



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA CHAPINGO

DEPARTAMENTO DE ENSEÑANZA, INVESTIGACIÓN Y SERVICIO EN ZOOTECNIA

POSGRADO EN PRODUCCIÓN ANIMAL

DINÁMICA FOLICULAR EN VACAS CHAROLAIS DE DIFERENTE EDAD

TESIS

Que como requisito parcial
para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS EN INNOVACIÓN GANADERA

Presenta:

MARCO TULIO GÁMEZ DÍAZ

Bajo la supervisión de: RAYMUNDO RANGEL SANTOS, Ph.D.



Mayo 2010

Chapingo, Estado de México

DINÁMICA FOLICULAR EN VACAS CHAROLAIS DE DIFERENTE EDAD

Tesis realizada por **MARCO TULIO GÁMEZ DÍAZ** bajo la supervisión del Comité Asesor indicado, aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS EN INNOVACIÓN GANADERA

DIRECTOR:

Raymundo Rangel S.

Ph.D. RAYMUNDO RANGEL SANTOS

ASESOR:

R-1-93 4- L. R.

Ph.D. RAYMUNDO RODRÍGUEZ DE LARA

ASESOR:

José Artemio Cadena Meneses

DR. JOSÉ ARTEMIO CADENA MENESES

A.T. 3776

CONTENIDO

LISTA DE CUADROS	v
LISTA DE FIGURAS	vi
DEDICATORIAS	vii
AGRADECIMIENTOS	viii
DATOS BIOGRÁFICOS	ix
1. INTRODUCCIÓN GENERAL	1
2. REVISIÓN DE LITERATURA	3
2.1 Características reproductivas de los bovinos	3
2.1.1 Ciclo estral	3
2.1.2 Fases del ciclo estral	3
2.1.3 Longitud del ciclo estral	6
2.2 Dinámica folicular en bovinos	7
2.2.1 Fases de crecimiento y desarrollo folicular	7
2.2.2 Número de ondas de desarrollo folicular	12
2.3 Control hormonal de la dinámica folicular	14
2.3.1 Hormona liberadora de gonadotropinas (GnRH)	14
2.3.2 Hormonas esteroideas	15
2.3.3 Hormonas metabólicas	16
2.3.4 Prostaglandinas	17
2.4 Función y regulación del cuerpo lúteo	18
2.4.1 Desarrollo del cuerpo lúteo	18
2.4.2 Regresión del cuerpo lúteo	19
2. 5 Factores que afectan la foliculogénesis	20
2.5.1 Estrés calórico	20
2.5.2 Nutrición	21
2.5.3 Edad	22

2.6 Ultrasonografía.....	23
2.7 Literatura citada.....	24
3. DINÁMICA FOLICULAR EN VACAS CHAROLAIS DE DIFERENTE EDAD.	34
3.1 Resumen.....	34
3.2 Abstract	35
3.3 Introducción.....	36
3.4 Materiales y métodos	37
3.4.1 Localización	37
3.4.2 Animales y diseño experimental	37
3.4.3 Variables evaluadas	37
3.4.4 Sincronización y ultrasonografía.....	38
3.4.5 Análisis estadístico	39
3.5 Resultados y discusión.....	39
3.5.1 Número de ondas de desarrollo folicular	39
3.5.2 Diámetro del folículo preovulatorio	44
3.5.3 Diámetro del cuerpo lúteo.....	46
3.5.4 Momento de ovulación.....	47
3.5.5 Longitud del ciclo estral	48
3.5.6 Tamaño de los ovarios.....	49
3.6 Conclusión.....	50
3.7 Literatura citada.....	50

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Número de ondas foliculares por ciclo (NOC) y distribución de la frecuencia de ondas foliculares en vacas Charolais de diferente edad.	40
Cuadro 2. Características del desarrollo folicular ($\text{Medias} \pm \text{EE}$) ^z en vacas Charolais de diferente edad con dos ondas foliculares.....	42
Cuadro 3. Características del desarrollo folicular ($\text{Medias} \pm \text{EE}$) ^z en vacas Charolais de diferente edad con tres ondas foliculares.	44
Cuadro 4. Medias ^z de cuadrados mínimos ($\pm$ error estándar) para diámetro del folículo preovulatorio (DFP), diámetro del cuerpo lúteo (DCL), longitud del ciclo estral (LCE) y momento de ovulación (MO) en vacas Charolais de diferente edad.	45
Cuadro 5. Área y perímetro ($\text{Media} \pm \text{EE}$) ^z de los ovarios de vacas Charolais de diferente edad.	50

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Fases del ciclo estral, en asociación con los cambios en las concentraciones circulantes de estradiol (E_2), progesterona (P_4) e incrementos preovulatorios de FSH y LH durante el ciclo estral (Peter <i>et al.</i> , 2009).....	6
Figura 2. Dinámica del desarrollo folicular y secreción de FSH y LH en vacas con dos ondas foliculares (Adams <i>et al.</i> , 2008).....	13
Figura 3. Dinámica del desarrollo folicular y secreción de FSH y LH en vacas con tres ondas foliculares (Adams <i>et al.</i> , 2008).....	13
Figura 4. Perfil de crecimiento del folículo dominante en vacas Charolais que presentaron dos ondas de desarrollo folicular.	41
Figura 5. Diámetro del cuerpo lúteo de vacas Charolais de diferente edad (■= <2, ●= 4 a 5, ▲= 9 a 15 años) durante un ciclo estral. El asterisco (*) indica los días en que se encontró diferencia ($p<0.05$).....	47
Figura 6. Longitud del ciclo estral en vacas Charolais de diferente edad (N; < 2, M; 4 a 5 y V; 9 a 15 años).....	48

DEDICATORIAS

A mis padres, **Roberto y Ana**, con todo mi amor les dedico este importante logro en mi vida.

A mi hermanita **Ana María**, por su apoyo y cariño.

A mi querida **abuelita María**, que en paz descansa, con mucho amor.

A mi novia **Licy Rubi**, por todo su amor y apoyo incondicional.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar agradezco a **Dios** por haberme dado la oportunidad de realizar mis estudios de posgrado en la Universidad Autónoma Chapingo, en especial en el Posgrado en Producción Animal.

A mis padres, **Roberto y Ana**, por todo su amor, confianza y apoyo incondicional que siempre me han brindado, ya que ellos fueron la base para que pudiera culminar esta meta en mi vida.

A mi **abuelita María** por todos sus consejos que me brindó en vida, y por ser el ángel que hoy en día me guía.

Al Dr. Rangel principalmente por su amistad, por compartir sus invaluable conocimientos, por sus consejos y sugerencias y sobre todo por el tiempo dedicado en beneficio de mi formación profesional. Sinceramente gracias Dr. Rangel.

A los Doctores Raymundo Rodríguez de Lara y José Artemio Cadena Meneses por su amistad y sugerencias para la mejora de este trabajo.

Al Dr. Rafael Núñez por su apoyo y amistad, pero sobre todo por sus consejos y formación profesional.

Un especial agradecimiento a mi amigo Mario Giovanni Barrios, ya que él fue quien me ayudo durante toda la fase de campo, en todo momento. También agradezco al Ing. Juan Carlos y a Piloni por su apoyo.

A mis amigos de la generación anterior, especialmente a Fabián, Ángela y Raymundo quienes siempre se portaron como verdaderos amigos, también a Elías y Cristina por su apoyo y amistad.

A los profesores del programa Posgrado en Producción Animal por compartir sus experiencias y conocimientos, también al personal administrativo (Ángeles y Blanca) por su apoyo.

DATOS BIOGRÁFICOS



Datos personales

Nombre	Marco Tulio Gámez Díaz
Fecha de nacimiento	25 de octubre de 1985
Lugar de nacimiento	El Progreso Yoro, Honduras, C.A.
Profesión	Ingeniero Agrónomo Administrador
Cédula de identidad	1804-1985-05898

Desarrollo académico

Bachillerato	Progreso International School (2000-2002)
Licenciatura	Universidad de San Pedro Sula (2002-2006)
Maestría	Posgrado en Producción Animal, Universidad Autónoma Chapingo (2008-2009)

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

Los bovinos Charolais han tomado gran auge en México debido a sus sobresalientes características. La diseminación de la raza Charolais se debe a su velocidad de crecimiento, excelente conversión alimenticia, alta calidad de carne, precocidad, rusticidad, y capacidad de adaptación a diferentes ambientes, encontrándose en regiones de clima tropical, subtropical, templado y árido, comportándose de manera satisfactoria. La raza se caracteriza por ser dócil, fácil de manejar y presentar facilidad al parto (Charolais Herd Book de México, 2009); debido a la importancia que tiene en el país es necesario conocer sus características reproductivas, con el fin de mejorar la eficiencia de los sistemas de producción.

Las tecnologías han sido de suma importancia para el entendimiento de la fisiología reproductiva de los bovinos. El uso de la ultrasonografía a partir de la década de los ochenta ha sido una de las más importantes, ya que ha facilitado el estudio y comprensión del desarrollo folicular en bovinos (Ireland *et al.*, 2000), lo que ha permitido desarrollar programas más eficientes de sincronización de celos, inseminación artificial, protocolos de inducción de ovulación múltiple y transferencia de embriones, y aspiración folicular, entre otros (Fricke, 2002).

En bovinos el crecimiento folicular se caracteriza por el desarrollo de dos o tres ondas foliculares (Ginther *et al.*, 1989; Knopf *et al.*, 1989). Cada onda presenta las fases de reclutamiento, selección y dominancia (Díaz, 1999). El reclutamiento folicular se caracteriza por el desarrollo de un grupo de folículos, de los cuales emerge el folículo dominante como resultado de la selección folicular. El folículo seleccionado se convierte en dominante e inhibe el

crecimiento de otros folículos (Sunderland *et al.*, 1994), los cuales sufren atresia. Si la fase de dominancia coincide con la luteólisis, el folículo dominante presente será el folículo ovulatorio (Lucy *et al.*, 1992).

En el Capítulo 2 se hace una revisión de literatura que aborda temas relacionados con las características reproductivas de los bovinos, y su dinámica folicular; así mismo, se describen algunas de las hormonas involucradas en el desarrollo folicular. También se presenta una sección en la cual se menciona la función y regulación del cuerpo lúteo, así como algunos factores que afectan la foliculogénesis. En el último componente de este capítulo se hace una descripción de la ultrasonografía y sus usos potenciales.

En el Capítulo 3 se presenta un estudio realizado en bovinos Charolais, en el cual se muestran los resultados generados. El objetivo de este estudio fue caracterizar la dinámica folicular de vacas Charolais de diferente edad.

2. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 Características reproductivas de los bovinos

Las razas europeas y cebuinas son consideradas poliéstricas, una vez que el ciclo estral inicia por primera vez continúa indefinidamente a menos que sea interrumpido por la gestación (Ball y Peters, 2007), nutrición inadecuada, estrés ambiental, o por enfermedades reproductivas, presentándose un periodo de anestro o una condición irregular del ciclo estral (Peter *et al.*, 2009).

2.1.1 Ciclo estral

El ciclo estral de la vaca se puede definir como el periodo entre un estro y otro, el cual es regulado por mecanismos endocrinos y neuroendocrinos; es decir, por hormonas hipotalámicas, gonadotropinas y esteroides secretadas por los ovarios (Hafez y Hafez, 2007). Durante el ciclo estral hay cambios transitorios en las concentraciones de las hormonas reproductivas en sangre. Las variaciones hormonales que ocurren durante el ciclo estral regulan los cambios en morfología y función de folículos, cuerpo lúteo y el tracto reproductivo (Rathbone *et al.*, 2001).

2.1.2 Fases del ciclo estral

Basado en la presencia de diferentes estructuras en el ovario, el ciclo estral se divide en dos fases: folicular y luteal (Rathbone *et al.*, 2001). La fase folicular es un periodo relativamente corto, el cual comprende aproximadamente 20% de la duración del ciclo estral; inicia desde la regresión del cuerpo lúteo y termina con la ovulación, e incluye el periodo del proestro y estro (Peter *et al.*, 2009). En esta fase el folículo dominante es la estructura predominante, el cual produce

altas concentraciones de estradiol. Durante la fase folicular se llevan a cabo cuatro eventos importantes: 1) la liberación de gonadotropinas desde el lóbulo anterior de la hipófisis; 2) la preparación folicular para la ovulación; 3) receptividad sexual; y 4) ovulación (Senger, 2003).

El proestro es la parte inicial de la fase folicular que comienza con la regresión del cuerpo lúteo del ciclo anterior y finaliza con la manifestación del celo (Peter *et al.*, 2009), este periodo dura de dos a tres días. Al producirse la destrucción del cuerpo lúteo hay una caída en las concentraciones de progesterona y posteriormente una pérdida de tejido luteal, perdiendo la capacidad de inhibir la liberación de gonadotropinas (Vélez *et al.*, 2006). En consecuencia disminuye el mecanismo de retroalimentación negativo que la progesterona ejerce a nivel hipotalámico y comienza a aumentar la frecuencia pulsátil de FSH y LH, estimulando el crecimiento folicular con el desarrollo de un folículo dominante y un aumento en las concentraciones de estrógenos (Bearden y Fuquay, 1992). Altas concentraciones de estrógenos estimulan la receptividad de la hembra y comienza el periodo de estro.

El estro es el periodo en el cual las hembras se muestran receptivas (Rathbone *et al.*, 2001), es la última parte de la fase folicular que termina con la ovulación del folículo dominante (Peter *et al.*, 2009). El estro es inducido por los estrógenos producidos por las células de granulosa del folículo, y dura aproximadamente 18 h en bovinos de razas europeas (Vélez *et al.*, 2006). Durante este periodo la maduración del folículo ovulatorio continúa y la producción de estradiol alcanza su máximo (Peter *et al.*, 2009). Las altas concentraciones de estradiol generan el pico preovulatorio de LH que prepara el folículo para la ovulación.

La fase lútea es el periodo largo del ciclo estral, comprende aproximadamente 80% de la duración del ciclo, inicia después de la ovulación y termina con la regresión del cuerpo lúteo, e incluye el periodo de metaestro y diestro (Peter *et al.*, 2009). Durante esta fase el cuerpo lúteo es la estructura predominante, el

cual produce altas concentraciones de progesterona. A pesar de que la fase lútea es dominada por la progesterona, los folículos continúan creciendo y regresionando, pero no producen altas concentraciones de estrógenos (Senger, 2003).

El metaestro es la fase inmediata después del estro o la parte inicial de la fase lútea, dura aproximadamente cinco días, y en este periodo ocurre la ovulación (Peter *et al.*, 2009). Durante esta fase se inicia la formación del cuerpo lúteo (luteinización), se producen una serie de cambios morfológicos y bioquímicos ocasionando que las células foliculares se transformen en células lúteas (Niswender *et al.*, 2000).

El diestro es la etapa más larga del ciclo estral (Senger, 2003), se caracteriza por la plena funcionalidad del cuerpo lúteo (Rathbone *et al.*, 2001); inicia después del metaestro y termina alrededor del inicio de la regresión del cuerpo lúteo, cerca de la fase del proestro (Peter *et al.*, 2009). Las altas concentraciones de progesterona inducen al útero a preparar un ambiente adecuado para el desarrollo embrionario temprano y la fijación del embrión en el endometrio (Senger, 2003). La duración del diestro está directamente relacionada con el tiempo que dura funcional el cuerpo lúteo, el cual normalmente permanece alrededor de 10 a 14 días. Durante esta etapa las hembras no muestran receptividad sexual (Senger, 2003).

En la Figura 1 se muestran las fases del ciclo estral bovino en asociación con los cambios respectivos en las concentraciones circulantes de estradiol, progesterona e incrementos preovulatorios de FSH y LH durante el ciclo estral.

2.2 Dinámica folicular en bovinos

La dinámica folicular es el proceso continuo de crecimiento y regresión de folículos antrales que conlleva al desarrollo del folículo preovulatorio (Lucy *et al.*, 1992). El desarrollo de la ultrasonografía ha permitido monitorear la dinámica folicular durante el ciclo estral (Ribadu y Nakao, 1999).

2.2.1 Fases de crecimiento y desarrollo folicular

En 1960, Rajakoski propuso que en bovinos el crecimiento folicular se presentaba en dos ondas foliculares. Estudios más recientes han indicado que durante el ciclo estral bovino se desarrollan de una a cuatro ondas de crecimiento y desarrollo folicular (Lucy *et al.*, 1992). Durante cada onda folicular se presentan las fases de reclutamiento, selección, dominancia (Goodman y Hodgen, 1983) y atresia u ovulación (Sunderland *et al.*, 1994). Las cuales se describen posteriormente.

Reclutamiento

El desarrollo folicular ovárico en los bovinos se caracteriza por el crecimiento en ondas antes de la pubertad, posparto y durante el ciclo estral, donde cada onda inicia con el reclutamiento de un grupo de folículos (1 a 6) de 4 a 5 mm de diámetro (Bao y Garverick, 1998). El reclutamiento folicular se refiere a la formación de una población de folículos antrales, de donde uno o varios folículos son seleccionados para la ovulación. Dicho proceso requiere el efecto de gonadotropinas, principalmente FSH (Fortune *et al.*, 1991).

Fortune (1993) menciona que hay dos momentos durante el ciclo estral en los cuales los niveles de gonadotropinas son considerablemente altos; durante la oleada de las hormonas FSH/LH que precede a la ovulación y durante la segunda oleada de FSH que ocurre el día de ovulación. La segunda oleada de FSH desempeña una función importante en el reinicio del desarrollo de las ondas foliculares.

Estudios *in vivo* e *in vitro* indican que la FSH puede estimular el crecimiento de folículos preantrales y transcurren aproximadamente tres meses para que un folículo primordial alcance la fase ovulatoria. El desarrollo de folículos antrales desde 2 y 4 mm de diámetro en ovinos y bovinos, respectivamente, es dependiente de la acción de las gonadotropinas. Durante el ciclo estral, un aumento transitorio de FSH precede el reclutamiento de los folículos (Webb *et al.*, 2003).

Selección

La selección es la fase en la cual un folículo estrogénicamente activo promueve su crecimiento e inhibe el desarrollo de los demás folículos (Sunderland *et al.*, 1994). En especies mono-ovulatorias, sólo un folículo se desarrolla a partir de una onda de crecimiento folicular hasta convertirse en el único folículo con capacidad ovulatoria (Ginther *et al.*, 2001). Sunderland *et al.* (1994) mediante el uso de ultrasonografía y la relación estrógeno:progesterona en líquido folicular, demostraron que durante los días uno a tres del ciclo estral ocurre la selección del folículo dominante de la primera onda folicular.

La secreción de estradiol e inhibina por el folículo dominante contribuyen a la disminución de FSH durante la fase folicular (Bleach *et al.*, 2001). Se ha sugerido que la disminución en la secreción de FSH después de la emergencia de una onda folicular puede ser un mecanismo clave en la selección folicular (Webb *et al.*, 2004). La selección de folículos dominantes se asocia con una desviación en la tasa de crecimiento entre el folículo dominante y el folículo subordinado más grande en una onda (Sartori *et al.*, 2001).

La selección también puede darse mediante la interferencia del folículo maduro más grande del grupo reclutado, con los folículos más pequeños, para recibir el aporte adecuado de gonadotropinas. Esto puede llevarse a cabo mediante dos mecanismos: 1) pasivo, donde el folículo maduro más grande indirectamente inhibe el crecimiento de los folículos de menor tamaño, mediante una reducción

en las concentraciones de FSH por debajo del umbral necesario para su mantenimiento; y 2) activo, donde el folículo maduro más grande inhibe directamente el crecimiento de folículos pequeños mediante la secreción de estradiol e inhibina que reducen su sensibilidad a la FSH (Driancourt, 1991).

Dominancia

La dominancia es el mecanismo mediante el cual el folículo dominante continúa su rápido crecimiento en un medio donde el desarrollo y crecimiento de otros folículos reclutados al mismo tiempo es suprimido (Webb *et al.*, 1999). El folículo dominante se define como el folículo de mayor tamaño (> 10 mm) en el ovario (Savio *et al.*, 1990), el cual ovula si su desarrollo coincide con la regresión del cuerpo lúteo (Lucy *et al.*, 1992). Factores diferentes al tamaño del folículo y concentración de estradiol, como progesterona, puede ser importante para determinar que un folículo se convierta en dominante durante la fase de selección (Sunderland *et al.*, 1994).

Los folículos de los bovinos alcanzan su capacidad ovulatoria a un diámetro aproximado de 10 mm (Sartori *et al.*, 2001). El tiempo de vida media del folículo dominante durante un ciclo estral con dos ondas foliculares es de aproximadamente cinco a siete días (Lucy *et al.*, 1992). El folículo dominante durante su fase de crecimiento suprime la emergencia de la siguiente onda folicular hasta que sufre regresión u ovulación (Ko *et al.*, 1991). En vacas de carne el primer folículo dominante aparece en promedio a los 10 días post-parto; sin embargo, sólo 11% de éstos ovulan (Murphy *et al.*, 1990).

En el estudio de la dominancia folicular, es importante distinguir entre dominancia morfológica y dominancia funcional. La dominancia morfológica se puede definir como el folículo más grande presente en los ovarios. La dominancia funcional incluye dos aspectos: la capacidad del folículo dominante de inhibir el crecimiento de folículos pequeños, y su habilidad de ovular bajo condiciones hormonales adecuadas. Durante el ciclo estral, el folículo

dominante de la última onda se convierte en el folículo ovulatorio; por consiguiente, es morfológica y funcionalmente dominante (Fortune, 1993). Sunderland *et al.* (1994) reportaron que el primer folículo dominante aumentó en tamaño del día 1 a 7 y perdió su dominancia entre los días 10 y 12, días en los cuales fue estrogénicamente inactivo, coincidiendo con la emergencia de una nueva onda de folículos estrogénicamente activos. Lo que sugiere que el primer folículo dominante pierde su dominancia funcional alrededor del día 10. Los resultados muestran que la dominancia morfológica de un folículo persiste más tiempo que la dominancia funcional (Díaz, 1999).

Fortune (1994) ha propuesto dos hipótesis para explicar cómo el folículo dominante ejerce su dominancia. La primera sugiere que el folículo dominante secreta la proteína reguladora folicular (FRP) que inhibe directamente el crecimiento y desarrollo de los folículos subordinados. En especies monotocas como los bovinos, dicha sustancia sería de naturaleza endocrina, ya que induce la regresión de los folículos subordinados en ambos ovarios. La segunda hipótesis indica que el folículo dominante podría causar la regresión de los folículos subordinados indirectamente, vía mecanismos de retroalimentación negativa. Es decir, la secreción de estradiol e inhibina por el folículo dominante causarían una disminución en las concentraciones de FSH, siendo éstas insuficientes para promover el crecimiento de los folículos subordinados.

Atresia

Desde el nacimiento inician a desarrollarse ondas de folículos, las cuales migran a la superficie del ovario. En ausencia de factores requeridos para su maduración y ovulación, los folículos dejan de crecer y empiezan a degenerarse, proceso llamado atresia. Este proceso es controlado por la producción de inhibina del folículo dominante, que actúa por un lado a nivel local limitando la capacidad de respuesta de otros folículos, y por otro lado a nivel de la pituitaria reduciendo la liberación de FSH (Ball y Peters, 2007). Este

mecanismo garantiza que la mayoría de las vacas ovulen sólo un folículo durante cada ciclo.

Los factores involucrados en la regulación de la atresia folicular no están del todo claros; sin embargo, se ha demostrado que la disminución en los pulsos de LH a un patrón de secreción de la fase lútea aceleran el proceso de atresia del folículo dominante (Sirois y Fortune, 1990), lo que sugiere que el folículo ovulatorio escapa de la atresia debido a que está expuesto a una mayor frecuencia de pulsos de LH durante la fase folicular (Sunderland *et al.*, 1994). Hsueh *et al.* (1994) reportaron que más del 90% de los folículos ováricos presentan atresia durante la vida reproductiva.

Ovulación

El sistema nervioso central juega un papel crucial en la determinación de la ovulación y el momento en que ocurre (Karsch *et al.*, 1992). La ovulación es un proceso que consiste en la ruptura del folículo preovulatorio y la liberación de un oocito maduro con capacidad de ser fertilizado (Acosta, 2007). Dicho proceso presenta características similares a las de una reacción inflamatoria incluyendo hiperemia, edema, extravasación de leucocitos e inducción de actividades proteolíticas (Espey, 1980).

La ovulación ocurre aproximadamente 30 h después del inicio del estro (Rathbone *et al.*, 2001), y es inducida por un pico preovulatorio de LH, ocasionado por un aumento en la secreción de GnRH, el cual a su vez es provocado por un incremento en la concentración de estradiol secretado principalmente por el folículo preovulatorio en desarrollo (Karsch *et al.*, 1992).

Durante la ovulación se presenta un aumento en la irrigación sanguínea del folículo causando inflamación folicular o edema, así mismo destrucción del tejido conectivo, lo cual debilita las membranas foliculares. También se generan contracciones ováricas que junto con la elevada presión intrafolicular causada por el edema, facilitan la expulsión del oocito al momento de la ovulación

(Senger, 2003). El cuerpo dehiscente que deja el folículo se conoce como cuerpo hemorrágico. Este sufre un proceso de luteinización inducido por la LH y se transforma en un cuerpo lúteo (CL) funcional (Vélez *et al.*, 2006).

2.2.2 Número de ondas de desarrollo folicular

El crecimiento folicular en el bovino durante el ciclo estral se caracteriza por el desarrollo de una a cuatro ondas foliculares (Lucy *et al.*, 1992). Algunos factores que determinan el número de ondas foliculares durante un ciclo estral son: la longitud del ciclo estral y la duración de la fase lútea (Fortune, 1993). Otros investigadores (Parker *et al.*, 2003) han sugerido que las concentraciones de inhibina-A y FSH en plasma pueden ser la base del mecanismo que determina el número de ondas de desarrollo folicular durante el ciclo estral.

El inicio de cada onda de crecimiento folicular es precedido por un incremento transitorio de FSH, que ocurre aproximadamente 2.5 d antes del inicio de la onda. Este incremento inicia a disminuir al momento de la aparición del nuevo grupo de folículos reclutados (Adams *et al.*, 1992). La emergencia de la primera onda folicular ocurre el día de la ovulación (día 0). La segunda onda surge el día 9 ó 10 en ciclos de dos ondas, y en ciclos de tres ondas en el día 8 ó 9. En los ciclos de tres ondas, la tercera onda surge el día 15 ó 16 del ciclo. El folículo dominante presente en el momento de la luteólisis se transforma en el folículo preovulatorio, y la aparición de la próxima onda folicular se retrasa hasta el día de la ovulación siguiente (Adams *et al.*, 2008).

En las Figuras 2 y 3 se muestra el patrón de crecimiento folicular en animales que presentan dos y tres ondas foliculares; así como el patrón de secreción de gonadotropinas durante un ciclo estral.

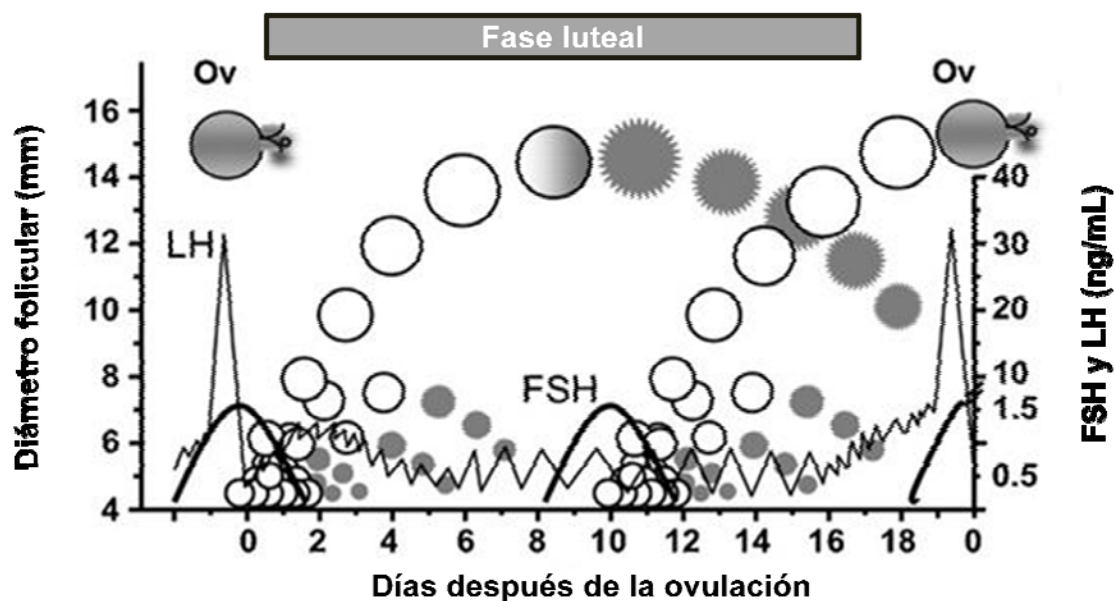


Figura 2. Dinámica del desarrollo folicular y secreción de FSH y LH en vacas con dos ondas foliculares (Adams *et al.*, 2008).

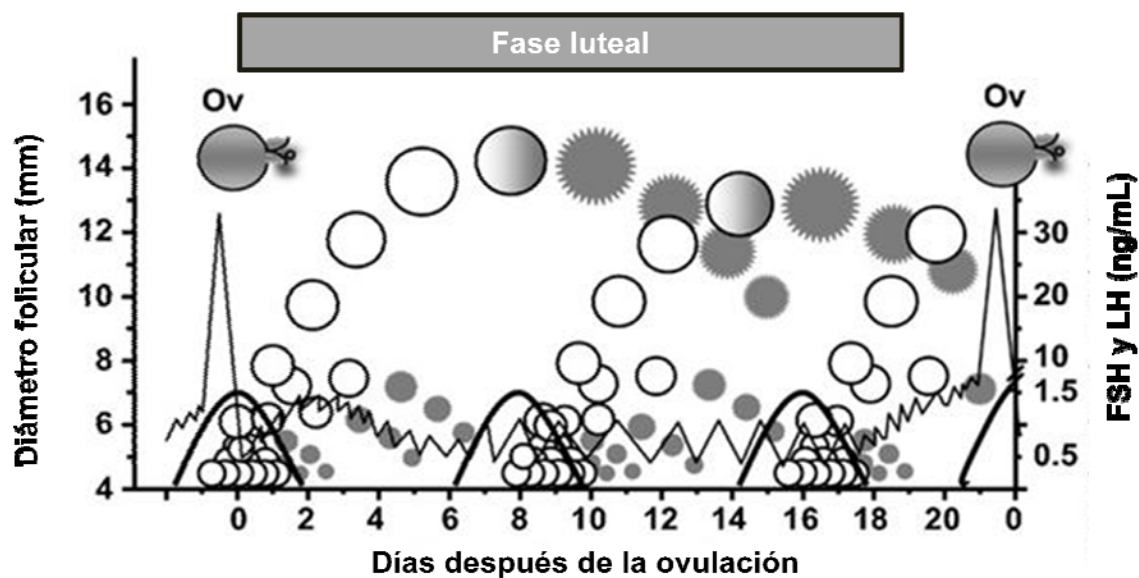


Figura 3. Dinámica del desarrollo folicular y secreción de FSH y LH en vacas con tres ondas foliculares (Adams *et al.*, 2008).

Las vacas con dos ondas de desarrollo folicular producen folículos que son más grandes y viejos al momento de la ovulación, en comparación con vacas que desarrollan tres ondas, por consiguiente la fertilidad en las primeras es menor (Townson *et al.*, 2002).

2.3 Control hormonal de la dinámica folicular

El crecimiento y desarrollo folicular son controlados por FSH y LH, así como factores locales que incluyen las hormonas esteroideas y algunos factores de crecimiento. Otros factores relacionados con el metabolismo como la insulina y la hormona del crecimiento (GH) son también cruciales para el desarrollo folicular en los mamíferos (Shimizu *et al.*, 2008).

2.3.1 Hormona liberadora de gonadotropinas (GnRH)

La reproducción en los mamíferos está controlada por interacciones entre el hipotálamo, la pituitaria anterior y las gónadas. El hipotálamo libera pulsos de GnRH, un decapeptido que es el principal regulador de la gametogénesis y la esteroidogénesis (Rispoli y Nett, 2005).

La GnRH estimula la liberación de FSH y LH de la adenohipófisis. La FSH estimula el crecimiento y desarrollo de los folículos ováricos (Fortune, 1994). La LH participa en la regulación de los ovarios (Rao, 2001), ejerce una función importante en la maduración folicular (Campbell *et al.*, 1995), en la ovulación (Hunter *et al.*, 2004), en el desarrollo y mantenimiento del cuerpo lúteo (Baird, 1992; Smith *et al.*, 1994) e interviene en la modificación de la síntesis de hormonas esteroideas y factores de crecimiento (Rao, 2001).

La administración de GnRH induce la ovulación o luteinización de folículos dominantes en vacas que presentan estros regulares o se encuentran en anestro (Troxel *et al.*, 1993). Así mismo, la GnRH se ha usado en el tratamiento de quistes foliculares (Kittok *et al.*, 1973). Dicha hormona ha sido utilizada

intensivamente como una herramienta de manejo reproductivo en las explotaciones lecheras debido a su bajo costo (Wolfenson *et al.*, 1994).

2.3.2 Hormonas esteroideas

Las hormonas esteroideas son producidas por el folículo ovárico durante su desarrollo (Díaz, 1999). Los estrógenos tienen tres funciones básicas: el inicio de la conducta estral, la preparación del tracto reproductivo para el proceso asociado con la fertilización y la iniciación del pico preovulatorio de LH (Ball y Peters, 2007). Las concentraciones plasmáticas de estrógenos son altas antes del pico preovulatorio de LH y se reducen durante el pico de LH (Díaz, 1999).

Los estrógenos también incrementan el flujo sanguíneo al tracto reproductivo y estimulan la producción de moco vaginal. En el útero, los estrógenos facilitan el paso de los glóbulos blancos al lumen, incrementando su resistencia a cualquier infección (Ball y Peters, 2007).

La progesterona es el principal regulador de la secreción de GnRH durante la fase lútea (Niswender *et al.*, 2000). La regresión del primer folículo dominante se debe a un efecto de retroalimentación negativa de la progesterona, producida por el cuerpo lúteo, sobre la secreción de LH (Savio *et al.*, 1993). Altas concentraciones de progesterona durante la fase lútea aseguran que el periodo de dominancia funcional sea limitado, debido a la inducción de una baja frecuencia de pulsos de LH, la cual es insuficiente para mantener la función folicular e induce la atresia (Díaz, 1999).

La progesterona regula los cambios que deben ocurrir en oviducto y útero para que el embrión se desarrolle en forma apropiada. Así mismo, regula las secreciones uterinas de las cuales los embriones recibirán los nutrientes y sustancias que estimularán su crecimiento y diferenciación (Roberts y Bazer, 1988). La progesterona también de manera indirecta modula el desarrollo del embrión a través de cambios en el medio ambiente del oviducto (Green *et al.*, 2005).

Concentraciones inadecuadas de progesterona durante las primeras tres semanas de gestación han sido asociadas con pérdidas embrionarias (Green *et al.*, 2005). Resultados de un estudio demostraron que la suplementación con progesterona durante el periodo fetal temprano redujo las pérdidas embrionarias tempranas (López-Gatius *et al.*, 2004). Además, la presencia de un cuerpo lúteo accesorio se identificó como un factor preventivo para la pérdida de gestación durante el periodo fetal temprano (López-Gatius *et al.*, 2002). Los resultados sugieren que una de las causas del aumento de las pérdidas embrionarias tempranas en el ganado bovino puede ser la baja concentración de progesterona.

Existe evidencia de que las vacas infértiles tienen una función lútea anormal, lo cual se refleja en concentraciones subnormales de progesterona (Mann y Lamming, 1999). La administración de progesterona en vacas con folículos ováricos persistentes, induce su atresia y el reclutamiento de un nuevo folículo dominante (Anderson y Day, 1994).

2.3.3 Hormonas metabólicas

La insulina y la GH juegan funciones críticas en el proceso de desarrollo y maduración folicular (Shimizu *et al.*, 2008). Webb *et al.* (2004) mencionan que la GH influye en el desarrollo folicular, actuando a través de otras hormonas metabólicas como la insulina y el factor de crecimiento parecido a insulina tipo 1 (IGF-1).

La insulina regula la producción de estrógenos por la teca interna y las capas de la granulosa del folículo (Ball y Peters, 2007). Se ha demostrado que la insulina incrementa el diámetro del folículo dominante, así como también la concentración de estradiol en el líquido folicular (Simpson *et al.*, 1994). La insulina mejora el desarrollo de los embriones antes de la implantación en ganado vacuno (Matsui *et al.*, 1995).

La aplicación de insulina incrementa la concentración de progesterona durante la gestación, posiblemente debido a un efecto directo sobre el CL (Suguna *et al.*, 2009). Se ha reportado la presencia de receptores de insulina en el CL de los bovinos (Sauerwein *et al.*, 1992). Selvaraju *et al.* (2002) observaron un incremento en la concentración de progesterona en vacas repetidoras al administrarles insulina. Además, la concentración de insulina es mayor en vacas gestantes en comparación con las no gestantes, lo que sugiere un efecto benéfico en fertilidad (Selvaraju *et al.*, 2002).

La inhibina e IGF-1, así como sus proteínas ligadoras tienen efecto directo e indirecto en las células de la teca y de la granulosa que pueden modular el desarrollo folicular y la esteroidogénesis (Roche, 1996). El IGF-1 ha recibido considerable atención en la regulación de las funciones del ovario (Suguna *et al.*, 2009).

El IGF-1 estimula la maduración de los ovocitos. La interacción entre IGF-1 y FSH sugiere que actúan sinérgicamente como reguladores autocrinos y paracrinos de las células de la granulosa; por lo tanto, juntos promueven la mitosis, la esteroidogénesis y la síntesis de proteínas (Pawshé *et al.*, 1998). Sin embargo, concentraciones altas de IGF-1 pueden tener efecto negativo en el crecimiento de los ovocitos (McCaffery *et al.*, 2000).

2.3.4 Prostaglandinas

La prostaglandina ($\text{PGF}_{2\alpha}$) es la responsable de la luteólisis en animales domésticos. El descubrimiento y uso de la $\text{PGF}_{2\alpha}$ en la sincronización de celos ha simplificado el manejo del ganado bovino para la implementación de la inseminación artificial (Rathbone *et al.*, 2001).

Se ha demostrado que mientras la vaca presente un cuerpo lúteo funcional, la inyección de prostaglandina es 81 a 98% efectiva para inducir su lisis (Macmillan y Henderson, 1984). Para que las prostaglandinas induzcan la regresión del CL deben administrarse entre los días 5 a 18 del ciclo estral

(Kojima, 2003). Se ha reportado que la aplicación de $\text{PGF}_{2\alpha}$ en la etapa temprana del ciclo estral (primeros cinco días) no causa la lisis del CL (Lauderdale, 1975). El principal problema con el uso de $\text{PGF}_{2\alpha}$ es que no regula el desarrollo folicular, por lo cual, el tiempo de la aplicación de la prostaglandina a la ovulación, depende de la fase del ciclo estral (Rathbone *et al.*, 2001); es decir, de la madurez y tamaño del folículo dominante.

Existe evidencia de que las prostaglandinas son capaces de mejorar el comportamiento reproductivo de las vacas lecheras cuando son aplicadas antes del periodo de espera voluntario (Pankowski *et al.*, 1995). González *et al.* (2001) evaluaron el comportamiento reproductivo en vacas de alta producción, inyectando $\text{PGF}_{2\alpha}$ a intervalos de 14 días, y considerando un periodo de espera voluntario de 45 días. Los autores obtuvieron mayor número de vacas en celo, mejor fertilidad al primer servicio, y menos días abiertos, comparado con el grupo control.

2.4 Función y regulación del cuerpo lúteo

El CL es una glándula endocrina temporal que se forma a partir de la pared del folículo inmediatamente después de la ovulación (Dukes, 1967). La función primaria del cuerpo lúteo es la producción de progesterona, la cual prepara el endometrio para la implantación y mantenimiento de gestaciones tempranas. El CL también bloquea la ovulación (Kojima, 2003). El cuerpo lúteo es un órgano dinámico que dura de 17 a 18 días (Shirasuna *et al.*, 2007), si la vaca no queda gestante se presenta la regresión del CL, con el fin de permitir una nueva ovulación (Miyamoto *et al.*, 2009).

2.4.1 Desarrollo del cuerpo lúteo

Después de la ovulación, un nuevo CL se desarrolla rápidamente dentro de 2 a 3 días, acompañado por angiogénesis y vascularización (Shirasuna *et al.*, 2007). Posterior a la ovulación se presenta la luteinización, proceso en el cual las células del folículo ovulatorio son transformadas en tejido luteal, dicha

transformación está regulada por la acción de la LH (Senger, 2003). La luteinización incluye cambios morfológicos, endocrinos y enzimáticos que ocurren en el folículo preovulatorio hasta que se transforma en un CL funcional (Smith *et al.*, 1994).

La luteinización inicia antes de la ovulación en respuesta al incremento preovulatorio de LH y FSH; siendo LH la hormona más importante para la ruptura del folículo y su posterior transformación en una estructura lútea (Smith *et al.*, 1994).

Vasconcelos *et al.* (2001) mencionan que las vacas que ovulan folículos menores a 11.5 mm desarrollan un cuerpo lúteo pequeño, por consiguiente secretan menos progesterona, lo que ocasiona un impacto negativo en fertilidad.

2.4.2 Regresión del cuerpo lúteo

El CL es de los pocos órganos que presentan una fase de crecimiento, desarrollo y regresión. La regresión lútea es ocasionada por la $\text{PGF}_{2\alpha}$ secretada por el endometrio, induciendo una rápida disminución en la secreción de progesterona, así como una reducción en el volumen del CL y flujo sanguíneo al CL en vacas no gestantes (Acosta *et al.*, 2002). El mecanismo que inicia la síntesis y secreción de $\text{PGF}_{2\alpha}$ depende de una interacción entre el cuerpo lúteo, los folículos ováricos y el útero (McCracken *et al.*, 1984).

El proceso luteolítico consiste en la eliminación del CL para permitir el desarrollo final de un folículo dominante (Korzekwa *et al.*, 2007). Este proceso se caracteriza no sólo por cambios funcionales, sino también por cambios estructurales en las células lúteas (Juengel *et al.*, 1993). Los cambios funcionales se refieren a la inhibición de la síntesis de progesterona y del periodo de secreción; la luteólisis estructural consiste en la degradación de las células luteinizadas principalmente mediante el proceso de apoptosis (Juengel *et al.*, 1995).

La regresión del CL en los ciclos de dos ondas ocurre en el día 16 y en los ciclos de tres en el día 19, resultando en ciclos estrales más cortos (19 a 20 vs 22 a 23 días) (Adams *et al.*, 2008).

2. 5 Factores que afectan la foliculogénesis

La foliculogénesis es el proceso de formación de folículos maduros (preovulatorios) provenientes de un grupo de folículos primordiales (estáticos) (Spicer y Echternkamp, 1986). Los principales factores que afectan la foliculogénesis son: estrés calórico, nutrición y edad de la hembra.

2.5.1 Estrés calórico

Diversos autores han demostrado el efecto del estrés calórico en el comportamiento reproductivo de los bovinos, por ejemplo; reducción en los porcentajes de gestación (Wise *et al.*, 1988), incremento en mortalidad embrionaria (Ryan *et al.*, 1993), menor concentración de progesterona (Howell *et al.*, 1994), efecto negativo en el crecimiento y desarrollo folicular (Wilson *et al.*, 1998), así como en la secreción de gonadotropinas (Gilad *et al.*, 1993).

El estrés calórico afecta el comportamiento reproductivo de dos formas; la primera mediante el efecto directo de la hipertermia y la segunda en forma indirecta a través de una reducción del apetito y del consumo de materia seca. Lo que ocasiona desbalance de energía, y debido a que la vaca después del parto generalmente presenta balance energético negativo, las consecuencias del estrés calórico sobre fertilidad son más graves. Endocrinológicamente hay una reducción en la secreción de LH que conduce a reducir la secreción de estrógenos, problemas en la detección de estros, ovocitos de menor calidad, fallas en la implantación y por consiguiente problemas de fertilidad (Rensis y Scaramuzzi, 2003).

La formación de gametos es sensible a la temperatura. El estrés calórico reduce el grado de dominancia del folículo seleccionado, lo cual representa una

reducción en la actividad esteroidogénica de las células de la teca y de la granulosa, así mismo, provoca una disminución en las concentraciones de estradiol en sangre. Estos cambios endocrinos reducen la actividad folicular y alteran el mecanismo de la ovulación, lo que reduce la calidad de los ovocitos y posteriormente de los embriones. El ambiente uterino también es modificado reduciendo la capacidad de implantación del embrión (Rensis y Scaramuzzi, 2003).

2.5.2 Nutrición

El estado nutricional se ha correlacionado con la supervivencia embrionaria y la actividad ovárica; es un factor importante en el control de la eficiencia de tecnologías reproductivas (Webb *et al.*, 2004). Se ha reportado que los nutrientes alteran de manera directa e indirecta la eficiencia reproductiva y la fertilidad. Algunos de estos nutrientes incluyen la proteína (Armstrong *et al.*, 2001), el almidón (Roche *et al.*, 2006), los macro y micro minerales (Underwood y Suttle, 2003), y las grasas (Staples *et al.*, 1998). La mejora en el estado de los minerales traza tales como zinc, manganeso, cobre, cobalto y selenio pueden mejorar el desempeño reproductivo (Tomlinson *et al.*, 2009).

Las vacas con balance energético negativo tienen bajo desempeño reproductivo. Los requerimientos nutricionales de la vaca incrementan dramáticamente al final de la gestación y a principios de la lactancia debido al crecimiento del feto y síntesis de leche; sin embargo, la vaca no es capaz de satisfacer esas demandas energéticas con el consumo de alimento. Por lo tanto, la mayoría de las vacas presentan un balance energético negativo después del parto (Wathes *et al.*, 2007).

El balance energético negativo tiene un efecto adverso sobre el desarrollo folicular y luteal, así como también sobre la calidad de los ovocitos (Wathes *et al.*, 2007). El inicio de las ondas foliculares después del parto ocurren independientemente del estado del balance energético; sin embargo, el

desarrollo de un folículo hasta tamaño preovulatorio, y la probabilidad de que ocurra la ovulación es baja cuando la condición corporal es pobre (Beam y Butler, 1999).

La condición corporal influye en el desarrollo del primer folículo dominante posparto, así como también en las concentraciones de IGF-1. La condición corporal de las vacas lecheras al momento del servicio está relacionada positivamente con la fertilidad del ganado (Lents *et al.*, 2008).

2.5.3 Edad

Poca información se ha generado acerca de los efectos del envejecimiento sobre la dinámica folicular en ganado bovino. Malhi *et al.* (2005) encontraron mayor concentración de FSH en vacas viejas (13 a 14 años) en comparación con sus hijas; sin embargo, el número de folículos reclutados en cada ciclo fue menor. A pesar de ello, el patrón de ondas foliculares se mantuvo en las vacas viejas. Así mismo, se ha reportado una baja respuesta a tratamientos de superovulación en vacas mayores a nueve años (Malhi *et al.*, 2008), y menor número de folículos mayores a 9 mm post-superovulación (Malhi *et al.*, 2006). También se ha indicado efecto negativo de edad sobre la producción de embriones transferibles y la respuesta a FSH (Lerner *et al.*, 1986).

Erickson *et al.* (1976) reportaron que el 55% del hato fue infértil a los 13 años. También se ha encontrado que el porcentaje de fertilización de ovocitos provenientes de vacas de 13 a 16 años es menor en relación con sus hijas (Malhi *et al.*, 2007).

La fertilidad de la vaca disminuye conforme avanza la edad o el número de partos. Los días abiertos y los días al primer servicio son mayores en vacas de 3 ó más partos que en vacas primíparas, y muestran 8% menos en la tasa de concepción (Eicker *et al.*, 1996). Wolfenson *et al.* (2004) y Soydan *et al.* (2009) coinciden en que las vacas nulíparas son más fértiles que las vacas multíparas.

La edad también influye en la incidencia de ovulaciones múltiples. Sartori *et al.* (2004) y Mann *et al.* (2007) encontraron menor incidencia de ovulaciones múltiples en vacas jóvenes en comparación con vacas adultas.

2.6 Ultrasonografía

El desarrollo de la ultrasonografía ha contribuido de manera significativa en el ámbito de la reproducción bovina. Su uso ha permitido dar seguimiento al crecimiento folicular, estableciendo su dinámica folicular en forma de ondas (Ribadu y Nakao, 1999).

La ultrasonografía utiliza ondas de sonido de alta frecuencia para producir imágenes de tejidos y órganos internos. Las ondas de sonido son producidas por vibraciones de cristales especializados alojados en el transductor del ultrasonido. Las vibraciones de los cristales son producidas por pulsos de corriente eléctrica. Las ondas de sonido son reflejadas por el transductor y se muestran como un eco en la pantalla del ultrasonido. El transductor, por lo tanto, actúa como transmisor de ondas de sonido y como receptor de los ecos (Griffin y Ginther, 1992).

Los órganos reproductivos del bovino son comúnmente escaneados con un transductor lineal rectal. Los transductores lineales más utilizados en reproducción bovina son los de frecuencia 3.5, 5.0 y 7.5 MHz (Ribadu y Nakao, 1999). La profundidad de penetración en un tejido por las ondas de sonido, y la resolución de la imagen dependen de la frecuencia del transductor. Es decir, entre mayor sea la frecuencia de las ondas de transmisión, mejor será la resolución de la imagen; sin embargo, los de menor frecuencia permiten mayor penetración (Griffin y Ginther, 1992).

El ultrasonido es más preciso que la palpación rectal para evaluar los folículos ováricos (Pieterse *et al.*, 1990), además permite realizar las evaluaciones de manera más rápida. El potencial de la ultrasonografía es de amplia magnitud en la reproducción bovina. La determinación de gestaciones tempranas es de las

aplicaciones más usadas. Sin embargo, un ultrasonido puede ser utilizado para la evaluación de estructuras ováricas, determinación de la ovulación, sexo del feto, muertes embrionarias, anormalidades uterinas, así como también en la evaluación testicular (Pechman y Eilts, 1987; Curran *et al.*, 1989; Fissore *et al.*, 1986; Griffin y Ginther, 1992; Ribadu y Nakao, 1999).

2.7 Literatura citada

- Acosta, T. J. 2007. Studies of follicular vascularity associated with follicle selection and ovulation in cattle. *Journal of Reproduction and Development* 53: 39-44.
- Acosta, T. J., N. Yoshizawa, M. Ohtani, and A. Miyamoto. 2002. Local changes in blood flow within the early and midcycle corpus luteum after prostaglandin F2 α injection in the cow. *Biology of Reproduction* 66: 651-658.
- Adams, G. P., R. Jaiswal, J. Singh, and P. Malhi. 2008. Progress in understanding ovarian follicular dynamics in cattle. *Theriogenology* 69: 72-80.
- Adams, G. P., R. L. Matteri, J. P. Kastelic, J. C. H. Ko, and O. J. Ginther. 1992. Association between surges of follicle-stimulating hormone and the emergence of follicular waves in heifers. *Journal of Reproduction and Fertility* 94: 177-188.
- Anderson, L. H., and M. L. Day. 1994. Acute progesterone administration regresses persistent dominant follicles and improves fertility of cattle in which estrus was synchronized with melengestrol acetate. *Journal of Animal Science* 72: 2955-2961.
- Armstrong, D. G., T. G. McEvoy, G. Baxter, J. J. Robinson, C. O. Hogg, K. J. Woad, R. Webb, and K. D. Sinclair. 2001. Effect of dietary energy and protein on bovine follicular dynamics and embryo production in vitro: associations with the ovarian insulin-like growth factor system. *Biology of Reproduction* 64: 1624-1632.
- Baird, D. T. 1992. Luteotrophic control of the corpus luteum. *Animal Reproduction Science* 28: 95-110.
- Ball, P. J. H., and A. R. Peters. 2007. *Reproduction in Cattle*. 3a. ed. Blackwell Publishing. Oxford, UK. 242 p.
- 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. 1999. Effects of energy balance on follicular development and first ovulation in postpartum dairy cows. *Journal of Reproduction and Fertility* 54 (Suppl.): 411-424.
- Bearden, H. J., and J. W. Fuquay. 1992. *Applied Animal Reproduction*. 3a. ed. Prentice Hall. Englewood Cliffs, New Jersey. 352 p.
- Bleach, E. C. L., R. G. Glencross, S. A. Feist, N. P. Groome, and P. G. Knight. 2001. Plasma inhibin A in heifers: relationship with follicle dynamics, gonadotropins, and steroids during the estrous cycle and after treatment with bovine follicular fluid. *Biology of Reproduction* 64: 743-752.
- Campbell, B. K., R. J. Scaramuzzi, and R. Webb. 1995. Control of antral follicle development and selection in sheep and cattle. *Journal of Reproduction and Fertility* 49 (Suppl.): 335-350.
- Charolais Herd Book de México. 2009. Características físicas de la raza Charolais. http://www.charolais.org.mx/cont.asp?cont_id=3. Consultada el 20 de diciembre de 2009.
- Curran, S., J. P. Kastelic, and O. J. Ginther. 1989. Determining sex of the bovine fetus by ultrasonic assessment of the relative location of the genital tubercle. *Animal Reproduction Science* 19: 217-227.
- Díaz, T. 1999. Dinámica del desarrollo folicular ovárico durante el ciclo estral en el bovino. *Revista de la Facultad de Ciencias Veterinarias UCV* 40: 3-18.
- Driancourt, M. A. 1991. Follicular dynamics in sheep and cattle. *Theriogenology* 35: 55-79.
- Dukes, H. H. 1967. *Fisiología de los Animales Domésticos*. 3a. ed. Gráficas Mora. Madrid, España. 962 p.
- Eicker, S. W., Y. T. Gröhn, and J. A. Hertl. 1996. The association between accumulative milk yield, days open and days to first breeding in New York Holstein cows. *Journal of Dairy Science* 79: 235-241.
- Erickson, B. H., R. A. Reynolds, and R. L. Murphree. 1976. Ovarian characteristics and reproductive performance of the aged cow. *Biology of Reproduction* 15: 555-560.
- Espey, L. L. 1980. Ovulation as an inflammatory reaction-a hypothesis. *Biology of Reproduction* 22: 73-106.
- Figueiredo, R. A., C. M. Barros, O. L. Pinheiro, and J. M. P. Soler. 1997. Ovarian follicular dynamics in Nelore breed (*Bos indicus*) cattle. *Theriogenology* 47: 1489-1505.
- 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.

- 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. 1994. Ovarian follicular growth and development in mammals. *Biology of Reproduction* 50: 225-232.
- Fortune, J. E., J. Sirois, A. M. Turzillo, and M. Lavoie. 1991. Follicle selection in domestic ruminants. *Journal of Reproduction and Fertility* 43 (Suppl.): 187-198.
- Fricke, P. M. 2002. Scanning the future-ultrasonography as a reproductive management tool for dairy cattle. *Journal of Dairy Science* 85: 1918-1926.
- Gilad, E., R. Meidan, A. Berman, Y. Graber, and D. Wolfenson. 1993. Effect of heat stress on tonic and GnRH-induced gonadotrophin secretion in relation to concentration of oestradiol in plasma of cyclic cows. *Journal of Reproduction and Fertility* 99: 315-321.
- Ginther, O. J., J. P. Kastelic, and L. Knopf. 1989. Composition and characteristics of follicular waves during the bovine estrous cycle. *Animal Reproduction Science* 20: 187-200.
- Ginther, O. J., M. A. Beg, D. R. Bergfelt, F. X. Donadeu, and K. Kot. 2001. Follicle selection in monovular species. *Biology of Reproduction* 65: 638-647.
- González, F., F. Bas, N. Cáceres, y E. Rahaussen. 2001. Efecto de la sincronización con prostaglandina, en el postparto temprano, sobre el comportamiento reproductivo en vacas lecheras de alta producción. *Ciencia e Investigación Agraria* 28: 15-22.
- Goodman, A. L., and G. D. Hodgen. 1983. The ovarian triad of the primate menstrual cycle. *Recent Progress in Hormone Research* 39: 1-73.
- Gordon, I. 1996. Reproducción Controlada del Ganado Vacuno y Búfalos. ACRIBIA, S. A. Zaragoza, España. 514 p.
- Green, M. P., M. G. Hunter, and G. E. Mann. 2005. Relationships between maternal hormone secretion and embryo development on day 5 of pregnancy in dairy cows. *Animal Reproduction Science* 88: 179-189.
- Griffin, P. G., and O. J. Ginther. 1992. Research applications of ultrasonic imaging in reproductive biology. *Journal of Animal Science* 70: 953-972.
- Hafez, E. S. E., y B. Hafez. 2007. Reproducción e Inseminación Artificial en Animales. 7a. ed. Impacto en Medios Publicitarios. México. 519 p.
- Howell, J. L., J. W. Fuquay, and A. E. Smith. 1994. Corpus luteum growth and function in lactating Holstein cows during spring and summer. *Journal of Dairy Science* 11: 735-739.

- Hsueh, A. J. W., H. Billig, and A. Tsafiriri. 1994. Ovarian follicle atresia: a hormonally controlled apoptotic process. *Endocrine Reviews* 15: 707-724.
- Hunter, M. G., R. S. Robinson, G. E. Mann, and R. Webb. 2004. Endocrine and paracrine control of follicular development and ovulation rate in farm species. *Animal Reproduction Science* 82: 461-477.
- Ireland, J. J., M. Mihm, E. Austin, M. G. Diskin, and J. F. Roche. 2000. Historical perspective of turnover of dominant follicles during the bovine estrous cycle: key concepts, studies, advancements, and terms. *Journal of Dairy Science* 83: 1648-1658.
- Jaiswal, R. S., J. Singh, L. Marshall, and G. P. Adams. 2009. Repeatability of 2-wave and 3-wave patterns of ovarian follicular development during the bovine estrous cycle. *Theriogenology* 72: 81-90.
- Juengel, J. L., B. M. Meberg, A. M. Turzillo, T. M. Nett, and G. D. Niswender. 1995. Hormonal regulation of messenger ribonucleic acid encoding steroidogenic acute regulatory protein in ovine corpora lutea. *Endocrinology* 136: 5423-5429.
- Juengel, J. L., H. A. Garverick, A. L. Johnson, R. S. Youngquist, and M. F. Smith. 1993. Apoptosis during luteal regression in cattle. *Endocrinology* 132: 249-254.
- Karsch, F. J., S. M. Moenter, and A. Caraty. 1992. The neuroendocrine signal for ovulation. *Animal Reproduction Science* 28: 329-341.
- Kittok, R. J., J. H. Britt, and E. M. Convey. 1973. Endocrine response after GnRH in luteal phase cows and cows with follicular cysts. *Journal of Animal Science* 37: 985-989.
- Knopf, L., J. P. Kastelic, E. Schallenberger, and O. J. Ginther. 1989. Ovarian follicular dynamics in heifers: test of two-wave hypothesis by ultrasonically monitoring individual follicles. *Domestic Animal Endocrinology* 6: 111-119.
- 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.
- Kojima, F. N. 2003. The estrous cycle in cattle: physiology, endocrinology, and follicular waves. *The Professional Animal Scientist* 19: 83-95.
- Korzekwa, A., I. Woclawek-Potocka, K. Okuda, T. J. Acosta, and D. J. Skarzynski. 2007. Nitric oxide in bovine corpus luteum: possible mechanisms of action in luteolysis. *Animal Science Journal* 78: 233-242.
- Lauderdale, J. W. 1975. The use of prostaglandins in cattle. *Annales de Biologie Animale Biochimie Biophysique* 15: 419-425.
- Lents, C. A., F. J. White, N. H. Ciccioli, R. P. Wettemann, L. J. Spicer, and D. L. Lalman. 2008. Effects of body condition score at parturition and

- postpartum protein supplementation on estrous behavior and size of the dominant follicle in beef cows. *Journal of Animal Science* 86: 2549-2556.
- Lerner, S. P., W. V. Thayne, R. D. Baker, T. Henschen, S. Meredith, E. K. Inskeep, R. A. Dailey, P. E. Lewis, and R. L. Butcher. 1986. Age, dose of FSH and other factors affecting superovulation in Holstein cows. *Journal of Animal Science* 63: 176-183.
- López-Gatius, F., P. Santolaria, J. L. Yániz, and R. H. F. Hunter. 2004. Progesterone supplementation during the early fetal period reduces pregnancy loss in high-yielding dairy cattle. *Theriogenology* 62: 1529-1535.
- López-Gatius, F., P. Santolaria, J. Yániz, J. Rutllant, and M. López-Béjar. 2002. Factors affecting pregnancy loss from gestation day 38 to 90 in lactating dairy cows from a single herd. *Theriogenology* 57: 1251-1261.
- 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.
- Macmillan, K. L., and H. V. Henderson. 1984. Analyses of the variation in the interval from an injection of prostaglandin $F_{2\alpha}$ to oestrus as a method of studying patterns of follicle development during dioestrus in dairy cows. *Animal Reproduction Science* 6: 245-254.
- Malhi, P. S., G. P. Adams, and J. Singh. 2005. Bovine model for the study of reproductive aging in women: follicular, luteal, and endocrine characteristics. *Biology of Reproduction* 73: 45-53.
- Malhi, P. S., G. P. Adams, R. A. Pierson, and J. Singh. 2006. Bovine model of reproductive aging: response to ovarian synchronization and superstimulation. *Theriogenology* 66: 1257-1266.
- Malhi, P. S., G. P. Adams, R. J. Mapletoft, and J. Singh. 2007. Oocyte developmental competence in a bovine model of reproductive aging. *Reproduction* 134: 233-239.
- Malhi, P. S., G. P. Adams, R. J. Mapletoft, and J. Singh. 2008. Superovulatory response in a bovine model of reproductive aging. *Animal Reproduction Science* 109: 100-109.
- Mann, G. E., and G. E. Lamming. 1999. The influence of progesterone during early pregnancy in cattle. *Reproduction in Domestic Animals* 34: 269-274.
- Mann, G. E., R. S. Robinson, and M. G. Hunter. 2007. Corpus luteum size and function following single and double ovulations in non-lactating dairy cows. *Theriogenology* 67: 1256-1261.
- Matsui, M., Y. Takahashi, M. Hishinuma, and H. Kanagawa. 1995. Stimulatory effects of insulin on the development of bovine embryos fertilized in vitro. *Journal of Veterinary Medical Science* 57: 331-336.

- McCaffery, F. H., R. Leask, S. C. Riley, and E. E. Telfer. 2000. Culture of bovine preantral follicles in a serum-free system: markers for assessment of growth and development. *Biology of Reproduction* 63: 267-273.
- McCracken, J. A., W. Schramm, and W. C. Okulicz. 1984. Hormone receptor control of pulsatile secretion of PGF_{2α} from the ovine uterus during luteolysis and its abrogation in early pregnancy. *Animal Reproduction Science* 7: 31-55.
- Miyamoto, A., K. Shirasuna, and K. Sasahara. 2009. Local regulation of corpus luteum development and regression in the cow: impact of angiogenic and vasoactive factors. *Domestic Animal Endocrinology* 37: 159-169.
- Murphy, M. G., M. P. Boland, and J. F. Roche. 1990. Pattern of follicular growth and resumption of ovarian activity in postpartum beef suckler cows. *Journal of Reproduction and Fertility* 90: 523-533.
- Niswender, G. D., J. L. Juengel, P. J. Silva, M. K. Rollyson, and E. W. McIntush. 2000. Mechanisms controlling the function and life span of the corpus luteum. *Physiological Reviews* 80: 1-29.
- Pankowski, J. W., D. M. Galton, H. N. Erb, C. L. Guard, and Y. T. Gröhn. 1995. Use of prostaglandin F_{2α} as a postpartum reproductive management tool for lactating dairy cows. *Journal of Dairy Science* 78: 1477-1488.
- Parker, K. I., D. M. Robertson, N. P. Groome, and K. L. Macmillan. 2003. Plasma concentrations of inhibin A and follicle-stimulating hormone differ between cows with two or three waves of ovarian follicular development in a single estrous cycle. *Biology of Reproduction* 68: 822-828.
- Pawshe, C. H., K. B. C. Appa Rao, and S. M. Totey 1998. Effect of insulin-like growth factor I and its interaction with gonadotropins on in vitro maturation and embryonic development, cell proliferation, and biosynthetic activity of cumulus-oocyte complexes and granulosa cells in Buffalo. *Molecular Reproduction and Development* 49: 277-285.
- Pechman, R. D., and B. E. Eilts. 1987. B-mode ultrasonography of the bull testicle. *Theriogenology* 27: 431-441.
- Peter, A. T., H. Levine, M. Drost, and D. R. Bergfelt. 2009. Compilation of classical and contemporary terminology used to describe morphological aspects of ovarian dynamics in cattle. *Theriogenology* 71: 1343-1357.
- Pieterse, M. C., M. A. Taverne, T. A. Kruip, and A. H. Willemse. 1990. Detection of corpora lutea and follicles in cows: a comparison of transvaginal ultrasonography and rectal palpation. *The Veterinary Record* 126: 552-554.
- Rajakoski, E. 1960. The ovarian follicular system in sexually mature heifers with special reference to seasonal, cyclical, and left-right variations. *Acta Endocrinológica* 34 (Suppl.): 7-68.

- Rao, C. V. 2001. Multiple novel roles of luteinizing hormone. *Fertility and Sterility* 76: 1097-1100.
- Rathbone, M. J., J. E. Kinder, K. Fike, F. Kojima, D. Clopton, C. R. Ogle, and C. R. Bunt. 2001. Recent advances in bovine reproductive endocrinology and physiology and their impact on drug delivery system design for the control of the estrous cycle in cattle. *Advanced Drug Delivery Reviews* 50: 277-320.
- Rensis, F. D., and R. J. Scaramuzzi. 2003. Heat stress and seasonal effects on reproduction in the dairy cow: a review. *Theriogenology* 60: 1139-1151.
- Ribadu, A. Y., and T. Nakao. 1999. Bovine reproductive ultrasonography: a review. *Journal of Reproduction and Development* 45: 13-28.
- Rispoli, L. A., and T. M. Nett. 2005. Pituitary gonadotropin-releasing hormone (GnRH) receptor: structure, distribution and regulation of expression. *Animal Reproduction Science* 88: 57-74.
- Roberts, R. M., and F. W. Bazer. 1988. The functions of uterine secretions. *Journal of Reproduction and Fertility* 82: 875-892.
- Roche, J. F. 1996. Control and regulation of folliculogenesis – a symposium in perspective. *Journal of Reproduction and Fertility (Reviews of Reproduction)* 1: 19-27.
- Roche, J. R., D. P. Berry, and E. S. Kolver. 2006. Holstein-Friesian strain and feed effects on milk production, body weight, and body condition score profiles in grazing dairy cows. *Journal of Dairy Science* 89: 3532-3543.
- Ryan, D. P., J. F. Prichard, E. Kopel, and R. A. Godke. 1993. Comparing early embryo mortality in dairy cows during hot and cool seasons of the year. *Theriogenology* 39: 719-737.
- Sartori, R., J. M. Haughian, R. D. Shaver, G. J. M. Rosa, and M. C. Wiltbank. 2004. Comparison of ovarian function and circulating steroids in estrous cycles of Holstein heifers and lactating cows. *Journal of Dairy Science* 87: 905-920.
- Sartori, R., P. M. Fricke, J. C. P. Ferreira, O. J. Ginther, and M. C. Wiltbank. 2001. Follicular deviation and acquisition of ovulatory capacity in bovine follicles. *Biology of Reproduction* 65: 1403-1409.
- Sauerwein, H., A. Miyamoto, J. Günther, H. H. D. Meyer, and D. Schams. 1992. Binding and action of insulin-like growth factors and insulin in bovine luteal tissue during the oestrous cycle. *Journal of Reproduction and Fertility* 96: 103-115.
- Savio, J. D., M. P. Boland, N. Hynes, and J. F. Roche. 1990. Resumption of follicular activity in the early post-partum period of dairy cows. *Journal of Reproduction and Fertility* 88: 569-579.

- Savio, J. D., W. W. Thatcher, L. Badinga, R. L. de la Sota, and D. Wolfenson. 1993. Regulation of dominant follicle turnover during the oestrous cycle in cows. *Journal of Reproduction and Fertility* 97: 197-203.
- Selvaraju, S., S. K. Agarwal, S. D. Karche, S. K. Srivastava, A. C. Majumdar, and U. Shanker. 2002. Fertility responses and hormonal profiles in repeat breeding cows treated with insulin. *Animal Reproduction Science* 73: 141-149.
- Senger, P. L. 2003. *Pathways to Pregnancy and Parturition*. 2a. ed. Cadmus Professional Communications. USA. 373 p.
- Shimizu, T., C. Murayama, N. Sudo, C. Kawashima, M. Tetsuka, and A. Miyamoto. 2008. Involvement of insulin and growth hormone (GH) during follicular development in the bovine ovary. *Animal Reproduction Science* 106: 143-152.
- Shirasuna, K., M. Matsui, T. Shimizu, and A. Miyamoto. 2007. Local mechanisms for luteolysis in the cow: novel roles of vasoactive substances in the luteolytic cascade within the corpus luteum. *Animal Science Journal* 78: 460-466.
- Simpson, R. B., C. C. Chase, Jr. L. J. Spicer, R. K. Vernon, A. C. Hammond, and D. O. Rae. 1994. Effect of exogenous insulin on plasma and follicular insulin-like growth factor I, insulin-like growth factor binding protein activity, follicular oestradiol and progesterone, and follicular growth in superovulated Angus and Brahman cows. *Journal of Reproduction and Fertility* 102: 483-492.
- Sirois, J., and J. E. Fortune. 1990. Lengthening the bovine estrous cycle with low levels of exogenous progesterone: a model for studying ovarian follicular dominance. *Endocrinology* 127: 916-925.
- Smith, M. F., E. W. McIntush, and G. W. Smith. 1994. Mechanisms associated with corpus luteum development. *Journal of Animal Science* 72: 1857-1872.
- Soydan, E., N. Ocak, and H. Onder. 2009. Conception of Jersey cattle in Turkey. *Tropical Animal Health and Production* 41: 623-628.
- 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.
- Staples, C. R., J. M. Burke, and W. W. Thatcher. 1998. Influence of supplemental fats on reproductive tissues and performance of lactating cows. *Journal of Dairy Science* 81: 856-871.
- Suguna, K., S. Mehrotra, S. K. Agarwal, M. Hoque, U. Shanker, S. K. Singh, and V. P. Varshney. 2009. Effect of exogenous insulin administration on ovarian function, embryo/fetal development during pregnancy in goats. *Animal Reproduction Science* 111: 202-213.

- 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.
- Tomlinson, D. J., M. T. Socha, y J. M. Defrain. 2009. Relación entre nutrición, inmunidad y reproducción en el ganado lechero. *In: El Impacto de la Genética, Sanidad y Nutrición en la Reproducción del Ganado Lechero. Expo Leche San Marcos 2009. 21 al 23 de abril. Aguascalientes, México. p. 67.*
- Townson, D. H., P. C. Tsang, W. R. Butler, M. Frajblat, L. C. Griel, Jr. C. J. Johnson, R. A. Milvae, G. M. Niksic, and J. L. Pate. 2002. Relationship of fertility to ovarian follicular waves before breeding in dairy cows. *Journal of Animal Science* 80: 1053-1058.
- Troxel, T. R., L. C. Cruz, R. S. Ott, and D. J. Kesler. 1993. Norgestomet and gonadotropin-releasing hormone enhance corpus luteum function and fertility of postpartum suckled beef cows. *Journal of Animal Science* 71: 2579-2585.
- Underwood, E. J., y N. F. Suttle. 2003. Los Minerales en la Nutrición del Ganado. 3a. ed. ACRIBIA, S. A. Zaragoza, España. 637 p.
- Vasconcelos, J. L. M., R. Sartori, H. N. Oliveira, J. G. Guenther, and M. C. Wiltbank. 2001. Reduction in size of the ovulatory follicle reduces subsequent luteal size and pregnancy rate. *Theriogenology* 56: 307-314.
- Vélez, M., J. J. Hincapié, e I. Matamoros. 2006. Producción de Ganado Lechero en el Trópico. 5a. ed. Zamorano Academic Press. Zamorano, Honduras. 353 p.
- Wathes, D. C., M. Fenwick, Z. Cheng, N. Bourne, S. Llewellyn, D. G. Morris, D. Kenny, J. Murphy, and R. Fitzpatrick. 2007. Influence of negative energy balance on cyclicity and fertility in the high producing dairy cow. *Theriogenology* 68: 232-241.
- Webb, R., B. Nicholas, J. G. Gong, B. K. Campbell, C. G. Gutierrez, H. A. Garverick, and D. G. Armstrong. 2003. Mechanisms regulating follicular development and selection of the dominant follicle. *Reproduction* 61 (Suppl.): 71-90.
- Webb, R., P. C. Garnsworthy, J. G. Gong, and D. G. Armstrong. 2004. Control of follicular growth: local interactions and nutritional influences. *Journal of Animal Science* 82: 63-74.
- Webb, R., R. G. Gosden, E. E. Telfer, and R. M. Moor. 1999. Factors affecting folliculogenesis in ruminants. *Animal Science* 68: 257-284.
- Wilson, S. J., R. S. Marion, J. N. Spain, E. Spiers, D. H. Keisler, and M. C. Lucy. 1998. Effects of controlled heat stress on ovarian function of dairy cattle. 1. Lactating cows. *Journal of Dairy Science* 81: 2124-2131.

- Wise, M. E., R. E. Rodriguez, D. V. Armstrong, J. T. Huber, F. Wiersma, and R. Hunter. 1988. Fertility and hormonal responses to temporary relief of heat stress in lactating dairy cows. *Theriogenology* 29: 1027-1035.
- Wolfenson, D., G. Inbar, Z. Roth, M. Kaim, A. Bloch, and R. Braw-Tal. 2004. Follicular dynamics and concentrations of steroids and gonadotropins in lactating cows and nulliparous heifers. *Theriogenology* 62: 1042-1055.
- Wolfenson, D., W. W. Thatcher, J. D. Savio, L. Badinga, and M. C. Lucy. 1994. The effect of a GnRH analogue on the dynamics of follicular development and synchronization of estrus in lactating cyclic dairy cows. *Theriogenology* 42: 633-644.

3. DINÁMICA FOLICULAR EN VACAS CHAROLAIS DE DIFERENTE EDAD

3.1 Resumen

El objetivo fue caracterizar la dinámica folicular en vacas Charolais de diferente edad. Se utilizaron 23 vacas agrupadas en: seis nulíparas (N); nueve de cuatro a cinco años (M); y ocho de nueve o más años (V). Las vacas se sincronizaron con prostaglandinas y se dio seguimiento diario del crecimiento folicular con ultrasonografía transrectal durante un ciclo estral. Se registró la longitud del ciclo estral (LCE), número de ondas foliculares por ciclo (NOC), diámetro del folículo preovulatorio (DFP), diámetro del cuerpo lúteo (DCL), momento de ovulación (MO), tamaño de los ovarios, características del desarrollo folicular y longitud del ciclo estral en vacas con dos y tres ondas foliculares. Se utilizó un diseño completamente al azar, con diferente número de repeticiones. La LCE fue tres días menor ($p<0.05$) en N con respecto a M. DCL fue diferente ($p<0.05$) entre las vacas N y V, siendo 2 mm más grande en el grupo N. No se registró diferencia ($p>0.05$) entre grupos en NOC, DFP y MO, cuyos promedios respectivos fueron: 2.1 ± 0.1 , 13.6 ± 0.3 mm y 35.7 ± 2.5 h. El tamaño de los ovarios no varió ($p>0.05$) entre edades. La edad influyó ($p<0.05$) en la duración de la onda folicular y en el diámetro máximo de los folículos dominantes en vacas con dos y tres ondas foliculares. Vacas con dos ondas foliculares presentaron ciclo estral más corto (2 d; $p<0.05$) en comparación con vacas de tres ondas. En conclusión, la dinámica folicular de vacas Charolais consistió principalmente de dos ondas de desarrollo folicular independientemente de la edad de la hembra; sin embargo, el diámetro del cuerpo lúteo y la longitud del ciclo estral varían con la edad de la vaca.

Palabras clave: ciclo estral, ondas foliculares, folículo preovulatorio, cuerpo lúteo, ovulación.

FOLLICULAR DYNAMICS IN CHAROLAIS COWS OF DIFFERENT AGE

3.2 Abstract

The objective was to characterize the follicular dynamics in Charolais cows of different age. A total of twenty three cows were used: six nulliparous (N), nine of four to five years (M) and eight older than nine years (O). Cows were synchronized with prostaglandins and were monitored daily by transrectal ultrasonography during one oestrous cycle. Length of the oestrous cycle (LOC), number of waves per cycle (NWC), diameter of the preovulatory follicle (DPF), diameter of the corpus luteum (DCL), time of ovulation (TO), size of the ovaries, characteristics of follicular development and length of oestrous cycle in cows with two and three follicular waves were registered. A completely randomized design with different number of replications was used. LOC was 3 d shorter ($p<0.05$) in N than in M. DCL was different ($p<0.05$) between N and O, being 2 mm larger for N. No difference ($p>0.05$) was found in NWC, DPF and TO; respective mean values were: 2.1 ± 0.1 , 13.6 ± 0.3 mm and 35.7 ± 2.5 h. The size of the ovaries did not differ ($p>0.05$) between ages. Age influenced ($p<0.05$) wave length and maximum diameter of the dominant follicles of cows with two and three follicular waves. Cows with two waves presented a shorter oestrous cycle (2 d; $p<0.05$) compared with three wave cows. In conclusion, the follicular dynamics of Charolais cows consisted mainly of two follicular waves, regardless of animal age; nevertheless, the diameter of the corpus luteum and the length of the oestrous cycle vary with age of the cow.

Key words: oestrous cycle, follicular waves, preovulatory follicle, corpus luteum, ovulation.

3.3 Introducción

Los bovinos Charolais se caracterizan por su capacidad de adaptación a diferentes ambientes, rápido crecimiento, rusticidad y sobre todo por carne de alta calidad. Con el fin de realizar un aprovechamiento más eficiente de la raza es necesario conocer sus características reproductivas.

La edad en bovinos influye en la fertilidad, la cual disminuye conforme se incrementa la edad (Erickson *et al.*, 1976). En diversos estudios se ha encontrado mayor fertilidad en hembras nulíparas en comparación con multíparas (Wolfenson *et al.*, 2004; Soydan *et al.*, 2009). El envejecimiento en las vacas ha sido asociado con una reducción del número de folículos antrales en el momento de la aparición de la onda de desarrollo folicular, con menores tasas de fertilización y baja respuesta a la inducción de ovulación múltiple (Lerner *et al.*, 1986; Malhi *et al.*, 2008).

El ciclo estral de los bovinos se caracteriza principalmente por presentar dos y tres ondas de desarrollo folicular (Knopf *et al.*, 1989; Ginther *et al.*, 1989a); sin embargo, la proporción de vacas que presentan determinado número de ondas varía entre razas, reportándose incluso ciclos con una (Singh *et al.*, 1996) y hasta cuatro ondas foliculares (Sirois y Fortune, 1988). La fertilidad es menor en vacas que presentan dos ondas de desarrollo folicular en comparación con las que presentan tres (Ahmad *et al.*, 1997; Sakaguchi *et al.*, 2004), debido a que el folículo ovulatorio en vacas con dos ondas es más viejo (Townson *et al.*, 2002); por consiguiente, el ovocito es de menor calidad, lo que impacta de manera negativa en la fertilidad del ganado (Revah y Butler, 1996). Poco se ha publicado de la dinámica folicular en vacas Charolais; sin embargo, su descripción es importante para desarrollar estrategias que incrementen su eficiencia reproductiva. El objetivo del estudio fue evaluar la dinámica folicular de vacas Charolais de diferente edad.

3.4 Materiales y métodos

3.4.1 Localización

El estudio se llevó a cabo durante noviembre y diciembre del 2008, en el Módulo de Bovinos de Carne en la Granja Experimental de la Universidad Autónoma Chapingo, ubicada en el km. 38.5 de la carretera México-Texcoco, localizada a 19° 29' N, 98° 53' O y 2245 msnm. El clima es C (wo)(w)b(i"')g, templado subhúmedo con lluvias en verano, con una temperatura media anual de 15 °C , siendo mayo el mes más cálido y enero el más frío, la precipitación media anual es de 644.6 mm (García, 1988).

3.4.2 Animales y diseño experimental

Se utilizaron 23 vacas Charolais, organizadas por edad en tres grupos. El primero fue de seis vacas nulíparas (N) de 1.7 ± 0.1 años; el segundo con nueve vacas de 4 a 5 años (4.6 ± 0.1) (M); y el tercero con ocho vacas de 9 a 15 años (11.6 ± 3.0 años) (V). El peso promedio de las hembras al inicio del estudio fue 502.8 ± 44.6 , 510.7 ± 47.6 y 551.3 ± 47.3 kg para N, M y V, respectivamente. Durante el experimento los animales fueron alimentados para cubrir sus necesidades de mantenimiento, utilizando ensilado de maíz, heno de avena, una pre-mezcla mineral comercial y agua *ad libitum*. El diseño experimental utilizado fue completamente al azar, con diferente número de repeticiones en donde la unidad experimental fue la vaca.

3.4.3 Variables evaluadas

Para describir la dinámica folicular se registraron las siguientes variables: distribución de la frecuencia de ondas de desarrollo folicular, número de ondas por ciclo (NOC), diámetro del folículo preovulatorio (DFP), diámetro del cuerpo lúteo (DCL), longitud del ciclo estral (LCE), momento de ovulación (MO) y tamaño de los ovarios.

Una onda de desarrollo folicular fue identificada por la presencia de un folículo dominante acompañado de un grupo de folículos de menor tamaño (subordinados). El folículo más grande presente en los ovarios antes del día 12 se tomó como el primer folículo dominante del ciclo estral (Alvarez *et al.*, 2000). Los folículos grandes que surgieron posteriormente se definieron como segundo o tercer folículo dominante. El número de ondas por ciclo fue definido dependiendo del folículo dominante que ovulara; primero, segundo o tercero (Burke *et al.*, 2000).

El DFP se obtuvo calculando el promedio del valor vertical y horizontal del folículo (Busch *et al.*, 2008) 12 h después de iniciado el celo. El DCL se registró diariamente con el mismo procedimiento utilizado para la determinación del DFP. En cada revisión, las imágenes obtenidas de las estructuras ováricas fueron registradas en diagramas.

Para determinar el momento de ovulación, los animales se revisaron 24 h después del celo y posteriormente cada 6 h (Cavalieri *et al.*, 1997) hasta el momento en que se determinó la desaparición del folículo preovulatorio. El tamaño de los ovarios fue establecido con la función de trazado del ultrasonido. La longitud del ciclo estral se registró con base en la diferencia en días entre la fecha del celo inducido y la aparición de un segundo celo (natural); los datos se compararon entre edades.

3.4.4 Sincronización y ultrasonografía

Al inicio del estudio las vacas fueron sincronizadas con 15 mg de prostaglandinas (D-Cloprostenol, Intervet), y los celos se detectaron durante media hora con intervalos de 4 a 6 h, desde el primer al séptimo día. Se consideró que la vaca estaba en celo cuando se dejó montar por otra. A partir del celo, las vacas se revisaron diariamente mediante ultrasonografía transrectal (SONOVET 2000, Madison) con un transductor lineal de 7.5 MHz durante un ciclo estral. Las revisiones fueron realizadas por el mismo operador.

Durante cada revisión se registró el número y diámetro de todos los folículos mayores a 4 mm presentes en cada ovario, para determinar las características del desarrollo folicular: detección y duración de la onda, diámetro y día del diámetro máximo de los folículos dominantes.

3.4.5 Análisis estadístico

Las variables se analizaron con el procedimiento GLM de SAS (2004). Los resultados se presentan como media $\pm$ error estándar, $p < 0.05$ fue considerado estadísticamente significativo. Las medias se compararon mediante la prueba de Tukey.

3.5 Resultados y discusión

El ciclo estral en vacas Charolais presentó un patrón de crecimiento folicular caracterizado por el desarrollo inicial de un grupo de folículos de 4 mm, seguido por selección, dominancia, atresia y ovulación del folículo dominante.

3.5.1 Número de ondas de desarrollo folicular

La dinámica folicular de vacas Charolais se caracterizó por presentar de una a tres ondas de desarrollo folicular. El número de ondas foliculares no fue diferente ($p > 0.05$) entre grupos de vacas de distinta edad, el promedio general fue 2.1 ± 0.1 (Cuadro 1). Las dos hembras nulíparas que presentaron una sola onda de desarrollo folicular mostraron un ciclo estral corto (13 y 14 d); sin embargo, la vaca de más de nueve años que presentó una onda folicular mostró un ciclo normal (22 d).

Cuadro 1. Número de ondas foliculares por ciclo (NOC) y distribución de la frecuencia de ondas foliculares en vacas Charolais de diferente edad.

Edad, años	No. de Vacas	Ondas foliculares, %			NOC (Media±EE) ^z
		1	2	3	
< 2	6	33.33	33.33	33.33	2.0±0.2 ^a
4 a 5	9	---	66.67	33.33	2.3±0.2 ^a
9 a 15	8	12.50	87.50	---	1.9±0.2 ^a
Total	23	13.04	65.22	21.74	2.1±0.1

^zMedias sin una letra en común, dentro de columnas, son diferentes ($p<0.05$).

El 65% de las vacas Charolais presentaron dos ondas foliculares (Figura 4); resultado similar al encontrado por otros investigadores (Singh *et al.*, 1996; Ahmad *et al.*, 1997; Malhi *et al.*, 2005; Jaiswal *et al.*, 2009) en varias razas productoras de carne (*Bos taurus*), en las cuales de 60 a 86% de las vacas presentaron dos ondas de desarrollo folicular. Sin embargo, en la raza Senepol 70% de las vacas presentaron tres ondas foliculares (Alvarez *et al.*, 2000). La variabilidad de los resultados puede ser atribuida a diferencias entre razas, número de parto, nutrición, ambiente, época del año y condición corporal.

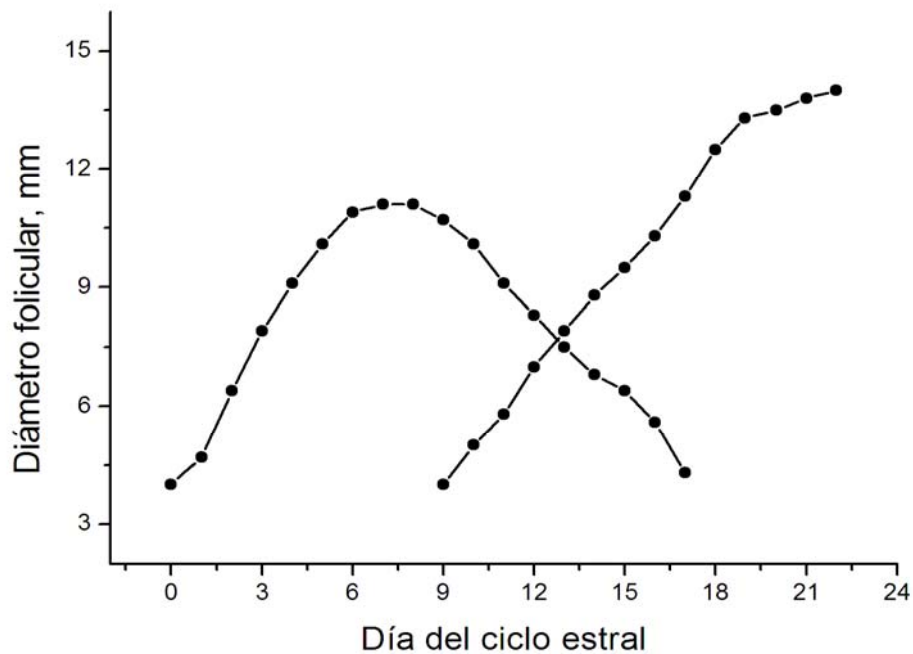


Figura 4. Perfil de crecimiento del folículo dominante en vacas Charolais que presentaron dos ondas de desarrollo folicular.

En vacas multíparas *Bos indicus*, 56 a 83% se caracterizan por presentar dos ondas de desarrollo folicular (Figueiredo *et al.*, 1997; Alvarez *et al.*, 2000; Gaur y Purohit, 2007). No obstante, Viana *et al.* (2000) reportaron 60% de vacas Cebú con tres ondas foliculares, aunque también encontraron ciclos de cuatro y cinco ondas de desarrollo folicular.

En vacas Holstein, 79 y 70% de las hembras multíparas y nulíparas presentaron dos ondas foliculares (Wolfenson *et al.*, 2004). Resultados similares encontraron Sartori *et al.* (2004) quienes publicaron que 79 y 56% de las vacas multíparas y nulíparas presentaron dos ondas foliculares. Townson *et al.* (2002) y Bleach *et al.* (2004) también concluyeron que las vacas multíparas presentan mayor incidencia de dos ondas de desarrollo folicular (68 y 74%). En vacas Friesian, Savio *et al.* (1990) encontraron mayor predominancia de tres ondas foliculares (54%), mientras en vacas Girolando (Gir x Holstein) 63% de las hembras presentaron dos ondas de desarrollo folicular (Filho *et al.*, 2001).

En el Cuadro 2 se muestran las características del desarrollo folicular en vacas Charolais de diferente edad que presentaron dos ondas foliculares. El día de detección de la onda y el día del diámetro máximo del folículo dominante no varió ($p>0.05$) entre edades. Sin embargo, sí hubo diferencia ($p<0.05$) en la duración de la primera onda folicular, entre los tres grupos de vacas. Así mismo, el diámetro máximo del segundo folículo dominante fue mayor ($p<0.05$) en hembras nulíparas comparativamente con las vacas de cuatro a cinco y nueve a quince años.

Cuadro 2. Características del desarrollo folicular (Medias $\pm$ EE)^z en vacas Charolais de diferente edad con dos ondas foliculares.

Características	Edad, años		
	< 2	4 a 5	≥ 9
Detección de la onda folicular, d			
Primera	0.0 $\pm$ 0.4 ^a	0.7 $\pm$ 0.2 ^a	0.6 $\pm$ 0.2 ^a
Segunda	9.5 $\pm$ 0.9 ^a	10.0 $\pm$ 0.5 ^a	9.6 $\pm$ 0.5 ^a
Duración de la onda folicular, d			
Primera	13.0 $\pm$ 0.6 ^a	14.8 $\pm$ 0.3 ^b	16.7 $\pm$ 0.3 ^c
Segunda	11.5 $\pm$ 0.9 ^a	11.5 $\pm$ 0.5 ^a	11.3 $\pm$ 0.5 ^a
Diámetro máximo, mm			
Primer folículo dominante	10.0 $\pm$ 0.7 ^a	11.3 $\pm$ 0.4 ^a	11.3 $\pm$ 0.4 ^a
Segundo folículo dominante	16.0 $\pm$ 0.8 ^a	13.3 $\pm$ 0.5 ^b	13.4 $\pm$ 0.5 ^b
Día del diámetro máximo			
Primer folículo dominante	5.5 $\pm$ 0.5 ^a	5.8 $\pm$ 0.3 ^a	5.7 $\pm$ 0.3 ^a
Segundo folículo dominante	19.0 $\pm$ 0.7 ^a	19.0 $\pm$ 0.4 ^a	18.4 $\pm$ 0.4 ^a

^zMedias sin una letra en común, dentro de filas, son diferentes ($p<0.05$).

En general, el día de la detección de la primera y segunda onda folicular en hembras Charolais (0.5 $\pm$ 0.2 y 9.7 $\pm$ 0.2 d) fue similar al reportado por Jaiswal *et al.* (2009) en novillas Hereford cruzadas (0.4 $\pm$ 0.1 y 9.1 $\pm$ 0.2 d); por Ginther *et al.* (1989b) y Knopf *et al.* (1989) en novillas Holstein (0.2 $\pm$ 0.1 y 9.6 $\pm$ 0.2; 0.2 $\pm$ 0.1 y 10.0 $\pm$ 0.4 d, respectivamente); y por Filho *et al.* (2001) en vacas Girolando (0.6 $\pm$ 0.4 y 9.2 $\pm$ 0.7 d).

La duración de la primera onda folicular (15.5 ± 0.3 d) es similar a la observada por Savio *et al.* (1988) (14.3 ± 2.9 d) y Figueiredo *et al.* (1997) (14.8 ± 0.7 d). Sin embargo, la segunda onda tuvo mayor duración (11.4 ± 0.3 d) en comparación con la encontrada por dichos investigadores (9.0 ± 1.1 y 9.1 ± 0.7 d, respectivamente). Bartlewski *et al.* (1999) mencionan que la mayor longitud de la primera onda folicular está asociada con una mayor duración de la fase estática del folículo dominante.

El diámetro máximo del primer folículo dominante de las hembras Charolais (11.1 ± 0.3 mm) fue similar al reportado por Figueiredo *et al.* (1997) (11.3 ± 0.4 mm) y el segundo folículo dominante (13.7 ± 0.3 mm) al reportado por Gaur y Purohit (2007) (14.7 ± 1.2 mm). El día en que alcanzaron el diámetro máximo los folículos dominantes de vacas Charolais que presentaron dos ondas foliculares (5.7 ± 0.2 y 18.7 ± 0.2 d) fue similar al publicado por Gaur y Purohit (2007) (5.0 ± 0.6 y 17.5 ± 0.5 d).

En las características del desarrollo folicular de vacas Charolais que presentaron tres ondas foliculares, la edad no influyó ($p > 0.05$) en el día de la detección de la onda folicular, en la duración de la onda folicular, ni en el día del diámetro máximo del folículo dominante; sin embargo, sí afectó ($p < 0.05$) el diámetro del primer folículo dominante (Cuadro 3). Los días en que se detectó la primera, segunda y tercer onda folicular (0.8 ± 0.5 , 8.6 ± 0.5 y 14.8 ± 0.5 d) fueron similares a los reportados por Ginther *et al.* (1989b) (0.5 ± 0.3 , 9.0 ± 0.0 y 16.0 ± 1.1 d). Así mismo, la duración de éstas (13.8 ± 0.3 , 11.8 ± 0.3 y 8.2 ± 0.3 d, respectivamente) fue similar al encontrado por Viana *et al.* (2000) (13.0 ± 1.6 , 11.4 ± 2.2 y 7.7 ± 1.8 d).

El diámetro máximo del primer y segundo folículo dominante (11.4 ± 0.4 y 9.8 ± 0.4 mm) fue similar al encontrado por Figueiredo *et al.* (1997) (10.4 ± 0.3 y 9.4 ± 0.3 mm) en vacas Nelore; sin embargo, el diámetro del tercer folículo dominante fue mayor en vacas Charolais (13.4 ± 0.4 vs 11.6 ± 0.3 mm). El día en que alcanzaron el diámetro máximo los folículos dominantes de vacas Charolais

con tres ondas foliculares (6.2 ± 0.5 , 12.8 ± 0.5 y 21.4 ± 0.5 d) fue similar al observado por Viana *et al.* (2000) (6.5 ± 0.9 , 12.9 ± 3.1 y 20.4 ± 1.4 d).

Cuadro 3. Características del desarrollo folicular (Medias $\pm$ EE)^z en vacas Charolais de diferente edad con tres ondas foliculares.

Características	Edad, años	
	< 2	4 a 5
Detección de la onda folicular, d		
Primera	0.5 ± 0.3^a	1.0 ± 0.2^a
Segunda	8.5 ± 0.9^a	8.7 ± 0.8^a
Tercera	13.5 ± 0.9^a	15.7 ± 0.8^a
Duración de la onda folicular, d		
Primera	13.5 ± 0.3^a	14.0 ± 0.2^a
Segunda	12.5 ± 0.4^a	11.3 ± 0.4^a
Tercera	8.5 ± 0.6^a	8.0 ± 0.5^a
Diámetro máximo, mm		
Primer folículo dominante	12.5 ± 0.4^a	10.6 ± 0.4^b
Segundo folículo dominante	10.0 ± 0.3^a	9.7 ± 0.3^a
Tercer folículo dominante	13.0 ± 0.7^a	13.7 ± 0.5^a
Día del diámetro máximo		
Primer folículo dominante	6.0 ± 0.3^a	6.3 ± 0.3^a
Segundo folículo dominante	13.0 ± 0.9^a	12.7 ± 0.7^a
Tercer folículo dominante	20.0 ± 0.9^a	22.3 ± 0.7^a

^zMedias sin una letra en común, dentro de filas, son diferentes ($p < 0.05$).

3.5.2 Diámetro del folículo preovulatorio

El DFP fue similar ($p > 0.05$) en vacas de diferente edad (Cuadro 4). Sin embargo, Malhi *et al.* (2005) encontraron menor DFP ($p = 0.04$) para vacas de 13 a 14 años en comparación con sus hijas (12.3 ± 0.5 vs 13.9 ± 0.5 mm); no obstante, las concentraciones de LH no fueron diferentes entre grupos. En yeguas, Ginther *et al.* (2009) encontraron que la edad (5 a 6; 10 a 14; y ≥ 18 años) no afectó ($p > 0.05$) el diámetro del folículo preovulatorio.

Cuadro 4. Medias^z de cuadrados mínimos ($\pm$ error estándar) para diámetro del folículo preovulatorio (DFP), diámetro del cuerpo lúteo (DCL), longitud del ciclo estral (LCE) y momento de ovulación (MO) en vacas Charolais de diferente edad.

Edad, años	No. de Vacas	DFP, mm	DCL, mm	LCE, d	MO, h
< 2	6	14.2 $\pm$ 0.5 ^a	19.3 $\pm$ 0.5 ^a	18.2 $\pm$ 0.9 ^a	38.1 $\pm$ 5.2 ^a
4 a 5	9	13.4 $\pm$ 0.4 ^a	18.3 $\pm$ 0.4 ^{ab}	21.3 $\pm$ 0.7 ^b	35.0 $\pm$ 4.2 ^a
≥ 9	8	13.3 $\pm$ 0.5 ^a	17.3 $\pm$ 0.4 ^b	20.4 $\pm$ 0.8 ^{ab}	34.7 $\pm$ 4.5 ^a
Total	23	13.6 $\pm$ 0.3	18.2 $\pm$ 0.3	20.2 $\pm$ 0.5	35.7 $\pm$ 2.5

^zMedias sin una letra en común, dentro de columnas, son diferentes ($p < 0.05$).

El DFP (13.6 $\pm$ 0.3 mm) encontrado para las vacas Charolais es similar al obtenido por Alvarez *et al.* (2000) (13.6 $\pm$ 0.4 mm) y White *et al.* (2002) (13.2 $\pm$ 0.2 mm) en otras razas productoras de carne (*Bos taurus*), pero diferente al publicado en vacas *Bos indicus*. Figueiredo *et al.* (1997) reportaron menor DFP (11 mm) en hembras Nelore; así mismo, Reis *et al.* (2005) en novillas Gir (11.6 $\pm$ 0.4 mm). En otros estudios, Lemaster *et al.* (1999), Alvarez *et al.* (2000) y Gaur y Purohit (2007) obtuvieron mayor DFP en vacas Rathi y Brahman en comparación con los obtenidos en las vacas Charolais, superándolos por 1 a 2 mm. Dichas variaciones pueden ser atribuidas al grupo genético investigado en cada estudio.

Desaulniers *et al.* (1995) no encontraron diferencias en el diámetro máximo del folículo ovulatorio en vacas Holstein <2 años (12.9 $\pm$ 0.5 mm) en comparación con vacas de 9 a 13 años (12.2 $\pm$ 0.8 mm). Sin embargo, en vacas Holstein multíparas y nulíparas, Wolfenson *et al.* (2004) encontraron diferencias en el DFP ($p < 0.01$) (16.5 $\pm$ 0.5 vs 13.0 $\pm$ 0.3 mm). De igual manera, Sartori *et al.* (2004) reportaron diferencias ($p < 0.01$) entre ambos grupos de edades (17.2 $\pm$ 0.5 vs 15.0 $\pm$ 0.2 mm). No obstante, la concentración de estrógenos fue menor en las vacas adultas comparativamente con las vaquillas en los tres estudios.

3.5.3 Diámetro del cuerpo lúteo

En general, el DCL varió con la edad, encontrándose diferencias ($p < 0.05$) entre vacas menores de dos años y las de nueve a quince años (Cuadro 4). Lo que coincide con Figueiredo *et al.* (1997), quienes encontraron diferencias ($p < 0.05$) en el DCL entre novillas y vacas Nelore (17.9 ± 0.4 vs 15.6 ± 0.4 mm); sin embargo, la concentración de progesterona fue menor en las novillas. Malhi *et al.* (2005) mencionan que el menor diámetro del cuerpo lúteo en vacas viejas puede estar relacionado con el diámetro del folículo ovulatorio que desarrollan comparativamente con hembras jóvenes.

Robinson *et al.* (2005) indican que la función del cuerpo lúteo (CL) puede ser alterada por la manipulación preovulatoria de la dinámica folicular. Específicamente, vacas con folículos más grandes y fase folicular más corta, producen CL con mayor capacidad de producción de progesterona. La concentración de progesterona es la principal determinante del desarrollo embrionario y supervivencia durante la gestación temprana (Niswender *et al.*, 1994).

La Figura 5 muestra el perfil de crecimiento del CL durante el ciclo estral para vacas Charolais de diferente edad. El cuerpo lúteo se detectó alrededor del día cuatro después de la ovulación, debido a su rápido crecimiento y desarrollo (Shirasuna *et al.*, 2007). En los días 6 a 9 del ciclo estral se presentaron diferencias ($p < 0.05$) en el DCL entre edades, el cual fue superior en las hembras de menos de dos años comparativamente con las vacas de cuatro a cinco y nueve a quince años. Las hembras menores de dos años y las de cuatro a cinco alcanzaron su diámetro máximo el día 11, y las de nueve a quince años el día 13 del ciclo estral. Los resultados no concuerdan con los reportados por Kayacik *et al.* (2005) en vacas de 4 a 6 años y Siqueira *et al.* (2009) en hembras menores de dos años, quienes indican que el diámetro máximo fue alcanzado el día 9 y 10 del ciclo estral, respectivamente.

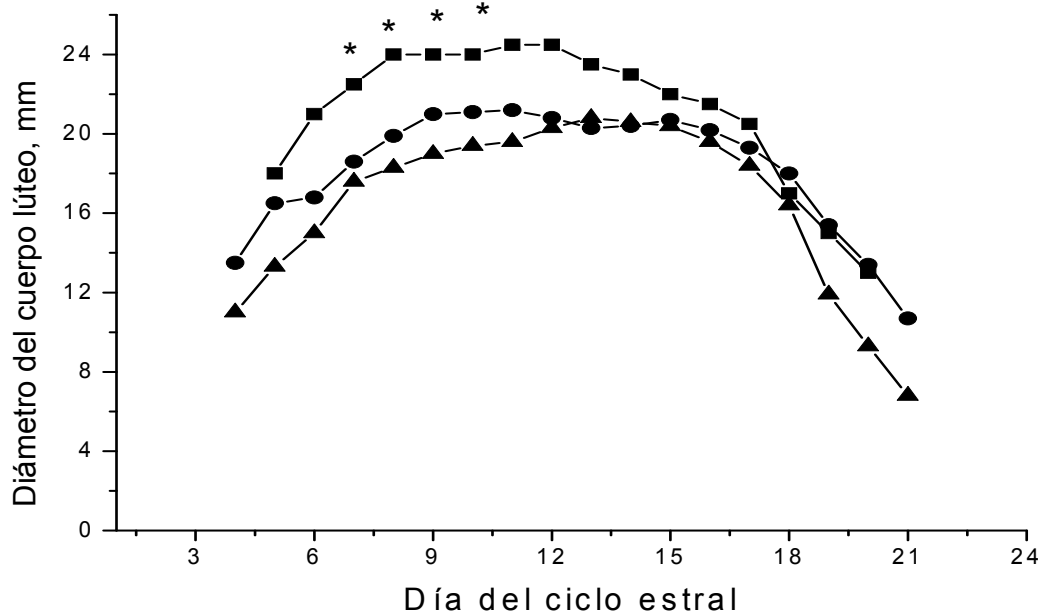


Figura 5. Diámetro del cuerpo lúteo de vacas Charolais de diferente edad (■= <2, ●= 4 a 5, ▲= 9 a 15 años) durante un ciclo estral. El asterisco (*) indica los días en que se encontró diferencia ($p<0.05$).

En general, el DCL (18.2 ± 0.3 mm) para las vacas Charolais fue similar al reportado por Alvarez *et al.* (2000) en vacas Angus (19.6 ± 0.2 mm) y por Rhodes *et al.* (1995) en novillas Brahman (18.9 ± 0.17 mm).

3.5.4 Momento de ovulación

El MO no fue diferente ($p>0.05$) entre edades (Cuadro 4), siendo en promedio 35.7 ± 2.5 h. El resultado es similar al encontrado por Ahmad *et al.* (1997) en vacas Angus cruzadas con Simmental y Hereford (36 h). Sin embargo, White *et al.* (2002) reportaron menor tiempo (31.1 ± 0.6 h) en vacas cruzadas (*Bos taurus*). El MO en vacas *Bos indicus* ocurre aproximadamente 26 h después del celo (Pinheiro *et al.*, 1998; Lemaster *et al.*, 1999).

Las vacas Holstein adultas tardan más tiempo en ovular después de la luteólisis en comparación con las nulíparas (Sartori *et al.*, 2004). Saumande y Humblot

(2005) encontraron que el MO ocurre 38.5 ± 3.0 h después de iniciado el celo en hembras Holstein, similar a lo encontrado en las vacas Charolais. Sin embargo, los resultados no son consistentes; Walker *et al.* (1996) reportaron que la ovulación ocurre más temprano en vacas Holstein (27.6 ± 5 h).

3.5.5 Longitud del ciclo estral

La LCE fue tres días menor ($p < 0.05$) en N con respecto a M (Figura 6). Wolfenson *et al.* (2004) encontraron que la LCE fue 2 d menor para hembras Holstein nulíparas en comparación con vacas de 2 a 5 partos, lo que coincide con los resultados del presente estudio. Sin embargo, Sartori *et al.* (2004) no encontraron diferencias entre hembras Holstein nulíparas y multíparas (22.0 ± 0.4 vs 22.9 ± 0.7 d). Bryner *et al.* (1990) tampoco encontraron diferencias en la LCE al comparar vacas de carne *Bos taurus* de 5 a 7 años y vacas ≥ 12 años (21.3 ± 0.3 vs 20.3 ± 0.4 d).

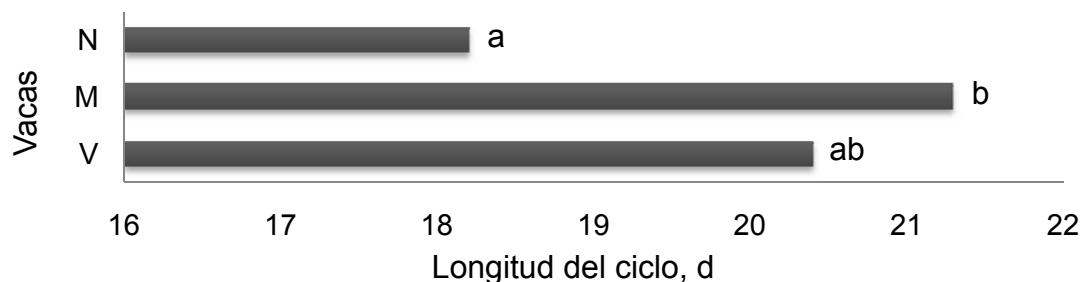


Figura 6. Longitud del ciclo estral en vacas Charolais de diferente edad (N; < 2, M; 4 a 5 y V; 9 a 15 años).

La LCE de las vacas Charolais (20.2 ± 0.5 d) es similar al reportado por Singh *et al.* (1996) en novillas Simmental (20.1 ± 0.3 d) y por Alvarez *et al.* (2000) en vacas Senepol y Angus (20.4 ± 0.6 y 19.5 ± 0.4 d). En hembras Brahman también se han obtenido resultados similares a los del presente estudio; así Zeitoun *et al.* (1996) encontraron 20.8 ± 0.4 d en época de primavera, Rhodes *et al.* (1995) 20.9 ± 0.16 d y Alvarez *et al.* (2000) 19.7 ± 0.6 d.

Sartori *et al.* (2004) analizando resultados de siete estudios en novillas (104 ciclos de 97 hembras) y ocho en vacas Holstein (230 ciclos de 224 hembras), reportaron una LCE promedio de 20.8 d para novillas y 23.0 d para vacas. Los resultados concuerdan con los obtenidos en hembras Charolais.

La LCE de vacas Charolais con dos ondas foliculares fue 2 d menor ($p < 0.05$) en comparación con la de tres ondas (20.3 ± 0.3 y 22.2 ± 0.5 d). Figueiredo *et al.* (1997) también encontraron ciclos más cortos en vacas Nelore con dos ondas en comparación con las de tres ondas (20.6 ± 0.5 y 22.0 ± 0.4 d). Resultados similares han sido señalados en hembras Holstein. Ginther *et al.* (1989b) en hembras nulíparas reportaron 20.4 ± 0.3 y 22.8 ± 0.6 d, lo que coincide con Townson *et al.* (2002) quienes reportaron en vacas multíparas 21.2 ± 0.5 y 24.5 ± 0.7 d. Las diferencias en la longitud del ciclo se pueden deber a variaciones en la duración de la fase lútea (Fortune, 1993).

3.5.6 Tamaño de los ovarios

En el Cuadro 5 se muestran los valores del área y perímetro de los ovarios en vacas Charolais de diferente edad. La edad no afectó ($p > 0.05$) el área ni el perímetro de los ovarios. Figueiredo *et al.* (1997) no encontraron diferencias en el diámetro de los ovarios izquierdo y derecho en vacas con dos y tres ondas foliculares.

Cuadro 5. Área y perímetro (Media $\pm$ EE)^z de los ovarios de vacas Charolais de diferente edad.

Edad, años	No. de Vacas	Área, mm ²		Perímetro, mm	
		Izquierdo	Derecho	Izquierdo	Derecho
< 2	6	312.5 $\pm$ 47.0 ^a	361.8 $\pm$ 52.6 ^a	67.2 $\pm$ 4.3 ^a	73.2 $\pm$ 4.5 ^a
4 a 5	9	329.9 $\pm$ 38.0 ^a	373.2 $\pm$ 43.0 ^a	69.2 $\pm$ 3.5 ^a	72.0 $\pm$ 3.7 ^a
$\geq$ 9	8	410.0 $\pm$ 40.2 ^a	455.6 $\pm$ 45.7 ^a	73.1 $\pm$ 3.7 ^a	79.6 $\pm$ 4.0 ^a
Total	23	353.2 $\pm$ 24.4	398.9 $\pm$ 27.1	70.0 $\pm$ 2.1	75.0 $\pm$ 2.3

^zMedias sin una letra en común, dentro de columnas, son diferentes ($p < 0.05$).

3.6 Conclusión

La dinámica folicular de vacas Charolais consistió principalmente de dos ondas de desarrollo folicular independientemente de la edad de la hembra; sin embargo, el diámetro del cuerpo lúteo y la longitud del ciclo estral varían con la edad de la vaca.

3.7 Literatura citada

- Ahmad, N., E. C. Townsend, R. A. Dailey, and E. K. Inskeep. 1997. Relationships of hormonal patterns and fertility to occurrence of two or three waves of ovarian follicles, before and after breeding, in beef cows and heifers. *Animal Reproduction Science* 49: 13-28.
- Alvarez, P., L. J. Spicer, C. C. Chase, M. E. Payton, T. D. Hamilton, R. E. Stewart, A. C. Hammond, T. A. Olson, and R. P. Wettemann. 2000. Ovarian and endocrine characteristics during an estrous cycle in Angus, Brahman, and Senepol cows in a subtropical environment. *Journal of Animal Science* 78: 1291-1302.
- Bartlewski, P. M., A. P. Beard, and N. C. Rawlings. 1999. Ovarian function in ewes at the onset of the breeding season. *Animal Reproduction Science* 57: 67-88.
- Bleach, E. C. L., R. G. Glencross, and P. G. Knight. 2004. Association between ovarian follicle development and pregnancy rates in dairy cows undergoing spontaneous oestrous cycles. *Reproduction* 127: 621-629.

- Bryner, R. W., M. Garcia-Winder, P. E. Lewis, E. K. Inskeep, and R. L. Butcher. 1990. Changes in hormonal profiles during the estrous cycle in old lactating beef cows. *Domestic Animal Endocrinology* 7: 181-189.
- Burke, C. R., M. L. Day, C. R. Bunt, and K. L. Macmillan. 2000. Use of a small dose of estradiol benzoate during diestrus to synchronize development of the ovulatory follicle in cattle. *Journal of Animal Science* 78: 145-151.
- Busch, D. C., J. A. Atkins, J. F. Bader, D. J. Schafer, D. J. Patterson, T. W. Geary, and M. F. Smith. 2008. Effect of ovulatory follicle size and expression of estrus on progesterone secretion in beef cows. *Journal of Animal Science* 86: 553-563.
- Cavalieri, J., I. Rubio, J. E. Kinder, K. W. Entwistle, and L. A. Fitzpatrick. 1997. Synchronization of estrus and ovulation and associated endocrine changes in *Bos indicus* cows. *Theriogenology* 47: 801-814.
- Desaulniers, D. M., J. G. Lussier, A. K. Goff, D. Bousquet, and L. A. Guilbault. 1995. Follicular development and reproductive endocrinology during a synchronized estrous cycle in heifers and mature cows displaying contrasting superovulatory responses. *Domestic Animal Endocrinology* 12: 117-131.
- Erickson, B. H., R. A. Reynolds, and R. L. Murphree. 1976. Ovarian characteristics and reproductive performance of the aged cow. *Biology of Reproduction* 15: 555-560.
- Figueiredo, R. A., C. M. Barros, O. L. Pinheiro, and J. M. P. Soler. 1997. Ovarian follicular dynamics in Nelore breed (*Bos indicus*) cattle. *Theriogenology* 47: 1489-1505.
- Filho, A. S., M. A. L. Oliveira, J. G. L. Caldas, P. F. Lima, and I. V. Donato. 2001. Ovarian follicular dynamics of five-eighths Girolando cows. *Reproduction in Domestic Animals* 36: 207-210.
- Fortune, J. E. 1993. Follicular dynamics during the bovine estrous cycle: a limiting factor in improvement of fertility? *Animal Reproduction Science* 33: 111-125.
- García, E. 1988. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. 4a. ed. Instituto de Geografía, UNAM. México. 217 p.
- Gaur, M., and G. N. Purohit. 2007. Follicular dynamics in Rathii (*Bos indicus*) cattle. *Veterinarski Archives* 77: 177-186.
- 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.

- Ginther, O. J., M. O. Gastal, E. L. Gastal, J. C. Jacob, and M. A. Beg. 2009. Age-related dynamics of follicles and hormones during an induced ovulatory follicular wave in mares. *Theriogenology* 71: 780-788.
- Jaiswal, R. S., J. Singh, L. Marshall, and G. P. Adams. 2009. Repeatability of 2-wave and 3-wave patterns of ovarian follicular development during the bovine estrous cycle. *Theriogenology* 72: 81-90.
- Kayacik, V., M. R. Salmanoglu, B. Polat, and A. Özlüer. 2005. Evaluation of the corpus luteum size throughout the cycle by ultrasonography and progesterone assay in cows. *Turkish Journal of Veterinary and Animal Science* 29: 1311-1316.
- Knopf, L., J. P. Kastelic, E. Schallenberger, and O. J. Ginther. 1989. Ovarian follicular dynamics in heifers: test of two-wave hypothesis by ultrasonically monitoring individual follicles. *Domestic Animal Endocrinology* 6: 111-119.
- Lemaster, J. W., J. V. Yelich, J. R. Kempfer, and F. N. Schrick. 1999. Ovulation and estrus characteristics in crossbred Brahman heifers treated with an intravaginal progesterone-releasing insert in combination with prostaglandin F₂α and estradiol benzoate. *Journal of Animal Science* 77: 1860-1868.
- Lerner, S. P., W. V. Thayne, R. D. Baker, T. Henschen, S. Meredith, E. K. Inskeep, R. A. Dailey, P. E. Lewis, and R. L. Butcher. 1986. Age, dose of FSH and other factors affecting superovulation in Holstein cows. *Journal of Animal Science* 63: 176-183.
- Malhi, P. S., G. P. Adams, and J. Singh. 2005. Bovine model for the study of reproductive aging in women: follicular, luteal, and endocrine characteristics. *Biology of Reproduction* 73: 45-53.
- Malhi, P. S., G. P. Adams, R. J. Mapletoft, and J. Singh. 2008. Superovulatory response in a bovine model of reproductive aging. *Animal Reproduction Science* 109: 100-109.
- Niswender, G. D., J. L. Juengel, W. J. McGuire, C. J. Belfiore, and M. C. Wiltbank. 1994. Luteal function: the estrous cycle and early pregnancy. *Biology of Reproduction* 50: 239-247.
- Pinheiro, O. L., C. M. Barros, R. A. Figueiredo, E. R. do Valle, R. O. Encarnação, and C. R. Padovani. 1998. Estrous behavior and the estrus-to-ovulation interval in Nelore cattle (*Bos indicus*) with natural estrus or estrus induced with prostaglandin F₂α or norgestomet and estradiol valerate. *Theriogenology* 49: 667-681.
- Reis, A. R. S., A. de los Reyes, M. L. Gambarini, R. Rumpf, C. C. Oliveira, and B. D. O. Filho. 2005. Dinâmica folicular por ultra-sonografia em novilhas pré-púberes da raça Gir. *Archivos Latinoamericanos de Producción Animal* 13: 51-55.

- Revah, I., and W. R. Butler. 1996. Prolonged dominance of follicles and reduced viability of bovine oocyte. *Journal of Reproduction and Fertility* 106: 39-47.
- Rhodes, F. M., G. De'ath, and K. W. Entwistle. 1995. Animal and temporal effects on ovarian follicular dynamics in Brahman heifers. *Animal Reproduction Science* 38: 265-277.
- Robinson, R. S., A. J. Hammond, M. G. Hunter, and G. E. Mann. 2005. The induction of a delayed post-ovulatory progesterone rise in dairy cows: a novel model. *Domestic Animal Endocrinology* 28: 285-295.
- Sakaguchi, M., Y. Sasamoto, T. Suzuki, Y. Takahashi, and Y. Yamada. 2004. Postpartum ovarian follicular dynamics and estrous activity in lactating dairy cows. *Journal of Dairy Science* 87: 2114-2121.
- Sartori, R., J. M. Haughian, R. D. Shaver, G. J. M. Rosa, and M. C. Wiltbank. 2004. Comparison of ovarian function and circulating steroids in estrous cycles of Holstein heifers and lactating cows. *Journal of Dairy Science* 87: 905-920.
- SAS. 2004. SAS/STAT User's Guide. (Release 9.1). SAS Publishing. Cary, NC, USA. SAS Inst. Inc.
- Saumande, J., and P. Humblot. 2005. The variability in the interval between estrus and ovulation in cattle and its determinants. *Animal Reproduction Science* 85: 171-182.
- Savio, J. D., L. Keenan, M. P. Boland, and J. F. Roche. 1988. Pattern of growth of dominant follicles during the oestrous cycle of heifers. *Journal of Reproduction and Fertility* 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.
- Shirasuna, K., M. Matsui, T. Shimizu, and A. Miyamoto. 2007. Local mechanisms for luteolysis in the cow: novel roles of vasoactive substances in the luteolytic cascade within the corpus luteum. *Animal Science Journal* 78: 460-466.
- Singh, S. P., P. J. Broadbent, J. S. M. Hutchinson, R. G. Watt, and D. F. Dolman. 1996. Follicular dynamics and superovulatory response in heifers. *Animal Reproduction Science* 43: 183-190.
- Siqueira, L. G. B., C. A. A. Torres, L. S. Amorim, E. D. Souza, L. S. A. Camargo, C. A. C. Fernandes, and J. H. M. Viana. 2009. Interrelationships among morphology, echotexture, and function of the bovine corpus luteum during the estrous cycle. *Animal Reproduction Science* 115: 18-28.

- 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.
- Soydan, E., N. Ocak, and H. Onder. 2009. Conception of Jersey cattle in Turkey. *Tropical Animal Health and Production* 41: 623-628.
- Townson, D. H., P. C. Tsang, W. R. Butler, M. Frajblat, L. C. Griel, Jr. C. J. Johnson, R. A. Milvae, G. M. Niksic, and J. L. Pate. 2002. Relationship of fertility to ovarian follicular waves before breeding in dairy cows. *Journal of Animal Science* 80: 1053-1058.
- Viana, J. H. M., A. D. M. Ferreira, W. F. De Sá, and L. S. D. A. Camargo. 2000. Follicular dynamics in Zebu cattle. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 35: 2501-2509.
- Walker, W. L., R. L. Nebel, and M. L. McGilliard. 1996. Time of ovulation relative to mounting activity in dairy cattle. *Journal of Dairy Science* 79: 1555-1561.
- White, F. J., R. P. Wettemann, M. L. Looper, T. M. Prado, and G. L. Morgan. 2002. Seasonal effects on estrous behavior and time of ovulation in nonlactating beef cows. *Journal of Animal Science* 80: 3053-3059.
- Wolfenson, D., G. Inbar, Z. Roth, M. Kaim, A. Bloch, and R. Braw-Tal. 2004. Follicular dynamics and concentrations of steroids and gonadotropins in lactating cows and nulliparous heifers. *Theriogenology* 62: 1042-1055.
- Zeitoun, M. M., H. F. Rodriguez, and R. D. Randel. 1996. Effect of season on ovarian follicular dynamics in Brahman cows. *Theriogenology* 45: 1577-1581.