dos becerros no aumenta la secreción de prolactina, por lo que concluyen que la prolactina no interfiere con el reinicio de la actividad ovárica y probablemente la secreción de FSH no sea un factor que limite el reinicio de la ciclicidad en vacas posparto.

6.2 NÚMERO DE PARTO

Stevenson y Britt (1979) encontraron que el intervalo a la primera ovulación posparto fue mayor ($P < 0.10$) en vacas multíparas (18.7 días) que en vacas primíparas (16.3 días); sin embargo, no se encontraron diferencias en el intervalo al primer estro visible (26.1 y 27.7 días, respectivamente). El reinicio de la actividad ovárica posparto medido a través de concentraciones de progesterona en leche ($> 0.5 \text{ ng ml}^{-1}$) demostraron que el 99% de las vacas primíparas y el 93% de las vacas multíparas presentaron su primera ovulación en los primeros 35 días posparto (Eger *et al.*, 1988).

Bulman y Lamming (1978) encontraron numéricamente mayores intervalos al reinicio de la actividad ovárica en vacas de 6 (28.3 ± 3.45 días), 7 (29.3 ± 4.85 días), 8 (39.7 ± 4.07 días) y 9 partos (41.2 ± 4.07 días) que en vacas de 1 (24.5 ± 1.5 días), 2 (22.4 ± 0.9 días) y 3 (22.3 ± 1.2 días) partos; sin embargo, estas diferencias no fueron estadísticamente diferentes. Solo el 1.9% de las vacas del segundo al quinto parto retardaron el reinicio de la actividad ovárica después de los 50 días posparto en comparación con el 8.6 y 13.3% de las vacas de primer parto y las vacas de más de seis partos, respectivamente; normalmente, el 80% de las vacas reiniciaron los ciclos ováricos antes de los 30 días posparto. Opsomer *et al.* (2000) mencionan que el número de parto afectó ($P < 0.05$) la cantidad de vacas que empezaron a ciclar en los primeros 50 días posparto (57%, vacas de 1 parto; 59%, vacas de 2-3 partos y 43%, vacas de 4 o más partos).

Por otro lado, Williams (1989) encontró que el intervalo entre el parto y la primera ovulación posparto en vacas Brahman, fue similar entre vacas primíparas (50.1 ± 1.5 días) y multíparas (45.0 ± 1.2 días); el 70% de las vacas presentaron la ovulación en los primeros 50 días posparto, mientras que solo el 14% presentó signos manifiestos de celo durante esta primera ovulación; sin embargo, el intervalo al primer celo fue mayor en vacas primíparas (80.4 ± 2.4 días, $P < 0.05$) que en vacas multíparas (63.6 ± 2.7 días). El primer cuerpo lúteo posparto fue de menor tamaño (1.9 ± 0.1 cm) y produjo una menor concentración de progesterona (3.0 ± 0.5 ng ml⁻¹) en vacas primíparas ($P < 0.05$) que en vacas multíparas (2.3 ± 0.1 cm y 4.1 ± 0.3 ng ml⁻¹, respectivamente) (Stevenson y Britt, 1979). Por otro lado, Rajamahendran y Taylor (1990) no encontraron diferencias

en la duración del intervalo del parto a la primera ovulación posparto entre vacas primíparas (16 ± 7 días) y multíparas (24 ± 7 días). El-Din *et al.* (1995) tampoco observaron efecto del número de parto sobre el reinicio de la actividad ovárica posparto (primero = 25.5 ± 2.9 días, segundo = 26.0 ± 2.1 días y tercer o más partos = 30.3 ± 3.6 días).

6.3 NUTRICIÓN

El consumo de alimento normalmente se reduce drásticamente durante el posparto temprano en la vaca lechera; sin embargo, vacas con bajos aumentos en el consumo de alimento por lo general son vacas con baja producción de leche y comportamiento reproductivo; las vacas que llegan a consumir un 3% de su peso vivo a los 25 días posparto presentan menores intervalos a la primera ovulación posparto mientras que las vacas que permanecieron en anestro durante los primeros dos meses posparto alcanzaron este consumo dos semanas después (Staples y Thatcher, 1990). Las dietas mal balanceadas o deficientes en algunos nutrientes afectan negativamente el reinicio de la actividad ovárica posparto. Nolan *et al.* (1988) encontraron que vacas Hereford que consumieron el 100% de los requerimientos de proteína (antes y después del parto), incrementaron la frecuencia pulsátil de LH conforme se incrementó el tiempo posparto ($P < 0.05$). Sin embargo, esto no fue observado en vacas que consumieron una dieta deficiente en proteína durante el periodo preparto; a los 60 días posparto, las vacas que consumieron el 100% de la proteína requerida durante el preparto presentaron una frecuencia pulsátil de LH dos veces mayor que la observada en vacas que consumieron una dieta deficiente en proteína. Las vacas que consumieron una dieta deficiente en

proteína preparto presentaron mayores concentraciones de LH y FSH en la glándula pituitaria debido a una menor liberación de estas gonadotropinas durante los primeros 62 días posparto. La disminución en la liberación pulsátil de LH a pesar de niveles normales de receptores de GnRH en vacas consumiendo una dieta deficiente en proteína preparto, puede deberse a una deficiencia de un estímulo hipotalámico adecuado o a una baja respuesta al GnRH.

Oxenreider y Wagner (1971) encontraron que la aparición del primer folículo dominante después del parto varió solo numéricamente entre las vaquillas que consumieron altos (10 ± 1.9 días), normales (12 ± 2.6 días) o bajos (16 ± 1.9 días) niveles de energía en la dieta. Sin embargo, encontraron una relación negativa ($P < 0.01$) entre los niveles de glucosa en plasma y el intervalo al primer folículo mayor de 10 mm ($r = -0.5$) y la primera ovulación ($r = -0.62$). Mayores niveles de glucosa en plasma ($P < 0.02$) se observaron entre las vaquillas que consumieron altos (71.5 ± 1.3 mg), normales (67.3 ± 1.1 mg) y bajos (65.3 ± 1.4 mg) niveles de energía en la dieta. Aunque el consumo de colesterol por el ovario no es una limitante para el proceso de esteroidogénesis, la glucosa es la mayor fuente de energía utilizada para procesos productivos en el ovario (Rabiee *et al.*, 1999).

6.3.1 Balance de energía

El balance de energía se define como la diferencia entre la energía neta consumida por el animal menos la energía neta requerida para mantenimiento y producción de leche (Lucy *et al.*, 1991). Butler (2000) menciona que el balance de energía negativo influye en el

reinicio de la actividad ovárica posparto a través de la inhibición de la frecuencia pulsátil de LH y bajas concentraciones de glucosa, insulina, así como IGF-I, los cuales afectan negativamente la producción de estrógenos de los folículos dominantes. Canfield y Butler (1990) encontraron que el intervalo al nadir (punto de mayor balance de energía negativo) se presentó a los 11.9 ± 1.3 días posparto en vacas lecheras mientras que la ovulación se presentó 7.0 ± 0.92 días después de que el nadir fue observado, por lo que se estableció una correlación ($r = 0.76$, $P < 0.02$) entre los dos eventos. Similarmente, el balance de energía acumulado al nadir fue correlacionado con los días a la primera ovulación posparto ($r = 0.60$, $P < 0.05$). La frecuencia pulsátil de LH ($+2.2$ pulsos cada 8 horas, $P < 0.01$), la concentración basal de LH ($+0.14$ ng ml⁻¹, $P < 0.05$) y la concentración media de LH se incrementaron ($+0.14$ ng ml⁻¹, $P < 0.10$) después del nadir en comparación con lo observado antes de este punto de mayor balance negativo de energía.

Spicer *et al.* (1990) encontraron que el intervalo entre el parto y la primera ovulación en vacas Holstein fue de 24.4 ± 2.3 días (incremento en la concentración de progesterona > 1.5 ng ml⁻¹) con un rango entre 14 y 39 días posparto. Esta primera ovulación fue acompañada con estro en el 60% de las vacas con un balance de energía positivo (PEB) y el 16.7% en las vacas con un balance de energía negativo (NEB) durante las primeras 11 semanas posparto. Esta supresión en la expresión del estro pudo deberse a una reducida concentración de IGF-I, lo cual altera la producción de estradiol en el ovario de vacas con NEB. La concentración de progesterona durante las dos primeras fases

luteales posparto fue mayor ($P < 0.1$) en vacas con PEB que en vacas con NEB (13.4 ± 2.4 vs 7.6 ± 1.9 ng ml⁻¹, respectivamente).

Lucy *et al.* (1991) encontraron que el uso de grasa de sobrepaso en la dieta aumentó el número de folículos de 6-9 mm y disminuyó el número de folículos de 3-5 mm de diámetro durante los primeros 25 días posparto. El ofrecer una dieta concentrada en energía durante la lactancia temprana, con el uso de grasas de sobrepaso, puede repercutir en un rápido reinicio de la actividad ovárica debido a mayores concentraciones de LH plasmática en vacas con un balance energético positivo. Oxenreider y Wagner (1971) mencionan que desde el punto de vista nutricional, la energía más que la proteína en la dieta juega un papel crítico en mantener la función reproductiva.

6.3.2 Condición corporal

El valor de la condición corporal es una medida subjetiva que ayuda a predecir el comportamiento reproductivo, debido a que refleja usualmente el balance energético del animal (Henao *et al.*, 2000). Durante el posparto temprano la vaca alta productora se encuentra en un periodo crítico debido a que las altas demandas de energía requerida para la producción de leche no pueden ser cubiertos con los bajos consumos de materia seca, por lo que la vaca empieza a movilizar tejido corporal como un recurso para cubrir las demandas de nutrientes requeridas. Altas movilizaciones de reservas corporales en el posparto temprano aumentan la infiltración de grasa en el hígado lo cual repercute negativamente en el comportamiento reproductivo de la vaca (Bono, 1997). Un aumento

en la pérdida de condición corporal durante las primeras dos semanas posparto refleja un balance energético negativo que coincide con una disminución en la actividad ovárica (Staples y Thatcher, 1990). Las vacas que pierden más condición corporal durante el primero y segundo mes posparto presentan un mayor riesgo ($P < 0.001$) en retardar el reinicio de la actividad ovárica posparto, Opsomer *et al.* (2000) encontraron que el anestro posparto no se afectó por la condición corporal al parto, un valor mayor de condición corporal al parto estuvo relacionado con mayores pérdidas de condición corporal. El-Din *et al.* (1995) encontraron una correlación positiva alta ($r = 0.735$, $P < 0.001$) entre el reinicio de la actividad ovárica posparto y la pérdida de peso.

Por otro lado, Rukkwamsuk *et al.* (1999) encontraron que vacas con una condición corporal alta al momento del parto debido a una alimentación generosa durante el periodo seco perdieron más peso durante el primer mes posparto (-51.6 ± 8.9 vs -12.0 ± 2.4 kg.), presentaron mayores concentraciones de triacilglicerol en hígado durante la segunda (86.0 ± 7.6 vs 30.8 ± 3.6 mg g⁻¹ de hígado) y sexta semana posparto (42.0 ± 9.8 vs 15.0 ± 0.5 mg g⁻¹ de hígado) y un mayor intervalo a la primera ovulación (51.9 ± 11.1 vs 35.7 ± 7.1 días) que vacas que fueron alimentadas con la dieta control.

El valor de condición corporal estuvo negativamente correlacionado con la concentración sérica de progesterona ($r = -0.305$, $P < 0.001$) y el consumo de MS de la dieta ($r = -0.349$, $P < 0.001$). La concentración de IGF-I estuvo negativamente correlacionada con la producción de leche diaria ($r = -0.385$, $P < 0.001$), una actividad ovárica reducida y menores secreciones de progesterona durante los primeros ciclos

estrales. Roberts *et al.* (1997) encontraron que las concentraciones de IGF-I en sangre fueron en aumento en vacas que posteriormente reiniciaron la actividad ovárica posparto en comparación con las concentraciones que presentaron las vacas que continuaron en anestro posparto. Estos mismos autores concluyen que la hormona de crecimiento, el IGF-I y el IGFBP modulan el reinicio de la actividad ovárica posparto en vacas de carne.

Prado *et al.* (1990) mencionan que vacas de carne con menor condición corporal a la novena semana posparto, presentaron un periodo de anestro mayor que vacas con alta condición corporal; esto se debió a que los folículos provenientes de vacas con baja condición corporal presentaron una baja tasa de conversión de testosterona a estradiol. La mayor capacidad esteroidogénica de folículos provenientes de vacas con alta condición corporal puede deberse a diferencias en la frecuencia pulsátil de LH y no a cambios en la concentración de LH o la amplitud del pulso de FSH. Por otro lado, Stevenson y Britt (1979) no encontraron relación entre el cambio de peso posparto y el intervalo entre el parto y la primera ovulación posparto en vacas Holstein.

6.4 PRODUCCIÓN DE LECHE

Con la finalidad de incrementar la rentabilidad en las explotaciones lecheras, la producción de leche durante la lactancia se ha incrementado en 114 litros cada año a través del uso de la selección genética (Harrison *et al.*, 1990). Los altos niveles de producción de leche retardan el reinicio de la actividad ovárica posparto y la detección del primer celo posparto debido a que altos niveles de producción de leche ocasionan un balance de energía más negativo (Stevenson y Britt, 1979), más estrés y una mayor incidencia de quistes ováricos (Marion y Gier, 1968). Hageman *et al.* (1991) encontraron

que por cada 1000 kg de aumento en leche, los días abiertos se incrementaron en 7 días en vacas de primer parto y en 12.5 días en vacas de segundo parto. Este mayor efecto en vacas de segundo parto pudo deberse a un mayor pico de producción de leche, lo que normalmente ocasiona un aumento en los días al primer servicio (2.4 días), un mayor ($P < 0.01$) número de servicios por concepción (0.25) y una menor tasa de concepción (8.0%) al primer servicio (Faust *et al.*, 1988). Dhaliwal *et al.* (1996) encontraron un menor intervalo al primer servicio (75.8 ± 38.7 vs 80.3 ± 38.6 días, $P < 0.001$), menor intervalo del parto a la concepción (99.8 ± 59.0 vs 118.8 ± 68.9 días, $P < 0.001$) y menores servicios por concepción (1.65 ± 1.08 vs 1.92 ± 1.27 , $P < 0.001$) en vacas bajas productoras que en vacas altas productoras.

Label *et al.* (1982) encontraron que el aumento de 100 litros de leche corregida por grasa en los primeros 180 días posparto, incrementó los días a la primera inseminación en 0.27, los días abiertos en 0.61 y el número de servicios por concepción en 0.014, por lo que se observó un antagonismo entre la mayor producción de leche y el comportamiento reproductivo en vacas individuales. Sin embargo, en los hatos con mayores producciones de leche se observaron menores intervalos a la primera inseminación y menos días abiertos, esto probablemente ocasionado por un mejor manejo del ganado, principalmente en la detección de celos en la explotación. Similarmente, Hageman *et al.* (1991) encontraron que la producción de leche afectó ($P < 0.01$) el intervalo al primer estro detectado después del parto en vacas de primer parto, pero no en las vacas de segundo parto.

Stevenson y Britt (1979) encontraron que las vacas que ovularon entre los 9 y 14 días posparto produjeron menos leche corregida al 4% de grasa ($22.9 \pm 0.2 \text{ kg día}^{-1}$) en las primeras 6 semanas posparto ($P < 0.05$) en comparación con las vacas que ovularon entre los 15-20 días posparto ($27.2 \pm 0.3 \text{ kg día}^{-1}$) y las que ovularon después de los 20 días posparto ($29.8 \pm 0.5 \text{ kg día}^{-1}$). Marion y Gier (1963) observaron que vacas que produjeron en promedio más de 30 kg de leche día^{-1} durante los primeros 120 días posparto (leche corregida al 4% de grasa), requirieron mayor tiempo para presentar la primera ovulación posparto (15.5 vs 13.1 días), presentaron una mayor incidencia de quistes foliculares (22.6 vs 7.0 %) y requirieron un mayor tiempo para observar el primer celo posparto (36.9 vs 28.4 días) que las vacas con producciones menores de 22 kg de leche día^{-1} . El-Din *et al.* (1995) observaron una alta correlación entre la producción de leche diaria corregida al 4% de grasa en los primeros 30 días posparto ($r = 0.709$, $P < 0.001$). Sin embargo, Staples y Thatcher (1990) encontraron que las vacas que ovularon antes de los 40 días posparto produjeron mayor cantidad de leche corregida al 4% de grasa ($33.4 \text{ litros día}^{-1}$) que las que ovularon entre los 40-60 días posparto ($31.7 \text{ litros día}^{-1}$) y a las que no ovularon ($28.5 \text{ litros día}^{-1}$) en los dos primeros meses posparto.

Oxenreider y Wagner (1971) encontraron que vaquillas primerizas que no lactaron después del parto mostraron mayores ($P < 0.02$) concentraciones de glucosa en plasma ($71.2 \pm 1.4 \text{ mg}$) que vaquillas lactando ($67.0 \pm 1.1 \text{ mg}$). Similarmente, vaquillas que no lactaron presentaron menores ($P < 0.001$) intervalos a la primera ovulación posparto (24

± 2.7 días) que aquellas que si lactaron (46 ± 4.0 días) o que amamantaron (52 ± 2.7 días) después del parto.

Por otro lado, Bulman y Lamming (1978) no observaron relación entre la producción de leche a las 4 y 8 semanas posparto y el reinicio de los ciclos ováricos (definido como la primer medición de progesterona en leche mayor a 3 ng ml^{-1}). Opsomer *et al.* (2000) no observaron relación entre el reinicio de la actividad ovárica y la producción de leche corregida al 4% de grasa en los primeros 100 días posparto. Sin embargo, un bajo contenido de proteína en leche durante los primeros 100 días posparto se asoció con un retardo de la actividad ovárica posparto. Harrison *et al.* (1990) no encontraron diferencias en el intervalo a la primera ovulación posparto (31.0 ± 4 vs 29 ± 3 días), duración de la primer fase luteal (11 ± 3 vs 14.0 ± 2 días) y en el tiempo necesario para completar la involución uterina (24 ± 2 vs 27 ± 1 días); sin embargo, si observaron un mayor ($P < 0.05$) número de ovulaciones antes del primer estro visible (1.6 ± 0.3 vs 0.7 ± 0.2) y un mayor intervalo a la concepción (217 ± 43 vs 74 ± 13 días) en vacas con mayor producción de leche durante los primeros 75 días posparto (2438 ± 89 litros) comparados con vacas de menor producción de leche (2043 ± 75 litros) durante el mismo intervalo de tiempo.

Butler *et al.* (1981) encontraron que la primera ovulación posparto se presenta a los 36 ± 6 días (rango 6 a 83 días), 10 días después de que el balance de energía empezó a retornar a cero; sin embargo, no se encontró relación entre la producción de leche durante los primeros 20 días después del parto y los días a la primera ovulación ($r =$

0.30), pero la relación entre estas dos variables aumentó a 0.41, 0.62, 0.66 y 0.68 a los 30, 40, 50 y 60 días en leche, respectivamente.

Carstairs *et al.* (1980) tampoco encontraron relación entre el intervalo a la primera ovulación posparto y la producción de leche; sin embargo, reconocen que las vaquillas del experimento no mostraron altas producciones de leche (5908 kg en 305 días). Staples y Thatcher (1990) comentan que si el balance de energía de la vaca es más importante que la producción de leche *per se* en determinar el reinicio de la actividad ovárica, la producción de leche por si sola puede estar positivamente o negativamente relacionada con el anestro posparto.

6.5 PROBLEMAS DURANTE Y DESPUÉS DEL PARTO

Las infecciones uterinas están estrechamente relacionadas con la falla en la ovulación de los folículos dominantes que posteriormente llegan a ser quistes ováricos, ya que los microorganismos en el útero producen enterotoxinas que estimulan a la médula adrenal para producir cortisol, el cual suprime la liberación de LH antes de la ovulación (Bosu y Peter, 1987). Opsomer *et al.* (2000) encontraron que vacas con un parto anormal y desordenes puerperales fueron más propensas (3.6 y 3 veces, respectivamente) a retardar el reinicio de la actividad ovárica posparto. Las vacas que presentaron mastitis clínica, laminitis severa, o neumonía durante el primer mes después del parto fueron más propensas a retardar el reinicio de la actividad ovárica posparto en 5.4 veces y el riesgo fue mayor (hasta 11 veces) en vacas que presentaron cetosis. Mientras que Fonseca *et al.* (1983) encontraron que el intervalo a la primera ovulación se alargó en 14.7 ± 3.1 días

en vacas que presentaron alguna anormalidad posparto (metritis, quistes ováricos, anestro prolongado o enfermedad). El-Din *et al.* (1995) encontraron que vacas que presentaron distocia, retención placentaria, infección uterina, descargas purulentas, fiebre de leche y cetosis reiniciaron la actividad ovárica posparto más tarde (30.8 ± 3.1 vs 22.4 ± 1.4 días, $P < 0.05$) que vacas con un puerperio normal.

6.6 ÉPOCA DE PARTO

Savio *et al.* (1990a) encontraron mayores ($P < 0.05$) intervalos entre el parto y la detección del primer folículo dominante en vacas que parieron en primavera (20 ± 10.1 días) que en vacas que parieron en otoño (6.8 ± 1.8 días); sin embargo, el intervalo del parto a la primera ovulación posparto no se afectó por la época de parto (primavera, 27.3 ± 18.9 ; otoño 27.4 ± 25.9 días). El intervalo a la primera ovulación fue menor ($P < 0.10$) para vacas que parieron en otoño que para aquellas que parieron en primavera (12.0 ± 2.5 vs 27.3 ± 18.9 días, respectivamente) cuando se excluyeron del análisis las vacas que presentaron quistes foliculares. Sin embargo, Bulman y Lamming (1978) encontraron un reinicio de la actividad ovárica más largo en los meses de marzo (38.6 ± 6.88 días), abril (52.4 ± 15.12 días) y mayo (38.2 ± 6.10 días). Por otro lado, Fonseca *et al.* (1983) mencionan que vacas que parieron entre los meses de diciembre y febrero presentaron un intervalo a la primera ovulación posparto 6.5 ± 2.9 días más largo que las vacas que parieron entre septiembre y noviembre. Opsomer *et al.* (2000) observaron que el número de vacas que reiniciaron la actividad ovárica en los primeros 50 días posparto fue afectado ($P < 0.001$) por la época de parto (primavera, 55%; verano, 69%; otoño, 55%; invierno, 43%). Sin embargo, El-Din *et al.* (1995) encontraron que vacas que parieron

entre primavera y verano mostraron el mismo intervalo al reinicio de la actividad ovárica (25.1 ± 1.4 días), que las vacas que parieron en otoño e invierno (28.1 ± 1.7 días).

6.7 RAZA DE LA VACA

Existe poca información sobre el efecto de la raza de la vaca sobre el reinicio de la actividad ovárica posparto; sin embargo, Roche *et al.* (1992) mencionan que la presencia de folículos dominantes es similar en vacas de carne y vacas de leche, no obstante que el intervalo a la primera ovulación es más largo en vacas de carne debido a la falla para ovular los folículos dominantes. Fonseca *et al.* (1983) no encontraron diferencias en el intervalo a la primera ovulación posparto entre vacas Holstein (20.8 ± 13.2 días) y vacas Jersey (20.0 ± 14.4 días).

7. EFECTO DEL ÚTERO SOBRE LA ACTIVIDAD OVÁRICA POSPARTO

La involución uterina es el proceso mediante el cual el cervix, útero y en menor grado la vagina disminuyen su tamaño inmediatamente después del parto (Noakes, 1994). Guilbault *et al.* (1987) encontraron que el diámetro del útero fue de 58 y 32 mm a los 6 y 30 días posparto, respectivamente. El útero retornó completamente a la cavidad pélvica a los 30 días después del parto, mientras que 5 días después se completó la involución uterina (Lewis *et al.*, 1984). Rajamahendran y Taylor (1990) observaron que la involución uterina se completó a las cuatro semanas posparto; sin embargo, durante los primeros 10 días posparto se observa una mayor disminución de tamaño del útero (Marion y Gier, 1968). Guilbault *et al.* (1987) encontraron que la tasa de disminución en

el tamaño del cuerno previamente grávido fue mayor ($P < 0.01$) que la presentada por el cuerno contralateral.

Rajamahendran y Taylor (1990) encontraron que el tiempo necesario para completar la involución uterina fue similar ($P < 0.05$) para vacas primíparas (25 ± 1 días) y multíparas (27 ± 6 días). Fonseca *et al.* (1983) observaron una involución más rápida del cervix ($P < 0.10$) en vacas Holstein altas productoras de leche que en vacas bajas productoras. En este mismo estudio conforme la leche acumulada a los 70 días se incrementó en más de 1400 kg, el tiempo necesario para completar la involución uterina disminuyó; por otro lado, vacas que presentaron algún problema al parto (distocia, retención placentaria, muerte de la cría, parto gemelar o fiebre de leche) y problemas posparto (metritis, quistes ováricos, anestro prolongado o enfermedad) requirieron mayor tiempo para completar la involución uterina. El-Din *et al.* (1995) observaron que la involución uterina se retarda debido a la época de parto (primavera-verano = 32.2 ± 0.4 vs otoño-invierno = 34.2 ± 0.4 días, $P < 0.05$), el número de parto (1 = 30.8 ± 0.8 , 2 = 34.2 ± 0.5 , y 3 o más = 35.5 ± 0.9 días, $P < 0.001$), y por la producción de leche diaria corregida al 4% de grasa ($r = 0.467$, $P < 0.001$).

Las altas concentraciones de metabolitos de prostaglandinas encontradas en sangre durante los primeros 13.5 ± 2.9 días después del parto (rango de 7 a 21 días), ocasionan menores intervalos para completar la involución uterina posparto (29.6 ± 7.5 días, rango de 16 a 50 días) debido principalmente a que se aumenta el tono uterino (Lindell *et al.*, 1982). La producción de prostaglandinas $F_{2\alpha}$ está negativamente correlacionada con la

involución uterina; por esto se establece una correlación positiva entre la primera ovulación y la involución normal completa; es decir, una vaca con una involución uterina rápida normaliza su actividad ovárica más temprano (Kindahl *et al.*, 1992). Esto fue corroborado por El-Din *et al.* (1995) quienes observaron una correlación ente el reinicio de la actividad ovárica posparto y el tiempo necesario para completar la involución uterina ($r = 0.289$, $P < 0.01$).

Las prostaglandinas pueden estar implicadas en el reinicio de la actividad ovárica posparto. Guilbault *et al.* (1987) encontraron que las vacas inyectadas intramuscularmente dos veces al día durante los primeros seis días posparto con 1 g de Flunixin Meglumine (inhibidor de la síntesis de prostaglandinas), suprimieron la síntesis de prostaglandinas, ocasionando una reducción en la actividad ovárica en los primeros 60 días posparto. Una alta liberación de $PgF_{2\alpha}$ por el útero provoca una mayor atresia del cuerpo lúteo de la preñez y promueve la actividad ovárica en mayor medida en el ovario ipsilateral al cuerno previamente grávido.

El cuerno uterino previamente grávido ejerce un control local sobre el ovario ipsilateral. Lewis *et al.* (1984) encontraron un mayor volumen ovárico (10.6 ± 0.57 vs 5.6 ± 0.33 cm³), un mayor diámetro del folículo más grande (7.0 ± 0.45 vs 5.6 ± 0.4 mm) y una mayor incidencia de cuerpos lúteos (41.4 ± 2.6 vs $31.0 \pm 2.4\%$) en ovarios contralaterales ($P < 0.05$) al cuerno previamente grávido. Sin embargo, no se observaron diferencias en el diámetro del primer cuerpo lúteo posparto en el ovario ipsilateral (22.3 ± 0.58 mm) con respecto al ovario contralateral (24.5 ± 0.75 mm) al cuerno previamente

grávido. Similarmente, Guilbault *et al.* (1987) observaron mayor actividad ovárica en los ovarios contralaterales al cuerno uterino previamente grávido (59.9%) en comparación con los ovarios ipsilaterales (37.1%). Nation *et al.* (1999) encontraron que en vacas Holstein, el primero (73%, $P < 0.05$) y segundo (93%, $P < 0.01$) folículo dominante posparto se localizaron en el ovario contralateral al cuerno previamente grávido; mientras que en vacas Jersey se observaron diferencias en el primer folículo dominante ($P < 0.05$) entre el ovario ipsilateral (33%) y contralateral (67%) al cuerno previamente grávido, sin embargo, para el segundo folículo dominante posparto la distribución fue similar para ambos ovarios (50%).

Guilbault *et al.* (1987) encontraron que la primera ovulación posparto se presentó en el ovario contralateral al cuerno previamente grávido en el 86% de los casos. Fricke y Wiltbank (1999) encontraron mayores ($P = 0.08$) ovulaciones en el ovario derecho (56.7%) que en el ovario izquierdo (43.3%). Marion y Gier (1968) encontraron una mayor actividad ovárica posparto en el ovario contralateral al cuerno previamente grávido. En los primeros 15 días posparto el 90% de las ovulaciones ocurrieron en el ovario contralateral al cuerno previamente grávido y este valor disminuyó al 60% entre los 15 y 20 días posparto (Marion y Gier, 1968). Conforme aumenta el tiempo posparto y el diámetro del cuerno previamente grávido alcanza a medir 60 mm, el porcentaje de ovulaciones en el ovario ipsilateral al cuerno previamente grávido aumenta. Sin embargo, Rajamahendran y Taylor (1990) concluyen que el cuerpo lúteo de la preñez anterior no afectó el sitio de la primera ovulación posparto, aunque mencionan que a los 14 días posparto se presentó mayor crecimiento folicular en el ovario contralateral al cuerno previamente grávido.

LITERATURA CITADA

- Baird, T. D. 1992. Luteotrophic control of the corpus luteum. *Animal Reproduction Science* 28:95-102.
- Bao, B. and H.A. Garverick. 1998. Expression of steroidogenic enzyme and gonadotropin receptor genes in bovine follicles during ovarian follicular waves: a review. *Journal of Animal Science* 76:1903-1921.
- Bono, G. 1997. Lactation and the resumption of reproductive activity during the postpartum period in high yielding dairy cows. *Agro-ciencia* 13:19-29.
- Bosu, W. T. K. and A. T. Peter. 1987. Evidence for a role of intrauterine infections in the pathogenesis of cystic ovaries in postpartum dairy cows. *Theriogenology* 28:725-736.
- Bulman, D. C. and G. E. Lamming. 1978. Milk progesterone levels in relation to conception, repeat breeding and factors influencing acyclicity in dairy cows. *Journal of Reproduction and Fertility* 54:447-458.
- Butler, W. R. 2000. Nutritional interactions with reproductive performance in dairy cattle. *Animal Reproduction Science* 60-61:449-457.
- Butler, W. R., R. W. Everett and C. E. Coppock. 1981. The relationships between energy balance, milk production and ovulation in postpartum Holstein cows. *Journal of Animal Science* 53:742-748.
- Canfield, R. W. and W. R. Butler. 1990. Energy balance and pulsatile LH secretion in early postpartum dairy cattle. *Domestic Animal Endocrinology* 7:323-330.
- Carruthers, T. D., E. M. Convey, J. S. Kesner, H. D. Hafs and K. W. Cheng. 1980. The hypothalamo-pituitary gonadotrophic axis of suckled and nonsuckled dairy cows postpartum. *Journal of Animal Science* 51:949-957.
- Carstairs, J. A., D. A. Morrow and R. S. Emery. 1980. Postpartum reproductive function of dairy cows as influenced by energy and phosphorus status. *Journal of Animal Science* 51:1122-1130.
- Dhaliwal, G. S., R. D. Murria and H. Dobson. 1996. Effects of milk yield, and calving to first service interval, in determining herd fertility in dairy cows. *Animal Reproduction Science* 41:109-117.
- Diaz, T., E. J.-P. Schmitt, R. L. De la sota, M. J. Thatcher, and W. W. Thatcher. 1998. Human chorionic Gonadotropin-induced alterations in ovarian follicular dynamics during the estrous cycle of heifers. *Journal of Animal Science* 76:1929-1936.

- Driancourt, M. A. 1991. Follicular dynamics in sheep and cattle. *Theriogenology* 35:55-79.
- Driancourt, M. A., P. Guet and T. Magallon. 2000. Ovine follicular fluid inhibits aromatase activity. *Domestic Animal Endocrinology* 18:349-362.
- Duby, R. T., T. Browning, D. Carey and D. L. Black. 1985. Progesterone synthesis and histology of postpartum bovine corpora lutea. *Theriogenology* 23:619-630.
- Edmondson A. J., R. A. Fissore, R. L. Pashen and R. H. Bondurant. 1986. The use of ultrasonography for the study of the bovine reproductive tract. I. Normal and pathological ovarian structures. *Animal Reproduction Science* 12:157-165.
- Eger, S., M. Shemesh, H. Schindler, S. Amir and R. H. Foote. 1988. Characterization of short luteal cycles in the early post-partum period and their relation to reproductive performance of dairy cows. *Animal Reproduction Science* 16:215-224.
- El-Din, A. Z., T. Nakao, M. A. Raouf, M. Moriyoshi, K. Kawata and Y. Moritsu. 1995. Factors in the resumption of ovarian activity and uterine involution in postpartum dairy cows. *Animal Reproduction Science* 38:203-214.
- Faust, M. A., B. T. McDaniel, O. W. Robison and J. H. Britt. 1988. Environmental and yield effects on reproduction in primiparous Holstein. *Journal of Dairy Science* 71:3092-3099.
- Fissore, R. A., A. J. Edmondson, R. L. Pashen and R. H. Bondurant. 1986. The use of ultrasonography for the study of the bovine reproductive tract. II. Non-pregnant, pregnant and pathological conditions of the uterus. *Animal Reproduction Science* 12:167-177.
- Fonseca, F. A., J. H. Britt, B. T. McDaniel, J. C. Wilk and A. H. Rakes. 1983. Reproductive traits of Holsteins and Jerseys. Effects of age, milk yield, and clinical abnormalities on involution of cervix and uterus, ovulation, estrous cycles, detection of estrus, conception rate, and days open. *Journal of Dairy Science* 66:1128-1147.
- Fortune, J. E. 1993. Follicular dynamics during the bovine estrous cycle: A limiting factor in improvement of fertility?. *Animal Reproduction Science* 33:111-125.
- Fortune, J. E., J. Sirois and S. M. Quirk. 1988. The growth and differentiation of ovarian follicles during the bovine estrous cycle. *Theriogenology* 29:95-109.
- Fricke, P. M. and M. C. Wiltbank. 1999. Effect of milk production on the incidence of double ovulation in dairy cows. *Theriogenology* 52:1133-1143.
- Garverick, H. A., W. G. Zollers, Jr. and M. F. Smith. 1992. Mechanisms associated with corpus luteum lifespan in animals having normal or subnormal luteal function. *Animal Reproduction Science* 28:111-124.

- Ginther, O. J., D. R. Bergfelt, L. J. Kulick and K. Kot. 1999. Selection of the dominant follicle in cattle: establishment of follicle deviation in less than 8 hours through depression of FSH concentrations. *Theriogenology* 52:1079-1093.
- Ginther, O. J., J. P. Kastelic and L. Knopf. 1989. Intraovarian relationships among dominant and subordinate follicles and the corpus luteum in heifers. *Theriogenology* 32:787-795.
- Ginther, O. J., J. P. Kastelic and L. Knopf. 1989a. Composition and characteristics of follicular waves during the bovine estrous cycle. *Animal Reproduction Science* 20:187-200.
- Ginther, O. J., L. Knopf and J. P. Kastelic. 1989b. Temporal associations among ovarian events in cattle during oestrous cycles with two and three follicular waves. *Journal of Reproduction and Fertility* 87:223-230.
- Guilbault, L. A., W. W. Thatcher, M. Drost and G. K. Haibel. 1987. Influence of a physiological infusion of prostaglandin F_{2α} into postpartum cows with partially suppressed endogenous production of prostaglandins. I. Uterine and ovarian morphological responses. *Theriogenology* 27:931-946.
- Hageman, W. H. II., G. E. Shook and W. J. Tyler. 1991. Reproductive performance in genetic lines selected for high or average milk yield. *Journal of Dairy Science* 74:4366-4376.
- Harrison, R. O., S. P. Ford, J. W. Young, A. J. Conley and A. E. Freeman. 1990. Increased milk production versus reproductive and energy status of high producing dairy cows. *Journal of Dairy Science* 73:2749-2758.
- Henao, G., M. Olivera-Ángel and J. G. Maldonado-Estrada. 2000. Follicular dynamics during postpartum anestrus and the first estrous cycle in suckled or non-suckled Brahman (*Bos indicus*) cows. *Animal Reproduction Science* 63:127-136.
- Holt, L. C., W. D. Whittier, F. C. Gwazdauskas and W. E. Vinson. 1989. Early postpartum reproductive profiles in Holstein cows with retained placenta and uterine discharges. *Journal of Dairy Science* 72:533-539.
- Ireland, J. J. 1987. Control of follicular growth and development. *Journal of Reproduction and Fertility Suppl.* 34:39-54.
- Ireland, J. J. and J. F. Roche. 1983. Development of nonovulatory antral follicles in heifers: changes in steroids in follicular fluid and receptors for gonadotropins. *Endocrinology* 112:150-156.
- Karsch, J. F., S. M. Moenter and A. Caraty. 1992. The neuroendocrine signal for ovulation. *Animal Reproduction Science* 28:329-341.

- Kesler, D. J., H. A. Garverick, C. J. Bierschwal, R. G. Elmore and R. S. Youngquist. 1979. Reproductive hormones associated with normal and abnormal changes in ovarian follicles in postpartum dairy cows. *Journal of Dairy Science* 62:1290-1296.
- Kindahl, H., K. Odensvik, S. Aiumlamai and G. Fredriksson. 1992. Utero-ovarian relationships during the bovine postpartum period. *Animal Reproduction Science* 28:363-369.
- Ko, J. C. H., J. P. Kastelic, M. R. Del Campo and O. J. Ginther. 1991. Effects of a dominant follicle on ovarian follicular dynamics during the oestrous cycle in heifers. *Journal of Reproduction and Fertility* 91:511-519.
- Kyle, S. D., C. J. Callahan and R. D. Allrich. 1992. Effect of progesterone on the expression of estrus at the first postpartum ovulation in dairy cattle. *Journal of Dairy Science* 75:1456-1460.
- Label, R. L., R. Shanks, P. J. Berger and A. E. Freeman. 1982. Factors affecting milk yield and reproductive performance. *Journal of Dairy Science* 65:1004-1015.
- Lewis, G. S., W. W. Thatcher, E. L. Bliss, M. Drost and R. J. Collier. 1984. Effects of heat stress during pregnancy on postpartum reproductive changes in Holstein cows. *Journal of Animal Science* 58:174-186.
- Lindell, J-O., H. Kindahl, L. Jansson and L-E. Edqvist. 1982. Post-partum release of prostaglandin $F_{2\alpha}$ and uterine involution in the cow. *Theriogenology* 17:237-245.
- Lucy, M. C., C. R. Staples, F. M. Michel and W. W. Thatcher. 1991. Effects of feeding calcium soaps to early postpartum dairy cows on plasma prostaglandin $F_{2\alpha}$, luteinizing hormone, and follicular growth. *Journal of Dairy Science* 74:483-489.
- Lucy, M. C., J. D. Savio, L. Badinga, R. L. De la Sota and W. W. Thatcher. 1992. Factors that affect ovarian follicular dynamics in cattle. *Journal of Animal Science* 70:3615-3626.
- Manns, J. G., W. D. Humphrey, P. F. Flood, R. J. Mapletoft, N. Rawlings and K. W. Cheng. 1983. Endocrine profiles and functional characteristics of corpora lutea following onset of postpartum ovarian activity in beef cows. *Canadian Journal of Animal Science* 63:331-347.
- Marion, G. B. and H. T. Gier. 1968. Factors affecting bovine ovarian activity after parturition. *Journal of Animal Science* 27:1621-1626.
- McNatty, K. P., D. A. Heath, K. M. Henderson, S. Lun, P. R. Hurst, L. M. Ellis, G. W. Montgomery, L. Morrison and D. C. Thurley. 1984. Some aspects of thecal and

- granulosa cell function during follicular development in the bovine ovary. *Journal of Reproduction and Fertility* 72:39-53.
- Meisterling, E. M. and R. A. Dailey. 1987. Use of concentrations of progesterone and estradiol-17 β in milk in monitoring postpartum ovarian function in dairy cows. *Journal of Dairy Science* 70:2154-2161.
- Murphy, B. D. y N. Pescador. 1997. Control de la foliculogénesis bovina por factores endocrinos y paracrinós. Séptimo Curso Internacional de Reproducción Bovina, México, pp. 73-86.
- Murphy, M. G., M. P. Boland and J. F. Roche. 1990. Pattern of follicular growth and resumption of ovarian activity in post-partum beef suckler cows. *Journal of Reproduction and Fertility* 90:523-533.
- Nation, D. P., C. R. Burke, F. M. Rhodes and K. L. Macmillan. 1999. The inter-ovarian distribution of dominant follicles is influenced by the location of the corpus luteum of pregnancy. *Animal Reproduction Science* 56:169-176.
- Nett, T. M. 1987. Function of the hypothalamic-hypophyseal axis during the post-partum period in ewes and cows. *Journal of Reproduction and Fertility Suppl.* 34:201-213.
- Noakes, D. E. 1994. The relationship between parturition, the immediate post-partum period and fertility. In proceedings of a joint british veterinary association and british society of animal production conference, Bristol University, Inglaterra. pp. 24-35.
- Nolan, C. J., R. C. Bull, R. G. Sasser, C. A. Ruder, P. M. Panlasigui, H. M. Schoeneman and J. J. Reeves. 1988. Postpartum reproduction in protein restricted beef cows: Effect on the hypothalamic-pituitary-ovarian axis. *Journal of Animal Science* 66:3208-3217.
- 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 functions of cows. *Journal of Dairy Science* 80:1315-1328.
- Opsomer, G., P. Mijten, M. Coryn and A. de Kruif. 1996. Post-partum anoestrus in dairy cows: a review. *The Veterinary Quarterly* 18:68-75.
- Opsomer, G., Y. T. Gröhn, J. Hertl, M. Coryn, H. Deluyker and A. De Kruif. 2000. Risk factors for post partum ovarian dysfunction in high producing dairy cows in Belgium: a field study. *Theriogenology* 53:841-857.
- Oxenreider, S. L. and W. C. Wagner. 1971. Effect of lactation and energy intake on postpartum ovarian activity in the cow. *Journal of Animal Science* 33:1026-1031.

- Perry, R. C., L. R. Corah, G. H. Kiracofe, J. S. Stevenson and E. Beal. 1991. Endocrine changes and ultrasonography of ovaries in suckled beef cows during resumption of postpartum estrous cycles. *Journal of Animal Science* 69:2548-2555.
- Peter, A. T., W. T. K. Bosu, R. M. Liptrap and E. Cummings. 1989. Temporal changes in serum prostaglandin $F_{2\alpha}$ and oxytocin in dairy cows with short luteal phases after the first postpartum ovulation. *Theriogenology* 32:277-284.
- Peters, A. R. 1984. Reproductive activity of the cow in the post-partum period. I. Factors affecting the length of the post-partum acyclic period. *British Veterinary Journal* 140:76-84.
- Pierson, R. A. and O. J. Ghinter. 1984. Ultrasonography of the bovine ovary. *Theriogenology* 21:495-504.
- Pierson, R. A. and O. J. Ginther. 1988. Ultrasonic imaging of the ovaries and uterus in cattle. *Theriogenology* 29:21-37.
- Prado, R., S. M. Rhind, I. A. Wright, A. J. F. Russel, S. R. McMillen, A. J. Smith and A. S. McNeilly. 1990. Ovarian follicle populations, steroidogenicity and micromorphology at 5 and 9 weeks post partum in beef cows in two levels of body condition. *Animal Production* 51:103-108.
- Price, C. A., P. D. Carrière, B. Bhatia and N. P. Groome. 1995. Comparison of hormonal and histological changes during follicular growth, as measured by ultrasonography, in cattle. *Journal of Reproduction and Fertility* 103:63-68.
- Rabiee, A. R., I. J. Lean, J. M. Gooden and B. G. Miller. 1999. Relationships among metabolites influencing ovarian function in the dairy cow. *Journal of Dairy Science* 82:39-44.
- Rajamahendran, R. and C. Taylor. 1990. Characterization of ovarian activity in postpartum dairy cows using ultrasound imaging and progesterone profiles. *Animal Reproduction Science* 22:171-180.
- Reeves, J. J., N. W. Rantanen and M. Hauser. 1984. Transrectal real-time ultrasound scanning of the cow reproductive tract. *Theriogenology* 21:485-495.
- Reyes, R. C. y B. M. Mellado. 1994. Ocurrencia de desórdenes derivados del parto y mastitis en vacas Holstein, en función del número de partos y meses del año. *Veterinaria México* 25:133-135.
- Roberts, A. J., R. A. Nugent III., J. Klindt and T. G. Jenkins. 1997. Circulating insuline-like growth factor I, insuline-like growth factor binding proteins, growth hormone, and resumption of estrus in postpartum cows subjected to dietary energy restriction. *Journal of Animal Science* 75:1909-1917.

- Roche, J. F. and M. P. Boland. 1991. Turnover of dominant follicles in cattle of different reproductive states. *Theriogenology* 35:81-90.
- Roche, J. F., M. A. Crowe and M. P. Boland. 1992. Postpartum anoestrus in dairy and beef cows. *Animal Reproduction Science* 28:371-378.
- Rosales, A. M. y A. Rosado. 1993. Bioquímica de la maduración folicular en el mamífero: III. Ovulación. *Ciencia* 44:487-498.
- Rukkwamsuk, T., T. Wensing and T. A. M. Kruip. 1999. Relationship between triacylglycerol concentration in the liver and first ovulation in postpartum dairy cows. *Theriogenology* 51:1133-1142.
- Savio, J. D., M. P. Boland and J. F. Roche. 1990. Development of dominant follicles and length of ovarian cycles in post-partum dairy cows. *Journal of Reproduction and Fertility* 88:581-591.
- Savio, J. D., M. P. Boland, N. Hynes and J. F. Roche. 1990a. Resumption of follicular activity in the early post-partum period of dairy cows. *Journal of Reproduction and Fertility* 88:569-579.
- Savio, J. D., M. P. Boland, N. Hynes, M. R. Mattiacci and J. F. Roche. 1990b. Will the first dominant follicle of the estrous cycle of heifers ovulate following luteolysis on day 7?. *Theriogenology* 33:677-687.
- Short, R. E., R. A. Bellows, R. B. Staigmiller, J. G. Berardinelli and E. E. Custer. 1990. Physiological mechanisms controlling anestrus and infertility in postpartum beef cattle. *Journal of Animal Science* 68:799-816.
- Sirois, J. and J. E. Fortune. 1988. Ovarian follicular dynamics during the estrous cycle in heifers monitored by real-time ultrasonography. *Biology of Reproduction* 39:308-317.
- Sklan, D. and U. Moallem. 1991. Effect of feeding calcium soaps of fatty acids on production and reproductive responses in high producing lactating cows. *Journal of Dairy Science* 74:510-517.
- Spicer, L. J. and S. E. Echternkamp. 1986. Ovarian follicular growth, function and turnover in cattle: a review. *Journal of Animal Science* 62:428-451.
- Spicer, L. J., W. B. Tucker and G. D. Adams. 1990. Insulin-like growth factor-I in dairy cows: relationships among energy balance, body condition, ovarian activity, and estrous behavior. *Journal of Dairy Science* 73:929-937.
- Staples, C. R. and W. W. Thatcher. 1990. Relationship between ovarian activity and energy status during the early postpartum period of high producing dairy cows. *Journal of Dairy Science* 73:938-947.

- Stevenson, J. S. and J. H. Britt. 1979. Relationships among luteinizing hormone, estradiol, progesterone, glucocorticoids, milk yield, body weight and postpartum ovarian activity in Holstein cows. *Journal of Animal Science* 48:570-577.
- Sunderland, S. J., M. A. Crowe, M. P. Boland, J. F. Roche and J. J. Ireland. 1994. Selection, dominance and atresia of follicles during the oestrous cycle of heifers. *Journal of Reproduction and Fertility* 101:547-555.
- Villa-Godoy, A., T. L. Hughes T. L., R. S. Emery, L. T. Chapin, and R. L. Fogwell. 1988. Association between energy balance and luteal function in lactating dairy cows. *Journal of Dairy Science* 71:1063-1072.
- Walters, D. L., C. C. Kaltenbach, T. G. Dunn and R. E. Short. 1982. Pituitary and ovarian function in postpartum beef cows. I. Effect of suckling on serum and follicular fluid hormones and follicular gonadotropin receptors. *Biology of Reproduction* 26:640-646.
- Walters, D. L., R. E. Short, E. M. Convey, R. B. Staigmiller, T. G. Dunn and C. C. Kaltenbach. 1982a. Pituitary and ovarian function in postpartum beef cows. II. Endocrine changes prior to ovulation in suckled and nonsuckled postpartum cows compared to cycling cows. *Biology of Reproduction* 26:647-654.
- Walters, D. L., R. E. Short, E. M. Convey, R. B. Staigmiller, T. G. Dunn and C. C. Kaltenbach. 1982b. Pituitary and ovarian function in postpartum beef cows. III. Induction of estrus, ovulation and luteal function with intermittent small-dose injections of GnRH. *Biology of Reproduction* 26:655-662.
- Webb, R., R. G. Gosden, E. E. Telfer and R. M. Moor. 1999. Factors affecting folliculogenesis in ruminants. *Animal Science* 68:257-284.
- Williams, G. L. 1989. Modulation of luteal activity in postpartum beef cows through changes in dietary lipid. *Journal of Animal Science* 67:785-793.
- Williams, G. L., F. Talavera, B. J. Petersen, J. D. Kirsch and J. E. Tilton. 1983. Coincident secretion of follicle-stimulating hormone and luteinizing hormone in early postpartum beef cows: effects of suckling and low-level increases of systemic progesterone. *Biology of Reproduction* 29:362-373.
- Wiltbank, M. C. and G. D. Niswender. 1992. Functional aspects of differentiation and degeneration of the steroidogenic cells of the corpus luteum in domestic ruminants. *Animal Reproduction Science* 28:103-110.
- Zaied, A. A., H. A. Garverick, C. J. Bierschwal, R. G. Elmore, R. S. Youngquist and A. J. Sharp. 1980. Effect of ovarian activity and endogenous reproductive hormones on GnRH-induced ovarian cycles in postpartum dairy cows. *Journal of Animal Science* 50:508-513.

Zurek, E., G. R. Foxcroft and J. J. Kennelly. 1995. Metabolic status and interval to first ovulation in postpartum dairy cows. *Journal of Dairy Science* 78:1909-1920.

CAPITULO 3

RESUMEN

REINICIO DE LA ACTIVIDAD OVÁRICA POSPARTO EN FUNCIÓN DEL NIVEL DE PRODUCCIÓN DE LECHE, NÚMERO Y ÉPOCA DE PARTO EN VACAS HOLSTEIN

Jara A. D., Rangel S. R., Sánchez D. R. C. y García-Muñiz J. G.

El objetivo del estudio fue evaluar el efecto de la producción de leche acumulada desde el parto a los 50 días de la lactancia, número y época de parto sobre el intervalo del parto a la aparición del primer folículo dominante, el reinicio de la actividad ovárica, el ovario en que se presenta el folículo dominante y la primera ovulación, y si el primer folículo dominante ovuló o no. Se usaron 60 vacas (25 de 1, 10 de 2, 10 de 3 y 15 de 4 o más partos) con 31 partos registrados en invierno y 29 en primavera. Se utilizó un equipo de ultrasonido (SONOACE 600, Medison Co., LTD) con un transductor de 7.5 Mhz para realizar la digitalización transrectal de los ovarios. Las exploraciones rectales empezaron en el día ocho posparto y subsecuentemente cada cuatro días hasta la aparición del primer cuerpo lúteo. Los datos de intervalos se analizaron usando procedimientos de análisis de sobrevivencia y los datos categóricos usando procedimientos de regresión logística múltiple. Ni la época ni el número de parto afectaron los días a la aparición del primer folículo dominante (12.73 ± 3.27 días) después del parto ($P > .05$). Sin embargo, comparadas con vacas de menor producción de leche acumulada desde el parto hasta el día 50 de lactancia, las vacas con más alta producción de leche (> 1560 kg de leche) retardaron ($P < .05$) la aparición del primer folículo dominante (13.6 ± 0.59 vs 11.9 ± 0.73). El reinicio de la actividad ovárica posparto, diagnosticada a través de la aparición del primer cuerpo lúteo, empezó a los 22.4 ± 10.9 días después del parto. El intervalo del parto a la aparición del primer cuerpo lúteo no fue diferente ($P > .05$) para vacas con alta (> 1560 kg de leche) o baja (< 1560 kg de leche) producción de leche acumulada al día 50 de lactancia (23.0 ± 12.9 vs 21.8 ± 9.0 días, respectivamente). Sin embargo, este intervalo fue más largo ($P < .05$) para vacas más viejas (29.6 ± 14.1 días) que para las vacas de 1 (21.1 ± 9.3 días), 2 (16.8 ± 3.1 días), o 3 (20.4 ± 8.1 días) partos. Las vacas que parieron en invierno retardaron ($P < .01$) la aparición del primer cuerpo lúteo posparto (26.0 ± 12.5 días) comparadas con las que parieron en primavera (18.5 ± 7.3 días). La producción de leche acumulada al día 50 de lactancia, número y época de parto no afectaron la ovulación del primer folículo dominante. Sin embargo vacas con mayor condición corporal al parto (> 3.6) fueron más propensas a ovular el primer folículo dominante ($OR=9.0$) que vacas con una condición corporal más baja (3.0). Tanto el primer folículo dominante como el primer cuerpo lúteo posparto aparecieron en el ovario derecho en el 63% de las vacas; sin embargo, esto no fue significativamente afectado por ninguna de las variables independientes ajustadas en el modelo de regresión logística múltiple. Se concluye que el crecimiento folicular ovárico no es el principal factor limitante para el reinicio de la actividad ovárica posparto en vacas Holstein manejadas en un sistema de confinamiento total en el norte de México.

Palabras clave: ovulación, crecimiento folicular, anestro posparto, ultrasonografía.

ABSTRACT

David Jara Aguilar

EFFECT OF MILK YIELD, NUMBER OF CALVING AND CALVING SEASON ON THE RESUMPTION OF POSTPARTUM OVARIAN ACTIVITY IN HOLSTEIN COWS

(DECEMBER 2001)

(Under the direction of Ph. D. Raymundo Rangel Santos).

The objective of the study was to evaluate the effect of accumulated yield of milk from calving to day 50 of lactation, number of calving and calving season on the interval from calving to the appearance of the first dominant follicle, the resumption of ovarian activity, the ovary in which the first dominant follicle and the ovulation took place, and whether the first dominant follicle ovulated or not. Sixty Holstein cows (25 of one, 10 of two, 10 of three and 15 of four or more parturitions) with 31 calvings registered in Winter and 29 in Spring were used. An ultrasound machine (SONOACE 600, Medison Co., LTD) fitted with a 7.5 Mhz transducer was used to perform the transrectal scanning of the ovaries. Rectal explorations started at day eight postpartum and subsequently every four days until the appearance of the first corpus luteum. Interval data were analyzed using survival analysis procedures and categorical data using multiple logistic regression procedures. The median time for the appearance of the first dominant follicle (12.73 ± 3.27 days) was not affected ($P > .05$) neither by number of parturition or season. However, cows with higher accumulated yield of milk (> 1560 kg) from calving to day 50 delayed ($P < .05$) the appearance of the first dominant follicle (13.6 ± 0.59 vs 11.9 ± 0.73). Resumption of postpartum ovarian activity, diagnosed through the appearance of the first corpus luteum, started at 22.4 ± 10.9 days after calving. The interval from calving to the appearance of the first corpus luteum did not differ ($P > .05$) for cows with high (> 1560 kg of milk) or low (< 1560 kg of milk) accumulated yield of milk from calving to day 50 of lactation (23.0 ± 12.9 vs 21.8 ± 9.0 days, respectively). However, this interval was longer ($P < .05$) for older cows (29.6 ± 14.1 days) compared with cows of one (21.1 ± 9.3 days), two (16.8 ± 3.1 days), or three (20.4 ± 8.1 days) parturitions. Cows calving in Winter delayed ($P < .01$) the appearance of the first corpus luteum postpartum (26.0 ± 12.5 days) compared to cows calving in Spring (18.5 ± 7.3 days). Ovulation of the first dominant follicle was not affected by the accumulated yield of milk at day 50 of lactation, number of calving and season of calving. However, cows with higher body condition score at calving (> 3.6) were more likely to ovulate ($OR=9.0$) than cows with lower body condition score (3.0). In 63% of the cows the first dominant follicle as well as the first corpus luteum appeared on the right ovary; however, this was not significantly affected by any of the explanatory variables fitted in the multiple logistic regression model. It is concluded that ovarian follicular growth it is not the main limiting factor for the resumption of postpartum ovarian activity in Holstein cows managed in a total confinement system in Northern Mexico.

Key words: ovulation, follicular growth, postpartum anestrus, ultrasonography.

INTRODUCCIÓN

La dinámica folicular durante un ciclo estral en ganado bovino se caracteriza por ondas de crecimiento folicular, las cuales comienzan con el reclutamiento de varios folículos de 4-5 mm de diámetro. El conjunto de folículos reclutados inicia su crecimiento bajo la influencia de la FSH, siendo esta hormona la que regula en gran parte el proceso de reclutamiento y crecimiento de los folículos hasta los 7-9 mm de diámetro (Roche *et al.*, 1992; Bao y Garverick, 1998). La onda de crecimiento continúa con un proceso de selección, en el cual un folículo evita la atresia y continúa creciendo hasta llegar a ser dominante (Ireland, 1987). La ovulación del folículo dominante llega a suceder si su crecimiento coincide con la regresión de un cuerpo lúteo activo, o bien se convierte en un folículo atrésico si su crecimiento coincide con la presencia de un cuerpo lúteo activo (Roche y Boland, 1991; Murphy y Pescador, 1997).

Los procesos que ocurren durante una onda de crecimiento folicular se suspenden momentáneamente durante un tiempo variable después del parto. La dinámica folicular durante el periodo posparto temprano se caracteriza por el crecimiento y regresión de folículos menores de 8 mm de diámetro, los cuales no llegan a madurar y a ovular debido a las bajas concentraciones de LH en sangre (Stevenson y Britt, 1979; Savio *et al.*, 1990a). Las causas que intervienen en el restablecimiento de la actividad ovárica después del parto son diversas y contradictorias. El mérito genético de la vaca para obtener mayores producciones de leche, el número de parto y la época de parición se han relacionado con un pobre comportamiento reproductivo en el ganado lechero (Faust *et al.*, 1988; Harrison *et al.*, 1990). Sin embargo, este bajo comportamiento reproductivo

también puede deberse al manejo en el establo o a un retraso en el crecimiento folicular y el reinicio de la actividad ovárica posparto. El objetivo de este trabajo fue evaluar el efecto de la producción de leche acumulada hasta el día 25 o 50 después del parto, número y época de parto sobre el intervalo del parto a la aparición del primer folículo dominante, presencia o ausencia de ovulación del primer folículo dominante y el reinicio de la actividad ovárica posparto en vacas Holstein en confinamiento total.

MATERIALES Y MÉTODOS

1. UBICACIÓN DEL EXPERIMENTO

El presente estudio se realizó en el establo "18 de julio" de la Universidad Autónoma Chapingo, ubicado en el municipio de Tlahualilo, Durango, a una latitud Norte de 25°54'07" y a los 103°35'09" de longitud Oeste. La altura promedio es de 1137 m.s.n.m., con un clima BWhw"(e), el cual corresponde a un clima desértico, con temperaturas extremas, temperatura media anual de 21.1° C y una precipitación pluvial de 239 mm anuales, distribuyéndose principalmente de julio a septiembre (García, 1981).

2. SELECCIÓN DE LAS VACAS Y SU MANEJO

Sólo las vacas que parieron entre los meses de enero a junio de 1999 se asignaron al experimento (25 de primer parto, 10 de segundo parto, 10 de tercer parto, y 15 de cuatro o más partos). La época de parición considerada como invierno agrupó a las vacas que parieron antes del 21 de marzo, mientras que las vacas que parieron después de esta fecha se asignaron a la época de primavera. Los animales que durante el transcurso del experimento presentaron quistes foliculares o luteales continuaron en el experimento y no se les aplicó ninguno de los tratamientos hormonales usados en el protocolo del manejo sanitario del establo.

Las vacas recién paridas de dos o más partos se agruparon durante tres semanas en un corral de vacas frescas. Después de este tiempo, las vacas se enviaron a un corral de altas o medias productoras, de acuerdo a su nivel de producción de leche alcanzado en las primeras tres semanas posparto. Después del parto, todas las vacas de un solo parto

se agruparon en un corral y permanecieron en este durante toda la lactancia. Las vacas recibieron una dieta integral a base de ensilado de maíz, alfalfa achicalada y concentrado comercial, que se ofreció diez veces al día utilizando un carro mezclador.

3. RECOLECCIÓN DE DATOS

3.1 Seguimiento folicular

El seguimiento folicular en los ovarios después del parto se efectuó a través de exploración rectal utilizando un equipo de ultrasonografía (SONOACE 600, Medison Co., LTD). El equipo de ultrasonografía estuvo equipado con un transductor de 7.5 MHz. La primer revisión se realizó al día ocho después del parto y posteriormente cada cuatro días hasta que el cuerpo lúteo de la primera ovulación alcanzó su máximo tamaño. Para llevar a cabo esta técnica, la materia fecal se removió, se introdujo el transductor al recto del animal, se localizaron los ovarios y se digitalizaron separadamente en varios planos al mover el transductor por encima de la superficie de estos. Cuando se observó un folículo o un cuerpo lúteo en la pantalla del equipo de ultrasonografía, se procedió a congelar la imagen para poder establecer su diámetro. En el caso en que el contorno de esta estructura no fuera esférico, el diámetro se estimó obteniendo el promedio de la distancia más larga y la distancia más corta que mostró el folículo (Savio *et al.*, 1988).

Los folículos y cuerpos lúteos detectados con el equipo de ultrasonografía se plasmaron en diagramas de papel indicando su posición y se relacionaron con otras estructuras ováricas, permitiendo ubicarlos más fácilmente en revisiones posteriores.

Los folículos se clasificaron en tres grupos de acuerdo al diámetro máximo que alcanzaron:

- 1.- Folículos pequeños, ≤ 4 mm.
- 2.- Folículos medianos, $> 4 - < 10$ mm.
- 3.- Folículos dominantes, ≥ 10 mm.

En las vacas que presentaron folículos ováricos ≥ 25 mm de diámetro, y que persistieron por lo menos durante 10 días, se consideraron como quistes ováricos (Savio *et al.*, 1990b).

3.2 Producción de leche

La producción de leche para cada vaca se pesó semanalmente utilizando medidores Waikato, hasta que la vaca cumplió 150 días en leche. La producción de leche total día^{-1} fue la suma de la leche producida en las ordeñas matutina y vespertina.

3.3 Involución uterina

El grado de involución uterina para cada vaca se determinó mediante palpación rectal. La primer revisión se realizó al octavo día posparto y posteriormente cada cuatro días hasta que la involución se completó. El diámetro del cuerno uterino y el regreso del tracto reproductivo a la cavidad pélvica fueron los mayores indicadores de la involución uterina y ésta se consideró completa cuando el diámetro del cuerno uterino previamente

grávido retornó al mismo diámetro del cuerno ingrávido, y sin cambios en su diámetro en dos revisiones consecutivas (El-Din *et al.*, 1995).

3.4 Condición corporal

Los valores de condición corporal se estimaron cada semana durante los primeros 150 días posparto. La técnica empleada fue la descrita por Edmondson *et al.* (1989), la cual utiliza una escala de 1 a 5 puntos con aproximaciones de 0.25 de punto. El valor de condición corporal para cada vaca se obtuvo del promedio de las calificaciones independientes de tres jueces. La condición corporal al parto se obtuvo durante el primer día posterior al parto.

4. ANÁLISIS ESTADÍSTICO

4.1 Intervalos posparto

Las variables evento-tiempo como los intervalos posparto: días a la aparición del primer folículo dominante, días a la aparición del primer cuerpo lúteo, y días para completar la involución uterina, se analizaron utilizando procedimientos de análisis de sobrevivencia disponibles en PROC LIFETEST del paquete estadístico SAS (SAS, 1989).

Para cada uno de los intervalos se obtuvieron curvas de sobrevivencia utilizando como estratos las variables de interés como: a) nivel de producción de leche acumulada hasta el día 25 (Alto > 700 kg; Bajo < 700 kg) o día 50 (Alto >1560 kg; Bajo < 1560 kg) después del parto, b) número de parto (1, 2, 3, 4 o más) y c) época de parto (invierno y primavera). El procedimiento LIFETEST de SAS (SAS, 1989) se ajustó usando el método de Kaplan-Meier (opción METHOD=KM en el enunciado PROC) para obtener

la media y la mediana de la distribución de la función de sobrevivencia para cada uno de los grupos correspondientes a la variable independiente siendo modelada. También se ajustó la opción PLOTS (S, LS, LLS) para obtener las gráficas de la función de sobrevivencia (S), la función del logaritmo negativo de la función de sobrevivencia (LS), y la función del logaritmo del logaritmo negativo de la función de sobrevivencia (LLS). Estas gráficas se usaron como una forma empírica de revisar si la función de sobrevivencia seguía o no una distribución exponencial. Las diferencias entre los estratos formados por las categorías de las variables explicativas se evaluaron con las pruebas de hipótesis LOG RANK y WILCOXON que produce el procedimiento. Estas son dos pruebas de hipótesis que no suponen ninguna distribución de la función de sobrevivencia. La prueba LOG RANK indica que tan separadas están las curvas de la función de sobrevivencia al final de éstas, mientras que la prueba de WILCOXON indica que tan separadas están éstas al inicio (SAS, 1989).

4.2 Variables categóricas

Las variables respuesta de tipo categórico como ovario en el que se presentó el primer folículo dominante (1 = derecho, 0 = izquierdo), ovulación del primer folículo dominante (1 = si ovuló, 0 = no ovuló), ovario del primer cuerpo lúteo (1 = derecho, 0 = izquierdo) y primera ovulación acompañada con celo (1 = si, 0 = no), se analizaron a través de regresión logística múltiple haciendo uso del procedimiento LOGISTIC disponible en SAS (SAS, 1989).

Para las variables respuesta de tipo categórico se supuso una distribución binomial, donde la probabilidad (P_i) de que la variable respuesta asuma el valor de 1 (ocurrencia del evento) se modela con la siguiente expresión:

$$\text{Prob}(y_i = y_1 | x_1, K, x_k) = P_i = \frac{1}{1 + \exp \left[- \left(\beta_0 + \sum_{i=1}^k \beta_i x_i \right) \right]} \quad [1]$$

Del mismo modo, la probabilidad de que la variable respuesta asuma el valor de 0 (ausencia del evento) se modela con la siguiente expresión:

$$\text{Prob}(y_i = y_0 | x_1, K, x_k) = Q_i = (1 - P_i) = \frac{\exp \left[- \left(\beta_0 + \sum_{i=1}^k \beta_i x_i \right) \right]}{1 + \exp \left[- \left(\beta_0 + \sum_{i=1}^k \beta_i x_i \right) \right]} \quad [2]$$

La proporción entre estas dos probabilidades es igual a:

$$\left(\frac{P_i}{1 - P_i} \right) = \frac{1}{\exp \left[- \left(\beta_0 + \sum_{i=1}^k \beta_i x_i \right) \right]} \quad [3]$$

El logaritmo natural de esta proporción, o la transformación LOGIT de la probabilidad del i -ésimo individuo, P_i , termina por ser una simple función lineal de las variables independientes o covariables, x_i 's, (SAS, 1989), por ejemplo:

$$\text{logit } (P_i) = \ln \left(\frac{P_i}{1 - P_i} \right) = \beta_0 + \sum_{i=1}^k \beta_i x_i \quad [4]$$

Donde:

$P_i = \text{Prob } (y_i = y_1 | x_i)$ es la probabilidad de respuesta siendo modelada, y y_1 es el primer valor ordenado de la variable de respuesta, y [por ejemplo, $y = 0$ para aparición del primer folículo dominante en el ovario izquierdo y $y = 1$ para aparición del primer folículo dominante en el ovario derecho, respectivamente].

β_0 es un intercepto (esto es un log-odds basal), y

β_i 's son los coeficientes de regresión asociados con las variables independientes (x_i).

Una vez que se estiman los coeficientes de regresión de las variables independientes, la probabilidad de que la vaca haya presentado el primer folículo dominante en el ovario derecho, P_i , puede calcularse con la siguiente ecuación:

$$\text{Prob } (y_i = y_1 | x_i, K, X_k) = P_i = \frac{1}{1 + \exp \left(\hat{\beta}_0 + \sum_{i=1}^k \hat{\beta}_i x_i \right)} \quad [5]$$

Adicionalmente, para cada variable independiente incluida en el modelo final de regresión logística múltiple se calcularon los respectivos riesgos relativos.

4.3 Producción de leche

Los datos de producción de leche para cada vaca se ajustaron con el modelo propuesto por Wood (1967), haciendo uso del procedimiento NLIN de SAS (SAS, 1989):

$$Y_t = at^b e^{-ct} \quad [6]$$

Donde:

Y_t = producción de leche en el día t de lactancia.

a, b, c = parámetros de la ecuación a ser estimados.

e = base del logaritmo natural.

La leche acumulada a los 25 (PL25) o 50 (PL50) días posparto se obtuvo con las predicciones obtenidas con la ecuación [6]. Los valores de producción de leche acumulada para cada vaca en los diferentes periodos de tiempo posparto se utilizaron para discriminar las vacas del experimento en altas o bajas productoras de leche (para PL25: 700 kg y para PL50 1560 kg de leche).

4.4 Condición corporal

Para cada vaca, los registros de condición corporal durante los primeros 150 días después del parto se ajustaron al siguiente modelo de regresión múltiple:

$$Y_t = a - bt + ct^2$$

Donde:

Y_t = condición corporal al día t después del parto.

t = efecto lineal del tiempo.

t^2 = efecto cuadrático del tiempo.

a, b, c = constantes del modelo a ser estimadas.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La localización de los ovarios a los 8 días después del parto fue difícil debido al tamaño que presenta el útero sin involucionar durante este periodo; un problema similar encontraron Savio *et al.* (1990). Una vaca fue excluida del experimento debido a que se le aplicaron prostaglandinas debido a un problema agudo de retención placentaria.

1. Días al primer folículo dominante posparto

Savio *et al.* (1990a) encontraron que la dinámica folicular posparto se caracteriza por el crecimiento y regresión de folículos menores de 8 mm de diámetro, hasta que uno de ellos llega a ser dominante. En el presente trabajo el primer folículo dominante se presentó a los 12.73 ± 3.72 días posparto, mientras que en los trabajos de Savio *et al.* (1990a) y Murphy *et al.* (1990) este evento ocurrió a los 11.6 ± 8.9 (ganado para leche) y 10.2 ± 2.2 (ganado para carne) días, respectivamente. Kesler *et al.* (1979) encontraron folículos ováricos pequeños a los 4 días después del parto en ganado para leche, sin embargo, con estos mismos animales se encontraron folículos de 5 a 10 mm a los 15.0 ± 2.2 días. En el presente experimento, el 100% de las vacas presentaron el primer folículo dominante en los primeros 20 días posparto, lo cual coincide con los resultados encontrados por Roche *et al.* (1992). El crecimiento folicular durante el posparto temprano es el resultado de la secreción de FSH, mientras que la ovulación ocurre sólo cuando se estimula la secreción de LH (Stevenson y Britt, 1979). Esto significa que el anestro posparto está influenciado principalmente por la falla en la ovulación de dichos folículos y no por la falta de crecimiento folicular (Murphy *et al.*, 1990; Rajamahendran y Taylor, 1990; Opsomer *et al.*, 1996).

Aunque se ha observado que las altas producciones de leche afectan los parámetros reproductivos (Faust *et al.*, 1988; Hageman *et al.*, 1991; Dhaliwal *et al.*, 1996); la relación entre la producción de leche y la aparición del primer folículo dominante ha sido poco estudiada. En el presente trabajo se encontró que la producción de leche acumulada a los 50 días posparto afectó de manera significativa el intervalo entre el parto y la aparición del primer folículo dominante (Figura 1).

El 40% de las vacas con baja producción de leche acumulada a los 50 días posparto presentaron un folículo dominante a los 8 días posparto, mientras que solo el 13.3% de las vacas altas productoras lo presentaron durante el mismo intervalo de tiempo. Las vacas con mayor producción de leche acumulada a los 50 días posparto requirieron mayor tiempo ($P < 0.05$) para presentar un primer folículo dominante (Cuadro 2). Esto pudo deberse a que altas producciones de leche disminuyen tanto la energía disponible para los procesos productivos en el ovario (Rabiee *et al.*, 1999) como la frecuencia pulsátil de LH (Nolan *et al.*, 1988). Oxenreider y Wagner (1971) encontraron una relación negativa ($P < 0.01$) entre los niveles de glucosa en plasma y el intervalo del parto a la aparición del primer folículo dominante ($r = -0.5$), y entre los niveles de glucosa en plasma y el intervalo desde el parto a la primera ovulación ($r = -0.62$). Butler (2000) menciona que el balance de energía negativo influye en el reinicio de la actividad ovárica posparto a través de la inhibición de la frecuencia pulsátil de LH y las bajas concentraciones de glucosa, insulina e IGF-I que afectan negativamente la producción de estrógenos por los folículos dominantes.

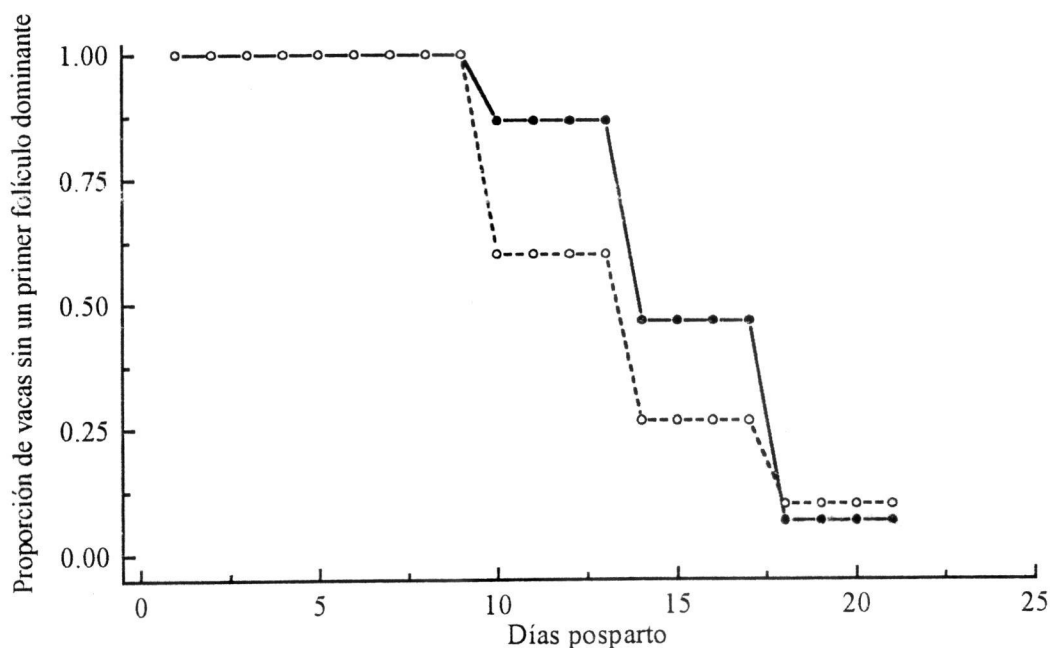


Figura 1. Curvas de sobrevivencia para días a la aparición del primer folículo dominante en vacas de alta (—●—) o baja (---○---) producción de leche acumulada hasta el día 50 posparto.

Cuadro 2. Efecto del nivel de producción de leche acumulada al día 50 posparto sobre los días a la aparición del primer folículo dominante.

Nivel de producción de leche	Media	SE	Pruebas de hipótesis	
			Wilcoxon	LogRank
Alto	13.6	0.59	0.04	0.13
Bajo	11.9	0.73		

El número de parto no afectó la duración del intervalo del parto a la aparición del primer folículo dominante (Figura 2). Las vacas de 1, 2, 3 y 4 o más partos presentaron el primer folículo dominante a los 12.2 ± 3.9 , 12.8 ± 4.13 , 12.4 ± 2.27 y 13.86 ± 3.96 días en leche, respectivamente.

La época de parto no afectó el tiempo necesario para que se presentara el primer folículo dominante posparto (12.9 ± 3.96 vs 12.55 ± 3.50 días para invierno y primavera, respectivamente). Los resultados del presente experimento están en desacuerdo con lo reportado por Savio *et al.* (1990a), quienes encontraron que el intervalo posparto a la detección del primer folículo dominante fue más corto ($P < 0.05$) en las vacas que parieron en otoño (6.8 ± 1.8 días) que en las vacas que parieron en primavera (20 ± 10.1 días).

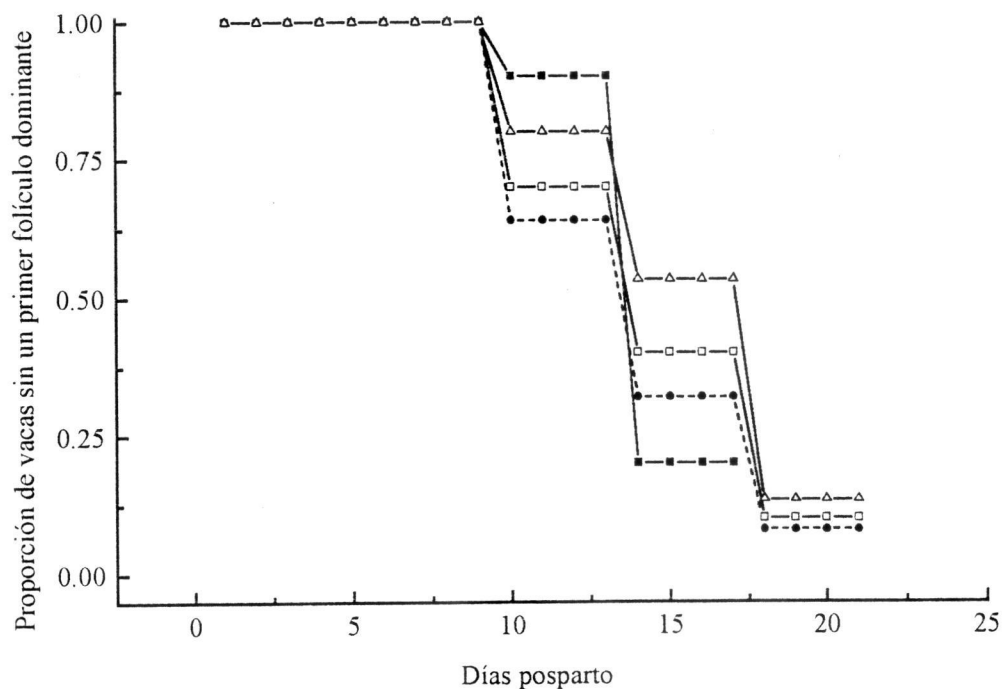


Figura 2. Curvas de sobrevivencia para días a la aparición del primer folículo dominante para vacas Holstein de 1 (---●---), 2 (—□—), 3 (—■—) y 4 o más partos (—△—).

2. Ovario en el que se presentó el primer folículo dominante posparto

El 63% de las vacas presentaron el primer folículo dominante en el ovario derecho; sin embargo, ninguna de las variables independientes modeladas (producción de leche acumulada, número y época de parto) tuvieron efecto sobre esta variable dependiente. El primer folículo dominante se presentó en el ovario derecho del 70 y 56.6% de las vacas altas y bajas productoras, respectivamente. El 80% de las vacas de tres partos presentaron el primer folículo dominante en el ovario derecho, mientras que las vacas de 1, 2 y 4 o más partos lo presentaron en el mismo ovario sólo en el 60, 50 y 67% de los casos, respectivamente. Una tendencia similar se observó para las vacas que parieron en invierno (58%) y primavera (69%).

3. Ovulación del primer folículo dominante

El primer folículo dominante detectado después del parto ovuló en 39 de las 60 vacas (65%). Estos datos concuerdan con los reportados por Savio *et al.* (1990a) quienes encontraron que 14 de las 19 vacas ovularon el primer folículo dominante (73.68%), mientras que Beam y Butler (1998) encontraron que sólo 50% de las vacas de su experimento lo hicieron. Murphy *et al.* (1990) reportaron que en ganado de carne el primer folículo ovuló en el 11% de las vacas. Esto sugiere que restableciéndose la sensibilidad entre el hipotálamo e hipófisis, el ovario es capaz de responder a las gonadotropinas durante el posparto temprano. Aun cuando en el presente experimento, la incidencia de ovulación del primer folículo dominante posparto fue similar ($P > 0.05$) entre vacas con altas y bajas producciones de leche acumulada a los 50 días después del parto, las vacas altas productoras presentaron una tasa de ovulación del 73%. Este valor representa un 16.6% más que lo encontrado en las vacas con baja producción de leche.

La tasa de ovulación del primer folículo dominante fue similar entre vacas de 1 (56%), 2 (80%), 3 (80%) y 4 o más partos (60%). Tampoco se observaron diferencias entre vacas que parieron en invierno (61%) o primavera (69%). Sin embargo, las vacas con mayor condición corporal al parto fueron más aptas ($PR = 9$) para desencadenar la ovulación del primer folículo dominante posparto que las de menor condición corporal al parto (Cuadro 3). Beam y Butler (1998) encontraron que las vacas que llegaron a ovular el primer folículo dominante posparto presentaron mayores concentraciones de estradiol desde el día 8 al 14 de la lactancia, un intervalo más corto al nadir y más altas concentraciones de IGF-I. Por otro lado, Opsomer *et al.* (2000) encontraron que la condición corporal al parto no afectó la duración del anestro posparto. Rukkwamsuk *et al.* (1999) observaron que vacas con una condición corporal alta al momento del parto, perdieron más peso durante el primer mes posparto (-51.6 ± 8.9 vs -12.0 ± 2.4 kg), presentaron mayores concentraciones de triacilglicerol en hígado durante la segunda semana posparto (86.0 ± 7.6 vs 30.8 ± 3.6 mg g⁻¹ de hígado) y un mayor intervalo a la primera ovulación (51.9 ± 11.1 vs 35.7 ± 7.1 días) que vacas con una condición corporal normal. Sin embargo, Lucy *et al.* (1991) encontraron que vacas con acceso a una fuente de grasa de sobrepeso, aumentaron el número de folículos de 6-9 mm de diámetro pero disminuyeron el número de folículos de 3-5 mm de diámetro durante los primeros 25 días posparto. Esto favoreció un rápido reinicio de actividad ovárica debido a mayores concentraciones de LH plasmática en vacas con un balance energético positivo.

Cuadro 3. Coeficientes de regresión ($\pm$ error estándar), intervalos de confianza al 95% y nivel de significancia (P) de la propensión relativa (PR) a que la primera onda folicular ovule en vacas Holstein en confinamiento.

Variable	Coeficiente de regresión	Propensión relativa (PR)	Intervalo de Confianza al 95% Para la PR	P
Nivel de producción de leche ¹				NS
Alto	0.0786 $\pm$ 0.57	1.17	[0.13, 11.0]	
Bajo	Referencia	1.0		
Número de parto				NS
1	-1.03 $\pm$ 0.94	0.71	[0.06, 8.4]	
2	0.96 $\pm$ 0.87	5.2	[0.45, 60]	
3	0.76 $\pm$ 0.83	4.3	[0.37, 49]	
4 o más	Referencia	1.0		
Época de parto				NS
Invierno	0.05 $\pm$ 0.38	1.1	[0.25, 4.9]	
Primavera	Referencia	1.0		
Condición corporal al parto				0.05
2.8 a 3.41	Referencia	1.0		
3.42 a 3.59	0.64 $\pm$ 0.52	7.9	[1.2, 53]	
3.60 y más	0.78 $\pm$ 0.51	9.0	[1.4, 58]	

¹ Producción de leche acumulada desde el parto hasta el día 50 de lactancia (Bajas: 580 a 1520 kg; Altas: 2400 a 3800 kg).

4. Días a la aparición del primer cuerpo lúteo posparto

La aparición del primer cuerpo lúteo posparto representa el reinicio de los ciclos ováricos después del parto y se estima que cuatro días antes de su detección con el equipo de ultrasonografía, la vaca presenta la ovulación de un folículo dominante. En el presente experimento, el primer cuerpo lúteo posparto se detectó a los 22.4 ± 10.9 días después del parto (rango de 12 a 68 días). Estos resultados concuerdan con los obtenidos por Kesler *et al.* (1979) y Spicer *et al.* (1990) quienes observaron que la primera ovulación posparto se presenta a los 18.4 ± 1.7 días (2.4 días después de detectar los folículos de 1.5-2.0 mm de diámetro) y 24.4 ± 2.3 días, respectivamente. Sin embargo,

Savio *et al.* (1990a) encontraron un mayor intervalo entre el parto y la primera ovulación posparto (27.4 ± 23 días, rango 9-85 días).

Para el día 16 después del parto, el 41.7% de las vacas en el experimento presentaron un cuerpo lúteo, mientras que este valor se incrementó a 83.3 y 96.7% para el día 28 y 44 después del parto. Rajamahendran y Taylor (1990) encontraron un cuerpo lúteo en el 40 y 80% de las vacas para el día 14 y 25 posparto, respectivamente. Roche *et al.* (1992) mencionan que el 45% de las vacas presentaron la primera ovulación en los primeros 30 días de la lactancia, mientras que para el día 45 posparto el 82% de las vacas habían presentado al menos una ovulación. Por otro lado, Staples y Thatcher (1990) encontraron que el 44.4 y 70.3% de las vacas presentaron una ovulación antes de los 40 y 60 días después del parto, respectivamente. Canfield y Butler (1990) comentan que la primera ovulación posparto está correlacionada con la frecuencia pulsátil de LH ($r = 0.63$, $P < 0.05$) y los días posparto ($r = 0.91$, $P < 0.01$).

El intervalo del parto a la detección del primer cuerpo lúteo posparto fue similar entre vacas con alta (23.0 ± 12.9 días) o baja (21.8 ± 9.0 días) producción de leche acumulada al día 50 posparto. Bulman y Lamming (1978), no encontraron relación entre la producción de leche a las 4 y 8 semanas posparto y el reinicio de los ciclos ováricos (definido como la primera medición de progesterona en leche mayor a 3 ng ml^{-1}). Otros trabajos han encontrado que la producción de leche en los primeros 75 (Harrison *et al.*, 1990) y 100 (Opsomer *et al.*, 2000) días posparto no afectaron el reinicio de la actividad ovárica. Butler *et al.* (1981) encontraron una correlación baja ($r = 0.3$) entre la

producción de leche de los primeros 20 días de lactancia y los días a la primera ovulación posparto. En contraste, Staples y Thatcher (1990) encontraron que vacas con un periodo largo de anestro posparto, produjeron menos cantidad de leche, comieron menos alimento y perdieron más peso corporal que vacas que reiniciaron más rápidamente la actividad ovárica después del parto.

Por otro lado, Marion y Gier (1968) observaron que vacas que produjeron en promedio más de 30 kg día⁻¹ de leche corregida a 4% de grasa durante los primeros 120 días posparto, requirieron mayor tiempo para presentar la primera ovulación posparto (15.5 vs 13.1 días). Stevenson y Britt (1979) encontraron que vacas con bajas producciones de leche corregida al 4% de grasa durante las primeras 6 semanas posparto (22.9 ± 0.2 kg día⁻¹) presentaron la primera ovulación en los primeros 14 días posparto ($P < 0.05$), en comparación con las vacas que ovularon entre los 15-20 días (27.2 ± 0.3 kg día⁻¹) y después de los 20 días posparto (29.8 ± 0.5 kg día⁻¹).

Existe mucha controversia con relación al posible efecto que tiene la producción de leche sobre el reinicio de la actividad ovárica posparto. Esto se debe a que el balance de energía en la vaca es más importante que la producción de leche *per se* en determinar el reinicio de la actividad ovárica, por lo que la producción de leche por si sola puede estar positivamente o negativamente relacionada con el anestro posparto (Staples y Thatcher, 1990; Opsomer *et al.*, 2000). Butler *et al.* (1981) mencionan que la primera ovulación posparto se presenta alrededor de los 10 días después de que el balance de energía empieza a retornar a cero.

Las vacas con mayor número de parto reiniciaron los ciclos ováricos más tarde ($P < 0.05$) que el resto de las vacas que entraron al experimento (Figura 3, Cuadro 4). Opsomer *et al.* (2000) encontraron que solo el 17% de las vacas de 2 y 3 partos retardaron el reinicio de la actividad ovárica después de los 50 días en leche ($P < 0.05$) en comparación con el 28 y 26% de las vacas de 1 y 4 o más partos. En el presente experimento el 100% de las vacas de segundo parto presentaron un cuerpo lúteo en los primeros 30 días posparto en comparación con el 84, 90, y 67% de las vacas de 1, 3 y 4 o más partos, respectivamente. Del total de las vacas en el experimento, el 83% de ellas reiniciaron la actividad ovárica en los primeros 30 días posparto, lo cual concuerda con el 80% reportado por Bulman y Lamming (1978).

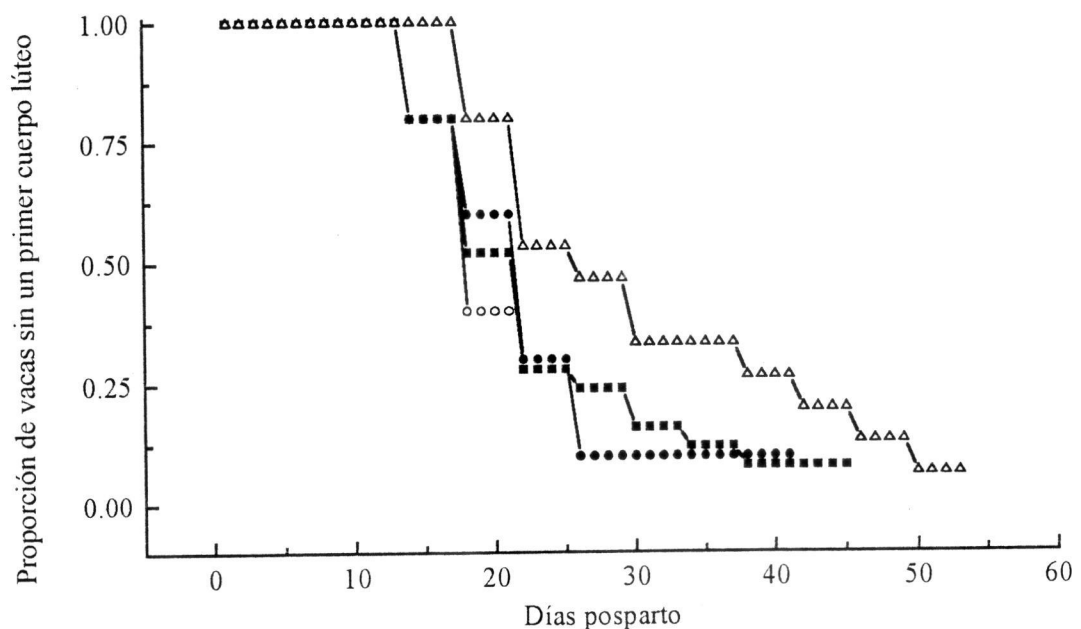


Figura 3. Curvas de supervivencia para días a la aparición del primer cuerpo lúteo posparto de vacas Holstein de 1 (—■—), 2 (—□—), 3 (—●—) y 4 o más partos (—▲—).

Cuadro 4. Efecto del número de parto sobre los días al primer cuerpo lúteo posparto.

Número de parto	Media	SE	Pruebas de hipótesis	
			Wilcoxon	LogRank
1	21.1	1.9	0.03	0.01
2	16.8	1.0		
3	20.4	2.6		
4 o más	29.6	3.9		

Los resultados obtenidos en el experimento corroboran lo reportado por Stevenson y Britt (1979), quienes encontraron un periodo más largo ($P < 0.10$) de anestro posparto en vacas multíparas (18.7 días) que en vacas primíparas (16.3 días). Del mismo modo, Eger *et al.* (1988) encontraron que el 99% de las vacas primíparas y el 93% de las vacas multíparas reiniciaron la actividad ovárica posparto (medida a través de concentraciones de progesterona en leche $> 0.5 \text{ ng ml}^{-1}$) en los primeros 35 días posparto. Por otro lado, aunque las diferencias no fueron significativas, Bulman y Lamming (1978) encontraron mayores intervalos al reinicio de la actividad ovárica en vacas de 6 (28.3 ± 3.45 días), 7 (29.3 ± 4.85 días), 8 (39.7 ± 4.07 días) y 9 partos (41.2 ± 4.07 días) que en vacas de 1 (24.5 ± 1.5 días), 2 (22.4 ± 0.9 días) o 3 (22.3 ± 1.2 días) partos. El mayor tiempo requerido por vacas más viejas para presentar un cuerpo lúteo, puede deberse a sus menores producciones de LH, lo cual no permite la maduración de los folículos y por consiguiente su ovulación (Stevenson y Britt, 1979).

El-Din *et al.* (1995) encontraron que vacas de tres o más partos reiniciaron la actividad ovárica a los 30.3 ± 3.6 días después del parto ($P > 0.10$), mientras que las vacas de 1 y 2 partos presentaron un intervalo de 25.5 ± 2.9 y 26.0 ± 2.1 días, respectivamente. En el

presente estudio el reinicio de la actividad ovárica fue afectado ($P < 0.01$) por la época del año en que las vacas parieron (Cuadro 5). El 82.7% de las vacas que parieron en primavera presentaron un cuerpo lúteo en los primeros 20 días posparto contra solo el 58% de las vacas que parieron en invierno (Figura 4). Estos resultados corroboran lo encontrado por Opsomer *et al.* (2000) quienes observaron que el 38% de las vacas que parieron en invierno retardaron el reinicio de la actividad ovárica después de los 50 días en leche. Peters (1984) encontró un menor periodo de anestro posparto en vacas que parieron de mayo a octubre (35.9 días) que en aquéllas que parieron de noviembre a abril (70.8 días).

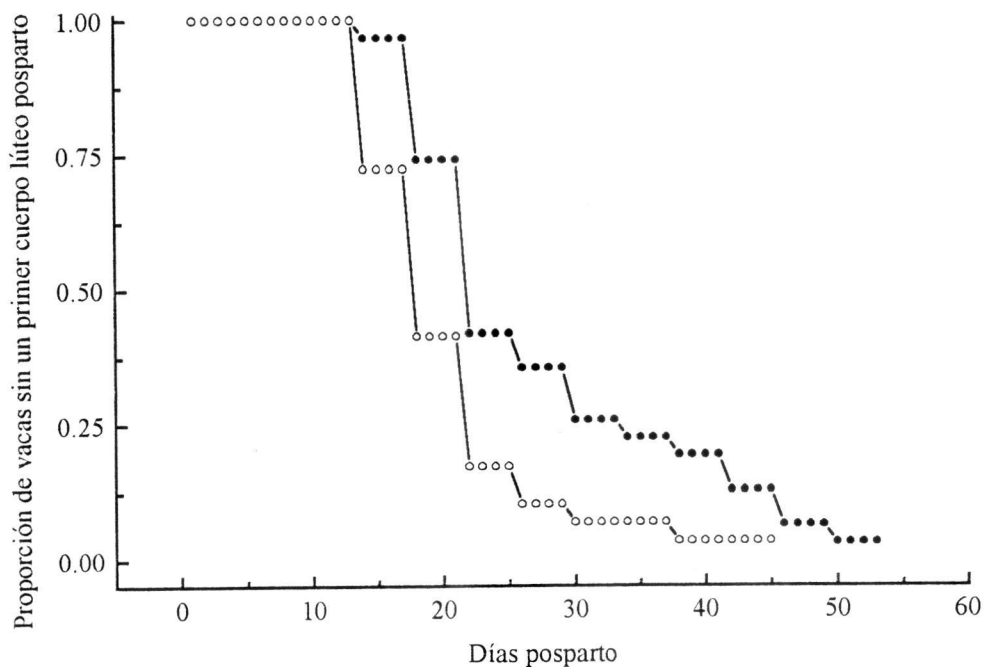


Figura 4. Curvas de sobrevivencia para días a la aparición del primer cuerpo lúteo posparto en vacas Holstein paridas en primavera (—○—) o en invierno (—●—).

Cuadro 5. Efecto de la época de parto sobre los días a la aparición del primer cuerpo lúteo.

Época de parto	Media	SE	Pruebas de hipótesis	
			Wilcoxon	LogRank
Invierno	26.0	2.2	0.002	0.003
Primavera	18.5	1.4		

El-Din *et al.* (1995) encontraron que vacas que parieron en el periodo otoño-invierno reiniciaron la actividad ovárica a los 28.1 ± 1.7 días después del parto, mientras que las que parieron en el periodo primavera-verano presentaron un intervalo de 25.5 ± 1.4 días. Esto pudo deberse a que las altas temperaturas en primavera estimulan la producción de prostaglandinas en útero, con lo que se minimiza la actividad posparto del cuerpo lúteo de la preñez, con lo que se reduce el efecto negativo de esta estructura ovárica sobre el crecimiento folicular (Lewis *et al.*, 1984). Además, la vaca puede tener cierta sensibilidad al fotoperiodo, con lo que ésta se predispone a parir al final de la primavera, que es cuando existe abundancia de forraje (Peters, 1984).

5. Primera ovulación acompañada con celo

El 30% de las vacas acompañaron la primera ovulación posparto con signos manifiestos de celo, lo cual coincide con lo reportado por Stevenson y Britt (1979). Sin embargo, Savio *et al.* (1990a) solo detectaron el 6% de las vacas en calor durante la primera ovulación. Spicer *et al.* (1990) encontraron que el 60% las vacas con balance de energía positivo durante las primeras 12 semanas posparto presentaron la primera ovulación acompañada con signos de celo, mientras que sólo el 16.7% vacas con balance de

energía negativo lo hicieron. La baja detección de signos de celo en las vacas con balance de energía negativo se debe a las bajas concentraciones de IGF-I, mismas que pueden alterar la producción de estradiol folicular. Del mismo modo, Kyle *et al.* (1992) mencionan que la ausencia de signos manifiestos de celo en los primeros ciclos posparto puede deberse a las bajas concentraciones de progesterona antes del estro.

En el presente estudio la incidencia de celos en la primera ovulación posparto no se afectó por ninguna de las variables estudiadas (producción de leche acumulada, número y época de parto). El 27 y 33% de las vacas con alta o baja producción de leche acumulada al día 50 posparto presentaron signos de celo en la primera ovulación posparto, respectivamente. Estos resultados están en desacuerdo con los encontrados por Spicer *et al.* (1990), quienes encontraron una relación inversa entre la producción de leche y la secreción de IGF-I. En el presente experimento el 36, 20, 30 y 27% de las vacas de 1, 2, 3 y 4 o más partos, presentaron la primera ovulación posparto acompañada con signos de celo, respectivamente. Las vacas que parieron en invierno y primavera presentaron una incidencia de celo similar durante la primera ovulación posparto (29 y 31%). Sin embargo, Spicer *et al.* (1990) mencionan que el IGF-I en suero sanguíneo está negativamente correlacionado con la temperatura ambiental, por lo que una mayor temperatura ambiental reduce la secreción de IGF-I y se disminuye la presencia de celos en el ganado.

6. Ovario del primer cuerpo lúteo posparto

El 63.3% de las vacas del experimento presentaron la primera ovulación posparto en el ovario derecho. Esta mayor actividad en el ovario derecho ha sido reportada en otros estudios (Fricke y Wiltbank, 1999; Nation *et al.*, 1999). Sin embargo, Wagner y Hansel (1969) reportaron una incidencia similar de ovulación entre el ovario derecho (48.6%) y ovario izquierdo (51.4%). En el presente estudio, las vacas que produjeron mayor cantidad de leche acumulada a los 25 días posparto presentaron un 24% más de ovulaciones en el ovario derecho ($P < 0.05$) en comparación con las vacas con bajas producciones de leche (Figura 5). Aunque el mecanismo mediante el cual la producción de leche afecta el ovario en el que se presenta la ovulación no ha sido determinado, se cree que el calor producido por la fermentación en el rumen puede influir en la presencia de mayores ovulaciones en el ovario derecho. La presencia del cuerpo lúteo en regresión de la preñez anterior inhibe el crecimiento folicular en el mismo ovario durante el posparto temprano (Ginther *et al.*, 1989). Esto pudo haber ocasionado la presencia de mayores ovulaciones en el ovario derecho, sin embargo, durante el experimento no se registró de manera rutinaria el ovario en el que estuvo presente el cuerpo lúteo de la preñez.

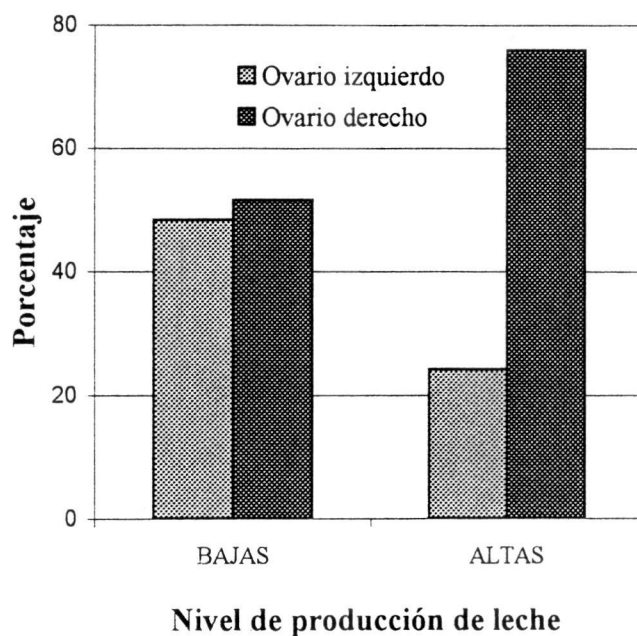


Figura 5. Efecto de la producción de leche acumulada a los 25 días posparto sobre el ovario en el que se presentó la primera ovulación.

El ovario en que se presentó la primera ovulación posparto no fue afectado ($P > 0.05$) por el número de parto; sin embargo, vacas de 3 y de 4 o más partos presentaron numéricamente una mayor incidencia de ovulaciones en el ovario derecho (Figura 6).

La época en que parieron las vacas no afectó ($P > 0.05$) el ovario en que se presentó la primera ovulación posparto. Las vacas que parieron en la época de invierno presentaron una incidencia del 64.5% en el ovario derecho, mientras que las vacas que parieron en primavera lo presentaron en el 62.0% de los casos.

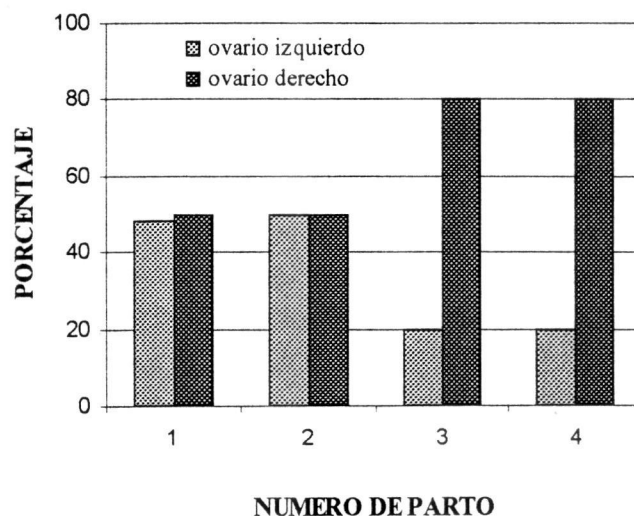


Figura 6. Efecto del número de parto sobre el ovario en el que se presentó la primera ovulación posparto.

7. Días a la involución uterina

La involución uterina se completó a los 35.8 ± 18.2 días, lo cual concuerda con lo encontrado por Guilbault *et al.* (1987), quienes reportaron una involución uterina total al día 35 posparto. Por otro lado, Lindell *et al.* (1982) reportaron que la involución uterina se completó a los 29.6 ± 7.7 días después del parto. En el presente estudio, el 33% de las vacas completaron la involución uterina en los primeros 28 días después del parto, mientras que este valor se incrementó a 86% para el día 40 posparto. Los resultados concuerdan con los reportados por El-Din *et al.* (1995), quienes encontraron que el 29.2 y 80.6% de las vacas completaron la involución uterina en los primeros 28 y 35 días después del parto.

La producción de leche y el número de parto en el presente estudio no afectaron el tiempo posparto para completar la involución uterina. Las vacas que produjeron mayor

cantidad de leche acumulada requirieron un día más para completar la involución uterina (36.3 ± 21.67 días, rango 20 a 145) en comparación con las vacas de menor producción de leche (35.3 ± 14.29 días, rango 20 a 84), sin que la diferencia haya sido estadísticamente significativa. Estos resultados están en desacuerdo con lo encontrado por Fonseca *et al.* (1983) quienes observaron que las vacas con mayores producciones de leche involucionaron más rápido. En el presente estudio, la involución uterina para las vacas de 1, 2, 3 y 4 o más partos se alcanzó a los 34.9 ± 15.2 , 31.2 ± 7.9 , 36.4 ± 5.5 y 40.1 ± 30.1 días, respectivamente, lo que coincide con lo reportado por Rajamahendran y Taylor (1990), quienes observaron un intervalo similar a la involución uterina en vacas primíparas (25 ± 1 días) y multíparas (27 ± 6 días) (Figura 7, Cuadro 6). En el presente estudio, las vacas que parieron en invierno requirieron menos tiempo ($P < 0.05$) para completar la involución uterina (33.9 ± 21.5 días) que las vacas que parieron en primavera (37.8 ± 13.9 días). Estos resultados están en desacuerdo con lo encontrado por Lewis *et al.* (1984) quienes mencionan que altas temperaturas ambientales de la primavera aumentan la vascularización de las carúnculas en el útero por lo que se favorece una mayor producción de prostaglandinas y una mayor tasa de involución uterina.

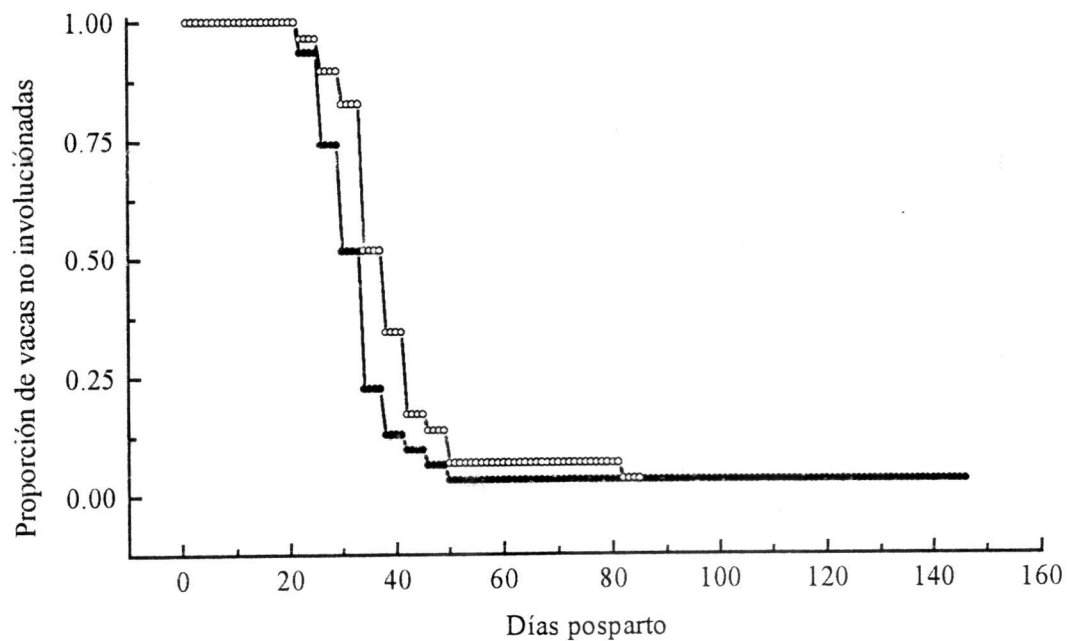


Figura 7. Curvas de sobrevivencia para días para completar la involución uterina posparto de vacas Holstein paridas en invierno (—●—) y en primavera (—○—).

Cuadro 6. Efecto de la época de parto sobre los días para completar la involución uterina en vacas Holstein.

Época de parto	Media	SE	Pruebas de hipótesis	
			Wilcoxon	LogRank
Invierno	34.0	3.9	0.009	0.05
Primavera	37.8	2.6		

CONCLUSIONES

El número de parto así como la época de parto no afectaron el intervalo desde el parto hasta la aparición del primer folículo dominante. Estas variables tampoco afectaron la probabilidad de ovulación de este folículo. Sin embargo, vacas con mayor producción de leche acumulada a los 50 días posparto presentaron un intervalo del parto a la detección del primer folículo dominante más largo que vacas de menor producción de leche. Asimismo, la probabilidad de ovulación del primer folículo dominante fue más alta para vacas en mejor nivel de condición corporal al parto que para vacas con niveles de condición corporal al parto más bajos.

La producción de leche acumulada al día 50 posparto no afectó el intervalo desde el parto a la aparición del primer cuerpo lúteo. Sin embargo, vacas de cuatro o más partos presentaron intervalos desde el parto a la aparición del primer cuerpo lúteo más largos que vacas de 1, 2, o 3 partos. Asimismo, vacas que parieron en primavera presentaron reiniciaron la actividad ovárica posparto más rápido que aquéllas que parieron en el invierno.

- La producción de leche acumulada al día 50 posparto y el número de parto no afectaron el tiempo necesario para completar la involución uterina posparto. Sin embargo, vacas que parieron en invierno requirieron significativamente menos tiempo para involucionar el útero que vacas paridas en primavera.

El crecimiento folicular durante el posparto temprano no es la principal limitante para restablecer la actividad ovárica en vacas lecheras manejadas en confinamiento total.

LITERATURA CITADA

- Bao, B. and H.A. Garverick. 1998. Expression of steroidogenic enzyme and gonadotropin receptor genes in bovine follicles during ovarian follicular waves: a review. *Journal of Animal Science* 76:1903-1921.
- Beam, S. W. and W. R. Butler. 1998. Energy balance, metabolic hormones, and early postpartum follicular development in dairy cows fed prilled lipid. *Journal of Dairy Science* 81:121-131.
- Bulman, D. C. and G. E. Lamming. 1978. Milk progesterone levels in relation to conception, repeat breeding and factors influencing acyclicity in dairy cows. *Journal of Reproduction and Fertility* 54:447-458.
- Butler, W. R. 2000. Nutritional interactions with reproductive performance in dairy cattle. *Animal Reproduction Science* 60-61:449-457.
- Butler, W. R., R. W. Everett and C. E. Coppock. 1981. The relationships between energy balance, milk production and ovulation in postpartum Holstein cows. *Journal of Animal Science* 53:742-748.
- Canfield, R. W. and W. R. Butler. 1990. Energy balance and pulsatile LH secretion in early postpartum dairy cattle. *Domestic Animal Endocrinology* 7:323-330.
- Dhaliwal, G. S., R. D. Murria and H. Dobson. 1996. Effects of milk yield, and calving to first service interval, in determining herd fertility in dairy cows. *Animal Reproduction Science* 41:109-117.
- Edmondson, A. J., I. J. Lean, L. D. Weaver, T. Farver and G. Webster. 1989. A body condition scoring chart of Holstein dairy cows. *Journal of Dairy Science* 72:68-78.
- Eger, S., M. Shemesh, H. Schindler, S. Amir and R. H. Foote. 1988. Characterization of short luteal cycles in the early post-partum period and their relation to reproductive performance of dairy cows. *Animal Reproduction Science* 16:215-224.
- El-Din, A. Z., T. Nakao, M. A. Raouf, M. Moriyoshi, K. Kawata and Y. Moritsu. 1995. Factors in the resumption of ovarian activity and uterine involution in postpartum dairy cows. *Animal Reproduction Science* 38:203-214.
- Faust, M. A., B. T. McDaniel, O. W. Robison and J. H. Britt. 1988. Environmental and yield effects on reproduction in primiparous Holstein. *Journal of Dairy Science* 71:3092-3099.
- Fonseca, F. A., J. H. Britt, B. T. McDaniel, J. C. Wilk and A. H. Rakes. 1983. Reproductive traits of Holsteins and Jerseys. Effects of age, milk yield, and

- clinical abnormalities on involution of cervix and uterus, ovulation, estrous cycles, detection of estrus, conception rate, and days open. *Journal of Dairy Science* 66:1128-1147.
- Fricke, P. M. and M. C. Wiltbank. 1999. Effect of milk production on the incidence of double ovulation in dairy cows. *Theriogenology* 52:1133-1143.
- García, E. 1981. *Modificación del Sistema de Clasificación Climática de Köppen*. Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 105-108.
- Ginther, O. J., J. P. Kastelic and L. Knopf. 1989. Intraovarian relationships among dominant and subordinate follicles and the corpus luteum in heifers. *Theriogenology* 32:787-795.
- Guilbault, L. A., W. W. Thatcher, M. Drost and G. K. Haibel. 1987. Influence of a physiological infusion of prostaglandin $F_{2\alpha}$ into postpartum cows with partially suppressed endogenous production of prostaglandins. I. Uterine and ovarian morphological responses. *Theriogenology* 27:931-946.
- Hageman, W. H. II., G. E. Shook and W. J. Tyler. 1991. Reproductive performance in genetic lines selected for high or average milk yield. *Journal of Dairy Science* 74:4366-4376.
- Harrison, R. O., S. P. Ford, J. W. Young, A. J. Conley and A. E. Freeman. 1990. Increased milk production versus reproductive and energy status of high producing dairy cows. *Journal of Dairy Science* 73:2749-2758.
- Ireland, J. J. 1987. Control of follicular growth and development. *Journal of Reproduction and Fertility* Suppl. 34:39-54.
- Kesler, D. J., H. A. Garverick, C. J. Bierschwal, R. G. Elmore and R. S. Youngquist. 1979. Reproductive hormones associated with normal and abnormal changes in ovarian follicles in postpartum dairy cows. *Journal of Dairy Science* 62:1290-1296.
- Kyle, S. D., C. J. Callahan and R. D. Allrich. 1992. Effect of progesterone on the expression of estrus at the first postpartum ovulation in dairy cattle. *Journal of Dairy Science* 75:1456-1460.
- Lewis, G. S., W. W. Thatcher, E. L. Bliss, M. Drost and R. J. Collier. 1984. Effects of heat stress during pregnancy on postpartum reproductive changes in Holstein cows. *Journal of Animal Science* 58:174-186.
- Lindell, J-O., H. Kindahl, L. Jansson and L-E. Edqvist. 1982. Post-partum release of prostaglandin $F_{2\alpha}$ and uterine involution in the cow. *Theriogenology* 17:237-245.

- Lucy, M. C., C. R. Staples, F. M. Michel and W. W. Thatcher. 1991. Effects of feeding calcium soaps to early postpartum dairy cows on plasma prostaglandin $F_{2\alpha}$, luteinizing hormone, and follicular growth. *Journal of Dairy Science* 74:483-489.
- Marion, G. B. and H. T. Gier. 1968. Factors affecting bovine ovarian activity after parturition. *Journal of Animal Science* 27:1621-1626.
- Murphy, B. D. y N. Pescador. 1997. Control de la foliculogénesis bovina por factores endocrinos y paracinos. Séptimo Curso Internacional de Reproduccion Bovina pp. 73-86, México, D. F.
- Murphy, M. G., M. P. Boland and J. F. Roche. 1990. Pattern of follicular growth and resumption of ovarian activity in post-partum beef suckler cows. *Journal of Reproduction and Fertility* 90:523-533.
- Nation, D. P., C. R. Burke, F. M. Rhodes and K. L. Macmillan. 1999. The inter-ovarian distribution of dominant follicles is influenced by the location of the corpus luteum of pregnancy. *Animal Reproduction Science* 56:169-176.
- Nolan, C. J., R. C. Bull, R. G. Sasser, C. A. Ruder, P. M. Panlasigui, H. M. Schoeneman and J. J. Reeves. 1988. Postpartum reproduction in protein restricted beef cows: Effect on the hypothalamic-pituitary-ovarian axis. *Journal of Animal Science* 66:3208-3217.
- Opsomer, G., P. Mijten, M. Coryn and A. de Kruif. 1996. Post-partum anoestrus in dairy cows: a review. *The Veterinary Quarterly* 18:68-75.
- Opsomer, G., Y. T. Gröhn, J. Hertl, M. Coryn, H. Deluyker and A. De Kruif. 2000. Risk factors for post partum ovarian dysfunction in high producing dairy cows in Belgium: a field study. *Theriogenology* 53:841-857.
- Oxenreider, S. L. and W. C. Wagner. 1971. Effect of lactation and energy intake on postpartum ovarian activity in the cow. *Journal of Animal Science* 33:1026-1031.
- Peters, A. R. 1984. Reproductive activity of the cow in the post-partum period. I. Factors affecting the length of the post-partum acyclic period. *British Veterinary Journal* 140:76-84.
- Rabiee, A. R., I. J. Lean, J. M. Gooden and B. G. Miller. 1999. Relationships among metabolites influencing ovarian function in the dairy cow. *Journal of Dairy Science* 82:39-44.
- Rajamahendran, R. and C. Taylor. 1990. Characterization of ovarian activity in postpartum dairy cows using ultrasound imaging and progesterone profiles. *Animal Reproduction Science* 22:171-180.

- Roche, J. F. and M. P. Boland. 1991. Turnover of dominant follicles in cattle of different reproductive states. *Theriogenology* 35:81-90.
- Roche, J. F., M. A. Crowe and M. P. Boland. 1992. Postpartum anoestrus in dairy and beef cows. *Animal Reproduction Science* 28:371-378.
- Rukkwamsuk, T., T. Wensing and T. A. M. Kruip. 1999. Relationship between triacylglycerol concentration in the liver and first ovulation in postpartum dairy cows. *Theriogenology* 51:1133-1142.
- SAS. 1989. SAS/STAT User's guide (release 6.04) SAS Inst. Inc., Cary, N. C.
- Savio, J. D., L. Keenan, M. B. Boland and J. F. Roche. 1988. Pattern of growth of dominant follicles during the oestrus cycle of heifers. *J. Reprod. Fert.* 83:663-671.
- Savio, J. D., M. P. Boland and J. F. Roche. 1990. Development of dominant follicles and length of ovarian cycles in post-partum dairy cows. *Journal of Reproduction and Fertility* 88:581-591.
- Savio, J. D., M. P. Boland, N. Hynes and J. F. Roche. 1990a. Resumption of follicular activity in the early post-partum period of dairy cows. *Journal of Reproduction and Fertility* 88:569-579.
- Savio, J. D., M. P. Boland, N. Hynes, M. R. Mattiacci and J. F. Roche. 1990b. Will the first dominant follicle of the estrous cycle of heifers ovulate following luteolysis on day 7?. *Theriogenology* 33:677-687.
- Spicer, L. J., W. B. Tucker and G. D. Adams. 1990. Insulin-like growth factor-I in dairy cows: relationships among energy balance, body condition, ovarian activity, and estrous behavior. *Journal of Dairy Science* 73:929-937.
- Staples, C. R. and W. W. Thatcher. 1990. Relationship between ovarian activity and energy status during the early postpartum period of high producing dairy cows. *Journal of Dairy Science* 73:938-947.
- Stevenson, J. S. and J. H. Britt. 1979. Relationships among luteinizing hormone, estradiol, progesterone, glucocorticoids, milk yield, body weight and postpartum ovarian activity in Holstein cows. *Journal of Animal Science* 48:570-577.
- Wood, P. D. P. 1967. Algebraic model of the lactation curve in cattle. *Nature* 216:164-165.