

01684



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO E INVESTIGACIÓN
FACULTAD DE MEDICINA VETERINARIA Y ZOOTECNIA

**EFFECTO DEL FOTOPERIODO SOBRE
LA ESTACIONALIDAD REPRODUCTIVA
DE LA CABRA CRIOLLA EN MÉXICO**

TESIS

291481

PARA OBTENER EL GRADO DE :
DOCTOR EN CIENCIAS VETERINARIAS

PRESENTADA POR:

Francisco Javier Escobar Medina

DIRECTORES DE TESIS:

Dr. Luis Zarco Quintero
Dr. Javier Valencia Méndez





Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

El autor da consentimiento a la División de Estudios de Posgrado e Investigación de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia de la Universidad Nacional Autónoma de México para que la tesis esté disponible para cualquier tipo de reproducción e intercambio bibliotecario.

Francisco Javier Escobar Medina

DEDICATORIA

Para Maria del Consuelo Espinosa Márquez, Salma del Consuelo Escobar Espinosa y Francisco Eduardo Escobar Espinosa

AGRADECIMIENTOS

El autor desea expresar su más sincero agradecimiento al Dr. Luis Zarco Quintero y al Dr. Javier Valencia Méndez por su acertada dirección en la realización de esta tesis.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el apoyo económico para la realización de sus estudios.

A la División de Estudios de Posgrado de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia de la UNAM por el apoyo brindado.

Al Departamento de Reproducción de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia de la UNAM.

A la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia de la UAZ.

A los Doctores Everardo González Padilla, Vicente Díaz Sánchez, José Manuel Berruecos Villalobos y Rodolfo Rodríguez Maltos por sus consejos y acertadas sugerencias.

Al M en C Federico de la Colina Flores por su colaboración, amistad y compañerismo.

A los compañeros Clara Murcia Mejía, Susana Rojas, Gerardo Perera Marín, Verónica García Espinosa, Romana Melba Rincón Delgado, Juan Manuel Ramos Bugarin, Carlos Meza López, Salvador Salazar Trujillo, Laura Bocardó Martínez, Soledad Gutiérrez y Alejandra Ruiz por su colaboración desinteresada.

A todos los que de manera directa o indirecta colaboraron en la realización de este trabajo.

RESUMEN

Escobar Medina, Francisco Javier. Efecto del fotoperíodo sobre la estacionalidad reproductiva de la cabra en México. Asesores: Luis Zarco Quintero y Javier Valencia Méndez

Se estudió el efecto de la exposición a un fotoperíodo normal e invertido sobre la actividad ovulatoria y los patrones de secreción de la hormona luteinizante (LH) y de prolactina en la cabra criolla. Se utilizaron 2 grupos de cabras (fotoperíodo normal e invertido), constituido por 15 hembras. A su vez, cada grupo tenía 5 cabras intactas, 5 ovariectomizadas y 5 ovariectomizadas portando un implante de estradiol. Las cabras se mantuvieron todo el estudio en un plano nutricional constante y aisladas del macho. Durante el primer año, el grupo de fotoperíodo natural se mantuvo en un corral separado, en donde recibió el fotoperíodo natural de la región (22°58'N y 102°30'O); en el segundo año se alojó en una cámara de fotoperíodo artificial, donde se expuso a dos ciclos de fotoperíodo de 6 meses, durante los cuales se reprodujeron en 6 meses las variaciones del fotoperíodo que normalmente ocurren en un año. El grupo de fotoperíodo invertido se alojó en una cámara de fotoperíodo, en donde recibió en todo momento el número de horas luz equivalente al que el otro grupo estaba recibiendo de oscuridad, de manera que cuando se encontraba en el día más corto (10 h con 36 min), el otro grupo estaba en el día más largo (13 h con 24 min). En las cabras intactas, se determinó la actividad ovulatoria mediante la cuantificación de los niveles de sanguíneos de progesterona en muestras tomadas 2 veces por semana. A las cabras ovariectomizadas, con y sin implante de estradiol, se les tomaron muestras sanguíneas cada 15 min durante 6 horas a intervalos de 4 semanas, para determinar los niveles de la LH. Además, en 4 cabras de cada grupo se tomaron muestras 2 veces a la semana para determinar los niveles de prolactina. Las cabras intactas en fotoperíodo normal presentaron una temporada de actividad reproductiva durante el primer año y dos en el segundo año, mientras que las de fotoperíodo invertido tuvieron cuatro temporadas. Todas las temporadas reproductivas se relacionaron con los días de menor cantidad de horas luz. La duración de las temporadas reproductivas del grupo de fotoperíodo natural fueron de 58.2 ± 15.6 , 96.5 ± 8.1 y 64.5 ± 15.5 días respectivamente ($P > 0.05$). En el grupo invertido, la primera temporada fue significativamente más corta ($P < 0.05$) que la segunda y la tercera (28.0 ± 10.9 en comparación con 128.8 ± 44.3 y 81.3 ± 14.4 , respectivamente). La duración promedio del anestro fue de 238.8 ± 23.2 y 126.3 ± 18.8 días ($P < 0.05$) después de la primera y segunda temporada reproductiva en las cabras del grupo normal y de 154.4 ± 52.5 , 170.8 ± 66.2 y 101.5 ± 36.1 días, después de la primera, segunda y tercera temporadas en el grupo invertido ($P > 0.05$). En las cabras en fotoperíodo normal, la concentración de LH tendió a incrementarse al reducirse las horas luz y a disminuir durante su aumento. El implante de estradiol redujo la frecuencia de pulsos y la concentración de la LH durante los días con mayor cantidad de horas luz y no la modificó en los días cortos. La frecuencia y amplitud de los pulsos y la concentración de LH fue mayor en las cabras sin implante de estradiol ($P < 0.01$). En las cabras bajo fotoperíodo normal, la concentración de prolactina se relacionó con la cantidad de horas luz, aumentando durante los días largos y reduciéndose en los días cortos. Esta correlación fue

mayor durante el primer año (0.43, $P < 0.05$) que durante el segundo (0.38, $P < 0.05$), en el que los ciclos de fotoperíodo se comprimieron a 6 meses. En el grupo de fotoperíodo invertido, la concentración de prolactina se redujo con el aumento de horas luz en el primer año ($r = -0.39$, $P < 0.05$) y no fue significativo en el segundo año ($r = -0.03$, $P > 0.05$). La concentración de prolactina se correlacionó con la temperatura ambiental; así, en las cabras bajo fotoperíodo normal, los coeficientes fueron de 0.43 ($P < 0.05$) y 0.32 ($P < 0.05$) en el primero y segundo año, respectivamente; en las de fotoperíodo invertido, estos coeficiente fueron de 0.42 ($P < 0.05$) y 0.47 ($P < 0.05$) en el primero y segundo año, respectivamente, lo que significa que en este grupo la concentración de prolactina varió conforme a la temperatura y no a las horas luz del día. Los resultados de este estudio muestran que la cabra criolla presenta una estacionalidad reproductiva, que dicha estacionalidad es regida por el fotoperíodo y que es independiente de la disponibilidad de alimentos. La secreción de prolactina se relaciona con los cambios en el fotoperíodo, sin embargo la temperatura ambiental es capaz de modificar esta secreción.

Palabras clave: Cabras, fotoperíodo, hormona luteinizante, prolactina.

SUMMARY

The effect normal and reversed photoperiod on the ovarian activity and on the secretion patterns of luteinizing hormone (LH) and prolactin, was studied in criollo goats. Two groups of 15 female goats were used (normal and reversed photoperiod). Each group contained 5 intact, 5 ovariectomized and 5 estradiol implanted ovariectomized goats. The goats were kept away from males and fed a constant nutritional plane. During the first year, the normal group stayed in a separate corral where the goats were exposed to the natural photoperiod for the region (22°58'N and 102°30'O). During the second year, they were housed in an artificially controlled photoperiod chamber, where they were exposed to two consecutive photoperiod cycles in which one year day length variations were compressed to fit in 6 months. The reversed group was kept in a controlled photoperiod chamber where they were exposed to as many light hours as the other group was kept in darkness. Day lengths ranged from 10 h 36 min to 13 h 24 min. The ovarian activity of the intact goats was determined through serum progesterone levels from blood samples collected twice weekly. Ovariectomized goats, with or without estradiol implants, were taken blood samples every 15 min during 6 hours in 4 weeks intervals, to determine the levels of the LH. Also, in 4 goats from each group, blood samples were taken 2 times a week to determine prolactin levels. The intact goats in normal group showed one seasonal reproductive cycle during the first year and two during the second year, while those of reversed group had four reproductive seasons. All the reproductive seasons were associated to shorter day lengths. The duration of the three reproductive seasons in the normal group were 58.2 ± 15.6 , 96.5 ± 8.1 and 64.5 ± 5.5 days respectively ($P > 0.05$). In the reversed group, the first season was significantly shorter ($P < 0.05$) that the second and the third seasons (28.0 ± 10.9 vs. 128.8 ± 44.3 and 81.3 ± 14.4). The average duration of anestrus was 238.8 ± 23.2 and 126.3 ± 18.8 days ($P < 0.05$) after the first and second reproductive seasons, in the goats of the normal group and 154.4 ± 52.5 , 170.8 ± 66.2 and 101.5 ± 36.1 days, after the first, second and third reproductive seasons in the reversed group ($P > 0.05$). In the normal group goats in LH concentrations tended to increase while day length decreased, and tended to decrease when day length increase. The presence of estradiol implants reduced the frequency of LH pulses and concentrations during long day lengths and showed no effect during short day lengths. The frequency and amplitude of the LH pulses and concentrations were higher in the goats without estradiol implants ($P < 0.01$). In the normal group prolactin concentrations were directly associated to day length. Linear correlation coefficient was higher ($P < 0.05$) during the first year ($r = 0.43$) than during the second ($r = 0.38$), in which the photoperiod cycles were compressed to 6 months. In the reversed group, prolactin concentrations decreased with the increase of day length during the first year ($r = -0.39$, $P < 0.05$) and showed no association during the second year ($r = -0.03$, $P > 0.05$). Prolactin concentrations varied according to environmental temperature. In the normal group during short day length, the correlation coefficients were $r = 0.43$ ($P < 0.05$) and $r = 0.31$ ($P < 0.05$) during the first and second years, respectively. In the reversed group, these coefficients were of $r = 0.42$ ($P < 0.05$) and $r = 0.47$, ($P < 0.05$) during the first and second years, respectively. This means that in this group, prolactin concentrations varied according to temperature and not according to day length. The results of this study show that the

reproductive cycles of criollo goats are seasonal and these cycles are governed by photoperiod and that they are independent from the availability of food. Prolactin secretion is associated with changes in day length, however, environmental temperature may affect prolactin secretion pattern.

Key words: Goats, photoperiod, luteinizing hormone, prolactin

CONTENIDO

	Página
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. REVISIÓN DE LITERATURA.....	4
2.1. Variaciones estacionales de la actividad reproductiva.....	4
2.1.1. Comportamiento reproductivo de la cabra en México.....	7
2.2. Efecto del fotoperíodo sobre el comportamiento reproductivo.....	10
2.2.1. Secreción de melatonina.....	10
2.2.2. Efecto del fotoperíodo sobre la secreción de GnRH y LH.....	12
2.2.2.1. Efecto de los estrógenos sobre la secreción de GnRH/LH.....	14
2.2.2.2. Efecto neuroendocrino del estradiol durante la época de anestro.....	14
2.2.2.3. Efecto neuroendocrino del estradiol durante la época reproductiva.....	22
2.2.3. Exposición a fotoperíodo artificial.....	24
2.2.4. Interferencia con la información fotoperiódica.....	28
2.2.4.1. Alteración en la transmisión del impulso del ojo a la glándula pineal.....	28
2.2.4.2. Efecto de la pinealectomía.....	29
2.2.4.3. Administración exógena de melatonina.....	29
2.2.5. Sitios de acción de la melatonina.....	32
2.3. Factores que influyen sobre la secreción de prolactina.....	33
2.3.1. Efecto del fotoperíodo y la melatonina sobre la secreción de prolactina.....	34
2.3.2. Efecto de los estrógenos sobre la secreción de prolactina.....	40
2.3.3. Efecto del estrés y la temperatura sobre la secreción de prolactina.....	40

2.3.4. Efecto de la lactancia sobre la secreción de prolactina.....	41
2.3.5. Regulación de la secreción de prolactina por la dopamina.....	42
2.4. Relación entre las secreciones de prolactina y gonadotropinas.....	43
2.5. Literatura citada.....	44
3. EFECTO DEL FOTOPERÍODO SOBRE LA CONCENTRACIÓN SÉRICA DE PROLACTINA EN LA CABRA CRIOLLA EN MÉXICO...	75
3.1. Resumen.....	75
3.2. Introducción.....	76
3.3. Material y Métodos.....	76
3.4. Resultados.....	78
3.5. Discusión.....	79
3.6. Literatura citada.....	81
4. EFECTO DEL FOTOPERÍODO SOBRE LA ESTACIONALIDAD REPRODUCTIVA DE LA CABRA CRIOLLA EN MÉXICO.....	90
4.1. Resumen.....	90
4.2. Introducción.....	90
4.3. Material y Métodos.....	92
4.4. Resultados.....	95
4.5. Discusión.....	98
4.6. Literatura citada.....	107
5. DISCUSIÓN GENERAL.....	126
5.1. Literatura citada.....	128
6. CONCLUSIONES.....	131

LISTA DE CUADROS

Cuadro	Título	Página
1	Coefficientes de correlación entre la concentración del logprolactina y las horas luz y la media de la temperatura ambiente en cabras criollas bajo fotoperíodo normal e invertido, en un ciclo de fotoperíodo de 1 año (primer período) y dos de 6 meses (segundo período) de duración.....	89
2	Características de las temporadas reproductivas en las cabras criollas con fotoperíodo normal.....	116
3	Características de las temporadas reproductivas en las cabras criollas con fotoperíodo invertido.....	117
4	Duración del anestro.....	118

LISTA DE FIGURAS

Figura	Título	Página
1	Variación estacional en la actividad ovulatoria de cabras cashmere Australianas a 29° S 150° E (Restal, 1992).....	6
2	Porcentaje de cabras criollas y Granadina ciclando en diferentes meses del año (Valencia <i>et al.</i> , 1990).....	9
3	Concentración de melatonina con relación a las horas oscuras del día, en el macho caprino (Delgadillo y Chemineau, 1992).....	11
4	Frecuencia y amplitud de los pulsos de hormona luteinizante en cabras Saanen ovariectomizadas, con y sin implante de estradiol (E2), en las temporadas reproductiva y de anestro (Chemineau <i>et al.</i> , 1988b).....	15
5	Intervalo entre los pulsos de LH (Media \pm EEM) de ovejas en anestro, ovariectomizadas y con aplicación de estradiol de 30 a 36 h y 9 días en distintas áreas hipotalámicas. (Gallegos Sánchez <i>et al.</i> , 1997).....	17
6	Porcentaje de células positivas a TH conteniendo Fos en las áreas hipotalámicas A14 y A15, en ovejas ovariectomizadas (ovx) y ovx + estrógenos durante el anestro y temporada reproductiva (Lehman <i>et al.</i> , 1996).....	19
7	Frecuencia de pulsos de hormona luteinizante (cada 4 h) en ovejas	

	tratadas con 6-hidroxidopamina (OH-DA), con y sin implante de estradiol, durante el anestro (Thiéry <i>et al.</i> , 1989).....	20
8	Amplitud de los pulsos de hormona luteinizante en ovejas ovariectomizadas (ovx), con y sin implante de estradiol (E2), antes y después de la aplicación de fenoxibenzamina. (Goodman <i>et al.</i> , 1996).....	23
9	Concentración sérica de hormona luteinizante en ovejas ovariectomizadas y con implante de estradiol bajo fotoperíodo normal, normal simulado, o mantenidas en fotoperíodo del solsticio de verano en forma continua (Robinson <i>et al.</i> , 1985).....	26
10	Concentración de melatonina en ovejas pinealintactas (-) y pinealectomizadas (...). Las muestras se tomaron antes (a) y después (b) de aplicar implantes subcutáneos de melatonina (Kennaway <i>et al.</i> , 1982b).....	30
11	Concentración de prolactina (Media \pm EEM) en cabras durante días largos y cortos. El incremento durante los días cortos coincidió con el aumento de la temperatura ambiente (von Brackel-Bodenhausen <i>et al.</i> , 1994).....	35
12	Concentración de prolactina con relación al comportamiento reproductivo y fotoperíodo en ovejas durante los primeros años de vida (Lincoln y Backer, 1995).....	36
13	Concentración de logprolactina, número de horas luz y temperatura ambiente en las cabras bajo fotoperíodo normal.....	86

14	Concentración de logprolactina, número de horas luz y temperatura ambiente en las cabras bajo fotoperíodo invertido.....	87
15	Concentración de logprolactina (-) con relación a la temperatura ambiente (...) en cabras bajo fotoperíodo normal e invertido.....	88
16	Promedios de cuadrados mínimos (\pm EEM) de la frecuencia de LH en cabras criollas ovariectomizadas con y sin implante de estradiol y número de cabras ovariointactas ciclando, bajo fotoperíodo normal..	119
17	Promedios de cuadrados mínimos (\pm EEM) de la frecuencia y concentración de LH en cabras criollas ovariectomizadas con y sin implante de estradiol y número de cabras ovariointactas ciclando, bajo fotoperíodo invertido.....	120
18	Concentración de progesterona en cabras criollas sin gestación y en fotoperíodo normal e invertido.....	121
19	Pulsos de hormona luteinizante en cabras criollas, con y sin implante de estradiol y en fotoperíodo normal.....	122
20	Pulsos de hormona luteinizante en cabras criollas, con y sin implante de estradiol y en fotoperíodo invertido.....	123
21	Concentración media (log) de hormona luteinizante (LH) en cabras criollas, con y sin implante de estradiol y en fotoperíodo normal...	124
22	Concentración media (log) de hormona luteinizante en cabras	

criollas, con y sin implante de estradiol y en fotoperíodo invertido.

125

1. INTRODUCCIÓN

Los animales con reproducción estacional, como los ovinos y caprinos, con el fin de asegurar la supervivencia de su descendencia, y por consiguiente de su especie, enfrentan las condiciones del medio ambiente con una estrategia reproductiva bien definida: se han seleccionado por la época del año más favorable para sus partos, los cuales generalmente ocurren en la primavera, donde encuentran el clima y la disponibilidad de alimentos adecuada para el desarrollo de sus recién nacidos (Bronson y Heideman, 1994). En la programación de su actividad reproductiva, los animales utilizan el fotoperíodo (Goodman, 1994), el cual también tiene efectos sobre la secreción de prolactina, hormona que se relaciona con la lactancia (Akers *et al.*, 1981; Gow *et al.*, 1983; Hart y Morant, 1980) y el crecimiento del pelaje (Klören y Norton 1995; Lincoln 1986, 1990).

En la cabra la gestación dura 5 meses (Lindsay, 1991) por lo que para parir en la primavera debe quedar gestante durante el otoño del año anterior. La reducción en la duración del día que se presenta durante el otoño, le sirve como señal para que se presenten ciclos estrales fértiles (Goodman, 1994).

La información luminosa es captada inicialmente por la retina, desde donde el impulso se transmite por vía nerviosa hasta la glándula pineal, la que produce o deja de producir melatonina en respuesta a la percepción de luz y oscuridad (Malpoux *et al.*, 1997). Esta hormona solamente se secreta durante las horas de oscuridad (Bittman *et al.*, 1983a), por lo que existe mayor cantidad de melatonina circulante en los días con más cantidad de horas de oscuridad y menor número de horas luz (días cortos), como los que se presentan en el otoño e invierno. La secreción de melatonina disminuye en los días con menos horas de oscuridad (días largos), como los que se presentan en la primavera y el verano.

A través de mecanismos que aún no se conocen con precisión, los cambios en el patrón de secreción de melatonina que se producen en las distintas épocas del año afectan la

secreción pulsátil de la hormona liberadora de las gonadotropinas (GnRH), la que a su vez influye sobre la secreción de gonadotropinas por el lóbulo anterior de la hipófisis (Evans *et al.*, 1995; Padmanabhan *et al.*, 1997). En los ovinos y caprinos durante el otoño se produce un incremento de la frecuencia de pulsos de estas hormonas, lo que estimula el crecimiento folicular en los ovarios y, como consecuencia, la secreción de estrógenos (Greenwald y Roy, 1994). Estos últimos actúan a nivel hipotalámico para estimular la secreción preovulatoria de GnRH (Clarke, 1988; Evans *et al.*, 1997; Moenter *et al.*, 1990, 1993), la cual a su vez estimula la secreción preovulatoria de la LH necesaria para que se produzca la ovulación. Durante la primavera, al reducirse la duración del período diario de oscuridad, se produce una disminución en la secreción de melatonina, lo que de alguna manera provoca que el hipotálamo aumente la sensibilidad a la retroalimentación negativa de los estrógenos sobre la secreción tónica de la GnRH (Karsch *et al.*, 1987, 1993), lo que evita que se presente el concierto hormonal antes descrito que conduce a la ovulación, y así la hembra permanece en un período anovulatorio sin ciclos estrales (anestro).

Además de sus efectos sobre la secreción de hormonas reproductivas, la melatonina actúa sobre la pars tuberalis de la pituitaria, inhibiendo la secreción de la prolactina. Por lo tanto, la secreción de prolactina aumenta en los días largos, en respuesta a la reducción del período de secreción de melatonina (Malpaux *et al.*, 1995). La prolactina se relaciona con la lactancia (Hart y Morant, 1980), reposición del pelo, y crecimiento de los cuernos en los animales con reproducción estacional (Dicks *et al.*, 1994; Lincoln y Backer, 1995). El aumento en la temperatura ambiente que se presenta durante la primavera también contribuye a la secreción de la prolactina (von Brackel-Bodenhausen *et al.*, 1994).

El conjunto de estos eventos endócrinos contribuye a la supervivencia de los descendientes de los animales con reproducción estacional. En la época de pariciones, los factores del medio ambiente contribuyen a incrementar la producción de prolactina, lo que favorece la producción de leche para la alimentación del recién nacido. Además, los animales permanecen en anestro y se realiza la muda o caída del pelo. Al aproximarse el invierno, con

la reducción de las horas luz del día, se presenta la época de concepciones y el rebrote del pelo; esto último les permite soportar temperaturas bajas y desarrollar la gestación.

Los cambios en la duración del fotoperíodo a lo largo del año son mayores entre más alejado se encuentre un sitio del ecuador, por lo que en teoría la influencia del fotoperíodo podría disminuir conforme se reduce la latitud. Por esta razón, diversos autores han sostenido que los animales que se explotan en las zonas tropicales no presentan estacionalidad reproductiva, y tienen la capacidad de concebir durante todo el año. Sin embargo, en estudios realizados en México se ha demostrado que las cabras criollas procedentes de latitudes tropicales sí presentan estacionalidad reproductiva similar a la que existe en otras razas de cabras (Valencia *et al.*, 1986) y que dicha estacionalidad es independiente a la nutrición (Valencia *et al.*, 1990), lo que sugiere fuertemente que su reproducción podría estar siendo regulada por el fotoperíodo.

El objetivo del presente trabajo fue determinar si los cambios en la duración del fotoperíodo, de magnitud equivalente a los que se presentan en la latitud de Zacatecas, México, tienen efectos sobre la secreción de LH y prolactina en cabras ovariectomizadas e implantadas con estradiol, y sobre la presencia de ciclos estrales en cabras intactas. Para ello, los animales experimentales fueron expuestos a fotoperíodos artificiales normales e invertidos, en ciclos de 6 o 12 meses de duración.

2. REVISIÓN DE LITERATURA.

El medio ambiente influye sobre el comportamiento reproductivo de los animales: el fotoperíodo, la nutrición, el medio social y la raza se relacionan con la estacionalidad reproductiva. El efecto del fotoperíodo depende de la latitud; es mayor en los hemisferios y menor alrededor del ecuador. La influencia de la nutrición generalmente se marca en la temporada de lluvias en los animales que se mantienen en pastoreo. El inicio de la actividad reproductiva puede ser estimulado por la presencia de individuos del sexo opuesto, y algunas razas, independientemente de los factores del medio ambiente, son más estacionales que otras. En este apartado se discutirán las variaciones estacionales en la actividad reproductiva de los pequeños rumiantes, poniendo énfasis en los efectos del fotoperíodo sobre el funcionamiento del eje hipotálamo-hipófisis-ovario.

2.1. VARIACIONES ESTACIONALES DE LA ACTIVIDAD REPRODUCTIVA.

Las cabras son poliéstricas estacionales; alternan periodos de actividad reproductiva con periodos anovulatorios (anestro). El fotoperíodo se relaciona con la estacionalidad reproductiva; las cabras presentan ciclos estrales sucesivos durante los días con menor cantidad de horas luz (días cortos), como ocurre del principio del otoño al final del invierno, y se mantienen en anestro en los días con aumento de luminosidad (días largos), como sucede de la parte media de la primavera a la parte media del verano. El resto del tiempo se considera como periodos de transición (Shelton, 1978). Por lo tanto, las cabras generalmente conciben durante el otoño y tiene sus partos en la primavera. Las cabras que se mantienen sin gestación presentan un comportamiento reproductivo bien definido, con ciclos estrales desde el inicio del otoño hasta el final del invierno (Mohammad *et al.*, 1984; Shelton, 1978). Lucaroni *et al.* (1996) estudiaron el comportamiento reproductivo de las cabras Maltese, Ionica, Garganica y Damascus en explotaciones localizadas de 40° a 42° N. Las hembras iniciaron la temporada reproductiva en promedio el 5 de octubre y dejaron de ciclar el 25 de febrero, por lo que tuvieron una época reproductiva de 143 días.

Sin embargo, se considera que en general, la estacionalidad se reduce conforme el lugar de origen de los animales se aproxima al ecuador (Chemineau, 1992); así, en latitudes más cercanas a la zona tropical (25-40°) se han encontrado variaciones en la influencia del fotoperiodo sobre el comportamiento reproductivo. Las cabras Cashmere Australianas a 28° 48' S muestran actividad ovárica de abril a agosto (correspondiente a otoño-invierno en el hemisferio sur) y el resto del año permanecen en anestro (Figura 1, Restal, 1992). Otras hembras han demostrado estacionalidad moderada, es decir, una temporada reproductiva más larga relacionada con el fotoperiodo. En un estudio con cabras españolas que se mantuvieron sin gestación en el sur de los Estados Unidos de Norteamérica (31° N), la mayoría de las hembras ovularon de julio a enero, y la época de anestro se limitó a marzo y abril (Shelton, 1991). Las cabras nativas de la India, en la parte del territorio que se encuentra al norte del trópico de Cáncer, presentan ciclos durante la mayor parte del año, pero continúan teniendo la mayor concentración de actividad reproductiva durante la época de días cortos (Agrawal *et al.*, 1992). Otros animales han demostrado una aparente capacidad para reproducirse durante todo el año. Las cabras Liaoning Cashmere en China presentan dos épocas de concepciones, una en junio y la otra de octubre a diciembre (Heng y Ning, 1996), mientras que a las cabras lecheras Jhakrana en la India, a 26° N, se les maneja con dos temporadas reproductivas, una de abril a mayo y la otra de septiembre a octubre, lo que indica la baja influencia del fotoperiodo (Singh y Khan, 1996). También se ha informado que las cabras Shiba en Japón, a 38° N, pueden concebir durante todo el año (Mori *et al.*, 1984).

En la mayoría de los rebaños caprinos de la zona tropical los animales se mantienen en pastoreo, y no se practica la separación de sexos, por lo que los machos interactúan con las hembras en cualquier momento. Por lo tanto, las cópulas se realizan en todos los celos de las hembras. En estas regiones generalmente se producen concepciones y partos en cualquier época del año, aunque con algunas tendencias estacionales que en ocasiones se consideran independientes al fotoperiodo, y más relacionadas con otros factores del medio ambiente, como la disponibilidad de alimentos. Esto se ha observado en las cabras Creole de la Isla

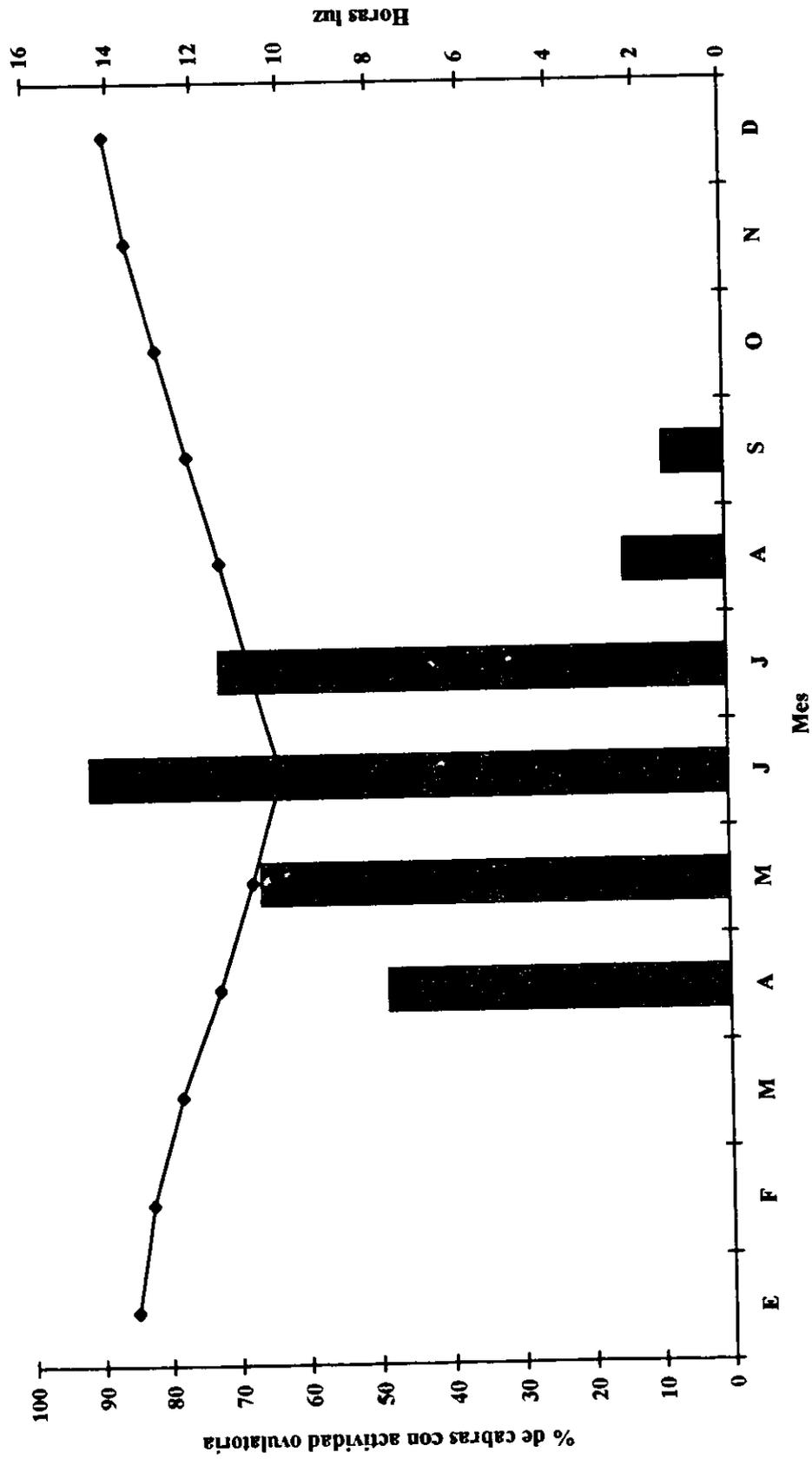


Figura 1. Variación estacional en la actividad ovulatoria de cabras cashmere Australianas a 29°S 150°E (Restal, 1992)

Guadalupe en las Antillas Francesas (Chemineau y Xandé, 1982), y en las nativas de Zimbabwe (Llewelyn *et al.*, 1993), Bangladesh (Amhed, 1992) y la India (Agarwal *et al.*, 1992). En Brasil, en un rebaño compuesto de diferentes razas, el 71.9% de los partos se presentó de enero a octubre (Traldi *et al.*, 1992), y en otro trabajo donde se estudiaron durante 3 años, 5 granjas localizadas muy cerca del ecuador (de 3° a 4° S), la proporción de cabras que parieron por mes fue de 5.8% en la temporada de lluvias y 10.1% en la época de sequía (Foote *et al.*, 1988). En Nigeria, estudios realizados con material de rastro a 11° N indican la presencia de actividad ovárica durante todo el año, pero con mayor concentración de junio a septiembre (Hambolu y Ojo, 1985), y con mayor incidencia de concepciones en julio y agosto (Ojo, 1996). Las cabras en la zona tropical frecuentemente conciben cuando mejora su estado nutricional, por lo que esta temporada frecuentemente se asocia con la época de lluvias (Argawal *et al.*, 1992; Hambolu y Ojo, 1985; Ojo, 1996). La mayoría de las cabras mantenidas sin gestación y con alimentación homogénea ovularon durante todos los meses del año en la Isla Guadalupe (Chemineau, 1986) y en el noreste de Brasil (Foote, 1991).

2.1.1. COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO DE LA CABRA EN MÉXICO.

Pese a que la República Mexicana se localiza entre los paralelos 33° y 15° N, con una parte de su territorio al norte y otra al sur del trópico de Cáncer, las cabras han mostrado estacionalidad reproductiva bien definida. En un estudio con cabras Nubia localizadas al norte del país, entre los 31° 50' y 32° 24' N, se detectaron calores a lo largo del año utilizando machos vasectomizados para evitar la interferencia de gestaciones, encontrándose actividad reproductiva de agosto a enero en más del 80% de las hembras; el porcentaje de hembras ciclando se redujo en los meses de transición (febrero y marzo), para después caer en anestro que se extendió de abril a julio (Correa *et al.*, 1992). Estos resultados coinciden con la ocurrencia natural de gestaciones en hatos caprinos en los que los machos permanecen continuamente con las hembras. Así, en un rebaño de cabras Alpina, Nubia, Granadina, y sus cruzas, localizado a 19° 40' N, y mantenido con empadre libre, las hembras

concebieron durante todo el año, excepto de febrero a abril (Arbiza y De Lucas, 1991). En Tlahualilo, Dgo., del 93% al 97% de los partos de las cabras Toggenburg, Nubia, Alpino Francesa y Granadina se presentaron de diciembre a junio, lo que significa que las hembras concibieron de julio a enero (Sánchez *et al.*, 1984).

También se ha estudiado el comportamiento reproductivo de la cabra criolla en México. Esas cabras son descendientes de las que llegaron con los españoles a partir del segundo viaje de Cristóbal Colón (Mellado, 1997) y actualmente son las de mayor población en la República Mexicana (Galina y Juárez, 1982). En diversos estudios que se han realizado por medio del examen en material de rastro (Avila *et al.*, 1991; Pañeda *et al.*, 1987; Trejo, 1993; Valencia *et al.*, 1986), así como por detección de celos (Benavides *et al.*, 1983; Gutiérrez, 1979; Rios *et al.*, 1987) en la región comprendida entre los 28° y 19° N, se ha encontrado un comportamiento estacional, con actividad reproductiva de julio a diciembre, y anestro entre enero y abril.

En varios de estos trabajos se ha sugerido que la estacionalidad reproductiva en estas regiones puede deberse a efectos nutricionales. Sin embargo, existen evidencias experimentales de que las variaciones reproductivas son independientes a la nutrición. Así, en un estudio realizado con hembras Nubia mantenidas con alimentación adecuada durante todo el año a 25° 30' N se encontró que, aunque hubo concepciones durante todo el año, estas se concentraron entre octubre y diciembre, y casi no ocurrieron en los primeros meses del año (Mellado *et al.*, 1991). En un estudio más controlado, en el cual se siguió mediante determinaciones de progesterona la actividad ovárica de cabras criollas y Granadinas mantenidas en ausencia de machos y con alimentación constante a 19° N, se encontró una clara disminución en el porcentaje de hembras ciclando en los primeros meses del año (Figura 2, Valencia *et al.*, 1990).

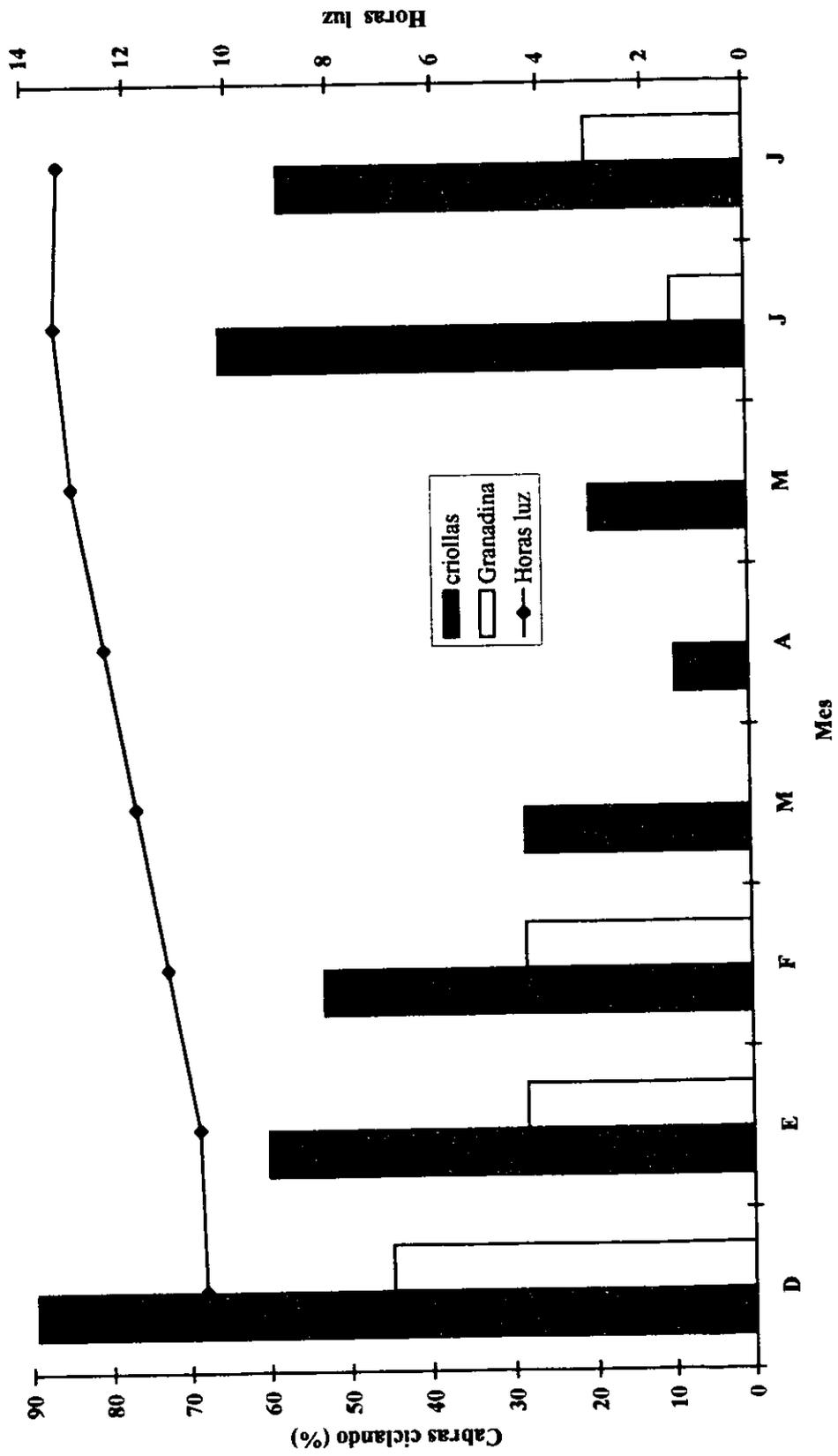


Figura 2. Porcentaje de cabras criollas y Granadina ciclando en diferentes meses del año (Valencia *et al.*, 1990)

2.2. EFECTO DEL FOTOPERÍODO SOBRE EL COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO.

El fotoperíodo influye sobre la estacionalidad reproductiva de los animales a través de la secreción de melatonina. Esta hormona solo se secreta durante las horas oscuras del día (Arendt, 1998). Durante los días cortos el período de secreción de melatonina dura más tiempo, lo que en ovejas y cabras se relaciona con actividad reproductiva (Chemineau, 1992; Malpaux *et al.*, 1997). Existen varios métodos para modificar artificialmente los patrones de melatonina circulantes: a) modificando las horas luz del día, b) alterando la transmisión del impulso nervioso en su trayecto hacia la glándula pineal y c) administrando melatonina exógena, entre otros métodos.

2.2.1. SECRECIÓN DE MELATONINA

En los mamíferos, la secreción de melatonina presenta un ritmo circadiano, se reduce durante las horas de luz y se eleva durante la noche (Devenson *et al.*, 1992; D'Occhio y Suttie, 1992; Fitzgerald y Schmidt, 1995; Malpaux *et al.*, 1987; Robinson y Karsch, 1987; Rollag y Niswender, 1976; Stanisiewski *et al.*, 1988). En la cabra, las concentraciones sanguíneas de melatonina son indetectables durante las horas luz del día, se incrementan al oscurecer y permanecen elevadas (de 50 a 120 pg/ml) hasta el amanecer del día siguiente (Maeda *et al.*, 1984). Por lo tanto, el período de secreción varía de acuerdo al número de horas luz del día (Delgadillo y Chemineau, 1992, Figura 3), y como consecuencia, varía de acuerdo a la época del año; es más prolongado en las épocas de días cortos y reducido en las épocas de días largos (Picazo González y Lincoln, 1994). El fotoperíodo influye sobre la secreción de melatonina a través de un mecanismo neuroendócrino.

El estímulo del fotoperíodo es captado en la retina del ojo, de donde pasa sucesivamente al núcleo supraquiasmático del hipotálamo, ganglio cervical superior y glándula pineal. La retina actúa como fotorreceptor, registrando la presencia o ausencia de

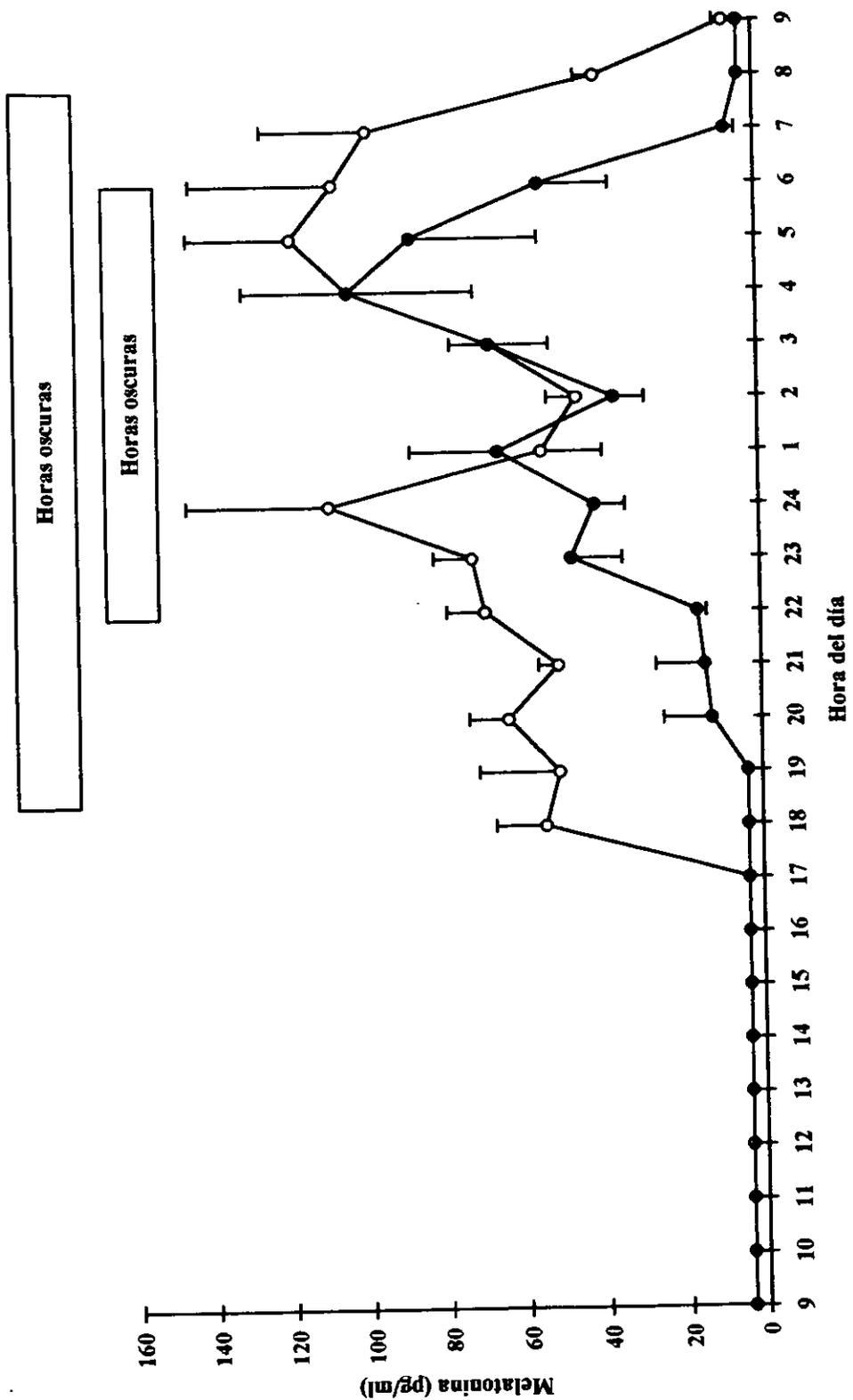


Figura 3. Concentración de melatonina con relación a las horas oscuras del día, en el macho caprino (Delgadillo y Chemineau, 1992)

luz, el núcleo supraquiasmático actúa como reloj biológico interno, regulando el ritmo circadiano endógeno; y la glándula pineal sirve como traductor, convirtiendo la información neural en una señal hormonal (Bittman *et al.*, 1983^a; Lincoln, 1984; Malpaux *et al.*, 1997). Los efectos del fotoperíodo pueden modificarse alterando artificialmente la duración de los días (Almeida y Lincoln, 1984), o bien interfiriendo con la transmisión del impulso al nivel del ojo (Legan y Karsch, 1983), del núcleo supraquiasmático (Jackson *et al.*, 1986; Prekop y Domanski, 1980), del ganglio cervical superior (Maeda *et al.*, 1986), o de la glándula pineal (Bittman y Karsch, 1984). Los cambios en el patrón de secreción de melatonina influyen sobre la secreción de las hormonas luteinizante y prolactina. La secreción de melatonina durante más tiempo, como ocurre en los días cortos, permite la liberación pulsátil de la hormona luteinizante en los pequeños rumiantes (Lincoln y Maeda, 1992^a; Malpaux *et al.*, 1993). En cambio, el menor período de secreción de melatonina característico de los días largos estimula la liberación de prolactina (Daveau *et al.*, 1994; Munro *et al.*, 1980; Prandi *et al.*, 1988). Debido a los efectos del fotoperíodo sobre la secreción de melatonina, se establece un ritmo circanual en la secreción de LH y prolactina, a lo cual se debe que los animales con reproducción estacional presenten ciclos estrales en una época y anestro en otra, así como variaciones en la concentración de prolactina a través del año. Los mecanismos neuroendócrinos mediante los cuales la melatonina ejerce su efecto sobre la secreción de prolactina son distintos a los que utilizan para influir sobre la secreción de LH (Lincoln y Maeda, 1992^{a,b}; Lincoln, 1994; Lincoln y Clarke, 1994^b, 1995).

2.2.2. EFECTO DEL FOTOPERÍODO SOBRE LA SECRECIÓN DE GNRH Y LH.

La programación de la temporada reproductiva en los animales con comportamiento estacional depende de la duración de la gestación. La oveja y la cabra, con sus 5 meses de preñez, deben concebir en el otoño, cuando se reduce la cantidad de horas luz del día, para poder presentar sus partos en la primavera. Después del parto, estas hembras permanecen en anestro hasta el otoño siguiente, cuando el fotoperíodo vuelve a reducirse.

En la oveja y en la cabra la época de anestro se debe a que la exposición a días largos provoca una aumentada sensibilidad hipotalámica a la retroalimentación negativa de los estrógenos, lo que provoca que la GnRH y la LH no se secreten con la suficiente frecuencia para permitir el desarrollo de folículos preovulatorios (Chemineau *et al.*, 1988a; Goodman, 1994; Karsch *et al.*, 1993).

En contraste, durante la exposición a días cortos, con mayor período de secreción de la melatonina, se establece la temporada reproductiva porque se reduce el efecto de la retroalimentación negativa del estradiol sobre la secreción de GnRH hipotalámica (Arendt *et al.*, 1983; Karsch *et al.*, 1988; Kennaway *et al.*, 1982^a), y como consecuencia aumenta la frecuencia de secreción de LH hipofisiaria, lo que no ocurre en los días largos. Los cambios en la frecuencia de los pulsos de GnRH provocan cambios correspondientes en la secreción de LH tanto en la temporada de anestro como en la reproductiva (Viguié *et al.*, 1995a). Como resultado, se establece una mayor frecuencia de pulsos de estas hormonas en los días cortos que en los largos (Barrel *et al.*, 1992). Diversos estudios han demostrado que en la cabra el incremento de la frecuencia de secreción de GnRH y LH conduce, a través del concierto hormonal en el eje hipotálamo hipófisis gónada, a la ovulación, la reducción de la frecuencia conduce al anestro. Así, Sutherland (1987), trabajando con cabras ovariectomizadas e implantadas con estradiol encontró 8.8 pulsos de LH (en 8 horas) en la temporada reproductiva de cabras Angora cruzadas, y sólo 1.7 pulsos en la época de anestro. Chemineau *et al.* (1988b) encontraron 9 pulsos en 6 horas durante la exposición a días cortos, y 4.1 pulsos en el mismo período durante la exposición a días largos en cabras Saanen. Mori *et al.* (1987) estudiaron la concentración de la hormona luteinizante en cabras Shiba ovariectomizadas portando un implante de estradiol, y encontraron que la concentración de la hormona fue menor en las hembras mantenidas en días largos.

La mayoría de los efectos de la melatonina sobre la secreción de LH parecen ser debidos a un efecto sobre la secreción de GnRH, ya que la melatonina no altera la respuesta hipofisiaria a la presencia de GnRH (Robinson *et al.*, 1986)

2.2.2.1. EFECTO DE LOS ESTROGENOS SOBRE LA SECRECIÓN DE GnRH/LH.

Los estrógenos ejercen retroalimentación negativa sobre la secreción tónica de la GnRH en el hipotálamo. Las ovejas ovariectomizadas, sin la influencia de los estrógenos, presentan una elevada frecuencia y amplitud de los pulsos de GnRH y de LH (Karsch *et al.*, 1993). Cuando a estas hembras ovariectomizadas se les coloca un implante de 17β estradiol, para evaluar el efecto de una concentración constante de estrógenos (Legan *et al.*, 1977), se hacen evidentes los efectos estacionales, ya que la presencia de estradiol durante la época de anestro provoca una disminución en la frecuencia y amplitud de la secreción de pulsos de LH (Legan y Karsch, 1980) y GnRH (Karsch *et al.*, 1993). En cambio, durante la época reproductiva la presencia de estradiol solamente reduce la amplitud, pero no la frecuencia de los pulsos de GnRH (Karsch *et al.*, 1993) y LH (Goodman *et al.*, 1982; Joseph *et al.*, 1992). En la cabra el control neuroendócrino de la estacionalidad reproductiva parece ser ligeramente diferente al de la oveja. Chemineau *et al.* (1988b) encontraron que la presencia de estradiol provoca un aumento en la amplitud de los pulsos de LH tanto en la época de anestro como en la época reproductiva. Sin embargo, el efecto principal continúa siendo una marcada disminución de la frecuencia de secreción de LH en cabras expuestas a estradiol durante la época de anestro, lo que no ocurre en la época reproductiva. La información se puede observar en la Figura 4.

2.2.2.2. EFECTO NEUROENDOCRINO DEL ESTRADIOL DURANTE LA ÉPOCA DE ANESTRO

Durante el anestro disminuye la frecuencia de los pulsos de secreción tónica de GnRH, y como consecuencia de LH (Goodman *et al.*, 1982; Goodman y Meyer, 1984; Karsch *et al.*, 1993; Legan y Karsch, 1980). Sin embargo, el efecto del estradiol no es directo sobre las neuronas secretoras de GnRH, ya que éstas no tienen, o muy pocas tienen, receptores para estrógenos (Herbison *et al.*, 1993; Lehman *et al.*, 1993; Lehman y Karsch,

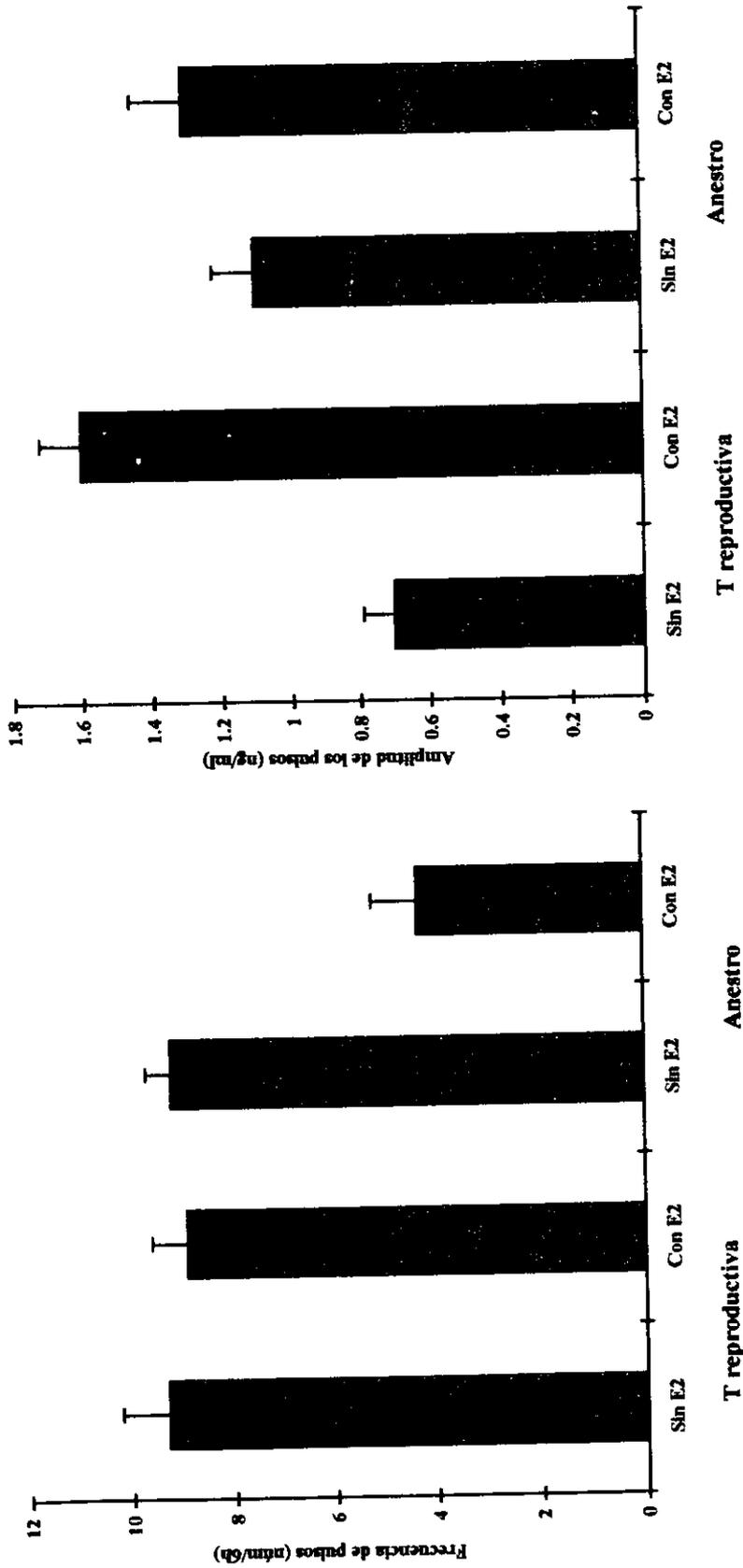


Figura 4. Frecuencia y amplitud de los pulsos de hormona luteinizante en cabras Saanen ovariectomizadas, con y sin implante de estradiol (E2), en las temporadas reproductiva y de anestro

(Chemineau *et al.*, 1988b)

1993). El efecto de los estrógenos es mediado a través de interneuronas, es decir, neuronas que producen neurotransmisores.

Las catecolaminas participan en este proceso. La dopamina actúa como intermediario en la retroalimentación negativa del estradiol sobre la secreción de LH (Thiéry y Gallegos Sánchez, 1997). Así, la inyección endovenosa de pimozide, antagonista de la dopamina, incrementó significativamente la frecuencia de los pulsos de LH tanto en las ovejas ovariectomizadas tratadas con un implante de estradiol como en ovejas ovario-intactas durante el anestro (Meyer y Goodman, 1985; Meyer, 1987). Los estrógenos influyen sobre el núcleo A15 (y probablemente sobre el A14) del hipotálamo para estimular la secreción de dopamina; esta última inhibe la secreción de GnRH en la eminencia media (Thiéry *et al.*, 1995; Thiéry y Gallegos Sánchez, 1997).

Los estrógenos actúan sobre los cuerpos celulares de las neuronas del núcleo A15 en el área lateral retroquiasmática, y probablemente también en el núcleo A14 situado en la parte posteroventral del área preóptica del hipotálamo, para estimular la secreción de dopamina y, por consiguiente, ejercer retroalimentación negativa sobre la secreción tónica de GnRH (Thiéry *et al.*, 1995). La infusión intracerebral de estradiol por medio de microdiálisis (Gallegos Sánchez *et al.*, 1996), y la aplicación de microimplantes en el núcleo A15 (Gallegos Sánchez *et al.*, 1997) en ovejas ovariectomizadas, incrementó el intervalo entre los pulsos (disminuyó la frecuencia) de LH en la época de anestro (Figura 5), lo que demostró la influencia del estradiol sobre estas neuronas (Gallegos Sánchez *et al.*, 1997) a pesar de que no tienen receptores para estradiol (Lehman y Karsch, 1993). La aplicación de microimplantes en otras áreas hipotalámicas (preóptica, lateral preóptica, hipotálamo ventrolateral, ventromedial y posterior periventricular) no alteró la secreción de LH (Figura 5, Gallegos Sánchez *et al.*, 1997). El efecto de los estrógenos también se ha estudiado por medio de la actividad neuronal. Lehman *et al.* (1996) encontraron mayor influencia de los estrógenos sobre la activación de las células dopaminérgicas en los núcleos A14 y A15 durante el anestro de ovejas ovariectomizadas tratadas con un implante de estradiol. Esto no

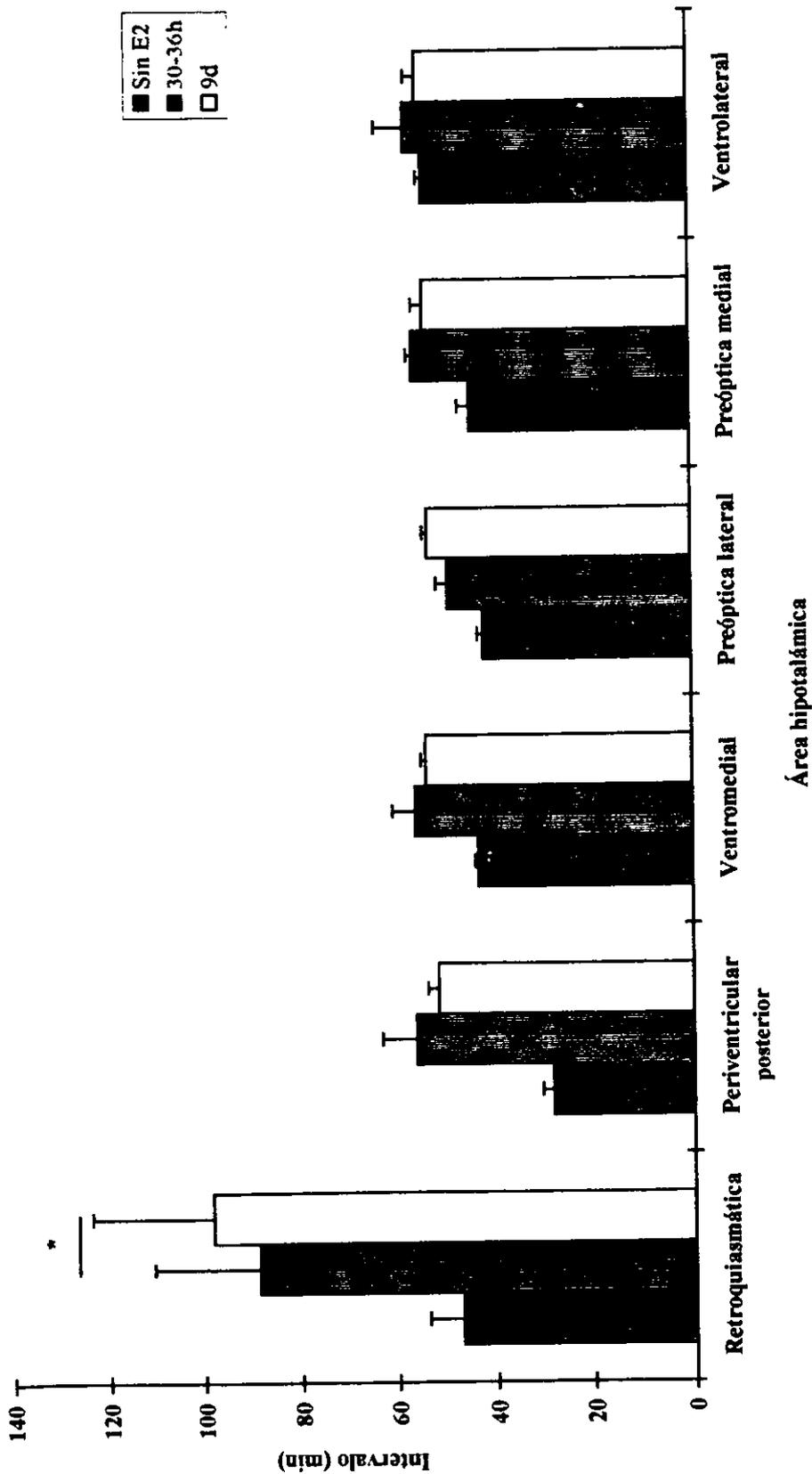


Figura 5. Intervalo entre los pulsos de LH (Media \pm EEM) de ovejas en anestro, ovariectomizadas y con aplicación de estradiol de 30-36 h y 9 días en distintas áreas hipotalámicas. *P<0.03 en comparación sin E2 (Gallegos Sánchez *et al.*, 1997)

se presentó durante la temporada reproductiva (Figura 6). La activación neuronal se determinó por medio de la concentración de tirosina hidroxilasa (enzima limitante en la biosíntesis de las catecolaminas) y por la expresión del producto génico inmediato c-fos. Este se ha utilizado para marcar la activación neuronal (Curran y Morgan, 1985; Sagar *et al.*, 1988).

La dopamina de los grupos celulares A14 y A15 inhibe la secreción de la GnRH, esto se ha demostrado mediante la destrucción de las neuronas dopaminérgicas de estos grupos celulares por medio de neurotoxinas y radiofrecuencia. Thiéry *et al.* (1989) estudiaron el efecto de la 6-hidroxidopamina (neurotoxina específica para catecolaminas) en el núcleo A15 de ovejas ovariectomizadas, con y sin implante de estradiol, durante el anestro. En las hembras bajo la influencia del estradiol previamente tratadas con 6-hidroxidopamina no se redujo la frecuencia de los pulsos de LH como ocurrió en el grupo sin tratamiento. En las hembras sin implante de estradiol la frecuencia de secreción de LH permaneció elevada independientemente del tratamiento con 6-hidroxidopamina (Figura 7). La lesión de los grupos A14 y A15 por medio de radiofrecuencia en ovejas ovariectomizadas y tratadas con pimozide (antagonista de la dopamina) bloqueó parcialmente la habilidad de los estrógenos para inhibir y la del pimozide para mantener la secreción tónica de la LH. El efecto fue parcial porque se eliminó aproximadamente la mitad de las células dopaminérgicas (Havern *et al.*, 1994).

La dopamina inhibe la secreción del GnRH a nivel de la eminencia media del hipotálamo (Viguié *et al.*, 1996, 1997). La frecuencia de los pulsos de LH en ovejas ovariectomizadas en anestro se mantuvo elevada mediante la aplicación de pimozide en esta parte del hipotálamo (Havern *et al.*, 1991). En la eminencia media, la concentración de dopamina (Thiéry *et al.*, 1989) y la actividad de la tirosina hidroxilasa (Gayraud *et al.*, 1994) varían de acuerdo a la cantidad de horas luz del día, se incrementan durante los días largos, lo que coincide con la disminución de la frecuencia pulsátil de LH (Viguié *et al.*, 1997), y se reducen en la temporada reproductiva (Viguié *et al.*, 1994). Por lo tanto, con la inactivación

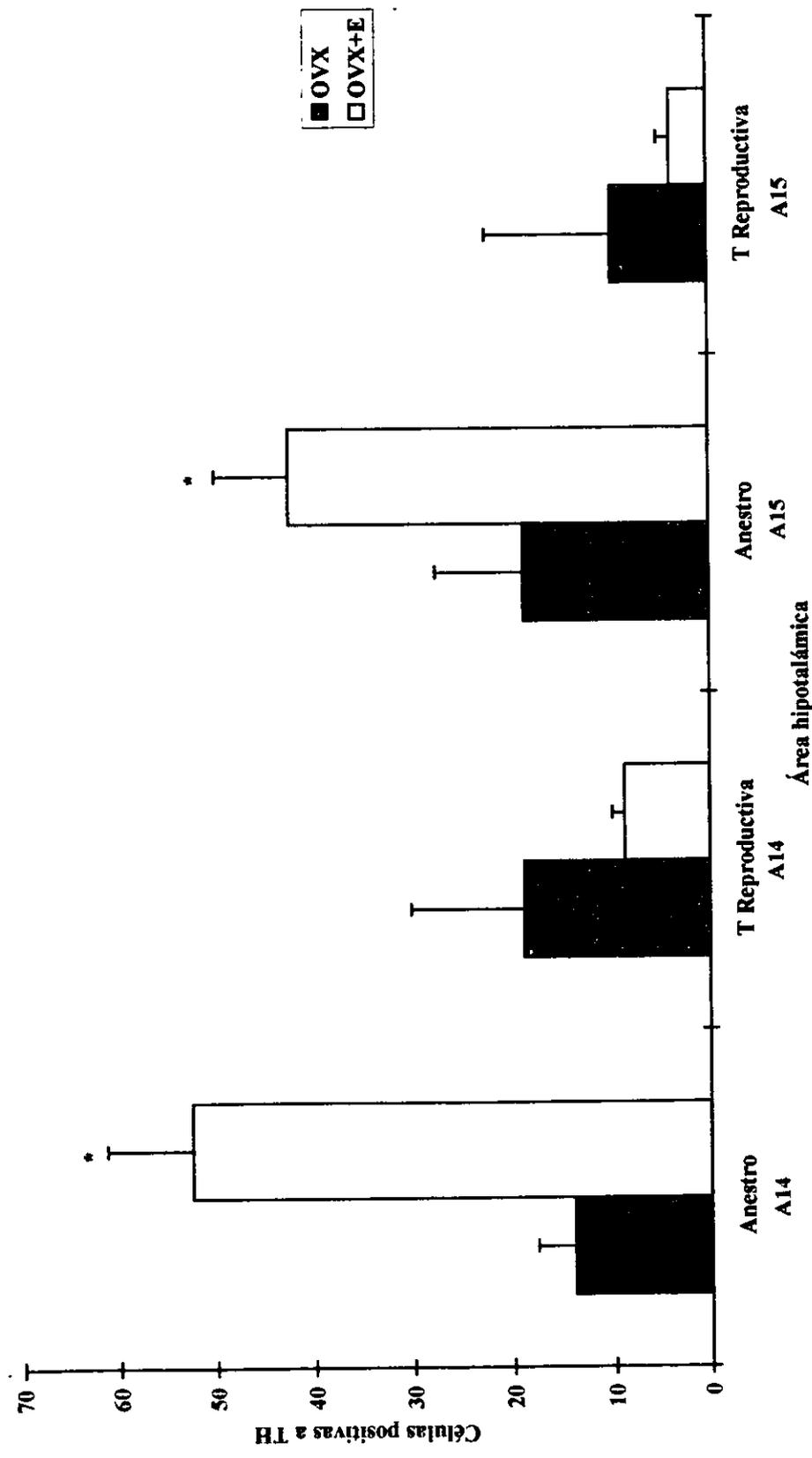
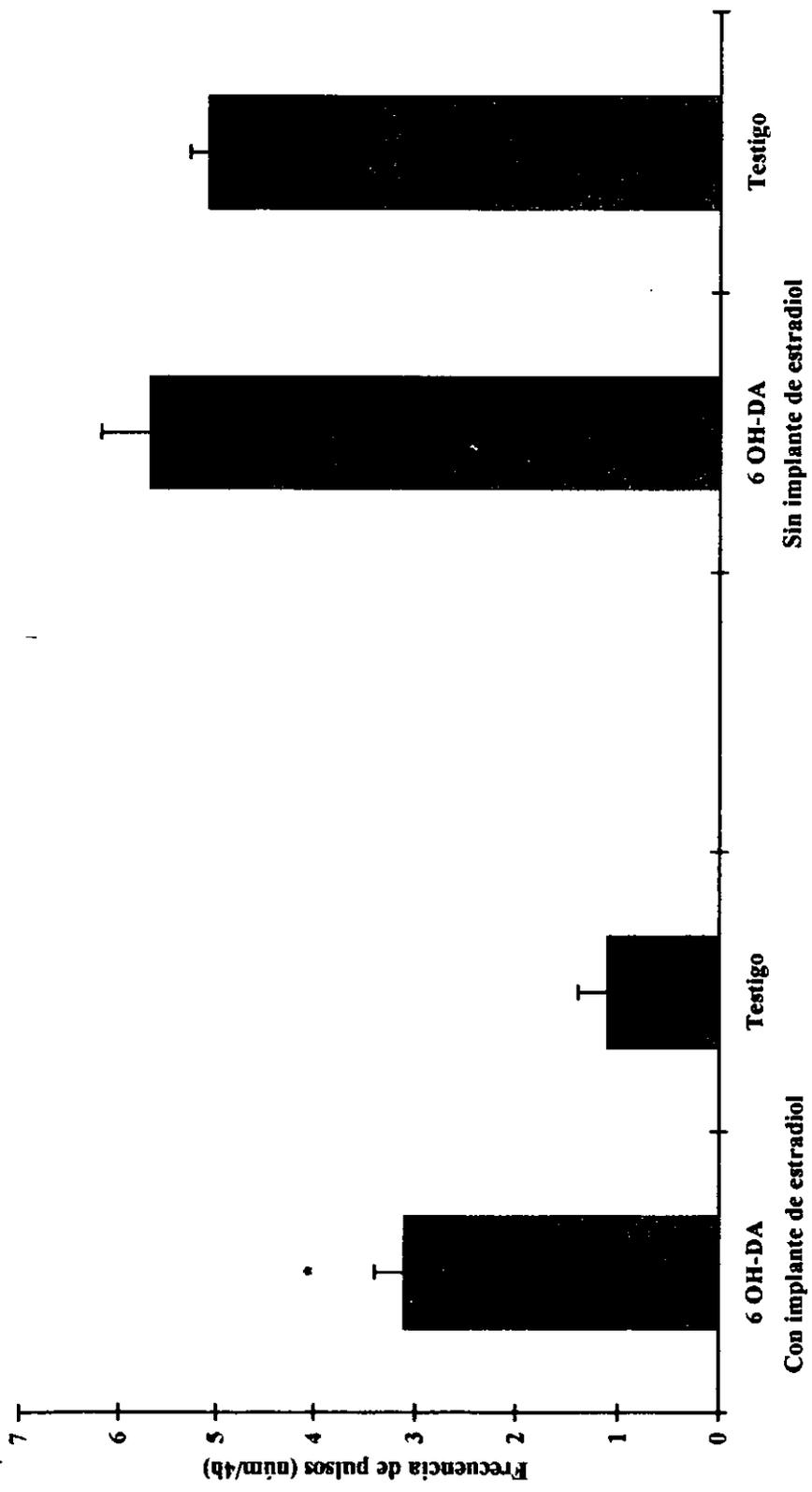


Figura 6. Porcentaje de células positivas a TH conteniendo Fos en las áreas hipotalámicas A14 y A15, en ovejitas ovariectomizadas (ovx) y ovx + estrógenos durante el anestro y temporada reproductiva *P<0.05 en comparación con ovx (Lehman *et al.*, 1996)



*P<0.01, en comparación con su grupo testigo.

Figura 7. Frecuencia de pulsos de hormona luteinizante (cada 4 h) en ovejas tratadas con 6-hidroxiopamina (OH-DA), con y sin implante de estradiol, durante el anestro (Thiéry *et al.*, 1989)

de la tirosina hidroxilasa durante el anestro de la oveja se debería esperar que la frecuencia de los pulsos de LH permaneciera elevada. Esto fue lo que ocurrió cuando Viguié *et al.* (1995b) aplicaron α -metil-p-tirosina (inhibidor específico de la tirosina hidroxilasa) en ovejas mantenidas en días largos, ovariectomizadas y portando un implante de estradiol. La infusión de este producto evitó la reducción de la frecuencia de los pulsos de LH. Las porciones terminales de las neuronas secretoras de GnRH y las de las neuronas dopaminérgicas se encuentran muy cercanas entre sí en la eminencia media del hipotálamo en la oveja, estableciendo sinapsis funcionales (Kuljis y Advis, 1989).

La noradrenalina también se ha relacionado con la inhibición de la secreción de GnRH (Karsch, 1984), aunque en algunos trabajos se han encontrado resultados contradictorios. Según los estudios de Havern *et al.* (1991) la noradrenalina actúa en el área preóptica del hipotálamo y su efecto no es directo, lo hace a través de la dopamina. La aplicación endovenosa (Meyer y Goodman, 1986) y en el área preóptica del hipotálamo (Havern *et al.*, 1991) de fenoxibenzamina (antagonista de la noradrenalina) evitó la reducción de la frecuencia de los pulsos de LH durante el anestro de ovejas ovariointactas. Además, la aplicación de noradrenalina en el área preóptica disminuyó la frecuencia de los pulsos de LH en ovejas ovariectomizadas sin tratamiento de estradiol (Goodman *et al.*, 1994). La concentración de 4-hidroxi-3-metoxifenilglicol (metabolito de la noradrenalina) en el núcleo infundibular se ha relacionado con el fotoperíodo, siendo mayor durante los días largos. El estradiol, además, incrementó la concentración de este metabolito en el núcleo A15 durante los días con mayor cantidad de horas luz (Thiéry, 1991). Sin embargo, en otros estudios no se ha confirmado la influencia de la noradrenalina sobre la inhibición de la secreción de LH durante el anestro de la oveja. En primer lugar, la inyección endovenosa de fenoxibenzamina no alteró la frecuencia de los pulsos de LH en ovejas ovariectomizadas tratadas con un implante de estradiol (Meyer y Goodman, 1986). Además, la aplicación de noradrenalina en el área preóptica en ocasiones ha estimulado la secreción de LH (Scott *et al.*, 1992), y el estradiol disminuyó la concentración de noradrenalina en el área preóptica de ovejas ovariectomizadas (Goodman *et al.*, 1995a), así como la frecuencia de pulsos de LH

en ovejas ovariectomizadas tratadas con estradiol y con destrucción del 45% de las neuronas noradrenérgicas que terminan en el núcleo A15 del área retroquiasmática (Gayrard *et al.*, 1994). Con base en estos resultados no es posible asegurar que la noradrenalina participe como mediador en el efecto de retroalimentación negativa del estradiol sobre la secreción tónica de GnRH del hipotálamo.

2.2.2.3. EFECTO NEUROENDÓCRINO DEL ESTRADIOL DURANTE LA ÉPOCA REPRODUCTIVA

Durante la época reproductiva de la oveja los estrógenos no afectan la frecuencia, pero sí disminuyen la amplitud de los pulsos de la GnRH en el hipotálamo y de la LH en la hipófisis (Goodman, 1994). Esto se ha observado en hembras con fase folicular artificial (Evans *et al.*, 1994, 1995) y con implante de liberación constante de estradiol (Barrell *et al.*, 1992; Evans *et al.*, 1994; Goodman y Karsch, 1980; Goodman *et al.*, 1995a). Durante la época reproductiva los efectos de los estrógenos también son mediados por neurotransmisores; aunque el proceso no se conoce con exactitud se cree que puede intervenir la noradrenalina. Según los estudios de Goodman *et al.* (1995a), la noradrenalina actúa en el área preóptica. La aplicación de antagonistas α adrenérgicos (fenoxibenzamina) en esta parte del hipotálamo de ovejas ovariectomizadas tratadas con un implante de estradiol, provocó un incremento en la amplitud de los pulsos de LH durante la temporada reproductiva, mientras que el mismo tratamiento en ovejas ovariectomizadas sin la influencia del estradiol no tuvo efecto (Goodman *et al.*, 1996). Sin embargo, la administración endovenosa de este antagonista, en el mismo estudio, disminuyó la amplitud de los pulsos de LH en las ovejas ovariectomizadas con y sin implante de estradiol (Figura 8). Esto estableció una diferencia, la aplicación del antagonista en el área preóptica tuvo el efecto contrario al logrado mediante la administración endovenosa.

Otros estudios han propuesto la participación de los péptidos opioides endógenos como intermediarios en la disminución de la amplitud de los pulsos de GnRH (Horton *et al.*,

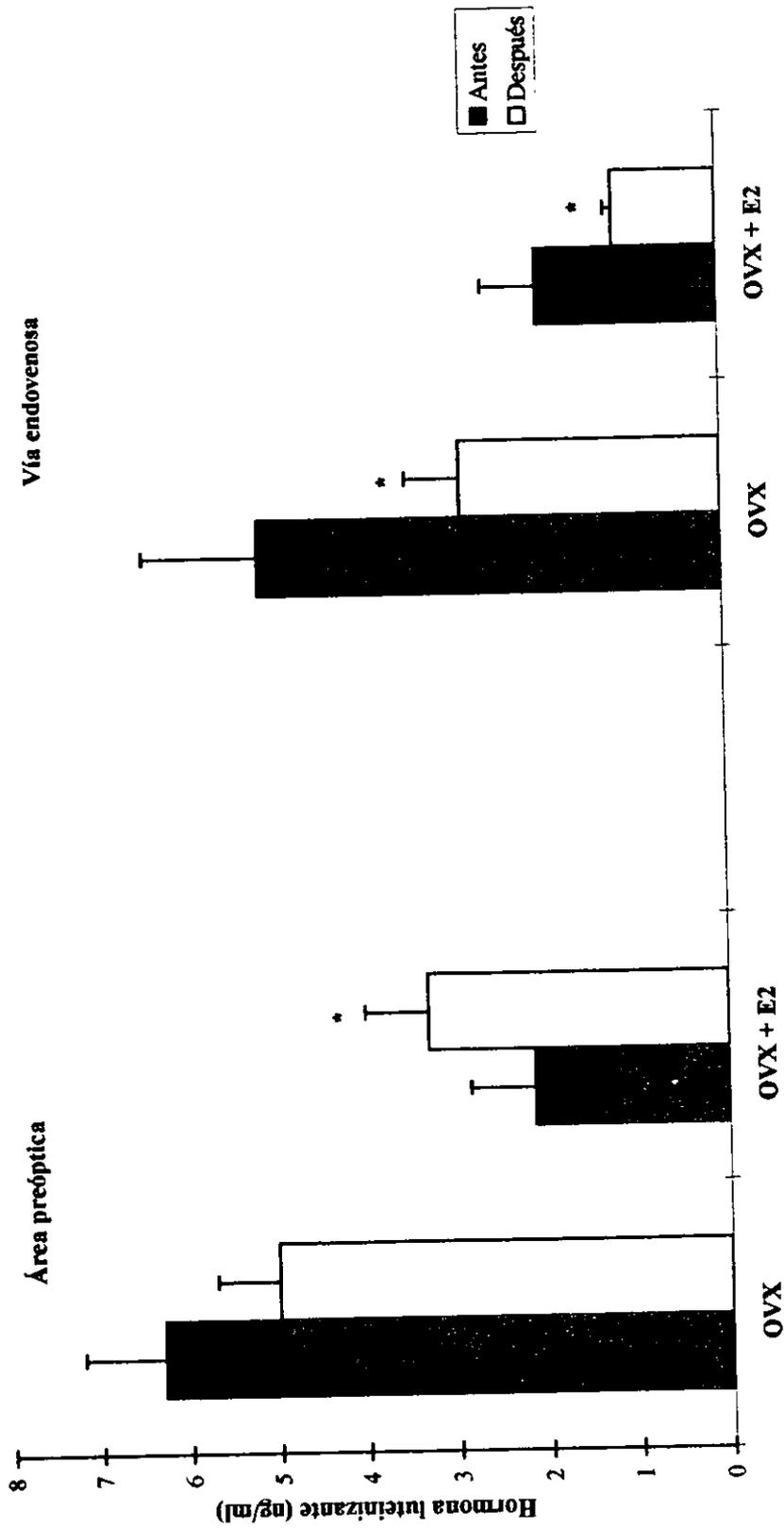


Figura 8. Amplitud de los pulsos de hormona luteinizante en ovejas ovariectomizadas (ovx), con y sin implante de estradiol (E2), antes y después de la aplicación de fenoxibenzamina. *P<0.05 (Goodman *et al.*, 1996).

1987) y de LH (Whisnant y Goodman, 1988) durante la temporada reproductiva de la oveja. Sin embargo, los resultados han sido contradictorios. En algunas ocasiones con la aplicación de antagonistas se ha observado disminución de la amplitud de los pulsos de LH (Trout y Malven, 1987).

Brooks *et al.* (1986) con la inyección de FK33-824 (un agonista de los péptidos opioides endógenos) disminuyeron la concentración media, frecuencia y amplitud de los pulsos de LH durante la fase folicular. Esta reducción se transformó en incremento con la aplicación de naloxona (antagonista de los péptidos opioides endógenos). Sin embargo, Yang *et al.* (1988) no encontraron incremento en la amplitud de los pulsos de LH con la aplicación de WIN-44441-3 (antagonista de los péptidos opioides endógenos) durante la temporada reproductiva de ovejas ovariectomizadas tratadas con estradiol, pese a que los animales respondieron normalmente a la aplicación exógena de GnRH. Goodman *et al.* (1995b) lograron incrementar la amplitud de los pulsos de GnRH con la aplicación de naloxona, sin embargo, este incremento se presentó en las ovejas ovariectomizadas con y sin tratamiento de estrógenos. Con base en los estudios citados, no se puede asegurar la participación de los péptidos opioides endógenos como mediadores en el efecto de los estrógenos durante la temporada reproductiva.

Adicionalmente a sus efectos hipotalámicos, a nivel de la hipófisis los estrógenos disminuyen la secreción de LH mediante la inhibición de la respuesta hipofisiaria a la GnRH (Caraty *et al.*, 1989; Evans *et al.*, 1994). Los gonadotropos en la porción ventral de la *pars tuberalis* en el lóbulo anterior de la hipófisis tienen receptores para estrógenos (Lehman y Karsch, 1993).

2.2.3. EXPOSICIÓN A FOTOPERÍODO ARTIFICIAL.

La temporada reproductiva se puede modificar alterando el fotoperíodo: Maeda *et al.* (1986) retrasaron el anestro en cabras Saanen por medio del fotoperíodo. Las hembras se

mantuvieron durante 5 meses con 8 horas luz y 16 horas oscuridad. Posteriormente se dividieron en dos grupos: uno se conservó con el mismo fotoperíodo y otro en fotoperíodo invertido (16 horas luz y 8 horas oscuridad). Las hembras mantenidas en 8 horas luz continuaron ovulando periódicamente, mientras que las mantenidas en días largos dejaron de ciclar. Otros autores han encontrado resultados similares. En ovejas ovariectomizadas e implantadas con estradiol la exposición alternada a períodos de 90 días cortos y 90 días largos resultó en un incremento en la secreción de hormona luteinizante cada vez que se encontraban en el período de días cortos (Karsch *et al.*, 1984).

La estacionalidad reproductiva en condiciones naturales es regida por la sucesión de temporadas con días largos y cortos; en los pequeños rumiantes la disminución del fotoperíodo después del solsticio de verano estimula la actividad reproductiva y su incremento después del solsticio de invierno la inhibe. Sin embargo, estudios realizados en ovejas mantenidas en fotoperíodos constantes de días largos a partir del solsticio de verano (Robinson *et al.*, 1985; Worthy *et al.*, 1985) indican que no se requiere la disminución de las horas luz del día para la manifestación de la temporada reproductiva (Figura 9); tampoco se requiere el ciclo anual del fotoperíodo (Woodfill *et al.*, 1991). Las hembras poseen un ritmo endógeno que regula su estacionalidad reproductiva, por lo que pueden alternar temporadas reproductivas y de anestro en forma independiente al fotoperíodo, pero en este caso la actividad de cada hembra se desincroniza de las demás. El fotoperíodo le indica al animal la época del año, y permite que los animales pongan a tiempo su ritmo interno con el ciclo meteorológico anual, organizando su reproducción para parir en la época más adecuada. Entonces, el fotoperíodo les sincroniza las temporadas ovulatoria y de anestro, y el ciclo reproductivo lo ajusta a un año.

Los solsticios son fundamentales para que el fotoperíodo le indique al animal en que época se encuentra. En pequeños rumiantes la reducción en la duración del fotoperíodo que se produce después del solsticio de verano promueve el inicio de la actividad reproductiva, mientras que el alargamiento en la duración del día a partir del solsticio de invierno

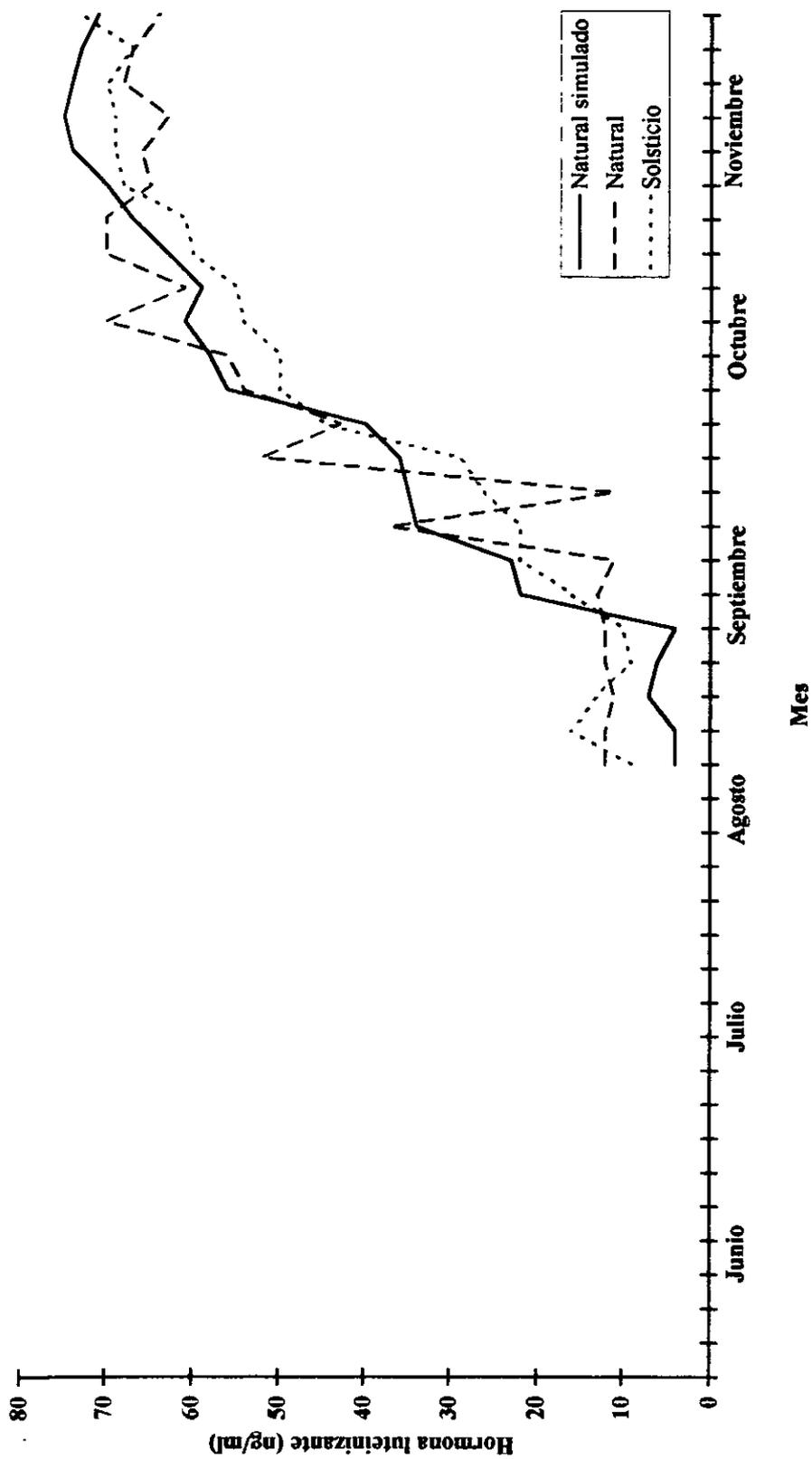


Figura 9. Concentración sérica de hormona luteinizante en ovejas ovariectomizadas y con implante de estradiol bajo fotoperíodo normal, normal simulado, o mantenidas en el fotoperíodo del solsticio de verano en forma continua (Robinson *et al.*, 1985)

promueve el cese de la reproducción (Woodfill *et al.*, 1994). A esto se debe que el paso de días largos a cortos conduzca a la temporada reproductiva y el cambio de cortos a largos, conduce al anestro. Con base en esta información se podría pensar en programar temporadas reproductivas en cualquier época del año con la disminución de las horas luz en animales mantenidos en días largos. Sin embargo, el proceso es más complejo; la respuesta al efecto del fotoperiodo no es homogénea, depende del estado del ritmo reproductivo endógeno (Sweeney *et al.*, 1994). En algunas temporadas se han observado periodos refractarios a los cambios de fotoperiodo. Por ejemplo, Sweeney *et al.* (1997) incrementaron las horas luz en periodos de 105 y 35 días en diferentes épocas del año en ovejas que permanecían en días cortos. El incremento en el fotoperiodo seguido por días cortos adelantó la temporada reproductiva en comparación con el grupo testigo (fotoperiodo natural simulado) excepto entre el equinoccio de otoño y el solsticio de invierno, en donde las hembras no respondieron.

La expresión del ritmo endógeno se ha demostrado por medio de distintos tratamientos de horas luz. Las ovejas mantenidas constantemente en días largos o cortos durante varios años alternan temporadas ovulatorias y de anestro (Karsch *et al.*, 1989; O'Callaghan *et al.*, 1992), aunque en forma desincronizada, en ciclos de duración diferente a 12 meses. Las hembras mantenidas en días largos a partir del solsticio de verano, o en incrementos constantes de la duración del día desde el equinoccio de primavera y solsticio de verano, inician su actividad ovulatoria al mismo tiempo que los animales testigo mantenidos en fotoperiodo natural (Malpoux *et al.*, 1989; Robinson *et al.*, 1985; Worthy *et al.*, 1985) y las ovejas mantenidas en días cortos desde el solsticio de invierno o en fotoperiodo decreciente a partir del equinoccio de otoño, cesan su actividad ovulatoria al mismo tiempo que las testigo (Malpoux *et al.*, 1988; Robinson y Karsch, 1984; Worthy y Haresing, 1983).

2.2.4. INTERFERENCIA CON LA INFORMACIÓN FOTOPERIÓDICA

2.2.4.1. ALTERACIÓN EN LA TRANSMISIÓN DEL IMPULSO DESDE EL OJO A LA GLÁNDULA PINEAL

La suspensión del impulso nervioso en el trayecto hacia la glándula pineal impide la respuesta al fotoperíodo. En los animales con enucleación de los ojos se expresa un ritmo endógeno de secreción de melatonina en la que se alternan períodos de elevación y reducción en la concentración durante el día, pero sin relación con el fotoperíodo (Lincoln, 1984). Estos animales no responden a los tratamientos de horas luz; Legan y Karsch (1983) mantuvieron ovejas Suffolk con enucleación de ojos, ovariectomizadas y con implantes de estradiol, en períodos de 3 meses en días largos y 3 meses en días cortos. La concentración de LH disminuyó después de la enucleación, y no se incrementó con el tratamiento de días cortos, como ocurrió en los animales testigo.

De la retina la información luminosa viaja al núcleo supraquiasmático del hipotálamo a través del tracto nervioso retino hipotalámico. Los animales con lesión en el núcleo supraquiasmático presentan un comportamiento reproductivo estacional atípico (Prekop y Domanski, 1980), así como alteraciones en el ritmo circadiano de la secreción de melatonina (Jackson *et al.*, 1986). Esto se debe a que en el núcleo supraquiasmático se generan los impulsos nerviosos que gobiernan el ritmo endógeno de secreción de melatonina (Arendt, 1994; Lincoln, 1984; Turek y van Cauter, 1994).

El impulso nervioso iniciado en el ojo tiene que pasar por el ganglio cervical superior antes de llegar a la pineal, la cual es inervada por fibras postganglionares. La extirpación del ganglio cervical superior repercute en la estacionalidad reproductiva, ya que los animales no pueden atender a las señales del fotoperíodo. Maeda *et al.* (1986) estudiaron la actividad ovulatoria de cabras Saanen gangliectomizadas mantenidas inicialmente durante 5 meses en días cortos (8 horas luz: 16 horas oscuridad); posteriormente un grupo de animales intactos

y otro gangliectomizado se conservaron con el mismo fotoperíodo y otros, con las mismas características, en fotoperíodo invertido (16 h luz y 8 h oscuridad, días largos). Las hembras que se mantuvieron en días cortos, tanto intactas como gangliectomizadas, así como las hembras gangliectomizadas mantenidas en días largos, continuaron ovulando periódicamente, mientras que las cabras intactas en días largos presentaron anestro. En machos con gangliectomía cervical superior también se ha observado alteración en su comportamiento reproductivo; el cual deja de relacionarse con el fotoperíodo y comienza a responder a otros factores del medio ambiente, como la nutrición y la interacción con machos normales (Lincoln *et al.*, 1989).

2.2.4.2. EFECTO DE LA PINEALECTOMÍA.

Aunque la melatonina también se produce en otras partes del organismo, como la retina y la glándula Harderiana (Lincoln, 1984), su fuente principal es la glándula pineal. Los animales pinealectomizados no presentan incrementos nocturnos en la concentración de esta hormona (Figura 10, Kennaway *et al.*, 1982b, 1982/1983). Por lo tanto, únicamente la secreción de la glándula pineal influye sobre la estacionalidad reproductiva. En los animales pinealectomizados mantenidos en fotoperíodos artificiales, la actividad reproductiva no se relaciona con las horas luz (Barrell y Lapwood, 1979; Bittman *et al.*, 1983^a; Lincoln *et al.*, 1989), y atienden a otros factores del medio ambiente independientes al fotoperíodo. En animales pinealectomizados, la aplicación de melatonina que simule los días largos puede sincronizar el inicio de la temporada reproductiva (O'Callaghan *et al.*, 1994).

2.2.4.3. ADMINISTRACIÓN EXÓGENA DE MELATONINA

La concentración de melatonina repercute en el comportamiento reproductivo. En condiciones normales, la secreción de LH en cabras ovariectomizadas e implantadas con estradiol responde a los cambios en el fotoperíodo, aumentando durante la exposición a días cortos, y disminuyendo durante los días largos. Sin embargo, este patrón secretorio de LH,

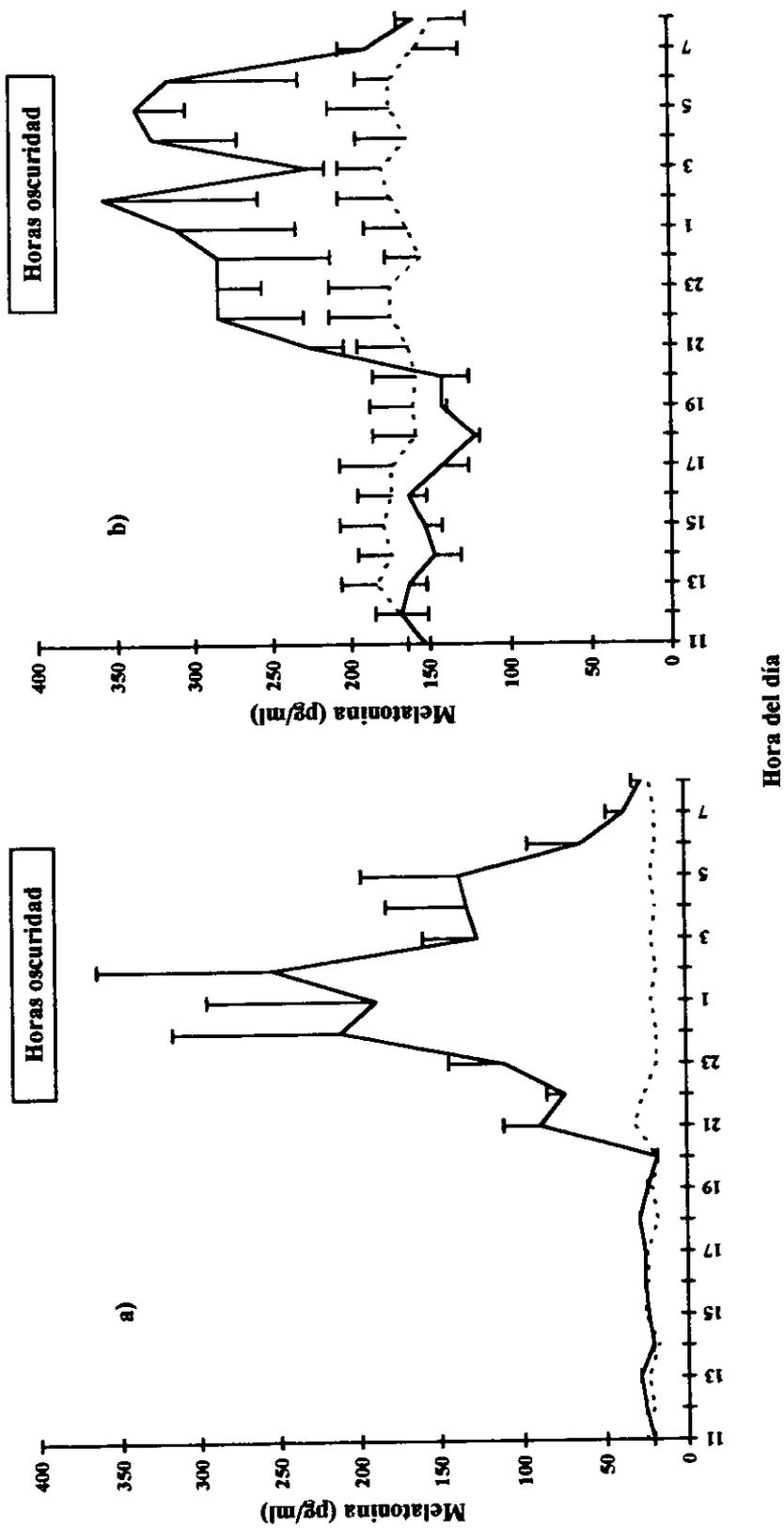


Figura 10. Concentración de melatonina en ovejas pinealintactas (—) y pinealectomizadas (.....). Las muestras se tomaron antes (a) y después (b) de aplicar implantes subcutáneos de melatonina (Kennaway *et al.*, 1982b)

característico de la estacionalidad reproductiva, no se observó en los animales inmunizados contra melatonina debido a que la neutralización de la melatonina provocó que los animales no tuvieran información fotoperiódica (Henniawati *et al.*, 1995).

En cambio, la aplicación de melatonina exógena en animales mantenidos en días largos simula lo que ocurre durante los días cortos, es decir, induce o adelanta la actividad ovulatoria en las hembras en anestro (Bittman *et al.*, 1983b, 1985). Esto ha sido demostrado tanto en ovejas (English *et al.*, 1986; Kouimtzis *et al.*, 1989; Poultron *et al.*, 1987) como en cabras (Devenson *et al.*, 1992b; Zygoyiannis *et al.*, 1993). La aplicación de melatonina se puede realizar diariamente durante el verano, administrando 3 mg a la hora en que debería ejercer su efecto para simular los días cortos sin alterar el fotoperíodo (Kennaway *et al.*, 1982^a; Lincoln y Kelly, 1989; Robinson *et al.*, 1993; Wallace *et al.*, 1988). También se puede aplicar por vía intramuscular en solución oleosa (Turner y Hallford, 1993) o por medio de implantes (Lincoln y Ebling, 1985; Nowak y Rodway, 1985; Symons y Arendt, 1986). Pese a que el implante no simula la concentración fisiológica de la hormona, proporciona una liberación constante de melatonina durante 70 a 90 días, le incrementa la concentración nocturna en un 50% aproximadamente (Figura 10). Con el tratamiento, aunque los animales permanezcan en días largos los interpretan como días cortos, por lo que se reduce el período de anestro (Devenson *et al.*, 1992a; English *et al.*, 1986; Kennaway *et al.*, 1982b; O'Callaghan *et al.*, 1991b; Ronayne *et al.*, 1989).

La melatonina, por lo tanto, es la hormona que relaciona los cambios del fotoperíodo con la actividad reproductiva de los pequeños rumiantes. En animales pinealectomizados la aplicación de esta hormona en forma adecuada puede restaurar el efecto del fotoperíodo que se observa en las hembras pinealintactas (Bittman y Karsch, 1984; Bittman *et al.*, 1985), y puede sincronizar el ritmo circanual de la actividad neuroendócrina de la LH (Woodfill *et al.*, 1991) alrededor del solsticio de verano (Woodfill *et al.*, 1994). Sin embargo, en algunas épocas del año, entre el equinoccio de otoño y el solsticio de invierno, el eje hipotálamo

hipófisis gónada de la oveja es insensible al fotoperíodo estimulador de la actividad reproductiva (días largos seguidos de días cortos) (Sweeney *et al.*, 1997).

La respuesta de la hembra a los tratamientos de fotoperíodo y melatonina no es inmediata, se presenta después de un determinado período. Von Brackel Bodenhausen *et al.* (1994) encontraron que el intervalo entre la reducción del fotoperíodo y el inicio de la actividad reproductiva de cabras Boer x Fawn alemanas fue de 77 a 86 días. En ovinos este intervalo es de 40 a 60 días (Karsch *et al.*, 1984). El período entre la aplicación del implante de melatonina y el inicio de la temporada reproductiva es similar, Bittman y Karsch (1984) encontraron 50 días de intervalo entre el inicio de la aplicación de melatonina y el incremento de la concentración de la hormona luteinizante, como evidencia de actividad reproductiva, Malpoux *et al.* (1993) con la aplicación en el hipotálamo mediobasal de un microimplante que libera 5.5 μg de melatonina por día informaron un período similar (40 a 50 días) y Vigié *et al.* (1995a) encontraron de 40 a 60 días de intervalo entre la administración de melatonina y el incremento de la frecuencia pulsátil de la GnRH y LH. Para la expresión normal de la respuesta se requiere la señal de melatonina por lo menos durante los 30 días previos a la temporada reproductiva (O'Callaghan *et al.*, 1991a; Robinson *et al.*, 1992).

2.2.5. SITIOS DE ACCIÓN DE LA MELATONINA

No se ha determinado con exactitud el lugar donde actúa la melatonina para influir sobre la actividad reproductiva de los pequeños rumiantes (Kennaway y Rowe, 1995). Con la aplicación de microimplantes se han obtenido evidencias de la participación del hipotálamo mediobasal. Malpoux *et al.* (1993) estudiaron el efecto de la aplicación de implantes de melatonina en el área preóptica, hipotálamo anterior, hipotálamo dorsolateral e hipotálamo mediobasal, sobre la secreción de LH en ovejas ovariectomizadas e implantadas con estradiol, mantenidas en fotoperíodo controlado (16 horas luz: 8 horas oscuridad). En siete de los 12 animales implantados en el hipotálamo mediobasal se produjo un incremento

en la concentración de LH después de 40 días de la aplicación del implante. En los demás sitios no hubo respuesta a los implantes. Otros autores han encontrado resultados similares (Malpaux *et al.*, 1994, 1995; Skinner *et al.*, 1994). La aplicación de implantes de melatonina en el hipotálamo mediobasal del macho ovino incrementa la concentración de la hormona foliculo estimulante y reanuda la actividad sexual (Lincoln y Maeda, 1992a,b; Lincoln, 1994), probablemente a través de la alteración de la producción de dopamina (Tortonesi y Lincoln, 1993, 1995). Sin embargo, no se han encontrado receptores ni sitios de unión de melatonina en este lugar (Bittman y Weaver, 1990). Es posible que con las técnicas disponibles no sea posible detectarlos, o que se encuentren en otro sitio y la melatonina llegue a ellos por medio de difusión.

En la *pars tuberalis* de la hipófisis se ha encontrado una alta concentración de receptores para melatonina (Bittman y Weaver, 1990; Skinner y Robinson, 1995). Sin embargo, la melatonina no actúa a través de estos receptores para mediar el efecto del fotoperíodo sobre la secreción de gonadotropinas en la estacionalidad reproductiva del ovino (Lincoln y Clarke, 1997; Tortonesi y Lincoln, 1997).

2.3. FACTORES QUE INFLUYEN SOBRE LA SECRECIÓN DE PROLACTINA.

La prolactina es una proteína que se produce en el lóbulo anterior de la hipófisis. En los pequeños rumiantes, el fotoperíodo sincroniza su secreción, la que se incrementa durante los días con mayor cantidad de horas luz y disminuye en los días cortos (von Brackel-Bodenhausen *et al.*, 1994). La secreción de prolactina es estimulada por los estrógenos, el estrés, la temperatura ambiente y el amamantamiento. La secreción de prolactina es inhibida por la dopamina hipotalámica (Neill y Magy, 1994).

2.3.1. EFECTO DEL FOTOPERÍODO Y LA MELATONINA SOBRE LA SECRECIÓN DE PROLACTINA.

La secreción de prolactina aumenta cuando los animales son expuestos a días largos y disminuye durante los periodos de días cortos (Figuras 11 y 12). Esto se ha observado en el macho ovino (Langford *et al.*, 1987; Lincoln *et al.*, 1978; Pelletier, 1973; Rhind *et al.*, 1980; Sanford *et al.*, 1978), la oveja (Gomez Brunet y Lopez Sebastian, 1991; Hernández, 1997; Karsch *et al.*, 1989; Kennaway *et al.*, 1983; Walton *et al.*, 1980; Webster y Haresing, 1983; Worthy y Haresing, 1983; Worthy *et al.*, 1985), macho caprino (Buttle, 1974; Delgadillo *et al.*, 1993; Muduuli *et al.*, 1979), cabra (Emesih *et al.*, 1993; Gebbie *et al.*, 1993; Hart, 1975; Mori *et al.*, 1985; Prandi *et al.*, 1988; von Brackel-Bodenhausen *et al.*, 1994), oveja gestante (Rhind *et al.*, 1978) y oveja lactando (Erb *et al.*, 1977; Fitzgerald y Cunningham, 1981; Rhind *et al.*, 1980). La secreción de prolactina es inhibida por la melatonina, por lo que el fotoperíodo influye sobre la concentración sanguínea de prolactina a través del periodo de secreción de melatonina. En los días cortos, cuando la melatonina se secreta durante más tiempo, se reduce la concentración de prolactina, y viceversa. La aplicación exógena de melatonina reduce la concentración de prolactina, y la inhibición de la secreción de melatonina incrementa la de prolactina (Kennaway *et al.*, 1982a,b; Lincoln y Kelly, 1989; Symons *et al.*, 1983; Turner y Hallford, 1993; Wheaton *et al.*, 1990). Emesih *et al.* (1993) aplicaron melatonina en cabras cashmere durante los días largos, logrando reducir la concentración de prolactina de 70.3 a 50.9 ng/ml. Por el contrario, la concentración de prolactina se incrementa con la pinealectomía y la inmunización contra melatonina. Kennaway *et al.* (1982/1983) estudiaron la concentración de prolactina en ovejas pinealectomizadas mantenidas en días con 14.25 horas luz. La concentración de la hormona fue de 90 ng/ml en el grupo pinealectomizado y de 44 ng/ml en las pinealintactas ($P < 0.05$). Otros autores han encontrado resultados similares (Munro *et al.*, 1980). Daveau *et al.* (1994) inmunizaron ovejas contra melatonina y las mantuvieron en periodos de 2.5 meses en días cortos y 2.5 meses en días largos en forma alterna durante 70 semanas. Las hembras testigo (sin inmunización) incrementaron la concentración de prolactina en los días largos y

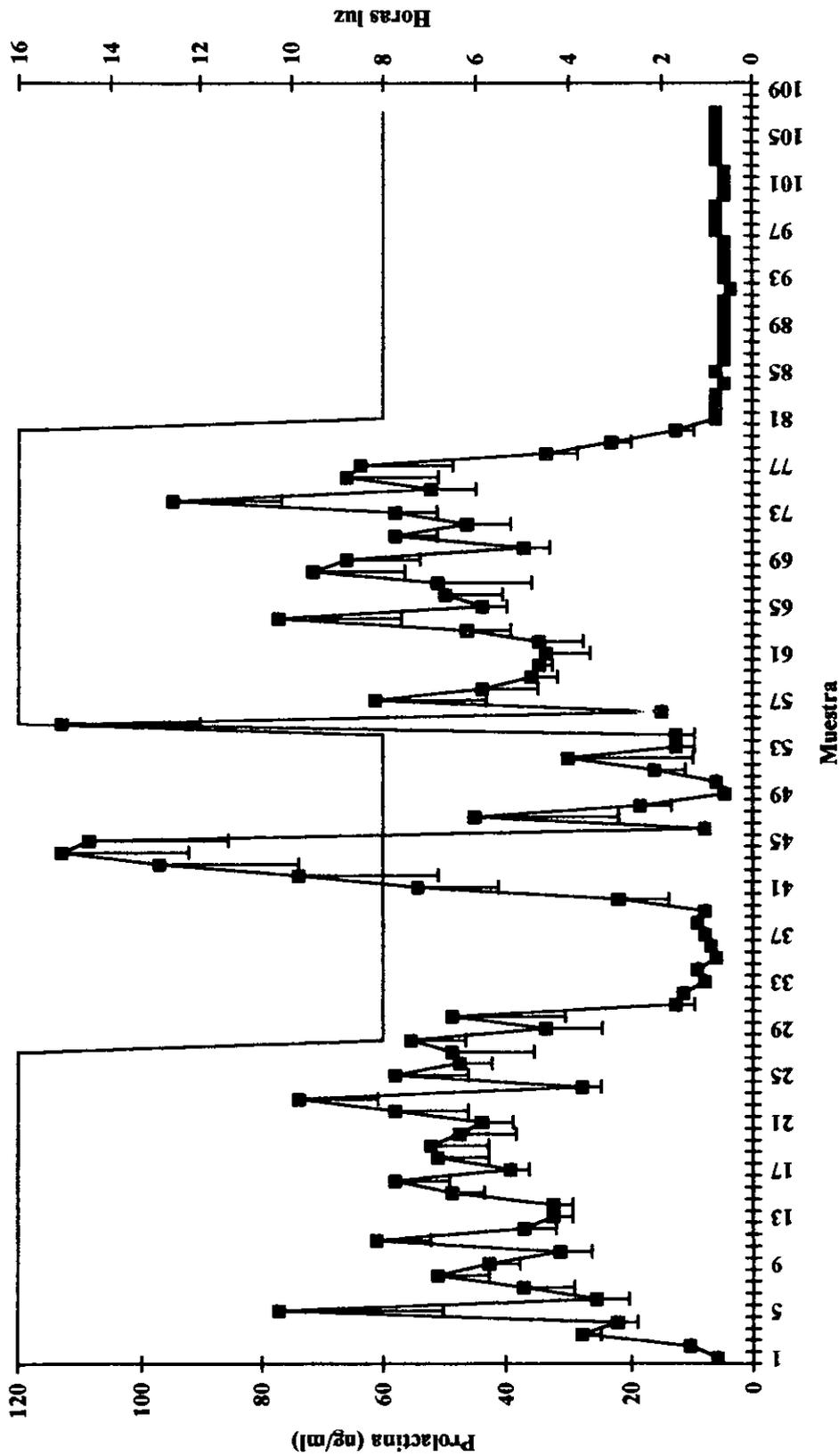


Figura 11. Concentración de prolactina (Media \pm EEM) en cabras durante días largos y cortos. El incremento durante los días cortos coincidió con el aumento de la temperatura ambiente (von Brackel-Bodenhausen *et al.*, 1994)

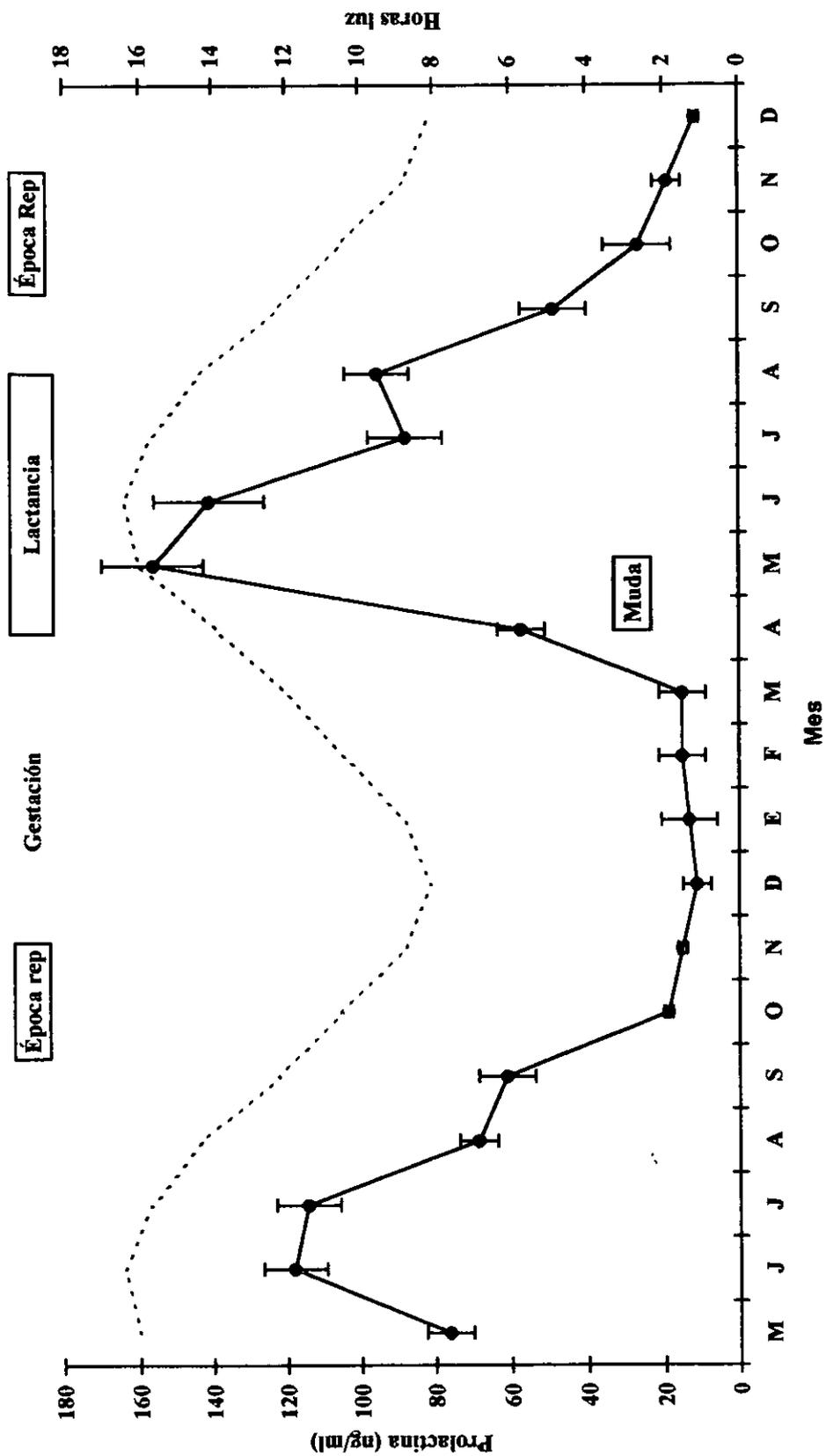


Figura 12. Concentración de prolactina con relación al comportamiento reproductivo y fotoperíodo en ovejas durante los dos primeros años de vida (Lincoln y Backer, 1995)

la disminuyeron en los cortos, mientras que las inmunizadas no siguieron este patrón. En estas últimas se observaron incrementos en la concentración de prolactina en los días largos, y en los cortos perdieron la habilidad para responder a los cambios del fotoperíodo. El incremento en la concentración de prolactina no se presentó en cabras cervico ganglioectomizadas (Sugawara *et al.*, 1989).

La concentración de prolactina no se incrementa inmediatamente después de trasladar un animal de días cortos a largos, ni se reduce inmediatamente después de la aplicación de melatonina durante los días largos. En el primer caso se presenta un retraso de alrededor de una semana (Lincoln *et al.*, 1978), mientras que en el segundo el retraso es de una a dos semanas (Kennaway *et al.*, 1982b; Poultron *et al.*, 1986; Wheaton *et al.*, 1990). El intervalo entre la reducción del fotoperíodo y la disminución en la concentración de prolactina parece ser aún más largo, de alrededor de 28 días (Poultron *et al.*, 1986).

Existe un ritmo endógeno anual de secreción de prolactina, y en condiciones naturales el fotoperíodo solamente pone a tiempo este ritmo. Esto se ha comprobado en animales mantenidos constantemente en días cortos (Jansen y Jackson, 1993), largos (Lincoln y Kelly, 1989), y con ligeras variaciones en la temperatura ambiente en días con 12 horas luz (Jackson y Jansen, 1991). Es decir, bajo condiciones independientes al fotoperíodo. Karsch *et al.* (1989) estudiaron durante 5 años la concentración de prolactina en ovejas ovariectomizadas portando un implante de estradiol y mantenidas constantemente en días cortos (8 h luz: 16 h oscuridad). La duración del ciclo endógeno de secreción de la hormona fue de 336 a 434 días. En otro estudio se mantuvieron cabras constantemente en días cortos durante 211 días, y la concentración de la prolactina tendió a incrementarse conforme transcurrió el tiempo (Kaplan y Katz, 1994). También se han encontrado variaciones en la concentración de prolactina en carneros mantenidos bajo el mismo fotoperíodo durante 18 meses (Howles *et al.*, 1980) y 3 años (Howles *et al.*, 1982). La duración del intervalo entre el inicio del tratamiento y la variación cíclica de la hormona fue de 31.8 semanas en ovejas mantenidas en días largos, y de 48.6 semanas en las conservadas

en días cortos (Almeida y Lincoln, 1984). La concentración de prolactina también varía en forma independiente a la melatonina, ya que Lincoln *et al.* (1989) encontraron variaciones de prolactina a través del año en carneros pinealectomizados y cervico ganglioectomizados.

La aplicación de microimplantes de melatonina en el hipotálamo mediobasal provocó una reducción en la concentración plasmática de prolactina durante los días largos (Lincoln y Maeda, 1992a,b). Sin embargo, en esta región hipotalámica no se han encontrado receptores para melatonina (Bittman y Weaver, 1990). Skinner *et al.* (1994) disminuyeron la concentración de prolactina mediante la aplicación de microimplantes en el hipotálamo mediobasal y en la *pars tuberalis* de la hipófisis. A partir de ese trabajo se comenzó a considerar la posibilidad de que la hipófisis fuera un sitio para la acción directa de la melatonina sobre la secreción de prolactina. En la *pars tuberalis* del lóbulo anterior de la hipófisis se han encontrado sitios de unión de gran afinidad a la melatonina en el ovino (Bittman y Weaver, 1990) y en la rata (Williams y Morgan, 1988). Existen evidencias de que los receptores para melatonina en la *pars tuberalis* están relacionados específicamente en la regulación de la secreción de prolactina. Lincoln (1994) colocó microimplantes de melatonina en la *pars tuberalis* y *pars distalis* de la hipófisis, así como en el septum lateral del cerebro de carneros. El tratamiento redujo la concentración de prolactina y no alteró la secreción de la hormona folículo estimulante ni el tamaño testicular. Lo mismo ocurrió en la oveja, en la que los microimplantes de melatonina en la *pars tuberalis* causaron una disminución en la concentración de prolactina sin afectar la secreción de LH (Malpoux *et al.*, 1995). La *pars tuberalis* de la hipófisis se encuentra muy cerca de la eminencia media del hipotálamo, por lo que los efectos de los microimplantes de melatonina colocados en la *pars tuberalis* podrían deberse a la difusión de la melatonina hacia otros sitios. Sin embargo, en un estudio con carneros Soay con desconexión entre hipotálamo e hipófisis, y mantenidos en periodos alternos de 16 semanas en días largos (16 h luz: 8 h oscuridad) y 16 semanas en días cortos (8 h luz: 16 h oscuridad) el fotoperíodo continuó mostrando su influencia sobre la concentración plasmática de la prolactina: la incrementó en los días largos y la disminuyó en los cortos. Además, en los animales con desconexión hipotálamo-hipofisiaria la

concentración de prolactina se redujo con la aplicación de microimplantes de melatonina en la *pars tuberalis* de la hipófisis durante los días largos (Lincoln y Clarke, 1994a). En otro estudio, se aplicaron implantes de melatonina por vía subcutánea a carneros con y sin desconexión hipotálamohipofisiaria, y se mantuvieron en días largos durante el tiempo que duró el estudio (80 semanas). La melatonina redujo la concentración de prolactina en los animales con y sin desconexión, pero sólo incrementó la secreción de hormona foliculo estimulante y el crecimiento testicular en los animales sin desconexión (Lincoln y Clarke, 1997). Estos resultados indican que la influencia de la melatonina sobre la secreción de prolactina no se realiza a nivel central, sino que es un efecto directo sobre la hipófisis sin mediación hipotalámica (Lincoln y Clarke, 1994b), lo que no ocurre con las gonadotropinas (Malpoux *et al.*, 1995). Aún existe un vacío en esta área del conocimiento, ya que no se conoce el mecanismo por el cual la señal de melatonina influye sobre la secreción de prolactina dentro de la hipófisis. Los lactotropos no tienen receptores para melatonina, ni se encuentran en la *pars tuberalis* de la hipófisis, se localizan en la *pars distalis*. Sin embargo, recientemente se ha encontrado que la *pars tuberalis*, debido a la influencia de la melatonina produce un (unos) péptido (s) llamado (s) tuberalina, que estimula la expresión génica en los lactotropos y otras células de la hipófisis, para promover la secreción de prolactina (Morgan *et al.*, 1996).

El ciclo circanual de la prolactina se relaciona con el crecimiento del pelaje y los cuernos. El incremento en la concentración de esta hormona durante los días largos coincide con la muda o caída del pelo, y su disminución con el rebrote (Figura 12). Es decir, la prolactina prepara al animal para enfrentar las condiciones del medio ambiente: muda durante la primavera - verano y reposición para el invierno (Lincoln, 1990; Lincoln y Baker, 1995). La aplicación de implantes de melatonina durante los días largos reduce la concentración de prolactina y con ello se incrementa el crecimiento del cashmere (Klören y Norton, 1995); el tratamiento con prolactina en la primavera reactiva los folículos pilosos y se relaciona con la pelecha (Dicks *et al.*, 1994). Forsyth *et al.* (1994) encontraron receptores de prolactina en la piel y folículo piloso de la cabra. El crecimiento de los cuernos se

desarrolla de manera paralela a la concentración de prolactina, es imperceptible en los días cortos y se incrementa en los largos en los animales bajo fotoperíodo natural y artificial (Lincoln y Baker, 1995).

2.3.2. EFECTO DE LOS ESTRÓGENOS SOBRE LA SECRECIÓN DE PROLACTINA.

El estradiol estimula la síntesis y secreción de prolactina (Baird *et al.*, 1981; Elsasser *et al.*, 1983; Malven *et al.*, 1995). La concentración de prolactina se incrementa durante el estro (Cheminaeu *et al.*, 1982; Davies y Beck, 1993) y en el parto (Gomez Brunet y Lopez Sebastian, 1991). En ambos casos, el incremento se debe a las altas concentraciones de estrógenos. La influencia del estradiol depende de la dosis, su mayor respuesta se obtiene con niveles farmacológicos. Rozell y Keisler (1990) encontraron mayor secreción de prolactina después de la aplicación creciente de dosis altas (0.61-1.78 pg/h) o medias (0.13-0.60 pg/h) de estradiol, comparado con la encontrada en hembras testigo (con la aplicación de solución salina) en ovejas ovariectomizadas. Kaplan y Katz (1994) informaron de un incremento en la concentración de prolactina conforme se aumentó la dosis del estradiol en cabras mantenidas constantemente en días largos o cortos. La administración de estrógenos incrementa la transcripción hipofisiaria del gene de prolactina en varias especies (Gorski *et al.*, 1990), y el tratamiento crónico con estrógenos en la oveja incrementa las concentraciones de mRNA para prolactina y su síntesis *in vitro* (Shupnik *et al.*, 1979).

2.3.3. EFECTO DEL ESTRÉS Y LA TEMPERATURA SOBRE LA SECRECIÓN DE PROLACTINA.

La concentración de prolactina se puede incrementar con el estrés y con la temperatura ambiente. La concentración de esta hormona se incrementó en ovinos aislados y mantenidos sin contacto visual ni táctil. El incremento se presentó 1.5 horas después del aislamiento (Cockram *et al.*, 1994). El efecto del estrés también ha sido observado en caprinos (Prandi *et al.*, 1988) y ovinos (Schillo *et al.*, 1978). La aplicación

intracerebroventricular del factor liberador de la corticotropina incrementó la concentración de prolactina, probablemente a través de péptidos opioides endógenos (Naylor *et al.*, 1990). La secreción de prolactina también se relaciona con la temperatura ambiente; se incrementa con altas temperaturas y disminuye con las bajas (Grasselli *et al.*, 1992; Mori *et al.*, 1985). Prandi *et al.* (1988) determinaron la concentración de prolactina en la cabra durante un año. La hormona se correlacionó con la temperatura ambiente durante el estudio. El coeficiente de correlación entre la concentración de prolactina y la temperatura ambiente (a la hora de tomar la muestra) ha sido hasta de 0.90 ($P < 0.001$) en el macho caprino (Grasselli *et al.*, 1992). En cabras mantenidas en días cortos, la concentración de prolactina aumentó con el incremento de la temperatura ambiente (Figura 11, von Brackel-Bodenhausen *et al.*, 1994); Gebbie *et al.* (1993) encontraron mayor concentración de la hormona con la temperatura de verano y menor con la de invierno.

2.3.4. EFECTO DE LA LACTANCIA SOBRE LA SECRECIÓN DE PROLACTINA.

La secreción adecuada de prolactina es esencial para el inicio normal de la lactancia (Akers *et al.*, 1981; Hart y Morant, 1980). La concentración de esta hormona se incrementa alrededor del parto (Gomez Brunet y Lopez Sebastian, 1991; Kornalijnslijper *et al.*, 1996) y permanece elevada durante el amamantamiento (Forsyth *et al.*, 1995; Gomez Brunet y Lopez Sebastian, 1991; Lamming *et al.*, 1974; McNeilly *et al.*, 1972). La aplicación de bromocriptina (agonista de la dopamina) alrededor del parto, para inhibir la secreción de prolactina en esta etapa, retarda la lactogénesis (Forsyth y Lee, 1993). Los rumiantes pequeños, con reproducción estacional, tienen sus partos en primavera. Por lo tanto, el amamantamiento coincide con los días largos y el incremento de la secreción de prolactina. La melatonina exógena durante la lactancia de cabras reduce la secreción de prolactina y, como consecuencia, disminuye la producción de leche (Chemineau *et al.*, 1988a).

2.3.5. REGULACIÓN DE LA SECRECIÓN DE PROLACTINA POR LA DOPAMINA.

La dopamina inhibe la secreción de prolactina (Buys *et al.*, 1990; Deaver y Dailey, 1982; Kodon *et al.*, 1994; Thomas *et al.*, 1989), un efecto similar se obtiene con la aplicación de bromocriptina, que es un agonista de la dopamina (Regisford y Katz, 1994). En la hipófisis se encuentran receptores para dopamina (Cronin *et al.*, 1978), la cual puede llegar a la adenohipófisis a través del sistema porta hipotálamo hipofisario largo (Neill y Magy, 1994) y corto (Thomas *et al.*, 1989). La noradrenalina también podría participar en la inhibición de la secreción de prolactina (Deaver y Dailey, 1982; Thomas *et al.*, 1989), pero su efecto no lo realiza directamente sobre los lactotrófos, sino que parece ser mediado por la dopamina (Dailey *et al.*, 1987). Durante los días largos, el grupo de células hipotalámico A15, y probablemente el A14, producen dopamina que se libera en la eminencia media. Sin embargo, la dopamina de este núcleo hipotalámico no participa en la inhibición de la secreción de prolactina (Viguié *et al.*, 1997).

La secreción de dopamina probablemente está regulada por la hormona α estimulante de los melanocitos. Esta hormona se segrega en ritmo circanual y su incremento coincide con la disminución de la prolactina en el ovino, tanto en el macho como en la hembra (Lincoln y Baker, 1995).

La respuesta a la aplicación de agonistas y antagonistas de la dopamina sobre la secreción de prolactina no ha sido tan clara como la aplicación de microimplantes de melatonina en la *pars tuberalis* de la hipófisis. La bromocriptina (agonista de la dopamina) disminuyó la concentración de prolactina en animales intactos y en animales con desconexión hipotálamo-hipofisaria tanto en los días cortos como en los largos; indicando la presencia de receptores dopaminérgicos D2 en los lactotrófos de la hipófisis aislada. El sulpiride (antagonista de la dopamina) no tuvo efecto en los carneros con desconexión ni en los días largos ni en los cortos, pero incrementó la concentración de prolactina en los animales intactos en los días largos, así como en los días cortos o largos en animales que

portaban un implante de melatonina; esto sugiere la ausencia de un mecanismo dopaminérgico endógeno que regule la secreción de prolactina en los animales con desconexión hipotálamo - hipofisiaria. Es probable que la melatonina actúe directamente sobre la hipófisis para mediar el efecto del fotoperíodo a través de un mecanismo dopaminérgico independiente (Lincoln y Clarke, 1995).

2.4. RELACIÓN ENTRE LAS SECRECIONES DE PROLACTINA Y GONADOTROPINAS

En los ovinos y caprinos existe una relación inversa entre las secreciones de prolactina y gonadotropinas. La prolactina se segrega durante los días largos, lo que coincide con la reducción en la frecuencia de los pulsos de hormona luteinizante y, como consecuencia, el anestro. Esto podría sugerir un efecto antigonadotrópico de la prolactina (Jackson y Davis, 1979; Prandi *et al.*, 1988). Sin embargo, no se ha relacionado la concentración de prolactina con la actividad gonadal (Gomez Brunet y Lopez Sebastian, 1991; Webster y Haresing, 1983). En carneros bajo el mismo fotoperíodo, ya sean días largos o cortos durante 94 semanas, no se encontró correlación entre la actividad gonadal y la secreción de prolactina (Almeida y Lincoln, 1984). En ovejas, la concentración de prolactina coincidió con la temporada reproductiva durante los días largos (Worthy *et al.*, 1985). En otro estudio, la aplicación de melatonina (en implante) y prolactina en carneros durante los días largos incrementó la secreción de hormona foliculo estimulante y testosterona, así como el crecimiento testicular, de manera similar al grupo de animales que recibió únicamente el tratamiento de melatonina (Lincoln y Tortonese, 1997). Todo lo anterior indica que la prolactina no tiene efectos inhibitorios directos sobre la función reproductiva.

2.5. LITERATURA CITADA.

Agrawal KP, Sinha NK, Goel AK. Reproduction behaviour in Indian goats. Proc V Int Conf on goats; 1992 March 2-8; New Delhi, India, 1992: 82-93.

Ahmed JU. Reproductive patterns of Black Bengal goats. Proc V Int Conf on goats; 1992 March 2-8; New Delhi, India, 1992: 324.

Akers RM, Bauman DE, Capuco AV, Goodman GT, Tucker HA. Prolactin regulation of milk secretion and biochemical differentiation of mammary epithelial cells in periparturient cows. *Endocrinology* 1981; 109: 23-30.

Almeida OFX, Lincoln GA. Reproductive photorefractoriness in rams and accompanying changes in the patterns of melatonin and prolactin secretion. *Biol Reprod* 1984; 30: 143-158.

Arbiza AS, De Lucas TJ. Comportamiento de un rebaño de cabras en empadre libre. *Memorias de la VII Reunión Nacional sobre Caprinocultura*; 1991 octubre 23-25; Monterrey (NL) México. México (DF): Asociación Mexicana de Producción Caprina , AC, 1991: 58-61.

Arendt J, Symons AM, Laud CA, Pryde SJ. Melatonin can induce the early onset of the breeding season in ewes. *J Endocrinol* 1983; 97: 395-400.

Arendt J. Role of melatonin in seasonal and circadian rhythms. *J Reprod Fertil* 1994; Abstract Series 14: 2.

Arendt J. Melatonin and the pineal gland: influence on mammalian seasonal and circadian physiology. *Rev Reprod* 1998; 3: 13-22.

Avila MMC, Herrera HJA, Escobar MFJ. Evaluación reproductiva de las cabras sacrificadas en un rastro pequeño. Memorias de la VII Reunión Nacional sobre Caprinocultura; 1991 octubre 23-25; Monterrey (NL) México. México (DF): Asociación Mexicana de Producción Caprina, AC, 1991: 62-64.

Baird DT, Swanston IA, McNelly AS. Relationship between LH, FSH, and prolactin concentration and the secretion of androgens and estrogens by the preovulatory follicle in the ewe. *Biol Reprod* 1981; 24: 1013-1025.

Barrell GK, Lapwood KR. Effects of various lighting regimens and pinealectomy on semen production in Romney rams. *J Reprod Fertil* 1979; 57: 273-279.

Barrel GK, Moenter SM, Caraty A, Karsch FJ. Seasonal changes of gonadotropin-releasing hormone secretion in the ewe. *Biol Reprod* 1992; 46: 1130-1135.

Benavides GJ. Comportamiento reproductivo de un rebaño caprino en la parte central del Estado de Chihuahua (tesis), Chihuahua (Chih). Universidad de Chihuahua, 1983.

Bittman EL, Karsch FJ, Hopkins JW. Role of the pineal gland in ovine photoperiodism: regulation of seasonal breeding and negative feedback effects of estradiol upon luteinizing hormone secretion. *Endocrinology* 1983a; 113: 329-336.

Bittman EL, Dempsey RJ, Karsch FJ. Pineal melatonin secretion drives the reproductive response to daylength in the ewe. *Endocrinology* 1983b; 113: 2276-2283.

Bittman EL, Karsch FJ. Nightly duration of pineal melatonin secretion determines the reproductive response to inhibitory day length in the ewe. *Biol. Reprod.* 1984; 30: 585-593.

Bittman EL, Kaynard AH, Olster DH, Robinson JE, Yellon SM, Karsch FJ. Pineal melatonin mediates photoperiodic control of pulsatile luteinizing hormone secretion in the ewe. *Neuroendocrinol* 1985; 40: 409-418.

Bittman EL, Weaver DR. The distribution of melatonin binding sites in neuroendocrine tissues of the ewe. *Biol. Reprod.* 1990; 43: 986-993.

Brooks AN, Lamming GE, Lees PD, Haynes NB. Opioid modulation of LH secretion in the ewe. *J Reprod Fertil* 1986; 76: 698-708.

Bronson FH, Heideman PD. Seasonal regulation of reproduction in mammals. En: Knobil E, Neil JD, editors. *The Physiology of Reproduction*. New York: Raven Press, 1994: 541-584.

Buttle HL. Seasonal variation of prolactin in plasma of male goats. *J Reprod Fertil* 1974; 37: 95-99.

Buys N, Peeters R, De Clerck B, van Isterdael J, Kuhn ER, Decuypere E. Seasonal variations in prolactin, growth hormone and thyroid hormones and the prolactin surge at ovulation do not affect litter size of ewes during pregnancy in the oestrous or the anoestrous season. *J Reprod Fertil* 1990; 90: 47-53.

Caraty A, Locatelli A, Martin GB. Biphasic response in the secretion of gonadotrophin-releasing hormone in ovariectomized ewes injected with estradiol. *J. Endocrinol.* 1989; 123: 375-382.

Chemineau P, Xandé A. Reproductive efficiency of Creole meat goats permanently kept with males. Relationship to a tropical environment. *Trop Anim Prod* 1982; 7: 98-104.

Cheminaeu P, Gauthier D, Poirier JC, Saumande J. Plasma levels of LH, FSH, prolactin, oestradiol 17 β and progesterone during natural and induced oestrus in the dairy goat. *Theriogenology* 1982; 17: 313-323.

Chemineau P. Sexual behaviour and gonadal activity during the year in the tropical Creole meat goat. I. Female oestrous behaviour and ovarian activity. *Reprod Nutr Dévelop* 1986; 26: 441-452.

Chemineau P, Pelletier J, Guerin Y, Colas G, Ravault JP, Toure G, Almeida G, Thimonier J, Ortavant R. Photoperiodic and melatonin treatments for the control of seasonal reproduction in sheep and goats. *Reprod Nutr Dévelop* 1988a; 28: 409-422.

Chemineau P, Martin GB, Saumande J, Normant E. Seasonal and hormonal control of pulsatile LH secretion in the dairy goat (*Capra hircus*). *J Reprod Fertil* 1988b; 83: 91-98.

Chemineau P. Seasonality and photoperiodic influence in the female goat reproduction. *Proc V Inter Conf Goats*; 1992 March 2-8; New Delhi, India, 1992: 355-368.

Clarke IJ. Gonadotrophin-releasing hormone secretion (GnRH) in anoestrous ewes and the induction of GnRH surges by oestrogen. *J Endocrinol* 1988; 117: 355-360.

Cockram MS, Ranson M, Imlah P, Goddard PJ, Burrells C, Harkiss GD. The behavioral, endocrine and immune responses of sheep to isolation. *Anim Prod* 1994; 58: 389-399.

Correa CA, Avendaño RL, Avelar LE. Actividad reproductiva de la cabra Nubia en el valle de Mexicali, B.C. *Memorias de la VIII Reunión Nacional de Caprinocultura*; 1992 octubre 14-16; Oaxaca (Oax) México. México (DF): Asociación Mexicana de Producción Caprina, AC, 1992: 231-236.

Cronin MJ, Roberts JM, Weiner IR. Dopamine and dihydroergocryptine binding to the anterior pituitary and other brain areas of the rat and sheep. *Endocrinology* 1978; 103: 302-309.

Curran T, Morgan JI. Superinduction of c-fos by nerve growth factor in the presence of peripherally active benzodiazepines. *Science* 1985; 229: 1265-1268.

Dailey RA, Deaver DR, Goodman RL. Neurotransmitter regulation of luteinizing hormone and prolactin secretion. *J Reprod Fertil* 1987; 34 Suppl: 17-26.

Daveau A, Malpoux B, Tillet Y, Roblot G, Wylde R, Chemineau P. Active immunization against melatonin in Ile-de-France ewes and photoperiodic control of prolactin secretion and ovulatory activity. *J Reprod Fertil* 1994; 102: 285-292.

Davies MCG, Beck NFG. A comparison of plasma prolactin, LH and progesterone concentrations during oestrus and early pregnancy in ewe lambs and ewes. *Animal Prod* 1993; 57: 281-286.

Deaver DR, Dailey RA. Effects of dopamine, norepinephrine and serotonin on plasma concentration of luteinizing hormone and prolactin in ovariectomized and anestrus ewes. *Biol Reprod* 1982; 27: 624-632.

Delgadillo JA, Chemineau P. Abolition of the seasonal release of luteinizing hormone and testosterone in Alpine male goats (*Capra hircus*) by short photoperiodic cycles. *J Reprod Fertil* 1992; 94: 45-55.

Delgadillo JA, Leboeuf B, Chemineau P. Maintenance of sperm production in bucks during a third year of short photoperiodic cycles. *Reprod Nutr Dévelop* 1993; 33: 609-617.

Devenson SL, Forsyth IA, Arendt J. Induced out-of-season breeding in British Saanen dairy goats: use of artificial photoperiods and/or melatonin administration. *Anim Reprod Sci* 1992a; 29: 1-15.

Devenson SL, Arendt J, Forsyth IA. The influence of pineal gland and melatonin on the reproductive performance of domesticated female ungulates. *Anim Reprod Sci* 1992b; 30: 113-134.

Dicks P, Russel AJF, Lincoln GA. The role of prolactin in the reactivation of hair follicles in relation to moulting in cashmere goats. *J Endocrinol* 1994; 143: 441-448.

D'Occhio MJ, Suttie JM. The role of pineal gland and melatonin in reproduction in male domestic ruminants. *Anim Reprod Sci* 1992; 30: 135-155.

Elsasser TH, Bolt DJ, Bradley BD, Roper M. Luteinizing hormone, follicle stimulating hormone and prolactin secretion in ewes and wethers after zeranol or estradiol injection. *J Anim Sci* 1983; 57: 443-448.

Emesih GC, Newton GR, Teh TH, Zia JH. Effects of photoperiod and continuous administration of melatonin on plasma concentrations of prolactin in cashmere goats. *Small Ruminant Res* 1993; 11: 247-256.

English J, Poultron AL, Arendt J, Symons AM. A comparison of the efficiency of melatonin treatments in advancing oestrus in ewes. *J Reprod Fertil* 1986; 77: 321-327.

Erb RE, Sitarz NE, Malven PV. Blood plasma and milk prolactin, and effects of sampling technique on composition of milk from suckled ewes. *J Dairy Sci* 1977; 60: 197-203.

Evans NP, Dahl GE, Glover BH, Karsch FJ. Central regulation of pulsatile gonadotropin-releasing hormone (GnRH) secretion by estradiol during the period leading up to the preovulatory GnRH surge in the ewe. *Endocrinology* 1994; 134: 1806-1811.

Evans NP, Dahl GE, Mauger D, Karsch FJ. Estradiol induces both qualitative and quantitative changes in the pattern of gonadotropin releasing hormone secretion during the presurge period in the ewe. *Endocrinology* 1995; 136: 1603-1609.

Evans NP, Dahl GE, Padmanabhan V, Thruns LA, Karsch FJ. Estradiol requirements for induction and maintenance of the gonadotropin-releasing hormone surge: implications for neuroendocrine processing of the estradiol signal. *Endocrinology* 1997; 138: 5408-5414.

Fitzgerald BP, Cunningham FJ. Effect of removal of lambs or treatment with bromocriptine on plasma concentrations of prolactin and FSH during the postpartum period in ewes lambing at different times during the breeding season. *J Reprod Fertil* 1981; 61: 141-148.

Fitzgerald BP, Schmidt MJ. Absence of an association between melatonin and reproductive activity in mares during the nonbreeding season. *Biol Reprod Mono* 1995; 1: 425-434.

Foote WC, Alves JU, Simplicio AA, Riera GS. Respuesta reproductiva y productiva a prácticas de manejo mejoradas en cabras pertenecientes a productores del norte de Brasil. *Memorias del V Congreso Nacional*; 1988 diciembre 7-9; México (DF) México. México (DF): Asociación Mexicana de Zootecnistas y Técnicos en Caprinocultura, AC, 1988: 58-66.

Foote WC. Management for increased reproduction performance in goats. *Memorias de la VII Reunión Nacional sobre Caprinocultura*; 1991 octubre 23-25; Monterrey (NL) México. México (DF): Asociación Mexicana de Producción Caprina, AC, 1991: 321-330.

Forsyth IA, Lee PD. Bromocriptine treatment of periparturient goats: long-term suppression of prolactin and lack of effect on lactation. *J Dairy Res* 1993; 60: 307-317.

Forsyth IA, Barker P, Keable S, Turvey A. Identification of prolactin receptors in hair follicles of the goat using an antipeptide antibody. *J Reprod Fertil* 1994; Abstract Series 14: 8.

Forsyth IA, Taylor JA, Gabai G, Fleet IR. Blood prolactin concentrations affect prolactin transfer into goat milk: implications for maintenance of lactation. *J Endocrinol* 1995; 146: 411-420.

Galina M, Juárez AJ. Social consequences of technology in the improvement of peasant agriculture. Achievements, pitfalls and shortcomings of the transfer of technology to the goat industry in the north of Mexico. *Proc 3rd Int Conf Goat Prod Dis. Tucson, Az, 1982*: 331.

Gallegos-Sánchez J, Picard S, Delaleu B, Malpaux B, Thiéry JC. Initiation of the oestradiol-induced inhibition of pulsatile LH secretion in ewes under long days: comparison of peripheral versus central treatment and neurochemical correlates. *J Endocrinol* 1996; 151: 19-28.

Gallegos-Sánchez J, Delaleu B, Caraty A, Malpaux B, Thiéry JC. Estradiol acts locally within the retrochiasmatic area to inhibit pulsatile luteinizing hormone release in the female sheep during anestrus. *Biol Reprod* 1997; 56: 1544-1549.

Gayrard V, Malpaux B, Tillet Y, Thiéry JC. Estradiol increases tyrosine hydroxylase activity of the A15 nucleus dopaminergic neurons during long days in the ewe. *Biol Reprod* 1994; 50: 1168-1177.

Gebbie FE, Forsyth IA, Arendt J. Temperature and photoperiod effects on prolactin and melatonin secretion in the goat. *J Reprod Fertil* 1993; Abstract Series 11: 52.

Gomez Brunet A, Lopez Sebastian A. Effect of season on plasma concentration of prolactin and cortisol in pregnant, non pregnant and lactating ewes. *Anim Reprod Sci* 1991; 26: 251-268.

Goodman RL, Karsch FJ. Pulsatile secretion on luteinizing hormone: differential suppression by ovarian steroids. *Endocrinology* 1980; 107: 1286-1290.

Goodman RL, Bittman EL, Foster DL, Karsch FJ. Alterations in the control of luteinizing hormone pulse frequency underlie the seasonal variation in estradiol negative feedback in the ewe. *Biol Reprod* 1982; 27: 580-589.

Goodman RL, Meyer SL. Effects of pentobarbital anesthesia on tonic luteinizing hormone secretion in the ewe: evidence for active inhibition of luteinizing hormone in anoestrus. *Biol Reprod* 1984; 30: 374-381.

Goodman RL. Neuroendocrine control of the ovine estrous cycle. En: Knobil E, Neil JD, editors. *The Physiology of Reproduction*. New York: Raven Press, 1994: 659-709.

Goodman RL, Havern RL, Whisnant CS. Evidence that norepinephrine acts via a dopaminergic system to inhibit LH pulse frequency in anestrous ewes. *Biol Reprod* 1994; 50, Suppl 1: 184.

Goodman RL, Robinson JE, Kendrick KM, Dyer RG. Is the inhibitory action of estradiol on luteinizing hormone pulse frequency in anestrous ewes mediated by noradrenergic neurons in the preoptic area? *Neuroendocrinology* 1995a; 61: 284-292.

Goodman RL, Parfitt DB, Evans NP, Dahl GE, Karsch FJ. Endogenous opioid peptides control the amplitude and shape of gonadotropin-releasing hormone pulses in the ewe. *Endocrinology* 1995b; 136: 2412-2420.

Goodman RL, Havern RL, Whisnant CS. Alpha-adrenergic neurons inhibit luteinizing hormone pulse amplitude in breeding season ewes. *Biol Reprod* 1996; 54: 380-386.

Gorski J, Seyfred MA, Kladde MP, Meirer DA, Murdoch FE. Steroid hormone regulation of gene expression. *J Anim Sci* 1990; 68, Suppl 2: 18.

Gow CB, McDowell GH, Jenkin G. The importance of prolactin for initiation of lactation in the pregnant ewe. *Aust J Biol Sci* 1983; 36: 357-367.

Grasselli F, Gaiani R, Tamanini C. Seasonal variation in the reproductive hormones of male goats. *Acta Endocrinologica* 1992;126: 271-275.

Greenwald GS, Roy SK. Follicular development and its control. En: Knobil E, Neill JD, editors. *The Physiology of Reproduction*. New York: Raven Press, 1994: 629-724.

Gutiérrez AJ. Comportamiento y eficiencia reproductiva en cabras de la región central del Estado de Chihuahua (boletín 17); Chihuahua (Chih): Centro de Investigaciones y Fomento Pecuario, 1979.

Hambolu JO, Ojo SA. Ovarian activity of Sokoto red goats using abattoir specimens. *Theriogenology* 1985; 23: 273-282.

Hart IC. Seasonal factors affecting the release of prolactin in goats in response to milking. *J Endocrinol* 1975; 64: 313-322.

Hart IC, Morant SV. Roles of prolactin, growth hormone, insulin and thyroxine in steroid-induced lactation in goats. *J Endocrinol* 1980; 84: 343-351.

Havern RL, Whisnant CS, Goodman RL. Hypothalamic sites of catecholamine inhibition of luteinizing hormone in the anestrus ewes. *Biol Reprod* 1991; 44: 476-482.

Havern RL, Whisnant CS, Goodman RL. Dopaminergic structures in the ovine hypothalamus mediating estradiol negative feedback in anestrus ewes. *Endocrinology* 1994; 134: 1905-1914.

Heng W, Ning MA. Reproduction characteristics of the Liaoning Cashmere goat and the influence of immigration. *Proc VI Inter Conf Goats*; 1996 May 6-11; Beijing, China; 1996: 812.

Henniawati, Restal BJ, Scaramuzzi RJ. Effect of season on LH secretion in ovariectomized Australian cashmere does. *J Reprod Fertil* 1995; 103: 349-356.

Herbison AE, Robinson JE, Skinner DC. Distribution of estrogen receptor-immunoreactive cells in the preoptic area of the ewe: colocalization with glutamic acid decarboxylase but not luteinizing hormone-releasing hormone. *Neuroendocrinology* 1993; 57: 751-759.

Hernández MX. Perfil anual de prolactina plasmática en la oveja pelibuey (tesis). México (D.F.): Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Nacional Autónoma de México, 1997.

Horton RJE, Cummins JT, Clarke IJ. Naloxone evokes large-amplitude GnRH pulses in luteal phase ewes. *J Reprod Fertil* 1987; 81: 277-286.

Howles CM, Webster GM, Haynes NB. The effect of rearing under a long or short photoperiod on testis growth, plasma testosterone and prolactin concentrations, and the development of sexual behaviour in rams. *J Reprod Fertil* 1980; 60: 437-447

Howles CM, Craigon J, Haynes NB. Long-term rhythms of testicular volume and plasma prolactin concentration in rams reared for 3 years in constant photoperiod. *J Reprod Fertil* 1982; 65: 439-446.

Jackson GL, Davis SL. Comparison of luteinizing hormone and prolactin levels in cycling and anestrus ewes. *Neuroendocrinol* 1979; 28: 256-263.

Jackson GL, Leshin LS, Schillo KK. Effect of frontal hypothalamic deafferentation on duration of breeding season and melatonin secretion in the ewe. *Biol Reprod* 1986; 35: 1277-1288.

Jackson GL, Jansen HT. Persistence of a circannual rhythm of plasma prolactin concentrations in ewes exposed to a constant equatorial photoperiod. *Biol Reprod* 1991; 44: 469-475.

Jansen HT, Jackson GL. Circannual rhythms in the ewe: patterns of ovarian cycles and prolactin secretion under two different constant photoperiods. *Biol Reprod* 1993; 49: 627-634.

Joseph IBJK, Currie WD, Rawlings NC. Effects of time after ovariectomy, season and oestradiol on luteinizing hormone and follicle-stimulating hormone secretion in ovariectomized ewes. *J Reprod Fertil* 1992; 94: 511-523.

Kaplan DH, Katz LS. Exposure to constant photoperiod alters serum prolactin concentrations and behavioral response to estradiol in the ovariectomized goat. *J Anim Sci* 1994; 72: 3088-3097.

Karsch FJ. The hypothalamus and anterior pituitary gland. In: Austin CR, Short RV, editors. *Hormonal Control of Reproduction*. Cambridge; Cambridge University Press, 1984: 1-20.

Karsch FJ, Bittman EL, Foster DL, Goodman RL, Legan SJ, Robinson JE. Neuroendocrine basis of seasonal reproduction. *Recent Prog Horm Res* 1984; 40: 185-232.

Karsch FJ, Cummins JT, Thomas GB, Clarke IJ. Steroid feedback inhibition of pulsatile secretion of gonadotropin-releasing hormone in the ewe. *Biol Reprod* 1987; 36: 1207-1218.

Karsch FJ, Malpoux B, Wyne NL, Robinson JE. Characteristics of the melatonin signal that provide the photoperiodic code for timing seasonal reproduction in the ewe. *Reprod Nutr Dévelop* 1988; 28: 459-472.

Karsch FJ, Robinson JE, Woodfill CJI, Brown MB. Circannual cycles of luteinizing hormone and prolactin secretion in ewes during prolonged exposure to a fixed photoperiod: evidence for an endogenous reproductive rhythm. *Biol Reprod* 1989; 41: 1034-1046

Karsch FJ, Dahl GE, Evans NP, Manning JM, Mayfield KP, Moenter SM, Foster DL. Seasonal changes in gonadotropin-releasing hormone secretion in the ewe: alteration in response to the negative feedback action of estradiol. *Biol Reprod* 1993; 49: 1377-1383.

Kennaway DJ, Gilmore TA, Seamark RF. Effect of melatonin feeding on serum prolactin and gonadotropin levels and the onset of seasonal estrous cyclicity in sheep. *Endocrinology* 1982^a; 110: 1766-1772.

Kennaway DJ, Gilmore TA, Seamark RF. Effects of melatonin implants on the circadian rhythm of plasma melatonin and prolactin in sheep. *Endocrinology* 1982b; 110: 2186-2188.

Kennaway DJ, Dunstan EA, Gilmore TA, Seamark RF. Effects of shortened day-length and melatonin treatment on plasma prolactin and melatonin levels in pinealectomised and sham-operated ewes. *Anim Reprod Sci* 1982/1983; 5: 287-294.

Kennaway DJ, Sanford LM, Godfrey B, Friesen HG. Patterns of progesterone, melatonin and prolactin secretion in ewes maintained in four different photoperiods. *J Endocrinol* 1983; 97: 229-242.

Kennaway DJ, Rowe SA. Melatonin binding sites and their role in seasonal reproduction. *J Reprod Fertil* 1995; 49 Suppl: 423-435.

Klören WRL, Norton BW. Melatonin and fleece growth in Australian cashmere goats. *Small Ruminant Res* 1995; 17: 179-185.

Kodon C, Drouva SV, Martínez de la Escalera G, Weiner RI. Role of classic and peptide neuromediators in the neuroendocrine regulation of luteinizing hormone and prolactin. In: Knobil E, Neill JD editors. *The Physiology of Reproduction*. New York: Raven Press 1994: 1621-1682.

Kornalijnslijper E, Bevers MM, van Oord HA, Taverne MAM. Plasma prolactin, growth hormone and progesterone concentrations in pseudo-pregnant, hysterectomized and pregnant goats. *J Reprod Fertil* 1996; Abstract Series 18: 9.

Kouimtzis SA, Belibasaki S, Doney JM. Melatonin advances and condenses the onset of seasonal breeding in Greek dairy ewes. *Anim Prod* 1989; 48: 399-405.

Kuljis RO, Advis JP. Immunocytochemical and physiological evidence of a synapse between dopamine and luteinizing hormone releasing hormone containing neurons in the ewe median eminence. *Endocrinology* 1989; 124: 1579-1581.

Lamming GE, Moseley SR, McNeilly JR. Prolactin release in sheep. *J Reprod Fertil* 1974; 40: 151-168.

Langford GA, Ainsworth L, Marcus GJ, Shrestha JNB. Photoperiod entrainment of testosterone, luteinizing hormone, follicle-stimulating hormone, and prolactin cycles in rams in relation to testis size and semen quality. *Biol Reprod* 1987; 37: 489-499.

Legan SJ, Karsch FJ, Foster DL. The endocrine control of seasonal reproductive function in the ewe: a marked change in response of the negative feedback action of estradiol on luteinizing hormone secretion. *Endocrinology* 1977; 101: 818-824.

Legan SJ, Karsch FJ. Photoperiodic control of seasonal breeding in ewes: modulation of the negative feedback action of estradiol. *Biol Reprod* 1980; 23: 1061-1068.

Legan SJ, Karsch FJ. Importance of retinal photoreceptors to the photoperiodic control of seasonal breeding in the ewe. *Biol Reprod* 1983; 29: 316-325.

Lehman MN, Ebling FJP, Moenter SM, Karsch FJ. Distribution of oestrogen receptor-immunoreactive cells in the sheep brain. *Endocrinology* 1993; 133: 876-886.

Lehman MN, Karsch FJ. Do gonadotropin-releasing hormone, tyrosine hydroxylase-, and β -endorphin-immunoreactive neurons contain estrogen receptors? A double-label immunocytochemical study in the Suffolk ewe. *Endocrinology* 1993; 133: 887-895.

Lehman MN, Durham DM, Jansen HT, Adrian B, Goodman RL. Dopaminergic A14/A15 neurons are activated during estradiol negative feedback in anestrus, but not breeding season ewes. *Endocrinology* 1996; 137: 4443-4450.

Lincoln GA, McNeilly AS, Cameron CL. The effects of a sudden decrease or increase in daylength on prolactin secretion in the ram. *J Reprod Fertil* 1978; 52: 305-311.

Lincoln GA. The pineal gland. In: Austin CR, Short RV, editors. *Hormonal Control of Reproduction*. Cambridge: Cambridge University Press 1984: 52-75.

Lincoln GA, Ebling FJP. Effect of constant-release implants of melatonin on seasonal cycles in reproduction, prolactin secretion and moulting in rams. *J Reprod Fertil* 1985; 73: 241-253.

Lincoln GA. Melatonin and the prospect of a cold winter. *J Endocrinol* 1986; 111 suppl: 10.

Lincoln GA, Libre EA, Merriam GR. Long-term reproductive cycles in rams after pinealectomy or superior cervical ganglionectomy. *J Reprod Fertil* 1989; 85: 687-704.

Lincoln GA, Kelly RW. Test of ML23 as an antagonist to the effects of melatonin in the ram. *J Reprod Fertil* 1989; 86: 737-743.

Lincoln GA. Correlation with changes in horns and pelage, but not reproduction, of seasonal cycles in the secretion of prolactin in rams of wild, feral and domesticated breeds of sheep. *J Reprod Fertil* 1990; 90: 285-296.

Lincoln GA, Maeda KI. Reproductive effects of placing micro-implants of melatonin in the mediobasal hypothalamus and preoptic area in rams. *J. Endocrinol* 1992a; 132: 201-215.

Lincoln GA, Maeda KI. Effects of placing micro-implants of melatonin in the mediobasal hypothalamus and preoptic area on the secretion of prolactin and β -endorphin in rams. *J Endocrinol* 1992b; 134: 437-448.

Lincoln GA. Effects of placing micro-implants of melatonin in the pars tuberalis, pars distalis and the lateral septum of the forebrain on the secretion of FSH and prolactin, and testicular size in rams. *J Endocrinol* 1994; 142: 267-276.

Lincoln GA, Clarke IJ. Effects of photoperiod and melatonin on the secretion of prolactin in hypothalamo-pituitary disconnected rams. *J Reprod Fertil* 1994a; Abstract Series 13: 5.

Lincoln GA, Clarke IJ. Photoperiodically-induced cycles in the secretion of prolactin in hypothalamo-pituitary disconnected rams. Evidence for translation of the melatonin signal in the pituitary gland. *J Neuroendocrinol* 1994b; 6: 251-260.

Lincoln GA, Baker BI. Seasonal and photoperiod-induced changes in the secretion of α -melanocyte-stimulating hormone in Soay sheep: temporal relationships with changes in β -endorphin, prolactin, follicle-stimulating hormone, activity of the gonads and growth of wool and horns. *J Endocrinol* 1995; 144: 471-481.

Lincoln GA, Clarke IJ. Evidence that melatonin acts in the pituitary gland through a dopamine-independent mechanism to mediate effects of daylength on the secretion of prolactin in the ram. *J Neuroendocrinol* 1995; 7: 637-643.

Lincoln GA, Tortonese DJ. Prolactin: an impotent inhibitor of gonadotrophin secretion in sheep? *J Reprod Fertil* 1997; Abstract Series 19: 15.

Lincoln GA, Clarke IJ. Refractoriness to a static melatonin signal develops in the pituitary gland for the control of prolactin secretion in the ram. *Biol Reprod* 1997; 57: 460-467.

Lindsay DR. Reproduction in the sheep and goat. In: Cupps PT, editor. *Reproduction in Domestic Animals*. San Diego, Calif. Academic Press, Inc, 1991: 491-517.

Lucaroni A, Malfatti A, Debenedetti A, Costarelli S, Todini L, Borghese A, Terzano GM. Sex differences in seasonal reproductive rhythms in Mediterranean goats. *Proc VI Inter Conf Goats*; 1996 May 6-11; Beijing, China; 1996: 794-798.

Llewelyn CA, Ogaa JS, Obwolo MJ. Plasma progesterone profiles and variation in cyclic ovarian activity throughout the year in indigenous goats in Zimbabwe. *Anim Reprod Sci* 1993; 30: 301-311.

Maeda K, Mori Y, Sawasaki T, Kano Y. Diurnal changes in peripheral melatonin concentration in goats and effects of light or dark interruption. *Japan J Vet Sci* 1984; 46: 837-842.

Maeda K, Mori Y, Kano Y. Superior cervical ganglionectomy prevents gonadal regression and increased plasma prolactin concentrations induced by long days in goats. *J Endocrinol* 1986; 110: 137-144.

Malpaux B, Robinson JE, Brown MB, Karsch FJ. Reproductive refractoriness of the ewe to inductive photoperiod is not caused by inappropriate secretion of melatonin. *Biol Reprod* 1987; 36: 1333-1341.

Malpaux B, Wayne NL, Karsch FJ. Termination of the breeding season in the Suffolk ewe: involvement of an endogenous rhythm of reproduction. *Biol Reprod* 1988; 39: 254-263.

Malpaux B, Robinson JE, Wayne NL, Karsch FJ. Regulation of the onset of the breeding season of the ewe: importance of long days and of an endogenous reproductive rhythm. *J Endocrinol* 1989; 122: 269-278.

Malpoux B, Daveau A, Maurice F, Gayrard V, Thiéry JC. Short-day effects of melatonin on luteinizing-hormone secretion in the ewe: evidence for central sites of action in the mediobasal hypothalamus. *Biol Reprod* 1993; 48: 752-760.

Malpoux B, Daveau A, Maurice F, Locatelli A, Thiéry JC. Evidence that melatonin binding sites in the pars tuberalis do not mediate the photoperiodic actions of melatonin on LH and prolactin secretion in ewes. *J Reprod Fertil* 1994; 101: 625-632.

Malpoux B, Skinner DC, Maurice F. The ovine pars tuberalis does not appear to be targeted by melatonin to modulate luteinizing hormone secretion, but may be important for prolactin release. *J Neuroendocrinol* 1995; 7: 199-206.

Malapux B, Delgadillo, JA, Chemineau P. Neuroendocrinología del fotoperíodo en el control de la actividad reproductiva. *Memorias del Seminario Internacional: Tópicos Avanzados en Reproducción Animal*; 1997 septiembre 12; Montecillo (Edo Méx) México. Montecillo (Edo Méx); Colegio de Postgraduados, 1997: 23-42.

Malven PV, Haglof SA, Jiang H. Serum concentrations of luteinizing hormone, growth hormone, and prolactin in untreated and estradiol-treated ovariectomized ewes after immunoneutralization of hypothalamic neuropeptide Y. *J Anim Sci* 1995; 73: 2105-2112.

McNeilly JR, Moseley SR, Lamming GE. Observations on the pattern of prolactin release during suckling in the ewe. *J Reprod Fertil* 1972; 31: 487-488.

Mellado M, Foote RH, Gomez A. Reproductive efficiency of Nubian goats throughout the year in northern Mexico. *Small Rum Res* 1991; 6: 151-157.

Mellado M. La cabra criolla en América latina. *Vet Méx* 1997; 28: 333-343.

Meyer SL, Goodman RL. Neurotransmitters involved in mediating the steroid-dependent suppression of pulsatile luteinizing hormone secretion in anestrus ewes: effects of receptor antagonists. *Endocrinology* 1985; 116: 2054-2061.

Meyer SL, Goodman RL. Separate neural systems mediate the steroid-dependent and steroid-independent suppression of tonic luteinizing hormone secretion in the anestrus ewe. *Biol Reprod* 1986; 35: 562-571.

Meyer SL. Neurotransmitters affecting seasonal reproduction in the ewe. Dissertation Abstracts International. B. Sciences and Engineering 1987; 48: 2.

Moenter SM, Caraty A, Karsch FJ. The estradiol induced surge of gonadotropin-releasing hormone in the ewe. *Endocrinology* 1990; 127: 1375-1384.

Moenter SM, Karsch FJ, Lehman MN. Fos expression during the estradiol-induced gonadotropin-releasing hormone (GnRH) surge of the ewe: induction in GnRH and other neurons. *Endocrinology* 1993; 133: 896-903.

Mohammad WA, Grossman M, Vatthauer JL. Seasonal breeding in United States dairy goats. *J Dairy Sci* 1984; 67: 1813-1822.

Mori Y, Maeda K, Sawasaki T, Kano Y. Effects of long days and short days on oestrous cyclicity in two breeds of goats with different seasonality. *Japan J Anim Reprod* 1984; 30: 239-245.

Mori Y, Maeda K, Sawasaki T, Kano Y. Photoperiodic control of prolactin secretion in the goat. *Japan J Anim Reprod* 1985; 31: 9-15.

Mori Y, Tanaka M, Maeda K, Hoshino K, Kano Y. Photoperiodic modification of negative and positive feedback effects of oestradiol on LH secretion in ovariectomized goats. *J Reprod Fertil* 1987; 80: 523-529.

Morgan PJ, Webster CA, Mercer JC, Ross AW, Hazlerigg DC, MacLean A, Barrett P. The ovine pars tuberalis secretes a factor(s) which regulates gene expression in both lactotrophic and non lactotrophic pituitary cells. *Endocrinology* 1996; 137: 4018-4026.

Muduuli DS, Sanford LM, Palmer WM, Howland BE. Secretory patterns and circadian and seasonal changes in luteinizing hormone, follicle stimulating hormone, prolactin and testosterone in the male Pygmy goat. *J Anim Sci* 1979; 49: 543-553.

Munro C, McNatty KP, Renshaw L. Circa-annual rhythms of prolactin secretion in ewes and the effect of pinealectomy. *J Endocrinol* 1980; 84: 83-89.

Naylor AM, Porter DWF, Lincoln DW. Central administration of corticotrophin-releasing factor in the sheep: effects on secretion of gonadotrophins, prolactin and cortisol. *J Endocrinol* 1990; 124: 117-125.

Neill JD, Magy GM. Prolactin secretion and its control. En: Knobil E, Neill JD editors. *The Physiology of Reproduction*. New York: Raven Press 1994: 1833-1860.

Nowak R, Rodway RG. Effect of intravaginal implants of melatonin on the onset of ovarian activity in adult and prepubertal ewes. *J Reprod Fertil* 1985; 74: 287-293.

O'Callaghan D, Karsch FJ, Boland MP, Roche JF. Role of short days in timing the onset and duration of reproductive activity in ewes under artificial photoperiods. *Biol Reprod* 1991a; 44: 23-28.

O'Callaghan D, Karsch FJ, Boland MP, Roche JF. What photoperiodic signal is provided by a continuous-release melatonin implant? *Biol Reprod* 1991b; 45: 927-933.

O'Callaghan D, Karsch FJ, Boland MP, Hanrahan JP, Roche JF. Variation in the timing of the reproductive season among breeds of sheep in relation to differences in photoperiodic synchronization of an endogenous rhythm. *J Reprod Fertil* 1992; 96: 443-452.

O'Callaghan D, Wendling A, Karsch FJ, Roche JF. Differential effectiveness of a long- and short-day pattern of melatonin on timing of the breeding season in pinealectomized ewes. *Biol Reprod* 1994; 50 suppl 1: 140.

Ojo SA. Pregnancy wastage in slaughtered goats at Zaria slaughter houses. *Proc VI Inter Conf Goats*; 1996 May 6-11; Beijing, China, 1996: 823-825.

Padmanabhan V, McFadden K, Mauger DT, Karsch FJ, Midgley AR. Neuroendocrine control of follicle-stimulating hormone (FSH) secretion. I. Direct evidence for separate episodic and basal components of FSH secretion. *Endocrinology* 1997; 138: 424-432.

Pañeda MH, Dávila RJ, Trejo GA, De Lucas TJ. Aspectos reproductivos en cabras a nivel de rastro. *Memorias de la III Reunión Nacional sobre Caprinocultura*; 1987 octubre 29-31; Cuautitlán (Edo de Mex) México. México (DF): Asociación Mexicana de Producción Caprina, AC, 1987: 2-10.

Pelletier J. Evidence for periodic control of prolactin release in rams. *J Reprod Fertil* 1973; 143-147.

Picazo González RA, Lincoln GA. Light control of the duration of the daily melatonin signal in Soay rams: inhibition or entrainment? *J Reprod Fertil* 1994; Abstract Series 13: 36.

Poultron AL, English J, Symons AM, Arendt J. Effects of various melatonin treatments on plasma prolactin concentrations in the ewe. *J Endocrinol* 1986; 108: 287-292.

Poultron AL, Symons AM, Kelly MI, Arendt J. Intraruminal soluble glass boluses containing melatonin can induce early onset of ovarian activity in ewes. *J Reprod Fertil* 1987; 80: 235-239.

Prandi A, Motta M, Chiesa F, Tamanini C. Circannual rhythm of plasma prolactin concentration in the goat. *Anim Reprod Sci* 1988; 17: 85-94.

Prekop F, Domanski E. Abnormalities in the seasonal course of estrous cycle in ewes after lesions of the suprachiasmatic area of the hypothalamus. *J Endocrinol* 1980; 85: 481-486.

Regisford EGC, Katz LS. Effects of bromocriptine treatment on the expression of sexual behavior in male sheep (*Ovis aries*). *J Anim Sci* 1994; 72: 591-597.

Restall BJ. Seasonal variations in reproductive activity in Australian goats. *Anim Reprod Sci* 1992; 27: 305-318.

Rhind SM, Chesworth JM, Robinson JJ. A seasonal difference in ovine peripheral plasma prolactin and progesterone concentrations in early pregnancy and in the relationship between the two hormones. *J Reprod Fertil* 1978; 52: 79-81.

Rhind SM, Robinson JJ, Chesworth JM, Crofts RMJ. Effects of season, lactation and plane of nutrition on prolactin concentrations in ovine plasma and the role of prolactin in the control of ewe fertility. *J Reprod Fertil* 1980; 58: 145-152.

Rios JG, Ramirez JA, Benavides J, Miramontes O. Estacionalidad reproductiva de la cabra criolla en la parte central del Estado de Chihuahua. *Memorias de la III Reunión Nacional*

sobre Caprinocultura; 1987 octubre 29-31; Cuautitlán (Edo de Méx) México. México (DF): Asociación Mexicana de Producción Caprina, AC, 1987: 72.

Robinson JE, Karsch FJ. Refractoriness to inductive day lengths terminates the breeding season of the Suffolk ewe. *Biol Reprod* 1984; 31: 656-663.

Robinson JE, Wayne NL, Karsch FJ. Refractoriness to inhibitory day lengths initiates the breeding season of the Suffolk ewe. *Biol Reprod* 1985; 32: 1024-1030.

Robinson JE, Kaynard AH, Karsch FJ. Does melatonin alter pituitary responsiveness to gonadotropin-releasing hormone in the ewe? *Neuroendocrinol* 1986; 43: 635-640.

Robinson JE, Karsch FJ. Photoperiodic history and a changing melatonin pattern can determine the neuroendocrine response of the ewe to daylength. *J Reprod Fertil* 1987; 80: 159-165.

Robinson JJ, Wallace JM, Aitken RP, Wigzell S. Effect of duration of melatonin treatment on the onset and duration of oestrous cyclicity in ewes. *J Reprod Fertil* 1992; 95: 709-717.

Robinson JJ, Wallace JM, Aitken RP, McNeilly AS. Effect of chronic treatment with a GnRH agonist to suppress pulsatile LH secretion on the ability of exogenous melatonin to advance oestrous cyclicity in ewes. *J Reprod Fertil* 1993; 99: 601-608.

Rollag MD, Niswender GD. Radioimmunoassay of serum concentrations of melatonin in sheep exposed to different lighting regimens. *Endocrinology* 1976; 98: 482-489.

Ronayne E, Jordan B, Quirke JF, Roche JF. The effect of frequency of administration of melatonin on the time of onset of the breeding season in anestrus ewes. *Anim Reprod Sci* 1989; 18: 13-24.

Rozell TG, Keisler DH. Effects of oestradiol on LH, FSH and prolactin in ovariectomized ewes. *J Reprod Fertil* 1990; 88: 645-653.

Sagar SM, Sharp FR, Curran T. Expression of c-fos protein in brain: metabolic mapping at the cellular level. *Science* 1988; 240: 1328-1331.

Sánchez F, Montaldo H, Juárez A, Rosales J. Observaciones sobre la distribución de los partos en cinco razas de cabras. *Proc 10th Int Cong Anim Reprod AI*; 1984 June 10-14; Urbana, Ill, 1984: 109.

Sanford LM, Beaton DB, Howland BE, Palmer WM. Photoperiod-induced changes in luteinizing hormone, follicle-stimulating hormone, prolactin and testosterone secretion in the ram. *Can J Anim Sci* 1978; 58: 123-127.

Scott CJ, Cummins JT, Clarke IJ. Effects on plasma luteinizing hormone (LH) levels of microinjection of noradrenaline and adrenaline into the septo-preoptic area of the brain of the ovariectomized ewe: changes with season and chronic oestrogen treatment. *J Neuroendocrinol* 1992; 4: 131-141.

Schillo KK, Alliston CW, Malven PV. Plasma concentrations of luteinizing hormone and prolactin in the ovariectomized ewe during induced hyperthermia. *Biol Reprod* 1978; 19: 306-313.

Shelton M. Reproduction and breeding of goats. *J Dairy Sci* 1978; 61: 994-1010.

Shelton M. Management of reproduction in the goat. *Memorias de la VII Reunión Nacional sobre Carpinocultura*; 1991 octubre 23-25; Monterrey (NL) México. México (DF): Asociación Mexicana de Producción Caprina, AC, 1991: 168-184.

Shupnik MA, Baxter LA, French LR, Gorski J. In vivo effects of estrogen on ovine pituitaries: prolactin and growth hormone biosynthesis and messenger ribonucleic acid translation. *Endocrinology* 1979; 104: 729-735.

Singh D, Khan BU. Performance of Jhakrana goats under semi-intensive system of management. *Proc VI Inter Conf Goats*; 1996 May 6-11; Beijing, China, 1992: 813.

Skinner DC, Maurice F, Malpoux B. Is the pars tuberalis (PT) the site of action of melatonin in the ewe? *J Reprod Fertil* 1994; Abstract Series 14: 7.

Skinner DC, Robinson JE. Melatonin-binding sites in the gonadotroph-enriched zona tuberalis of ewes. *J Reprod Fertil* 1995; 104: 243-250.

Sutherland SRD. Effects of oestradiol and progesterone on LH secretion during anoestrus and the breeding season in ovariectomized Angora-cross does. *Proc. 4th AAAP Anim Sci Congress*; Hamilton, 1987: 230.

Stanisiewski EP, Chapin LT, Ames NK, Zinn SA, Tucker HA. Melatonin and prolactin concentrations in blood of cattle exposed to 8, 16 or 24 hours of daily light. *J Anim Sci* 1988; 66: 727-734.

Sugawara H, Sagawa J, Shimoyama S. Effects of 5-hydroxytryptamin and melatonin on plasma prolactin concentration in intact and cervical ganglionectomized goats. *Japan J Zoot Sci* 1989; 60: 788-796.

Sweeney T, Roche JF, Karsch FJ, O'Callaghan D. Does the phase of the endogenous rhythm of reproduction influence the reproductive response of ewes to a long-day photoperiodic signal? *J Reprod Fertil* 1994; Abstract Series 13: 5.

Sweeney T, Donovan A, Roche JF, O'Callaghan D. Variation in the ability of a long day followed by a short day photoperiod signal to initiate reproductive activity in ewes at different times of the year. *J Reprod Fertil* 1997; 109: 121-127.

Symons AM, Arendt J, Laud CA. Melatonin feeding decreases prolactin levels in the ewe. *J Endocrinol* 1983; 99: 41-46.

Symons AM, Arendt J. The role of melatonin in the control of reproductive cycles in the ewe. *J Endocrinol* 1986; 111 Suppl: 11.

Thiéry JC, Martin GB, Tillet Y, Caldani M, Quentin M, Jamain C, Ravault JP. Role of hypothalamic catecholamines in the regulation of luteinizing hormone and prolactin secretion in the ewe during seasonal anestrus. *Neuroendocrinology* 1989; 49: 80-87.

Thiéry JC. Monoamine content of the stalk-median eminence and hypothalamus in adult female sheep as affected by daylength. *J Neuroendocrinol* 1991; 3: 407-411.

Thiéry JC, Gayrard V, Le Corre S, Viguié C, Martin GB, Chemineau P, Malpoux B. Dopaminergic control of LH secretion by the A15 nucleus in anoestrous ewes. *J Reprod Fertil* 1995; 49 Suppl: 285-296.

Thiéry JC, Gallegos Sánchez J. Regulación dopaminérgica de la secreción pulsátil de la LH durante días largos constantes (16L:8D) en la oveja. *Memorias del Seminario Internacional: Tópicos Avanzados en Reproducción Animal*; 1997 septiembre 12;. Montecillo (Edo Méx) México. Montecillo (Edo Méx): Colegio de Postgraduados, 1997: 43-58.

Thomas GB, Cummins JT, Doughton BW, Griffin N, Smythe GA, Gleeson RM, Clarke IJ. Direct pituitary inhibition of prolactin secretion by dopamine and noradrenaline in sheep. *J Endocrinol* 1989; 123: 393-402.

Tortonese DJ, Lincoln GA. Involvement of dopamine in the photoperiodic regulation of pulsatile LH secretion in the ram. *J Reprd Fertil* 1993; Abstract Series 11: 19.

Tortonese DJ, Lincoln GA. Effects of melatonin in the mediobasal hypothalamus on the secretion of gonadotrophins in sheep: role of dopaminergic pathways. *J Endocrinol* 1995; 146: 543-552.

Tortonese DJ, Lincoln GA. Effects of in vitro treatments with melatonin on the LH response to GnRH in ovine pituitary pars distalis (PD), pars tuberalis (PT) and combined PD+PT primary cell cultures. *Biol Reprod* 1997; 56, suppl 1: 162.

Traldi AS, Oliveira CA, Zanetti MA. Reproductive behaviour of goats in central-south of Brazil. *Proc V Int Conf on goats*; 1992 March 2-8; New Delhi, India, 1992: 376.

Trejo GA. Estacionalidad reproductiva en el ganado caprino. *Memorias del Seminario Nacional sobre Producción y Comercialización del Ganado Caprino*; 1993 noviembre 10-12; Monterey (NL) México. México (DF): Asociación Mexicana de Producción Caprina, AC, 1993: 24-30.

Trout WE, Malven PV. Effects of exogenous estradiol-17 β and progesterone on naloxone-reversible inhibition of the release of luteinizing hormone in ewes. *J Anim Sci* 1987; 65: 1602-1609.

Turek FW, van Cauter E. Rhythms in reproduction. In: Knobil E, Neill JD. Editors. *The Physiology of Reproduction*. New York: Raven Press 1994: 487-540.

Turner ML, Hallford AM. Return to estrus and endocrine patterns in early postpartum, spring lambing ewes treated with melatonin. *Theriogenology* 1993; 39: 1245-1256.

Valencia J, González JL, Díaz J. Actividad reproductiva de la cabra criolla en México en el examen postmortem del aparato genital. *Vet Méx* 1986; 17: 177-180.

Valencia J, Zarco L, Ducoing A, Murcia C, Navarro H. Breeding season of criollo and granadina goats under constant nutritional levels in the Mexican highlands. *Livestock Reproduction in Latin America*. International Atomic Energy Agency, Viena, 1990: 321-333.

Viguié C, Thibault J, Thiéry JC, Tillet Y, Malpaux B. Reduction of tyrosine hydroxylase activity in the stalk-median eminence of the ewe by short days in relation to changes in luteinizing hormone and prolactin secretion. *Biol Reprod* 1994; 50, Suppl 1: 108.

Viguié C, Caraty A, Locatelli A, Malpaux B. Regulation of luteinizing hormone-releasing hormone (LHLH) secretion by melatonin in the ewe. I. Simultaneous delayed increase in LHRH and luteinizing hormone pulsatile secretion. *Biol Reprod* 1995a; 52: 1114-1120.

Viguié C, Thiéry JC, Picard S, Malpaux B. Blockade of tyrosine hydroxylase in the median eminence stimulates LH pulsatile secretion in long days treated ewes. *Biol Reprod* 1995b; 52, Suppl 1: 155.

Viguié C, Thibault J, Thiéry JC, Tillet Y, Malpaux B. Photoperiodic modulation of monoamines and amino-acids involved in the control of prolactin and LH secretion in the ewe: evidence of a regulation of tyrosine hydroxylase activity. *J Neuroendocrinol* 1996; 8: 465-474.

Viguié C, Thibault J, Thiéry JC, Tillet Y, Malpaux B. Characterization of the short day-induced decrease in median eminence tyrosine hydroxylase activity in the ewe: temporal relationship to the changes in luteinizing hormone and prolactin secretion and short day-like effect of melatonin. *Endocrinology* 1997; 138: 499-506.

Von Brackel-Bodenhausen A, Wuttke W, Holtz W. Effects of photoperiod and slow release preparations of bromocryptine and melatonin on reproductive activity and prolactin secretion in female goats. *J Anim Sci* 1994; 72: 955-962.

Wallace JM, Robinson JJ, Wigzell S, Aitken RP. Effect of melatonin on the peripheral concentrations of LH and progesterone after oestrous, and on conception rate in ewes. *J Endocrinol* 1988; 119: 523-530.

Walton JS, Evins JD, Fitzgerald BP, Cunningham FJ. Abrupt decrease in daylength and short-term changes in the plasma concentration of FSH, LH and prolactin in anestrus ewes. *J Reprod Fertil* 1980; 59: 163-171.

Webster GM, Haresing W. Seasonal changes in LH and prolactin concentrations in ewes of two breeds. *J Reprod Fertil* 1983; 67: 465-471.

Wheaton JE, Pohl HA, Windels HF. Effects of melatonin and progesterone administered to ewes in spring and summer. *J Anim Sci* 1990; 68: 923-930.

Whisnant CS, Goodman RL. Effects of an opioid antagonist on pulsatile luteinizing hormone secretion in the ewe vary with changes in steroid negative feedback. *Biol Reprod* 1988; 39: 1032-1038.

Williams LM, Morgan PJ. Demonstration of melatonin-binding sites on the pars tuberalis of the rat. *J Endocrinol* 1988; 119: R1-R3.

Woodfill CJI, Robinson JE, Malpoux B, Karsch FJ. Synchronization of the circannual reproductive rhythm of the ewe by discrete photoperiodic signals. *Biol Reprod* 1991; 45: 110-121.

Woodfill CJI, Wayne NL, Moenter SM, Karsch FJ. Photoperiodic synchronization of a circannual reproductive rhythm in sheep: identification of season-specific time cues. *Biol Reprod* 1994; 50: 965-976.

Worthy K, Haresing W. Evidence that the onset of seasonal anestrus in the ewe may be independent of increasing prolactin concentrations and daylength. *J Reprod Fertil* 1983; 69: 41-48.

Worthy K, Haresing W, Dodson S, McLeord BJ, Foxcroft GR, Haynes NB. Evidence that the onset of the breeding season in the ewe may be independent of decreasing plasma prolactin concentrations. *J Reprod Fertil* 1985; 75: 237-246.

Yang K, Haynes NB, Lamming GE, Brooks AN. Ovarian steroid hormone involvement in endogenous opioid modulation of LH secretion in mature ewes during the breeding and non breeding season. *J Reprod Fertil* 1988; 83: 129-139.

Zygoyiannis D, Davies PH, Doney JM. The effect of melatonin on seasonal reproduction of indigenous and crossbred dairy goats in Greece. *Anim Prod* 1993; 57: 273-279.

3. EFECTO DEL FOTOPERÍODO SOBRE LA CONCENTRACIÓN SÉRICA DE PROLACTINA EN LA CABRA CRIOLLA EN MÉXICO

3.1. RESUMEN

Se utilizaron 8 cabras criollas divididas en dos grupos, fotoperíodo normal ($n=4$) y fotoperíodo invertido ($n=4$). El grupo de fotoperíodo normal se mantuvo en un corral descubierto y aislado de otros animales, donde recibió la luminosidad característica de la región ($22^{\circ} 58' N$) durante el primer año. En el segundo año, se alojó en una cámara de fotoperíodo contigua a la sección aislada, donde recibió dos ciclos de fotoperíodo de 6 meses de duración cada uno, durante los cuales se reprodujeron en 6 meses las variaciones del fotoperíodo que normalmente se producen durante un año. Es decir, que el día más corto y el más largo tuvieron respectivamente una duración equivalente a la del solsticio de invierno (10 h con 36 min) y solsticio de verano (13 h con 24 min) de la región, pero los cambios diarios en la duración del día se realizaron al doble de la velocidad normal. El grupo mantenido en fotoperíodo invertido se alojó en una cámara de fotoperíodo contigua a una sección aislada, donde a partir de julio de 1995 recibió en todo momento el número de horas luz equivalente al que el otro grupo estaba recibiendo de oscuridad. Las muestras para determinación de prolactina se tomaron dos veces por semana (los lunes y viernes) y se procesaron por medio de radioinmunoanálisis. En las cabras bajo fotoperíodo normal, los coeficientes de correlación entre las horas luz y la concentración de prolactina fueron de 0.43 ($P<0.05$) y 0.38 ($P<0.05$) en el primer y segundo año, respectivamente, y de 0.43 ($P<0.05$) y 0.32 ($P<0.05$) entre la temperatura ambiente y la concentración de la hormona. En las cabras bajo fotoperíodo invertido, la prolactina se relacionó con las horas luz del día sólo en el primer año ($r = -0.39$, $P<0.05$) y con la temperatura ambiente durante todo el estudio ($r= 0.42$, $P<0.05$, y 0.47 , $P<0.05$, en el primer y segundo año, respectivamente).

Palabras clave: Cabras criollas, Fotoperíodo, Prolactina.

3.2. INTRODUCCIÓN

En los animales con reproducción estacional como la oveja y la cabra, la variación en la concentración de prolactina a través del año es un hecho conocido y bien documentado; se incrementa durante los días largos y mayor temperatura ambiente, es decir en la primavera, lo que coincide con la lactancia, y se reduce en los días cortos con menor temperatura ambiente, en el invierno, lo que se relaciona con el rebrote del pelo (Dicks *et al.*, 1994; Karsch *et al.*, 1989; Kennaway *et al.*, 1983; Lincoln, 1990; Lincoln y Baker, 1995; Mori *et al.*, 1985; Prandi *et al.*, 1988; Webster y Haresing, 1983). Esto se ha demostrado en estudios realizados con fotoperíodo y temperatura ambiente naturales (Gomez Brunet y Lopez Sebastian, 1991; Hernández, 1997; Munro *et al.*, 1980; Rhind *et al.*, 1978, 1980) y con fotoperíodos artificiales (Kaplan y Katz, 1994; Walton *et al.*, 1980; Worthy y Haresing, 1983, 1985). Por lo tanto, los animales pueden enfrentar las condiciones del medio ambiente y asegurar la supervivencia de su descendencia. En animales con menor estacionalidad reproductiva, como las cabras criollas que se mantienen al sur del trópico de Cáncer, no se conoce cual es el papel relativo de la temperatura y el fotoperíodo en el control del patrón circanual de prolactina.

El objetivo del presente trabajo fue aislar los efectos del fotoperíodo y los de la temperatura sobre la secreción de prolactina mediante la caracterización de los patrones de esta hormona en el suero sanguíneo de cabras criollas mantenidas a 22° 58' de latitud, bajo fotoperíodo natural e invertido y en ciclos de fotoperíodo de 12 y 6 meses de duración.

3.3. MATERIAL Y MÉTODOS

El trabajo se realizó en Enrique Estrada, Zacatecas a 22° 58' de latitud norte y 102° 30' de longitud oeste, y a 2 153 msnm. Se utilizaron 8 cabras criollas adultas (cuando menos con un parto), sin gestación, no lactando, que se habían mantenido durante toda su vida en

fotoperíodo natural de la región. A partir del 24 de julio de 1995, las cabras se dividieron en dos grupos de 4 hembras cada uno: fotoperíodo normal e invertido.

El grupo de fotoperíodo normal se mantuvo en un corral descubierto y aislado de otros animales, donde recibió la luminosidad característica de la región (22° 58' N) durante el primer año. En el segundo año, se alojó en una cámara de fotoperíodo contigua a la sección aislada, donde recibió dos ciclos de fotoperíodo de 6 meses de duración cada uno, durante los cuales se reprodujeron en 6 meses las variaciones del fotoperíodo que normalmente se producen durante un año. Es decir, que el día más corto y el más largo tuvieron respectivamente una duración equivalente a la del solsticio de invierno (10 h con 36 min) y solsticio de verano (13 h con 24 min) de la región, pero los cambios diarios en la duración del día se realizaron al doble de la velocidad normal. El grupo mantenido en fotoperíodo invertido se alojó en una cámara de fotoperíodo contigua a una sección aislada, donde a partir del 24 de julio de 1995 recibió en todo momento el número de horas luz equivalente al que el otro grupo estaba recibiendo de oscuridad. Las cámaras de fotoperíodo utilizadas proporcionaban 350 lux a la altura de los ojos de las cabras y la cantidad de horas luz del día se controló con interruptores de horario (York, modelo 1104). Las hembras se alimentaron con una ración que cubría sus requerimientos nutricionales y con agua y sales minerales a voluntad.

Se tomaron muestras sanguíneas de todas las cabras dos veces por semana (los lunes y viernes) por punción yugular en tubos sin anticoagulante, para determinar la concentración de prolactina. Los sueros se separaron y se almacenaron en congelación (-20°C) hasta el momento de realizar la determinación hormonal por medio de radioinmunoanálisis.

La determinación de prolactina se realizó en muestras de suero por duplicado con un radioinmunoanálisis homólogo (Perera *et al.*, 1996). Los coeficientes de variación interensayo e intraensayo fueron de 5.0% y 11.0%, respectivamente.

Para conocer el efecto de las horas luz y temperatura ambiente sobre la concentración sérica de prolactina, los valores individuales de cada cabra se sometieron a autorregresión utilizando el método de cuadrados mínimos ordinarios (SAS, 1989); y para evaluar el efecto sobre la concentración de la hormona se usó el análisis de varianza/covarianza en clasificación de parcelas divididas (la covarianza fue la temperatura ambiente) y comparación de medias por el método de Tukey (Gill, 1978). Para esto la concentración de la prolactina se transformó en logaritmos y se comparó en los días de menor (menos de 11.5 horas luz), intermedia (entre 11.5 y 12.4 horas luz) y mayor duración (más de 12.4 horas luz).

3.4. RESULTADOS

En general, las horas luz del día influyeron sobre la concentración de prolactina ($P < 0.01$), aunque se encontró un efecto significativo de la cabra dentro de las horas luz ($P < 0.01$), y así como una interacción entre horas luz y año de estudio ($P < 0.01$). La concentración de prolactina fue menor en los días más cortos y mayor en los de duración intermedia; en los días más largos se obtuvo un valor intermedio ($P < 0.05$).

El efecto de las horas luz difirió de acuerdo al tipo de fotoperíodo al que estaban expuestos los animales. Así, en las cabras bajo fotoperíodo normal, la concentración de prolactina se relacionó con la cantidad de horas luz del día, incrementándose en los días largos y reduciéndose en los cortos (Figura 13). Esta correlación fue mejor durante el primer año (0.43, $P < 0.05$) que durante el segundo (0.38, $P < 0.05$), en el cual los ciclos de fotoperíodo se comprimieron en 6 meses, lo que provocó que las concentraciones de prolactina se desfasaran ligeramente del fotoperíodo durante el primer ciclo artificial de 6 meses. Al estudiarse las concentraciones individuales de cada cabra se observó que el coeficiente de correlación con el fotoperíodo fue superior a 0.51 tanto en el primer como en el segundo año, excepto en la cabra 24 (Cuadro 1). El efecto fue significativo en 3 cabras durante el primer año y en 3 durante el segundo año. En las cabras mantenidas en

fotoperíodo invertido la concentración de prolactina no se incrementó, sino que se redujo con el aumento de las horas luz en el primer año ($r=-0.39$, $P<0.05$) y el coeficiente de correlación no fue significativo en el segundo año (-0.03 , $P>0.05$, Figura 14). Se encontró efecto significativo en 2 y 4 cabras durante el primer y segundo año, respectivamente con el método de cuadrados mínimos ordinarios.

La concentración de prolactina se correlacionó con la temperatura media ambiental ($P<0.05$); en las Figuras 13 y 14 se presentan los valores por grupo y en la Figura 15 en forma individual. En todos los casos, los coeficientes de correlación individuales entre concentración de prolactina y temperatura fueron positivos (Cuadro 1). En las hembras bajo fotoperíodo normal, la correlación fue significativa ($P<0.05$) excepto en la cabra 34 durante el segundo año. El valor de los coeficientes fue de 0.43 ($P<0.05$) y 0.32 ($P<0.05$) en el primer y segundo año, respectivamente. En 4 cabras se observó efecto significativo ($P<0.05$) en cada año con el método de cuadrados mínimos ordinarios. En el fotoperíodo invertido, todas las cabras presentaron correlación significativa ($P<0.05$) entre la temperatura y la concentración de prolactina. El valor de estos coeficientes fue de 0.42 ($P<0.05$) y 0.47 ($P<0.05$) en el primer y segundo año, respectivamente (Cuadro 1). El efecto fue significativo ($P<0.05$) en 3 y 4 cabras durante el primer y segundo año, respectivamente.

3.5. DISCUSIÓN

En los ovinos estacionales bajo condiciones naturales la concentración de prolactina se incrementa alrededor del solsticio de verano, cuando aumenta la duración del día y la temperatura ambiente, y disminuye alrededor del solsticio de invierno, con días cortos y menor temperatura ambiente (Howles *et al.*, 1982; Karsch *et al.*, 1989; Kennaway *et al.*, 1984). Estos resultados coinciden con los resultados obtenidos durante el primer año del presente estudio en las cabras mantenidas en fotoperíodo normal, en donde el coeficiente de correlación entre la concentración de prolactina y las horas luz fue de 0.43 ($P<0.05$), y entre la prolactina y la temperatura ambiente de 0.43 ($P<0.05$). Los coeficientes también fueron

significativos en la segunda parte del trabajo (excepto en la cabra 24) pese a la reducción del fotoperíodo de 1 año a 6 meses, aunque se notó un ligero retraso en la elevación de las concentraciones de prolactina con respecto al alargamiento del fotoperíodo durante el primer ciclo artificial de 6 meses, el cual se caracterizó por tener temperaturas bajas características del invierno. Estos resultados sugieren que las horas luz del día y la temperatura ambiente influyen sobre la concentración de prolactina incluso en ciclos de fotoperíodo de 6 meses de duración, pero que la temperatura prevaleciente modifica la señal dada por el fotoperíodo. Sin embargo, en las cabras bajo fotoperíodo invertido los coeficientes de correlación entre la concentración de prolactina y las horas luz del día fueron negativos durante el primer año y no significativos en el segundo. En cambio, en este grupo, los coeficientes de correlación entre la prolactina y la temperatura ambiente fueron positivos y significativos ($P < 0.05$). Por lo tanto, la concentración de prolactina en las cabras de este grupo varió de acuerdo a la temperatura ambiente y no a las horas luz del día; con la inversión del fotoperíodo los días cortos coincidieron con el aumento de la temperatura ambiente y viceversa. Esto indica que en caprinos la influencia de la temperatura sobre la secreción de prolactina puede ser mayor que la del fotoperíodo, lo que coincide con otros estudios en caprinos. Von Brackel-Bodenhausen *et al.* (1994) encontraron un aumento en la concentración de prolactina durante el incremento en la temperatura ambiente en hembras caprinas mantenidas en días cortos.

Al estudiar individualmente a los animales también se observó una mayor influencia de la temperatura que del fotoperíodo. Así, los resultados de la correlación entre temperatura y prolactina fueron significativos para todas las cabras durante los dos años de estudio, con la excepción de una cabra del grupo normal durante el segundo año. En cambio, la correlación entre fotoperíodo y prolactina no fue significativa para un animal del grupo normal y tres del grupo invertido durante el segundo año.

Otra posible explicación para el desfase entre el fotoperíodo y las concentraciones de prolactina provocada por los fotoperíodos artificiales es la existencia de

un ritmo endógeno de secreción de prolactina que podría tomar tiempo en ajustarse a un fotoperíodo alterado. Para ello debe tomarse en cuenta que los factores del medio ambiente sincronizan el ritmo endógeno y lo ajustan a un año. En efecto, en ovinos mantenidos con un mismo fotoperíodo (Jansen y Jackson, 1993; Lincoln y Kelly, 1989) y con ligeras variaciones en la temperatura ambiente (Jackson y Jansen, 1991) se han encontrado variaciones en la concentración de prolactina, en forma desincronizada, en ciclos de duración diferente a 12 meses. Además, la influencia de estos factores no provoca alteraciones inmediatas en la concentración de la hormona. Por ejemplo, se ha observado que el incremento repentino de 8 a 16 horas luz del día tarda una semana o más en reflejarse en aumentos en la concentración de prolactina tanto en ovinos (Lincoln *et al.*, 1978) como en caprinos (von Brakel Bodenhausen *et al.*, 1994). Se debe tomar en cuenta que en el presente estudio no se controló la temperatura, por lo que la temperatura ambiente coincidió con la época del año independientemente del tratamiento fotoperiódico al que estuvieron sujetos los animales, lo que podría favorecer la correspondencia entre temperatura y un ritmo endógeno de prolactina. Así, es posible que en el presente estudio sólo presentaron autocorrelación significativa con el fotoperíodo las cabras más sensibles a la influencia del mismo, las cuales respondieron con mayor rapidez a los cambios del fotoperíodo. Sería interesante observar si la permanencia durante varios años en fotoperíodo invertido resulta en un ajuste entre fotoperíodo y prolactina, lo que indicaría la presencia de un ritmo endógeno, o si el desfase permanece año tras año, indicando que la concentración de prolactina es regulada básicamente por la temperatura ambiental.

3.6. LITERATURA CITADA

Dicks P, Russel AJF, Lincoln GA. The role of prolactin in the reactivation of the hair follicles in relation to moulting in cashmere goats. *J Endocrinol* 1994; 143: 441-448.

Gill J.J. *Design and Analysis of Experiments in the Animal and Medical Sciences*, Vol. 2. Ames. Iowa: Iowa State University Press, 1978.

Gomez Brunet A, Lopez Sebastian A. Effect of season on plasma concentration of prolactin and cortisol in pregnant, non pregnant and lactating ewes. *Anim Reprod Sci* 1991; 26: 252-268.

Hernández MX. Perfil anual de la prolactina plasmática en la oveja pelibuey (tesis). México (DF): Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia de la Universidad Nacional Autónoma de México, 1997.

Howles CM, Craigon H, Haynes NB. Long-term rhythms of testicular volume and plasma prolactin concentration in rams reared for three years in constant photoperiod. *J Reprod Fertil* 1982; 65: 439-446.

Jackson GL, Jansen HT. Persistence of a circannual rhythm of plasma prolactin concentrations in ewes exposed to a constant equatorial photoperiod. *Biol Reprod* 1991; 44: 469-475.

Jansen HT, Jackson GL. Circannual rhythms in the ewe: patterns of ovarian cycles and prolactin secretion under two different constant photoperiods. *Biol Reprod* 1993; 49: 627-634.

Kaplan DH, Katz LS. Exposure to constant photoperiod alters serum prolactin concentration and behavioral response to estradiol in the ovariectomized goat. *J Anim Sci* 1994; 72: 3088-3097.

Karsch FJ, Robinson JE, Woodfill CJI, Brown MB. Circannual cycles of luteinizing hormone and prolactin secretion in ewes during prolonged exposure to fixed photoperiod: evidence for an endogenous reproductive rhythm. *Biol Reprod* 1989; 41: 1034-1046.

Kennaway DJ, Sanford LM, Godfrey B, Friesen HG. Patterns of progesterone, melatonin and prolactin secretion in ewes maintained in four different photoperiods. *J Endocrinol* 1983; 97: 229-242.

Kennaway DJ, Dunstan EA, Gilmore TA, Seamark RF. Effect of pinealectomy, oestradiol and melatonin on plasma prolactin and LH secretion in ovariectomized sheep. *J Endocrinol* 1984; 102: 199-207.

Lincoln GA, McNeilly AS, Cameron CL. The effects of a sudden decrease or increase in daylength on prolactin secretion in the ram. *J Reprod Fertil* 1978; 52: 305-311.

Lincoln GA, Kelly RW. Test of ML23 as an antagonist to the effects of melatonin in the ram. *J Reprod Fertil* 1989; 86: 737-743.

Lincoln GA. Correlation with changes in horns and pelage, but not reproduction, of seasonal cycles in the secretion of prolactin in rams of wild, feral and domesticated breeds of sheep. *J Reprod Fertil* 1990; 90: 285-296.

Lincoln GA, Baker BI. Seasonal and photoperiod-induced changes in the secretion of α -melanocyte-stimulating hormone in Soay sheep: temporal relationships with changes in β -endorphin, prolactin, follicle-stimulating hormone, activity of the gonads and growth of wool and horns. *J Endocrinol* 1995; 144: 471-481.

Mori Y, Maeda K, Sawasaki T, Kano Y. Photoperiodic control of prolactin secretion in the goat. *Jpn J Anim Reprod* 1985; 31: 9-15.

Munro C, McNatty KP, Renshaw L. Circa-annual rhythms of prolactin secretion in ewes and the effect of pinealectomy. *J Endocrinol* 1980; 84: 83-89.

Perera MG, Falcón AA, Salas VA. Estandarización de la técnica de radiomarcaje con IODO-GEN. Memorias del Congreso Nacional de Ciencias Fisiológicas; Puebla (Puebla), 1996.

Prandi A, Motta M, Chiesa F, Tamanini C. Circannual rhythm of plasma prolactin concentration in the goat. *Anim Reprod Sci* 1988; 17: 85-94.

Rhind SM, Chesworth JM, Robinson JJ. A seasonal difference in ovine peripheral plasma prolactin and progesterone concentrations in early pregnancy and in the relationship between the two hormones. *J Reprod Fertil* 1978; 52: 79-81.

Rhind SM, Robinson JJ, Chesworth JM, Crofts RMJ. Effects of season, lactation and plane of nutrition on prolactin concentration in ovine plasma and the role of prolactin in the control of ewe fertility. *J Reprod Fertil* 1980; 58: 145-152.

SAS: SAS/STAT. User's Guide Version 6. Fourth edition, Vol. 2, Cary N.C.: SAS Institute Inc., 1989.

Von Brackel-Bodenhausen A, Wuttke W, Holtz W. Effects of photoperiod and slow release preparations of bromocryptine and melatonin on reproductive activity and prolactin secretion in female goats. *J Anim Sci* 1994; 72: 955-962.

Walton JS, Evins JD, Fitzgerald BP, Cunningham FJ. Abrupt decrease in daylength and short-term changes in the plasma concentration of FSH, LH and prolactin in anestrus ewes. *J Reprod Fertil* 1980; 59: 163-171.

Webster GM, Haresing W. Seasonal changes in LH and prolactin concentrations in ewes of two breeds. *J Reprod Fertil* 1983; 67: 465-471.

Worthy K, Haresing W. Evidence that the onset of seasonal anestrus in the ewe may be independent of increasing prolactin concentrations and daylength. *J Reprod Fertil* 1983; 69: 41-48.

Worthy K, Haresing W, Dodson S, McLeord BJ, Foxcroft GR, Haynes NB. Evidence that the onset of the breeding season in the ewe may be independent of decreasing plasma prolactin concentrations. *J Reprod Fertil* 1985; 75: 237-246.

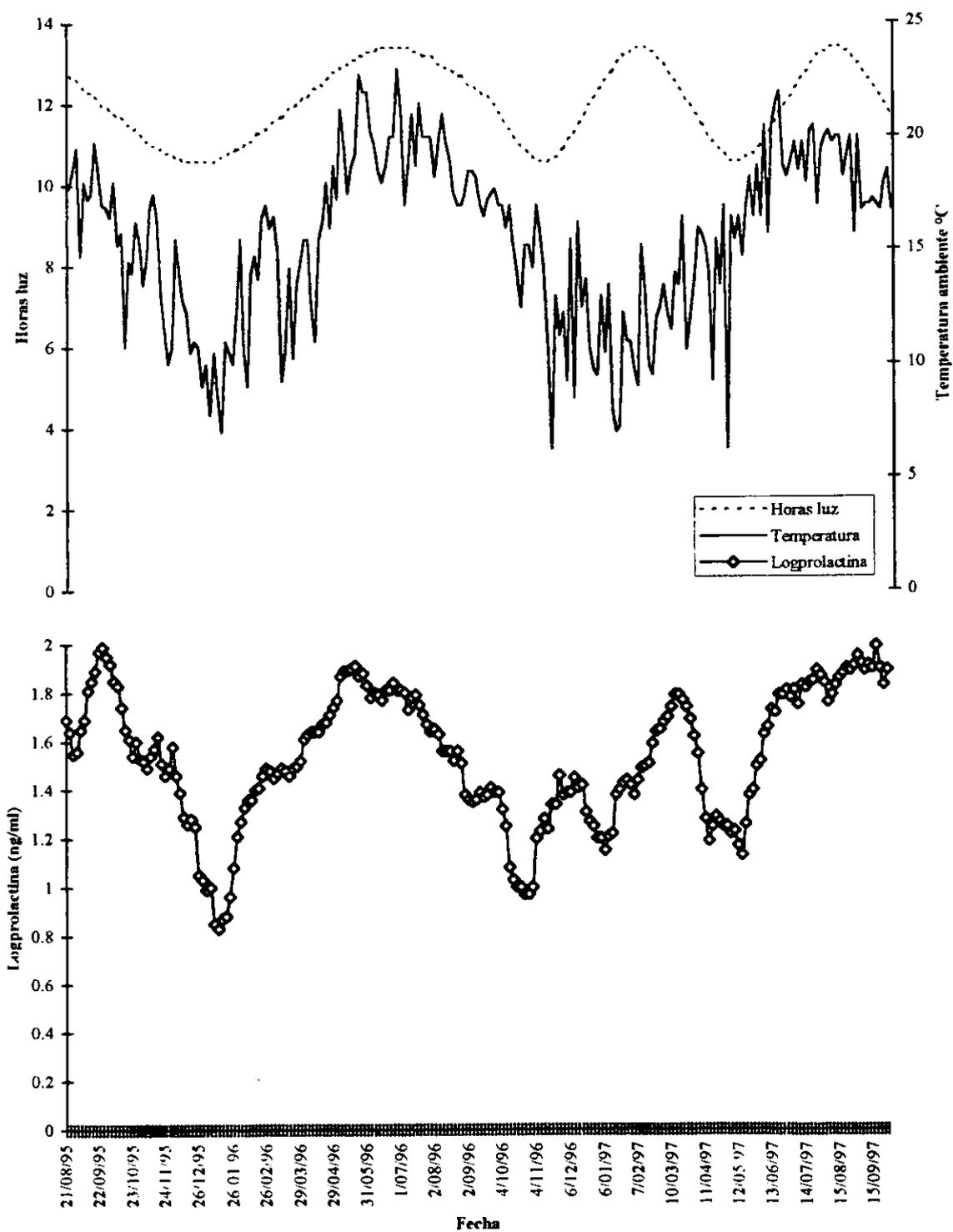


Figura 13. Concentración de logprolactina, número de horas luz y temperatura ambiente en las cabras bajo fotoperíodo normal

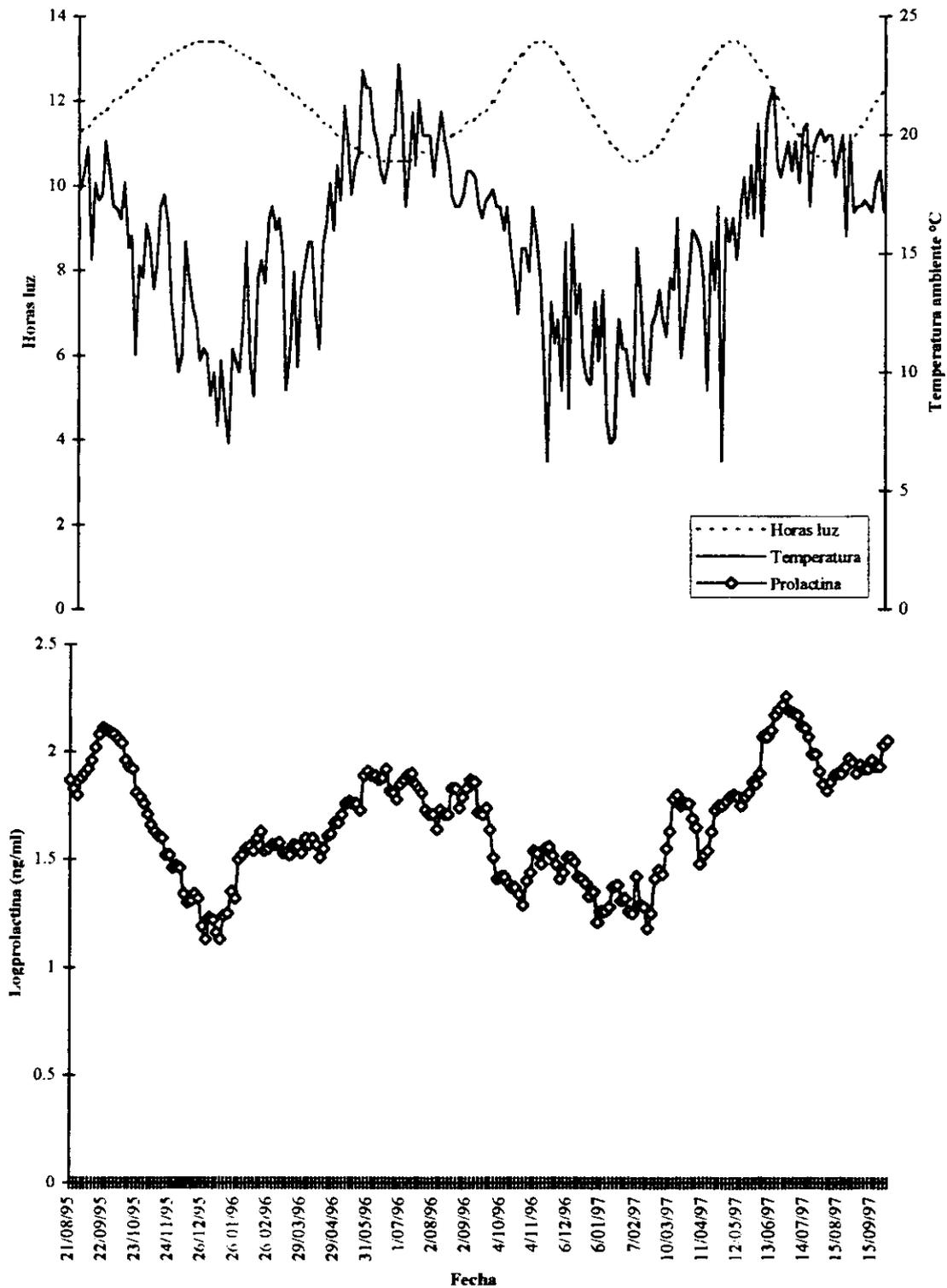


Figura 14. Concentración de logprolactina, número de horas luz y temperatura ambiente en las cabras bajo fotoperíodo invertido

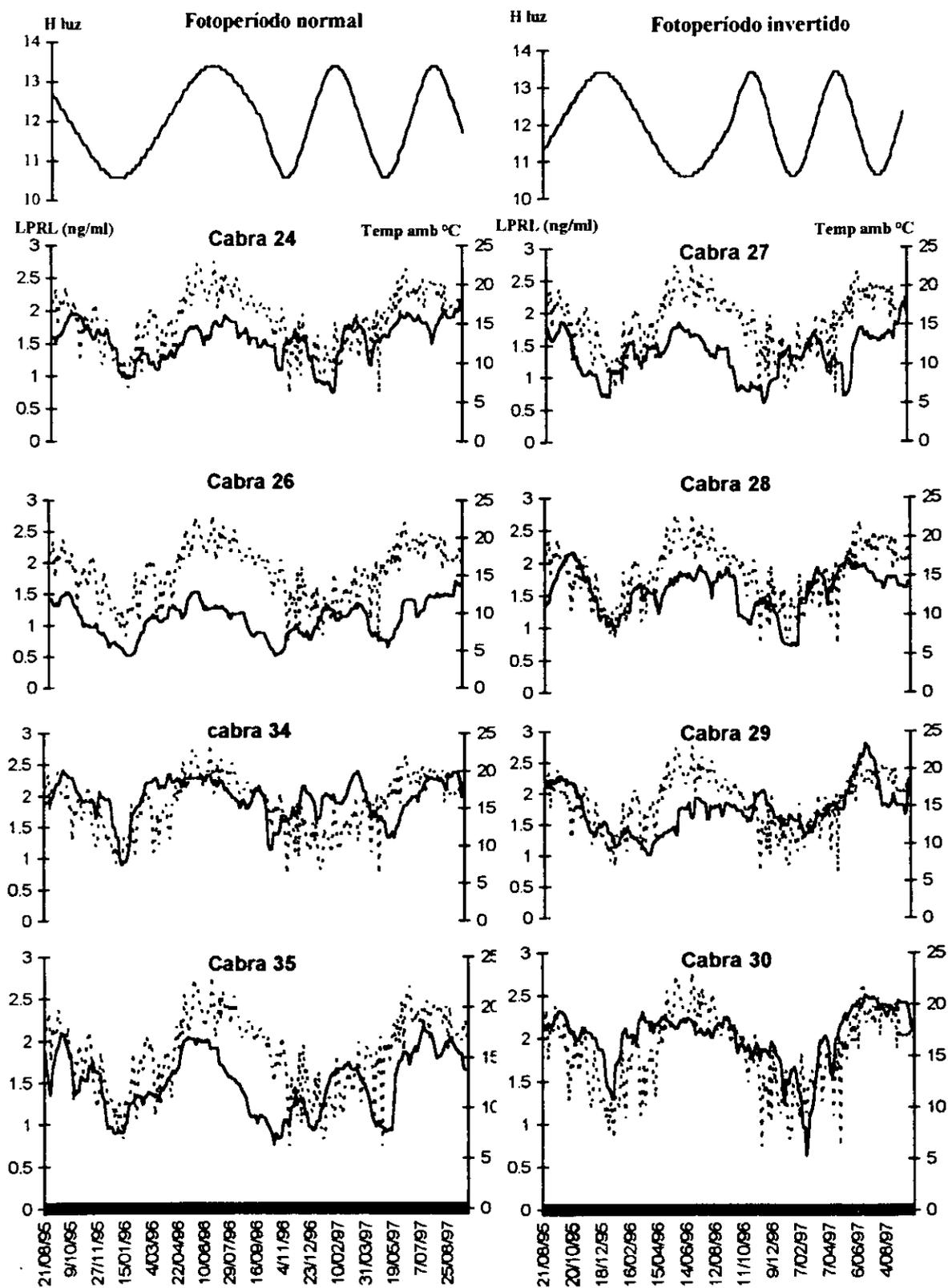


Figura 15. Concentración de logprolactina (—) con relación a la temperatura ambiente (....) en cabras bajo fotoperiodo normal e invertido

Cuadro 1. Coeficientes de correlación entre la concentración del logprolactina y las horas luz y la media de la temperatura ambiente en cabras criollas bajo fotoperíodo normal e invertido, en un ciclo de fotoperíodo de 1 año (primer período) y dos de 6 meses (segundo período) de duración.

Fotoperíodo Normal			Fotoperíodo Invertido	
Período	Primero	Segundo	Primero	Segundo
Cabra 24			Cabra 27	
Horas luz	0.5175 *	-0.0437	-0.7549 *	-0.6238 *
Temperatura	0.6436 *	-0.6118 *	0.6678 *	0.3595 *
Cabra 26			Cabra 28	
Horas luz	0.7523 *	0.6966 *	-0.5003 *	0.1661
Temperatura	0.6961 *	0.3417 *	0.5821 *	0.6032 *
Cabra 34			Cabra 29	
Horas luz	0.5934 *	0.6871 *	-0.2999 *	0.1426
Temperatura	0.5805 *	0.1948	0.4229 *	0.6032 *
Cabra 35			Cabra 30	
Horas luz	0.6460 *	0.6697 *	-0.5799 *	0.1846
Temperatura	0.6537 *	0.5045 *	0.5871 *	0.7074 *
General				
Horas luz	0.4258 *	0.3792 *	-0.3877 *	-0.0269
Temperatura	0.4349 *	0.3160 *	0.4152 *	0.4664 *

*Coeficiente de correlación significativamente diferente de cero ($P < 0.05$).

4. EFECTO DEL FOTOPERÍODO SOBRE LA ESTACIONALIDAD REPRODUCTIVA DE LA CABRA CRIOLLA EN MÉXICO.

4.1. RESUMEN.

Se estudiaron los efectos del fotoperiodo sobre la actividad ovárica de cabras criollas intactas y sobre las concentraciones de hormona luteinizante (LH) en hembras ovariectomizadas con y sin implante de estradiol, en ciclos de fotoperiodo de 12 y 6 meses de duración. Las cabras se mantuvieron en un plano de alimentación constante y permanecieron separadas del macho durante todo el trabajo. Se utilizaron 2 grupos de cabras (fotoperiodo normal e invertido) de 15 hembras cada uno (5 intactas, 5 ovariectomizadas y 5 ovariectomizadas con un implante de estradiol). Las hembras se alojaron en cámaras de fotoperiodo para controlarles el número de horas luz del día. Se tomaron muestras para la determinación de progesterona 2 veces por semana en las cabras intactas. En los animales ovariectomizados se obtuvieron muestras de sangre cada 4 semanas en períodos de 6 horas a intervalos de 15 minutos. Las cabras intactas presentaron concentraciones elevadas de progesterona indicativas de la presencia de ciclos estrales regulares durante los días de menor cantidad de horas luz, y concentraciones basales de la hormona durante los días largos. La presencia del implante de estradiol en las cabras ovariectomizadas redujo la frecuencia de los pulsos y la concentración de LH en los días con mayor cantidad de horas luz y no la modificó en los días cortos. Se concluye que la actividad reproductiva de la cabra criolla en México es regulada por los pequeños cambios en la duración del fotoperiodo que se presentan en esta latitud.

4.2. INTRODUCCIÓN

Las cabras son animales poliéstricos estacionales, ya que alternan períodos de actividad ovárica con otros de anestro. La estacionalidad reproductiva es regulada por el fotoperiodo, de tal manera que las hembras presentan ciclos estrales cuando la duración del

día se está reduciendo, como ocurre durante el otoño e invierno, y dejan de ciclar durante la primavera y verano, cuando la longitud del día va en aumento. Por lo tanto, las cabras generalmente conciben durante el otoño y tienen sus partos en la primavera, cuando las condiciones ambientales son más favorables para la sobrevivencia de los recién nacidos (Chemineau, 1992).

Algunos autores han sugerido que las cabras nativas de regiones cercanas al Ecuador no son estacionales, o tienen una estacionalidad reproductiva muy poco marcada (Agrawal *et al.*, 1992; Heng y Ning, 1996; Mori *et al.*, 1984; Singh y Khan, 1996). En otros casos, la presencia de estacionalidad en este tipo de cabras ha sido atribuida a factores independientes al fotoperíodo, atribuyéndosele especial importancia a las variaciones en la disponibilidad de forraje como regulador de la actividad ovárica (Agrawal *et al.*, 1992; Amhed, 1992; Chemineau y Xande, 1982; Foote *et al.*, 1988; Hambolu y Ojo, 1985; Llewelyn *et al.*, 1993; Ojo, 1996; Traldi *et al.*, 1992). Sin embargo, en ninguno de estos estudios se ha evaluado directamente el efecto de la exposición a fotoperíodos artificiales.

En las cabras criollas de México se ha encontrado que sí existe estacionalidad reproductiva en condiciones naturales (Avila *et al.*, 1991; Benavides, 1983; Gutiérrez, 1979; Pañeda *et al.*, 1987; Rios *et al.*, 1987; Trejo, 1993; Valencia *et al.*, 1986). Sin embargo, como la época de inactividad ovárica en este tipo de animales (enero a abril o mayo) corresponde con la época de sequía en la mayor parte del país, se ha sugerido que la época de anestro es provocada principalmente por una pobre disponibilidad de nutrientes. Sin embargo, Valencia *et al.* (1990) mantuvieron un grupo de cabras criollas aisladas de machos y con alimentación constante a lo largo del año, demostrando mediante determinaciones séricas de progesterona que estos animales mantienen su estacionalidad reproductiva independientemente de la nutrición, lo que sugiere que el fotoperíodo puede estar regulando la actividad reproductiva.

Debido a que nunca se ha estudiado la influencia directa del fotoperíodo sobre la actividad ovárica de cabras criollas intactas ni tampoco sobre la secreción de LH en cabras criollas ovariectomizadas (con y sin implante de estradiol), el objetivo del presente trabajo fue evaluar el efecto sobre estas variables de fotoperíodos artificiales que simulan las variaciones existentes a 22° 58' de latitud.

4.3. MATERIAL Y MÉTODOS.

El trabajo se realizó en Enrique Estrada, Zacatecas a 22° 58' de latitud norte y 102° 30' de longitud oeste, y a 2 153 msnm. Se utilizaron 30 cabras criollas adultas (cuando menos con un parto), sin gestación, no lactando, separadas de machos y que se habían mantenido durante toda su vida en fotoperíodo natural de la región. A partir del 24 de julio de 1995, las cabras se dividieron en dos grupos de 15 hembras cada uno: fotoperíodo normal e invertido. Cada grupo se conformó con 5 hembras ovariointactas y 10 ovariectomizadas; de estas últimas, a 5 se les colocó un implante subcutáneo de estradiol y las otras 5 permanecieron únicamente ovariectomizadas. Durante el transcurso del estudio murieron dos cabras ovariectomizadas del grupo en fotoperíodo normal (una con implante y la otra sin él) por causas ajenas al experimento, y dos cabras en fotoperíodo invertido perdieron su implante. La información de estos animales se desechó del análisis.

Las cabras del grupo de fotoperíodo normal se mantuvieron durante el primer año en un corral descubierto y aislado de otros animales, donde recibieron la luminosidad característica de la región. En el segundo año, se alojaron en una cámara de fotoperíodo donde recibieron dos ciclos de fotoperíodo de 6 meses de duración cada uno, durante cada uno de los cuales se reprodujeron en 6 meses las variaciones que normalmente se producen en el fotoperíodo durante un año. Es decir, que el día más corto y el más largo tuvieron respectivamente una duración equivalente a la del solsticio de invierno (10 h con 36 min) y solsticio de verano (13 h con 24 min) de la región, pero los cambios diarios en la duración del día se realizaron al doble de la velocidad normal. El grupo en fotoperíodo invertido se

alojó desde el primer año del estudio en una cámara de fotoperíodo donde recibió en todo momento el número de horas luz equivalente al que el otro grupo estaba recibiendo de oscuridad. Las cámaras de fotoperíodo utilizadas proporcionaban 350 lux a la altura de los ojos de las cabras y la cantidad de horas luz del día se controló con interruptores de horario (Tork, modelo 1104, Mount Vermont, New York), los cuales se ajustaban diariamente. Las hembras se alimentaron durante todo el estudio con una ración que cubría sus requerimientos nutricionales, y con agua y sales minerales a voluntad. Cada 8 días se pesaron los animales y se evaluó su condición corporal (Honhold *et al.*, 1989).

A las cabras ovariointactas se les tomaron muestras sanguíneas dos veces por semana (los lunes y viernes) por punción en tubos sin anticoagulante, para determinar la concentración de progesterona. Cada cuatro semanas, a las hembras ovariectomizadas se les tomaron muestras sanguíneas cada 15 minutos durante 6 horas, para determinar la concentración y pulsatilidad de LH. Los sueros se separaron y se almacenaron en congelación (-20°C) hasta el momento de realizar las determinaciones hormonales. Se consideró a la concentración de progesterona igual o superior a 1 ng/ml como indicativa de la presencia de un cuerpo lúteo funcional, y que las fases lúteas tuvieron duración normal cuando la concentración de progesterona se mantuvo superior a 1 ng/ml durante 4 muestreos consecutivos.

La determinación de progesterona se realizó con un radioinmunoanálisis en fase sólida.¹ El coeficiente de variación interensayo fue de 15.07% en dosis baja (0.388 ± 0.058) y 4.24% en dosis alta (22.34 ± 0.947). Los coeficientes de variación intraensayo fueron de 15.38% (0.386 ± 0.059) y 6.12% (23.09 ± 1.41) en dosis baja y alta, respectivamente. La determinación de LH se realizó en muestras de suero por duplicado con un radioinmunoanálisis que utiliza antisuero contra LH caprina (CM2bDEA-1b) y precipitación con pansorbina.² Los estándares se prepararon con LH ovina de alto grado de pureza

¹ ICN Pharmaceuticals, Inc. Costa Mesa CA.

² Calbiochem, San Diego, Calif.

(NIDDK-oLH-1-2, APF-7071B). La sensibilidad media del ensayo fue de 0.125 ng/ml. Los coeficientes de variación interensayo en las dosis de 20, 50 y 80 ng/ml, fueron de 10.01% (4.11 ± 0.41), 13.38% (0.82 ± 0.11) y 19.97% (0.17 ± 0.03), respectivamente, y los intraensayo de 1.28% (3.92 ± 0.05), 9.03% (0.79 ± 0.07) y 12.0% (0.17 ± 0.02).

En las cabras ovariointactas, se utilizó un análisis de varianza con comparación de medias de Tukey (Gill, 1978) para comparar los intervalos entre el día más largo del ciclo de fotoperíodo y el inicio de la actividad ovárica, así como el intervalo entre el día más corto de cada ciclo de fotoperíodo y el final de la actividad ovárica. También se utilizó el mismo análisis para comparar la duración de cada “temporada reproductiva”, definida como el intervalo entre la primera elevación de progesterona y el momento en que la progesterona descendió a niveles basales para permanecer así durante cuando menos 3 semanas.

En las cabras ovariectomizadas, los resultados se analizaron por medio del algoritmo “Pulsar” desarrollado por Merriam y Wachter (1982). Los parámetros G (el número de desviaciones estándar que el pulso debe exceder de la concentración basal de la hormona para su aceptación) fue de 6.3, 2.84, 1.92, 1.50 y 1.30 para $G_1 - G_5$, respectivamente. Los parámetros Baxter, la relación parabólica entre la concentración de la hormona en una muestra y la desviación estándar alrededor de esa concentración, fue de 0.020369 (b_1 - intercepción de y), 0.102399 (coeficiente de x) y 0.001674 (b_3 , coeficiente de x^2). La frecuencia de los pulsos, amplitud de los pulsos (la diferencia entre el pico del pulso y el nadir anterior) y la concentración media de la hormona luteinizante se calculó en cada muestreo. Para el análisis de éstos resultados se utilizó el modelo siguiente:

$$Y_{ijkl} = \mu + \alpha_i + \beta_j + (\alpha \beta)_{ij} + D_{(ij)k} + \gamma_l + (\alpha \gamma)_{il} + (\beta \gamma)_{jl} + (\alpha \beta \gamma)_{ijl} + (D \gamma)_{(ij)kl} + E_{(ijkl)}$$

Donde:

Y_{ijkl} = variable de interés

μ = media

α_i = el efecto del i -ésimo tratamiento (con implante o sin él)

β_j = el efecto del j -ésimo fotoperíodo

$(\alpha \beta)$ = la interacción entre el tratamiento y fotoperíodo

$D_{(ij)k}$ = el efecto de la cabra dentro de la combinación implante X fotoperíodo, es el error para los efectos de implante y fotoperíodo.

γ_l = el efecto de la tendencia en el muestreo

$(\alpha \gamma)_i$ y $(\beta \gamma)$ = interacciones de los efectos α y β con el muestreo (γ)

$(\alpha \beta \gamma)$ = triple interacción

$(D \gamma)_{(ijkl)}$ = sirve de error para los demás efectos y no es separable de $E_{(ijkl)}$

$E_{(ijkl)}$ = error experimental

La diferencia entre promedios se realizó a través de promedios de cuadrados mínimos y una prueba de t múltiple (Gill, 1978; SAS, 1989).

4.4. RESULTADOS

Las cabras bajo fotoperíodo normal presentaron tres temporadas de actividad ovárica y las mantenidas en fotoperíodo invertido presentaron cuatro. En todos los casos la actividad ovárica se inició cuando el fotoperíodo estaba decreciendo, excepto en la primera temporada

de actividad ovárica del grupo de fotoperíodo invertido; la cual se presentó cuando la duración del día se estaba incrementando, alrededor de cincuenta días después de la abrupta reducción del fotoperíodo provocada al cambiar al inicio del experimento a las cabras de este grupo del fotoperíodo característico del 24 de julio al inverso (Figuras 16 y 17). En las cabras bajo fotoperíodo normal (Cuadro 2), el intervalo entre el día más largo y el inicio de la actividad ovárica fue mayor en el primer ciclo que en los restantes ($P < 0.05$), y en las de fotoperíodo invertido no hubo diferencias significativas (Cuadro 3). El intervalo entre el día más largo y el primer período de actividad ovárica fue significativamente menor ($P < 0.05$) en las cabras que sufrieron una reducción abrupta en el fotoperíodo el día 24 de julio (Cuadro 3) que en aquellas mantenidas en fotoperíodo normal (Cuadro 2). Independientemente del grupo, o del tipo de fotoperíodo, en 6 de 7 ocasiones la actividad ovárica comenzó en promedio entre 87 y 103 días después de iniciarse la reducción del fotoperíodo, siendo la única excepción la primera temporada reproductiva de las cabras de fotoperíodo natural, las cuales en ese momento se encontraban en período de adaptación a la vida en corral. El final de la actividad ovárica se presentó en la mayoría de los casos entre 57 y 82 días después de iniciarse el incremento en la duración del fotoperíodo (Cuadros 2 y 3), en este caso también la única excepción fue la primera temporada reproductiva de las cabras en fotoperíodo normal, que terminó significativamente más rápido que las demás ($P < 0.05$).

En el grupo de fotoperíodo normal no existieron diferencias significativas en la duración de las tres épocas de actividad ovárica, aunque la primera tendió a ser más corta que las demás. En el grupo en fotoperíodo invertido la duración de la primera época de actividad ovárica fue muy corta (28 días, Cuadro 3) y significativamente menor a la segunda época reproductiva del mismo grupo (128.8 ± 44.3 días), la cual fue la de mayor duración de todo el estudio.

Cuando se analiza el comportamiento individual de cada hembra (Figura 18) se observa que la actividad ovárica dentro de cada época reproductiva fue muy variable, algunas hembras presentaron menor cantidad de fases lúteas (como ejemplo, la 34 del

fotoperíodo normal y la 27 del invertido) que otras (la 24 en fotoperíodo normal y la 37 en el invertido) independientemente al grupo de fotoperíodo. La duración de las fases lúteas también varió, en algunas fases lúteas se encontró la concentración de progesterona superior a 1 ng/ml durante un solo día (por ejemplo, la primera fase lútea de la segunda época reproductiva de la cabra 35), mientras que en otras la duración fue superior a la del ciclo estral (por ejemplo, la tercera época reproductiva de la cabra 34).

El intervalo ente el descenso en los niveles de progesterona al final de una fase lútea y el incremento al inicio de la siguiente también varió en los animales en estudio. La duración promedio (\pm E.E.M.) de este intervalo fue de 17.3 (\pm 1.7) días en las cabras en fotoperíodo normal y de 13.1 (\pm 1.0) días en las de fotoperíodo invertido. El 42.3% de los intervalos en las cabras de fotoperíodo normal y el 68% del invertido se encontraron dentro del rango de 7 a 11 días.

La duración promedio del anestro fue de 238.8 ± 23.2 y 126.3 ± 18.8 días ($P < 0.05$) después de la primera y segunda temporadas reproductivas en las cabras del grupo fotoperíodo normal y de 154.4 ± 52.25 , 170.8 ± 66.2 y 101.5 ± 36.4 días después de la primera, segunda y tercer temporadas reproductivas, respectivamente, en las hembras del invertido (Cuadro 4).

En las cabras ovariectomizadas, en general, la frecuencia y amplitud de los pulsos y la concentración de LH fue mayor en las cabras sin implante de estradiol. La información se puede apreciar en la Figura 16 ($P < 0.01$).

El estradiol redujo la frecuencia de los pulsos de LH en noviembre de 1995, julio de 1996 y marzo y agosto de 1997 en el grupo fotoperíodo normal (Figura 16) y en octubre y noviembre de 1995, octubre de 1996 y marzo de 1997 del fotoperíodo invertido (Figura 17). En algunas fechas (octubre de 1996 en el grupo fotoperíodo normal y en febrero de 1996 del

fotoperíodo invertido) el estradiol incrementó la frecuencia de los pulsos ($P < 0.05$). Se observaron variaciones individuales en el valor de esta variable (Figuras 19 y 20).

La concentración de LH tendió a incrementarse con la reducción de las horas luz del día y disminuir durante su aumento. El estradiol disminuyó la concentración de LH durante los días con mayor cantidad de horas luz y no la modificó en los días cortos. Esto se observó con mayor claridad en el primer año del experimento en el grupo fotoperíodo invertido y durante el segundo año en el grupo fotoperíodo normal (Figuras 16 y 17). También se observaron variaciones individuales en el valor de esta variable (Figuras 21 y 22).

En las cabras con fotoperíodo normal, la amplitud de los pulsos de LH tendió a incrementarse en los días con menor cantidad de horas luz y disminuir con el aumento del fotoperíodo, particularmente durante el segundo año. En el grupo fotoperíodo invertido no se observó un patrón definido.

Se encontraron interacciones significativas entre implante x muestra ($P < 0.05$) y fotoperíodo x implante x muestra ($P < 0.01$).

El peso promedio de las cabras en fotoperíodo normal fue de 41.95 Kg y 43.58 Kg en el invertido. La condición corporal fue de 2.99 y 2.98 en las hembras en fotoperíodo normal e invertido, respectivamente.

4.5. DISCUSIÓN

Los resultados del presente trabajo demuestran que el fotoperíodo tiene un efecto directo sobre la actividad reproductiva de la cabra criolla aún cuando la diferencia entre el día más largo y el más corto sea de tan solo alrededor de 2 horas, tal y como ocurre en la latitud de Zacatecas ($22^{\circ} 58'$). Las cabras ovariointactas del grupo expuesto al fotoperíodo natural durante el primer año y a dos ciclos de fotoperíodo de 6 meses durante el segundo

año presentaron 3 períodos de actividad ovárica, cuyo inicio se produjo en todos los casos después de varias semanas de exposición a fotoperíodo decreciente, tal y como ocurre en las cabras de razas con reproducción estacional (Chemineau, 1992; Murphy y Pescador, 1995; Shelton, 1978). De la misma manera, en las cabras que durante el primer año fueron expuestas a fotoperíodo invertido y durante el segundo año a dos ciclos de fotoperíodo de 6 meses de duración, el inicio de la actividad ovárica coincidió en 3 de cuatro casos con la exposición a fotoperíodo decreciente durante varias semanas. La única excepción fue el primer período de actividad ovárica de este último grupo, en el cual la actividad ovárica inició cuando las cabras estaban siendo expuestas a fotoperíodo creciente. Sin embargo, debe aclararse que este grupo había sido sujeto a una brusca reducción en la duración del fotoperíodo al ser trasladado al fotoperíodo invertido al inicio del experimento, por lo que el inicio de la actividad ovárica se produjo alrededor de 50 días después de esta brusca reducción, a pesar de que para este momento las cabras ya estaban en fotoperíodo creciente. Esto coincide con lo observado por Bon Durant *et al.* (1981) en cabras lecheras, en las que una reducción abrupta del fotoperíodo resultó en el inicio de la actividad ovárica después de un período de latencia, y aún cuando el fotoperíodo ya se estaba alargando al inicio de la actividad ovárica.

El efecto estimulante del fotoperíodo decreciente sobre la actividad ovárica de la cabra criolla demostrado en el presente trabajo coincide con los trabajos realizados con material de rastro (Pañeda *et al.*, 1987; Valencia *et al.*, 1986), observación de celos e inicio de la gestación (Benavides, 1983; Carrera y Butterworth, 1968; Gutiérrez, 1979; Rios *et al.*, 1987) y determinaciones seriadas de progesterona (Valencia *et al.*, 1990), en los cuales se ha encontrado que la temporada reproductiva de la cabra criolla comienza en agosto y septiembre, cuando la duración del fotoperíodo ha estado decreciendo durante varias semanas

Durante el primer año del estudio en las cabras mantenidas en fotoperíodo normal, la temporada reproductiva inició en el mes de noviembre, 162 días después del solsticio de

verano, lo que representa un considerable retraso con respecto al inicio de la estación reproductiva que se ha encontrado en diversos estudios (Benavides, 1983; Gutiérrez, 1979; Pañeda *et al.*, 1987; Rios *et al.*, 1987; Valencia *et al.*, 1986, 1990). Sin embargo, la segunda temporada reproductiva en este mismo grupo sí se inició durante el mes de septiembre, coincidiendo con los estudios mencionados. Es posible que el retraso durante la primera estación se haya debido al estrés provocado por el cambio de alimentación y manejo ya que antes de iniciar el estudio las cabras se encontraban en una explotación comercial en libre pastoreo, y se alojaron en corrales para realizar el experimento. Otra manifestación del estrés de los animales en estudio lo constituye el hecho de que la primera temporada reproductiva tendió a ser de menor duración que las restantes. El estrés modifica el comportamiento reproductivo del animal, estimulando en el hipotálamo la secreción de la hormona liberadora de la corticotropina, arginina vasopresina y oxitocina (Antoni, 1986), neuropéptidos que en forma independiente o en conjunto estimulan la secreción de la hormona adrenocorticotrópica en la hipófisis (Shen *et al.*, 1990). Esta hormona, al igual que la β endorfina, se deriva de la proopiomelanocortina y como consecuencia tienden a secretarse juntas (Moberg, 1991; River y Rivest, 1991), además, estimula la secreción de cortisol en la adrenal (Essawy *et al.*, 1989; López *et al.*, 1996). Cada uno de estos componentes pueden ejercer efectos negativos sobre la reproducción (Matteri *et al.*, 1986; Mohamed *et al.*, 1988), particularmente cuando el estrés se presenta por periodos prolongados (River y Rivest, 1991).

Con la disminución del ciclo de fotoperíodo de 1 año a 6 meses de duración en la segunda parte del experimento se duplicó la ocurrencia anual de temporadas reproductivas y de anestro, ya que las cabras comenzaron a ciclar después de cada reducción de fotoperíodo y dejaron de hacerlo cada vez que el fotoperíodo volvía a incrementar. Esto es similar a lo que se ha observado en ovejas con estacionalidad reproductiva después de alternar 3 meses con días de 16 horas luz y 3 meses con días de 8 horas luz (Karsch *et al.*, 1984; Malpoux *et al.*, 1997). El hecho de que las cabras del presente estudio ajustaran su reproducción de acuerdo al fotoperíodo que se les impusiera en ausencia de variaciones en la nutrición

demuestra que las cabras criollas son capaces de responder a variaciones anuales pequeñas de menos de 3 horas en la longitud del fotoperíodo, ajustando su reproducción a la época del año en respuesta al fotoperíodo y no a cambios en la disponibilidad de alimentos, ya que a esta latitud la diferencia entre el día más corto y el más largo del año es de solo 2 horas 17 minutos. Esto significa que la cabra criolla que se explota a 22° 28' de latitud norte, al sur del trópico de Cáncer, atiende a las horas luz del día para programar su reproducción, incluso bajo fotoperíodo invertido y en ciclos de 6 meses de duración.

Otra evidencia del efecto del fotoperíodo sobre el comportamiento reproductivo en estos animales lo constituye el intervalo entre el día más largo y el inicio de las temporadas reproductivas. Este intervalo es constante en las hembras estacionales, y en el presente estudio varió entre 88 y 103 días en todos los ciclos, excepto en la primer temporada de las cabras en fotoperíodo normal, en la que, como se anotó anteriormente, probablemente se encontraban estresadas. La duración de este intervalo en las cabras cashmere intactas y ovariectomizadas portando un implante de estradiol, a 28° 48' S y 153° 12' E, donde los animales presentan estacionalidad reproductiva y el fotoperíodo varía de 10.3 a 14 horas luz, fue de 124 días (Henniawati *et al.*, 1995; Restal, 1992a), lo que coincide con los resultados obtenidos con fotoperíodo artificial en el presente estudio. Las horas luz del solsticio de verano programan el inicio de la temporada reproductiva en las ovejas con reproducción estacional (Robinson *et al.*, 1985; Worthy *et al.*, 1985), y probablemente también en la cabra, ya que la primera temporada reproductiva en las hembras del grupo en fotoperíodo invertido en este estudio se presentó 97.4 días después del solsticio de verano, a pesar de que en ese momento ya se encontraban en fotoperíodo creciente debido a que en julio fueron pasadas a fotoperíodo invertido. Esto significa que la exposición a un fotoperíodo decreciente entre el 21 de junio y el 24 de julio ya había programado el inicio de la temporada reproductiva cuando comenzó el tratamiento. Sin embargo, la exposición prematura al fotoperíodo creciente tuvo un efecto inhibitorio, por lo que las cabras de este grupo solamente ciclaron en promedio durante 28 días antes de volver a caer en anestro.

En los animales con reproducción estacional, el efecto del estradiol se relaciona con el fotoperíodo para definir las temporadas reproductiva y de anestro (Legan *et al.*, 1977; Legan y Karsch, 1979; Mori *et al.*, 1987). Durante la temporada reproductiva, que coincide con los días de menor cantidad de horas luz, la concentración fisiológica de estradiol no influye, o puede producir una estimulación modesta sobre la secreción tónica de LH, mientras que en el anestro, que se presenta en los días largos, la misma cantidad de estradiol inhibe marcadamente la secreción de esta hormona (Goodman *et al.*, 1982; Goodman y Meyer, 1984). En el presente trabajo el estradiol redujo la frecuencia de pulsos y la concentración de LH en los días con mayor cantidad de horas luz, y no la modificó (solo la incrementó en un muestreo de cada fotoperíodo durante los días cortos) durante la temporada reproductiva, en las cabras ovariectomizadas. Por lo tanto, el estradiol ejerció su efecto de retroalimentación negativa solamente durante los períodos de anestro. En la amplitud de los pulsos de LH no se observó un patrón definido en este estudio, excepto durante el segundo año de las cabras del grupo fotoperíodo normal.

La reducción en la frecuencia de los pulsos de LH en las cabras del presente trabajo coincidió con las temporadas de anestro de las cabras ovariointactas y con los resultados de otros autores en animales con reproducción estacional. Goodman y Karsch (1980) encontraron mayor cantidad de pulsos de LH durante la temporada reproductiva y menor en el anestro de ovejas ovariectomizadas portando un implante de estradiol, similar al que se utilizó en el presente estudio. También Southerland (1987) informó 8.8 pulsos (en 8 h) en la temporada reproductiva y 1.7 en el anestro de cabras Angora cruzadas y Chemineau *et al.* (1988) 9 y 4.1 pulsos (en 6 h) en los días largos y cortos, respectivamente, en cabras Saanen.

El efecto del estradiol sobre la secreción tónica de LH se realiza a través de sus efectos sobre la secreción de GnRH del hipotálamo. Karsch *et al.* (1993) encontraron mayor frecuencia de los pulsos de GnRH en ovejas ovariectomizadas. La aplicación de un implante

de estradiol a estas hembras redujo la frecuencia (e incrementó la amplitud) de los pulsos de la hormona hipotalámica durante el anestro y no la alteró en la temporada reproductiva.

Los estrógenos, según los estudios que se han realizado en ovinos, inhiben la secreción pulsátil de la GnRH durante el anestro por medio de neurotransmisores, actuando sobre los cuerpos celulares de las neuronas del grupo A15 (Gallegos Sánchez *et al.*, 1996, 1997) en la parte lateral retroquiasmática (y probablemente también sobre el A14 situado en la parte posteroventral del área preóptica del hipotálamo) (Havern *et al.*, 1994; Lehman *et al.*, 1996) para estimular la producción de dopamina. La dopamina impide la secreción de la GnRH a nivel presináptico en la eminencia media (Viguié *et al.*, 1996, 1997). Estos estudios no se han realizado con caprinos, probablemente el mecanismo neuroendocrinológico del anestro sea similar al del ovino, porque al igual que en esta especie, los estrógenos disminuyen la frecuencia de los pulsos de LH durante los días largos.

En las cabras del grupo mantenido en fotoperíodo normal el estradiol no redujo la frecuencia de los pulsos de LH durante los primeros muestreos (excepto en noviembre de 1995), cuando las hembras ovariointactas se encontraban en anestro. Esto se debió probablemente al manejo de los animales. Las cabras antes del estudio pastaban libremente en una explotación comercial, posteriormente se alojaron en corrales y cámaras de fotoperíodo para realizar el experimento. El cambio repentino de libre pastoreo a confinamiento les provocó estrés, lo que repercutió en su comportamiento reproductivo. El estrés altera la secreción armónica del eje hipotálamo hipófisis gónada y, por lo tanto, el comportamiento reproductivo (Moberg, 1991). El efecto del estrés en la oveja varía de acuerdo al medio ambiente endócrino. En hembras intactas inhibe la secreción preovulatoria de la hormona luteinizante (Martin *et al.*, 1981), en ovariectomizadas no modifica la secreción tónica de LH (Clarke *et al.*, 1990) y la incrementa en ovariectomizadas con implante de estradiol (Caraty *et al.*, 1997). Aparentemente esto fue lo que ocurrió en las cabras del presente estudio, ya que manifestaron durante el inicio del experimento frecuencia de pulsos y concentración elevada de LH, muy parecidas a lo que ocurre en la temporada

reproductiva, mientras que las ovariointactas no ovularon con regularidad. En estas últimas, la temporada ovulatoria del grupo fotoperíodo normal se atrasó.

Por otra parte, en los animales ovariectomizados que no tenían un implante de estradiol se produjo una ligera reducción en la frecuencia de los pulsos de LH durante los periodos de exposición a días largos, coincidiendo con la reducción que ocurrió en las hembras con implante, pero con menor magnitud. Esto coincide con los resultados de otras publicaciones. En cabras, en un estudio se encontraron 8.2 y 7.3 pulsos de LH durante 8 horas en las temporadas reproductiva y anestro, respectivamente (Sutherland, 1987), y en otro trabajo 9.6 y 9.1 pulsos durante 6 horas (Chemineau *et al.*, 1988). La reducción en la frecuencia de los pulsos de LH en hembras ovariectomizadas sin la influencia del estradiol se debe a un efecto independiente de los esteroides, este efecto también lo controla el fotoperíodo (Goodman, 1994).

En algunas fechas (octubre de 1996 en el grupo fotoperíodo normal y en febrero de 1996 del fotoperíodo invertido) la frecuencia de los pulsos de LH fue mayor en las hembras con implante de estradiol ($P < 0.01$). Esto confirma los resultados que se han obtenido en ovinos y caprinos. La reducción del fotoperíodo puede incrementar ligeramente o no alterar la frecuencia de los pulsos de LH (Karsch *et al.*, 1983). Henniawati *et al.* (1995) encontraron mayor concentración de LH durante la temporada reproductiva de cabras ovariectomizadas con la influencia del estradiol.

En el presente trabajo, la retroalimentación negativa del estradiol también se manifestó sobre la concentración de LH. En los dos grupos de fotoperíodo, la concentración de esta hormona se incrementó durante los días cortos y se redujo en los largos. El valor de esta variable fue significativamente mayor en las cabras sin implante en la temporada que correspondió al período anovulatorio de las hembras ovariointactas. Estos resultados coinciden con los publicados por otros autores en cabras ovariectomizadas portando un implante de estradiol. Chemineau *et al.* (1988) encontraron mayor concentración de LH en

la temporada reproductiva y menor durante el anestro. En otro estudio con cabras cashmere Australianas, la concentración de esta hormona se incrementó durante los días cortos y permaneció indetectable en los días con mayor cantidad de horas luz (Henniawati *et al.*, 1995). En todos los casos, la reducción en la concentración de LH coincidió con el período de anestro de hembras ovariointactas mantenidas en el mismo tipo de fotoperíodo.

En los ovinos durante la temporada reproductiva, los estrógenos no inhiben la frecuencia de los pulsos de LH, pero reducen su amplitud (Goodman y Karsch, 1980). En la cabra parece ser diferente, Chemineau *et al.* (1988) encontraron mayor amplitud de los pulsos de LH durante la temporada reproductiva en cabras ovariectomizadas portando un implante de estradiol que en las ovariectomizadas únicamente (sin implante). El estradiol, por lo tanto, incrementó la amplitud de los pulsos de LH en la temporada reproductiva, no la disminuyó. En el presente estudio, en las cabras en fotoperíodo normal, particularmente durante el segundo año del experimento, el estradiol tendió a incrementar la amplitud de los pulsos de LH durante los días cortos y disminuirlos con el aumento de las horas luz; mientras que en las cabras sin implante y en las de fotoperíodo invertido no se encontró una relación definida. Los estrógenos disminuyen la amplitud de los pulsos de LH durante la temporada reproductiva del ovino por su influencia sobre el sistema nervioso central y lóbulo anterior de la hipófisis. En el sistema nervioso central lo realizan probablemente a través del sistema α adrenérgico, por la vía de receptores α_1 adrenérgicos (Goodman *et al.*, 1996); otros estudios también han involucrado a los péptidos opioides endógenos (Brooks *et al.*, 1986). En la hipófisis, inhiben la respuesta hipofisaria a la GnRH (Evans *et al.*, 1994; Goodman y Karsch, 1980).

Los resultados del presente estudio demuestran el efecto del fotoperíodo sobre la secreción tónica de LH en la cabra criolla de México y confirman que la retroalimentación negativa del estradiol es activa durante el anestro y no funcional en la temporada reproductiva de la cabra. En una región al sur del trópico de Cáncer, con variaciones reducidas en el fotoperíodo (la diferencia entre el día más largo y el más corto es de 2.8

horas luz) la frecuencia de los pulsos de LH se reducen en los días largos y no se altera (o se incrementa ligeramente) en los días cortos. Este patrón de secreción se observó tanto en los animales mantenidos en fotoperíodo normal como en artificial, lo que indica que el incremento en las horas luz del día influye para que las cabras de esta región presenten anestro y ovulaciones en los días cortos, como se ha observado en las ovejas y cabras de la región subtropical.

En el presente trabajo algunas de las cabras ovariointactas, principalmente del grupo mantenido en fotoperíodo invertido, presentaron ciclos ováricos de menor duración al normal. En ellas la concentración de progesterona se elevó a más de 1 ng/ml durante un sólo día. Estos ciclos cortos, generalmente de 3 a 5 días de duración, también se han observado al suspender el anestro por medio del efecto macho (Chemineau, 1987; Restal, 1992b). Otros animales presentaron pseudogestación (3 en fotoperíodo normal y 1 del invertido). Esta alteración se caracteriza por la permanencia del cuerpo lúteo produciendo progesterona (Llewelyn *et al.*, 1992) y la presencia de líquido aséptico en el útero (Pieterse y Taverne, 1986), pero su etiología no se conocen con exactitud. Se cree que se debe a la alteración del balance en la actividad de las hormonas luteotrópicas y luteolíticas, ya que el líquido en el útero es el resultado y no la causa de la alteración (Pieterse y Taverne, 1986) como se ha observado también en la oveja (Bettencourt *et al.*, 1993; Zarco *et al.*, 1984).

En el presente trabajo se concluye que la actividad reproductiva de la cabra criolla en México es regulada por los pequeños cambios en la duración del fotoperíodo que se presentan a lo largo del año en esta latitud. Al igual que en otras razas de ovinos y caprinos, los efectos del fotoperíodo son mediados por cambios en la sensibilidad hipotalámica a la retroalimentación negativa del estradiol.

4.6. LITERATURA CITADA

- Agrawal KP, Sinha NK, Goel AK. Reproduction behaviour in Indian goats. Proc V Int Conf on goats; 1992 March 2-8; New Delhi, India, 1992; 82-93.
- Ahmed JU. Reproductive patterns of Black Bengal goats. Proc V Int Conf on goats; 1992 March 2-8; New Delhi, India, 1992: 324.
- Antoni FA. Hypothalamic control of adrenocorticotropin secretion: advances since the discovery of 41-residue corticotropin-releasing factor. *Endocr Rev* 1986; 7: 351-378.
- Avila MMC, Herrera HJA, Escobar MFJ. Evaluación reproductiva de las cabras sacrificadas en un rastro pequeño. Memorias de la VII Reunión Nacional sobre Caprinocultura; 1991 octubre 23-25; Monterrey (Nuevo León) México. México (DF): Asociación Mexicana de Producción Caprina, AC, 1991: 62-64.
- Benavides GJ. Comportamiento reproductivo de un rebaño caprino en la parte central del Estado de Chihuahua (tesis), Chihuahua (Chih). Universidad Autónoma de Chihuahua, 1983.
- Bettencourt CMV, Moffatt RJ, Keisler DH. Acute immunization of ewes against prostaglandin $F_2\alpha$ to control ovarian function. *J Reprod Fertil* 1993; 97: 123-131.
- Bon Durant RH, Darien BJ, Munro CJ, Stabenfeldt GH, Wang P. Photopeiod induction of fertile oestrus and changes in LH and progesterone concentrations in yearling dairy goats (*Capra hircus*). *J Reprod Fertil* 1981; 63: 1-9.
- Brooks AN, Lamming GE, Lees PD, Haynes NB. Opioid modulaton of LH secretion in ewes. *J Reprod Fertil* 1986; 76: 693-708.

Caraty A, Miller DW, Delaleu B, Martin B. Stimulation of LH secretion in sheep by central administration of corticotropin-releasing hormone. *J Reprod Fertil* 1997; 111: 249-257.

Carrera C, Butterworth MH. Preliminary studies on the oestrous cycle in goats. Proc of 2nd Wld Conf Anim Prod. College Park, Med. 1968.

Chemineau P, Xande A. Reproductive efficiency of Creole meat goats permanently kept with males. Relationship to a tropical environment. *Trop Anim Prod* 1982; 7: 98-104.

Chemineau P. Possibilities for using bucks to stimulate ovarian and oestrous cycles in anovulatory goats - a Review. *Livestock Production Science* 1987; 17: 135-147.

Chemineau P, Martin GB, Saumande L, Normant E. Seasonal and hormonal control of pulsatile LH secretion in the dairy goat (*Capra hircus*). *J Reprod Fertil* 1988; 88: 91-98.

Chemineau P. Seasonality and photoperiodic influence in the female goat reproduction. Proc V International Conf on Goats; 1992 March 2-8; New Delhi, India, 1992: 355-368.

Clarke IJ, Horton RJE, Doughton BW. Investigation of the mechanism by which insulin induced hypoglycemia decreases luteinizing hormone secretion in ovariectomized ewes. *Endocrinology* 1990; 127: 1470-1476.

Essawy SA, Benhai KM, Cooke RG, Dobson H. Effect of dose and route of administration of ACTH 1-24 on plasma cortisol concentration in ewes. *J vet Pharmacol Ther* 1989; 12: 302-306.

Evans NP, Dahl GE, Glover BH, Karsch FJ. Central regulation of pulsatile gonadotropin-releasing hormone (GnRH) secretion by estradiol during the preovulatory GnRH surge in the ewe. *Endocrinology* 1994; 134: 1086-1811.

Foote WC, Alves JU, Simplicio AA, Riera GS. Respuesta reproductiva y productiva a prácticas de manejo mejoradas en cabras pertenecientes a productores del norte de Brasil. Memorias del V Congreso Nacional; 1988 diciembre 7-9; México (DF). México (DF): Asociación Mexicana de Zootecnistas y Técnicos en Caprinocultura, AC; 1988: 58-68.

Gallegos Sánchez J, Picard S, Delaleu B, Malpoux B, Thiéry JC. Initiation of the oestradiol-induced inhibition of pulsatile LH secretion in ewes under long days: comparison of peripheral versus central treatment and neurochemical correlates. *J Endocrinol* 1996; 151: 19-28.

Gallegos Sánchez J, Delaleu B, Caraty A, Malpoux B, Thiéry JC. Estradiol acts locally within the retrochiasmatic area to inhibit pulsatile luteinizing hormone release in the female sheep during anestrus. *Biol Reprod* 1997; 56: 1544-1549.

Gill J.J. *Design and Analysis of Experiments in the Animal and Medical Sciences*, Vol. 2. Ames. Iowa: Iowa State University Press, 1978.

Goodman RL, Karsch FJ. Pulsatile secretion of luteinizing hormone: differential suppression by ovarian steroids. *Endocrinology* 1980; 107: 1286-1290.

Goodman RL, Bittman EL, Foster DL, Karsch FJ. Alteration in the control of luteinizing hormone pulse frequency underlie the seasonal variation in estradiol negative feedback in the ewe. *Biol Reprod* 1982; 27: 580-589.

Goodman RL, Meyer SL. Effect of pentobarbital anesthesia on tonic luteinizing hormone secretion in the ewe. Evidence for active inhibition of luteinizing hormone in anestrus. *Biol Reprod* 1984; 30: 374-381.

Goodman RL. Neuroendocrine control of the ovine estrous cycle. In: Knobil E, Neil JD, editors. *The Physiology of Reproduction*. New York: Raven Press, 1994: 659-709.

Goodman RL, Havern RL, Whisnant CS. Alpha adrenergic neurons inhibit luteinizing hormone pulse amplitude in breeding season ewes. *Biol Reprod* 1996; 54: 380-386.

Gutiérrez AJ. Comportamiento y eficiencia reproductiva en cabras de la región central del Estado de Chihuahua (boletín 17); Chihuahua, (Chih): Centro de Investigaciones y Fomento Pecuario, 1979.

Hambolu JO, Ojo SA. Ovarian activity of Sokoto red goats using abattoir specimens. *Theriogenology* 1985; 23: 273-282.

Havern RL, Whisnant CS, Goodman RL. Dopaminergic structures in the ovine hypothalamus mediating estradiol negative feedback in anestrus ewes. *Endocrinology* 1994; 134: 1905-1914.

Henniawati, Restal BJ, Scaramuzzi RJ. Effect of season on LH secretion in ovariectomized Australian cashmere does. *J Reprod Fertil* 1995; 103: 349-356.

Heng W, Ning MA. Reproduction characteristics of the Liaoning Cashmere goats and the influence of immigration. *Proc VI Inter Conf Goats*; 1996 May 6-11; Beijing, China, 1996: 812.

Honhold N, Petit H, Halliwell RW. Condition scoring scheme for small East African goats in Zimbabwe. *Trop Anim Hlth Prod* 1989; 21: 121-127.

Karsch FJ, Foster DL, Goodman RL, Bittman EL. A role for estradiol in enhancing luteinizing hormone frequency in the follicular phase of the estrous cycle of sheep. *Endocrinology* 1983; 113: 1333-1339.

Karsch FJ, Bittman EL, Foster DL, Goodman RL, Legan SJ, Robinson JE. Neuroendocrine basis of seasonal reproduction. *Recent Progress Hormone Research* 1984; 40: 185-232.

Karsch FJ, Dahl GE, Evans NP, Manning JM, Mayfield KP, Moenter SM, Foster DI. Seasonal changes in gonadotropin-releasing hormone secretion in the ewe: alteration in response to the negative feedback action of estradiol. *Biol Reprod* 1993; 49: 1377-1383.

Legan SJ, Karsch FJ and Foster DL. The endocrine control of seasonal reproductive function in the ewe: A marked change in response of the negative feedback action of estradiol on luteinizing hormone secretion. *Endocrinology* 1977; 101: 818-824.

Legan SJ y Karsch FJ. Neuroendocrine regulation of the estrous cycle and the seasonal breeding in the ewe. *Biol Reprod* 1979; 20: 74-83.

Lehman MN, Durham DM, Jansen HT, Adrian B, Goodman RL. Dopaminergic A14/A15 neurons are activated during estradiol negative feedback in anestrus, but not breeding season, ewes. *Endocrinology* 1996; 137: 4443-4450.

López de LJA, Berumen MJE, Montes THE, Escobar MFJ, de la Colina FF, Perea GVJ, Ramos BJM. Concentración de cortisol y hemograma en cabras después de la aplicación de hormona adrenocorticotrófica. *Vet Méx* 1996; 27: 253-255.

Llewelyn CA, Ogaa JS, Obwolo MJ. Plasma progesterone concentration during pregnancy and pseudopregnancy and onset of ovarian activity *post partum* in indigenous goats in Zimbabwe. *Trop Anim Hlth Prod* 1992; 24: 242-250.

Llewelyn CA, Oгаа JS, Obwolo MJ. Plasma progesterone profiles and variations in cyclic ovarian activity throughout the year in indigenous goats in Zimbabwe. *Anim Reprod Sci* 1993; 30: 301-311.

Malpaux B, Delgadillo JA, Chemineau P. Neuroendocrinología del fotoperíodo en el control de la actividad reproductiva. *Memorias del Seminario Internacional: Tópicos Avanzados en Reproducción Animal*; 1997 septiembre 12; Montecillo, Estado de México, México. Montecillo (Edo Méx): Colegio de Postgraduados, 1997: 23-41.

Martin GB, Oldham CM, Lindsay DR. Effect of stress due to laparoscopy on plasma cortisol levels, the preovulatory surge of LH and ovulation in the ewe. *Theriogenology* 1981; 16: 39-44.

Matteri RL, Moberg GP, Watson JG. Adrenocorticotropin-induced changes in ovine pituitary gonadotropin secretion *in vitro*. *Endocrinology* 1986; 118: 2091-2096.

Merriam GR, Wachter KW. Algorithms for the study of episodic hormone secretion. *Am J Physiol* 1982; 243: 310-318.

Moberg GP. How behavioural stress disrupts the endocrine control of reproduction in domestic animals. *J. Dairy Sci.* 1991; 74: 304-311.

Mohamed FHA, Cox JE, Noonan V. Studies of pituitary-adrenal-testis interaction in sheep. I. The effects of repeated injections of adrenocorticotrophic hormone during the breeding season. *Theriogenology* 1988; 29: 849-857.

Mori Y, Maeda K, Sawazaki T, Kano Y. Effects of long days and short days on oestrous cyclicity in two breeds of goats with different seasonality. *Japan J Anim Reprod* 1984; 30: 239-245.

Mori Y, Tanaka M, Maeda K, Hoshino K and Kano Y. Photoperiodic modification of negative and positive feedback effects of estradiol on LH secretion in ovariectomized goats. *J Reprod Fertil* 1987; 80: 523-529.

Murphy BD, Pescador SN. Influencia del medio ambiente sobre la reproducción de la cabra. *Memorias del Congreso Internacional en Producción Caprina*; 1995 octubre 17-20; Zacatecas, Zacatecas, México. Zacatecas (Zac): Asociación Mexicana de Producción Caprina, AC, 1995: 64-68.

Ojo SA. Pregnancy wastage in slaughtered goats at Zaria slaughter houses. *Proc VI Inter Conf Goats*; 1996 May 6-11; Beijing, China, 1996: 823-825

Pañeda MH, Dávila RJ, Trejo GA, De Lucas TJ. Aspectos reproductivos en cabras a nivel de rastro. *Memorias de la III Reunión Nacional sobre Caprinocultura*. 1987 octubre 29-31; Cuautitlán, México. Cuautitlán (Mex): Asociación Mexicana de Producción Caprina, AC, 1987: 2-10.

Pieterse MC, Taverne MAM. Hydrometra in goats: diagnosis with real-time ultrasound and treatment with prostaglandins or oxytocin. *Theriogenology* 1986; 26: 813-821.

Restal BJ. Seasonal variations in reproductive activity in Australian goats. *Anim Reprod Sci* 1992a; 27: 305-318.

Restal BJ. The male effect in goats. *Proc of V Inter Conf on goats*; 1992b March 2-8; New Delhi, India, 1992b: 322-331.

Rios JG, Ramírez JA, Benavides J, Miramontes O. Estacionalidad reproductiva de la cabra criolla en la parte central del Estado de Chihuahua. *Memorias de la III Reunión Nacional*

sobre Caprinocultura; 1987 octubre 29-31; Cuautitlán, México, México. Cuautitlán (Méx): Asociación Mexicana de Producción Caprina, AC, 1987: 72.

River C, Rivest S. Effect of stress on the activity of the hypothalamic-pituitary-gonadal axis: peripheral and central mechanisms. *Biol Reprod* 1991; 45: 523-532.

Robinson JE, Wayne NL, Karsch FJ. Refractoriness to inhibitory daylength initiates the breeding season of the Suffolk ewe. *Biol Reprod* 1985; 32: 482-489.

SAS: SAS/STAT. User's Guide Version 6. Fourth edition, Vol. 2, Cary N.C.: SAS Institute Inc., 1989.

Shelton M. Reproduction and breeding of goats. *J Dairy Sci* 1978; 61: 994-1010.

Shen PJ, Clarke IJ, Canny BJ, Funder JW, Smith AI. Arginine vasopressin and corticotropin releasing factor: binding to ovine anterior pituitary membranes. *Endocrinology* 1990; 127: 2085-2089.

Singh D, Khan BU. Performance of Jhakrana goats under semi-intensive system of management. *Proc VI Inter Conf Goats*; 1996 May 6-11; Beijing, China, 1996: 813.

Southerland SRD. Effects of estradiol and progesterone on LH secretion during anestrus and the breeding season in ovariectomized Angora-cross does. *Proc. 4th AAAP Anim Sci Congress, Hamilton*, 1987: 230.

Traldi AS, Oliveira CA, Zanetti MA. Reproductive behaviour of goats in central-south of Brazil. *Proc Int Conf on goats*; 1992 March 2-8; New Delhi, India, 1992: 376.

Trejo GA. Estacionalidad reproductiva en el ganado caprino. Memorias del Seminario Nacional sobre Producción y Comercialización del Ganado Caprino; 1993 noviembre 10-12; Monterrey (Nuevo León) México. México (DF): Asociación Mexicana de Producción Caprina, AC, 1993: 24-30.

Valencia J, González JL, Díaz J. Actividad reproductiva de la cabra criolla en México en el examen postmortem del aparato genital. *Veterinaria México* 1986; 17: 177-180.

Valencia J, Zarco L, Ducoing A, Murcia C, Navarro H. Breeding season of criollo and granadina goats under constant nutritional levels in the Mexican highlands. *Livestock Reproduction in Latin America*. International Atomic Energy Agency, Viena 1990: 321-333.

Viguié C, Thibault J, Thiéry JC, Tillet Y, Malpoux B. Photoperiodic modulation of monoamines and amino-acids involved in the control of prolactin and LH secretion in the ewe: evidence of a regulation of tyrosine hydroxylase activity. *J Neuroendocrinol* 1996; 8: 465-474.

Viguié C, Thibault J, Thiéry JC, Tillet Y, Malpoux B. Characterization of short day-induced decrease in median eminence tyrosine hydroxylase activity in the ewe: temporal relationship to the changes in luteinizing hormone and prolactin secretion and short day-like effect of melatonin. *Endocrinology* 1997; 138: 499-506.

Worthy K, Haresing W, Dodson S, McLeod BJ, Foxcroft GR, Haynes NB. Evidence that the onset of the breeding season in the ewe may be independent of decreasing plasma prolactin concentrations. *J Reprod Fertil* 1985; 75: 237-246.

Zarco L, Stabenfeldt GH, Kindahl H, Quirke JF, Granström E. Persistence of luteal activity in the nonpregnant ewe. *Anim Reprod Sci* 1984; 7: 245-267.

Cuadro 2. Características de las temporadas reproductivas en las cabras criollas con fotoperiodo normal

Variable	Temporada reproductiva			3		
	n	1 Media ± E.E.M.	n	2 Media ± E.E.M.	n	Media ± E.E.M.
Intervalo entre el día más largo y el inicio de la actividad ovárica	5	162.0 ± 11.3 ^a	5	98.4 ± 3.0 ^b	4	100.5 ± 6.0 ^b
Intervalo entre el día más corto y el final de la actividad ovárica	5	35.8 ± 10.3 ^a	4	60.5 ± 7.4 ^{ab}	2	82.0 ± 9.9 ^b
Duración de la temporada reproductiva	5	58.2 ± 15.6	4	96.5 ± 8.1	2	64.5 ± 15.5

Medias con diferente literal en cada renglón son distintas entre sí (P<0.05)

Cuadro 3. Características de las temporadas reproductivas en las cabras con fotoperíodo invertido

Variable	1		2		3		4	
	n	Media ± EEM	n	Media ± EEM	n	Media ± EEM	n	Media ± EEM
Intervalo entre el día más largo y el inicio de la actividad ovárica	5	97.4 ± 2.8	5	103.4 ± 16.2	5	87.6 ± 9.2	4	95.5 ± 15.8
Intervalo entre el día más corto y el fin de la actividad ovárica	-	-----	4	57.8 ± 29.6	4	78.8 ± 7.5	-	-----
Duración de la temporada reproductiva	5	28.0 ± 10.9 ^a	4	128.8 ± 44.3 ^b	4	81.3 ± 14.4 ^{ab}	-	-----

Medias con diferente literal en cada renglón son distintas entre sí (P < 0.05).

Cuadro 4. Duración del anestro

Fotoperiodo	Anestro		Primero		Segundo		Tercero	
	n	Media ± EEM	n	Media ± EEM	n	Media ± EEM	n	Media ± EEM
Normal	5	238.8 ± 23.2 ^a	4	126.3 ± 18.8 ^b				
Invertido	5	154.4 ± 52.5	4	170.8 ± 66.2	4	101.5 ± 36.1		

Medias con diferente literal en cada renglón son distintas entre sí (P < 0.05).

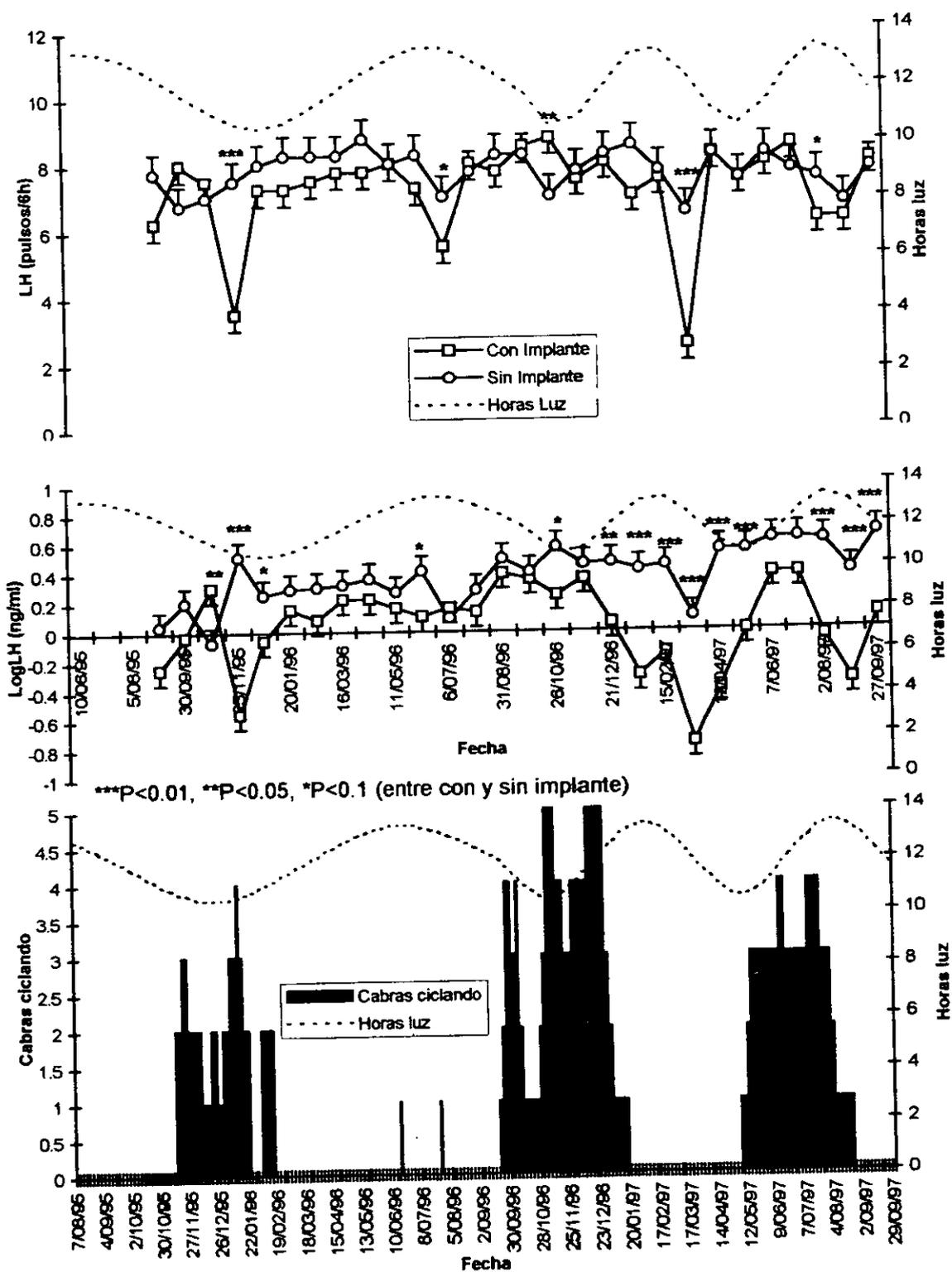


Figura 16. Promedios de cuadrados mínimos (\pm EEM) de la frecuencia de LH en cabras criollas ovariectomizadas con y sin implante de estradiol y número de cabras ovariointactas ciclando, bajo fotoperiodo normal

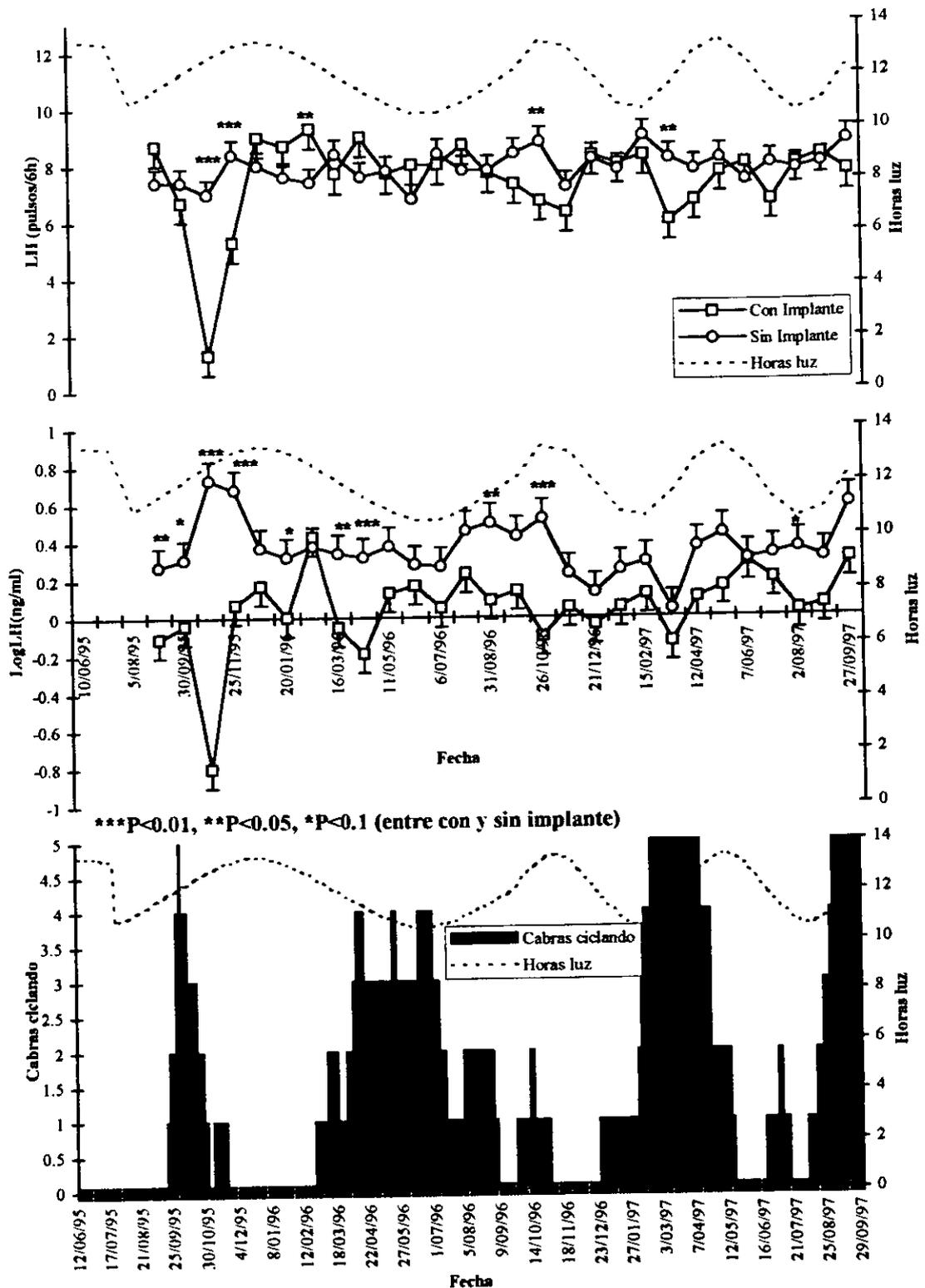


Figura 17. Promedios de cuadrados mínimos (\pm EEM) de la frecuencia y concentración de LH en cabras criollas ovariectomizadas con y sin implante de estradiol y número de cabras ovariointactas ciclando, bajo fotoperiodo invertido

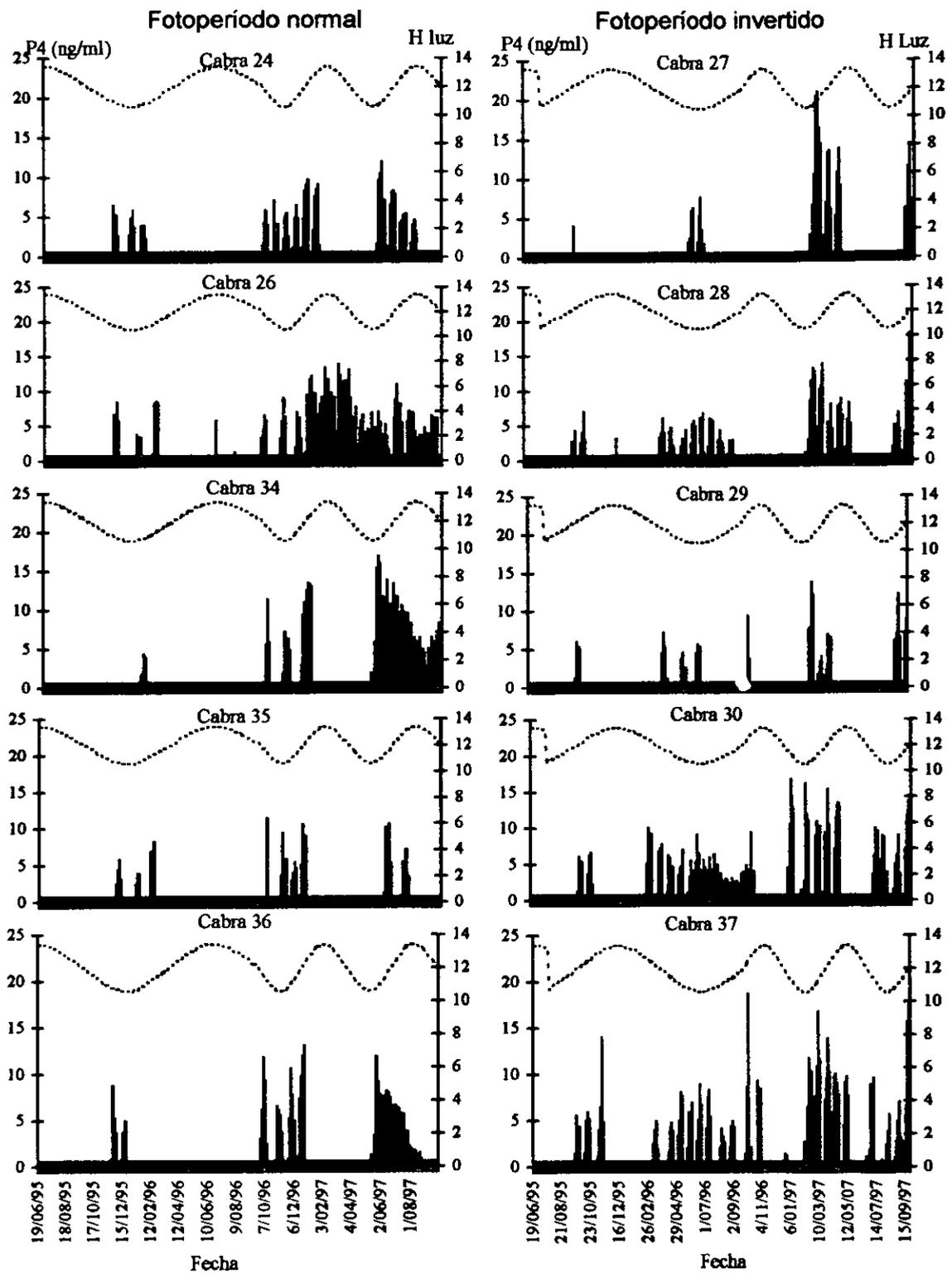


Figura 18. Concentración de progesterona en cabras criollas sin gestación y en fotoperíodo normal e invertido

Con implante

Sin implante

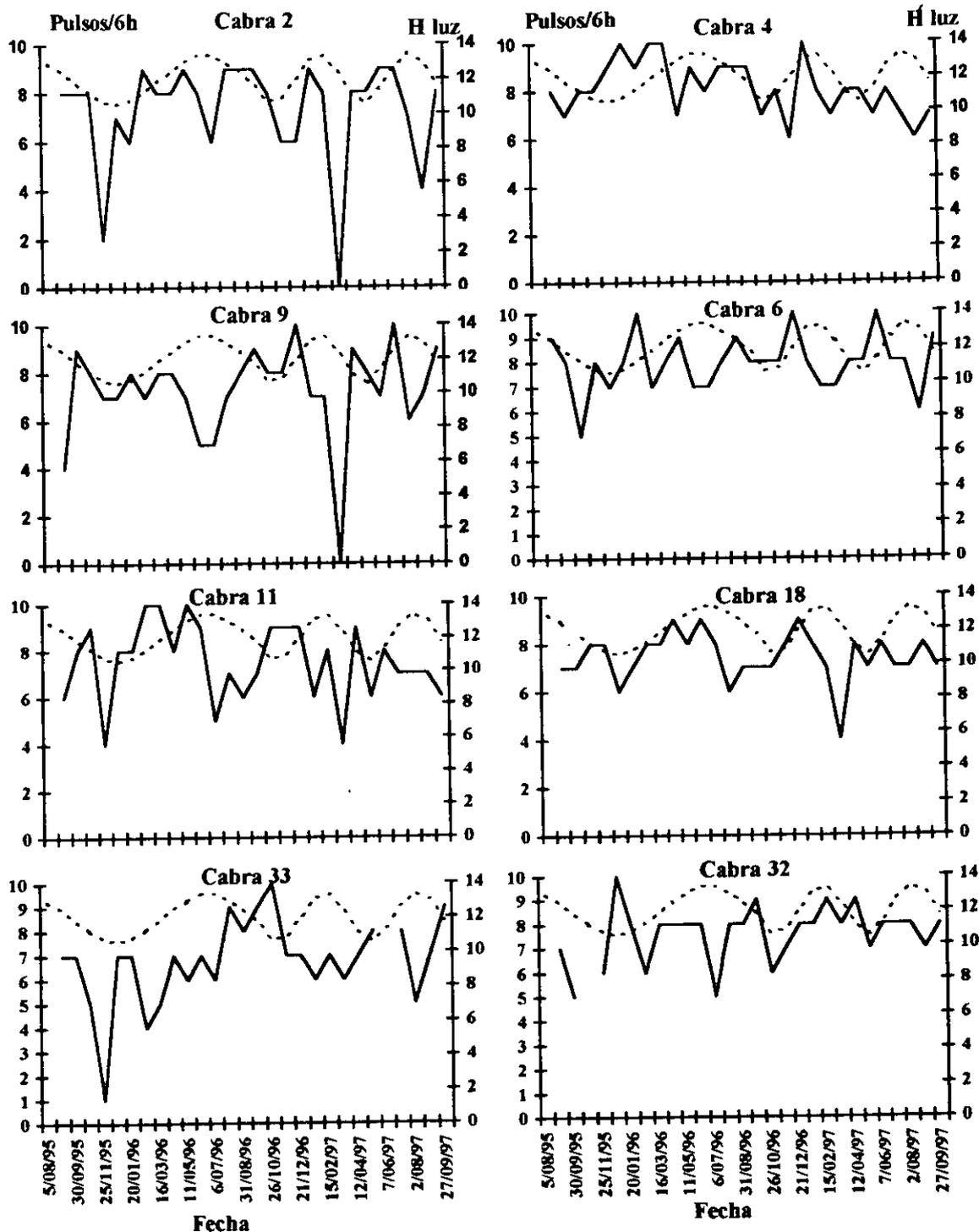


Figura 19. Pulsos de hormona luteinizante en cabras criollas, con y sin implante de estradiol y en fotoperíodo normal

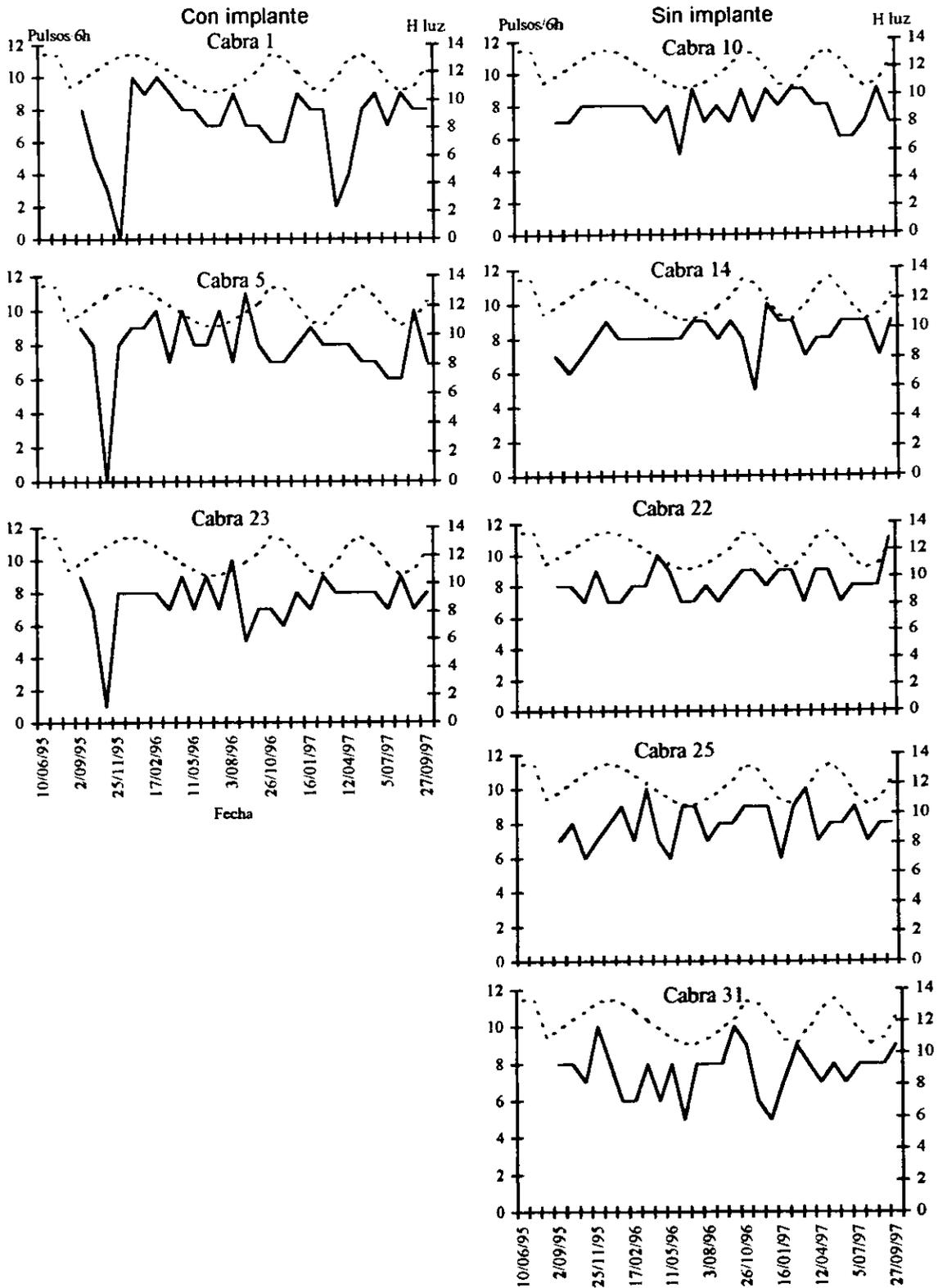


Figura 20. Pulsos de hormona luteinizante en cabras criollas con y sin implante de estradiol y en fotoperiodo invertido

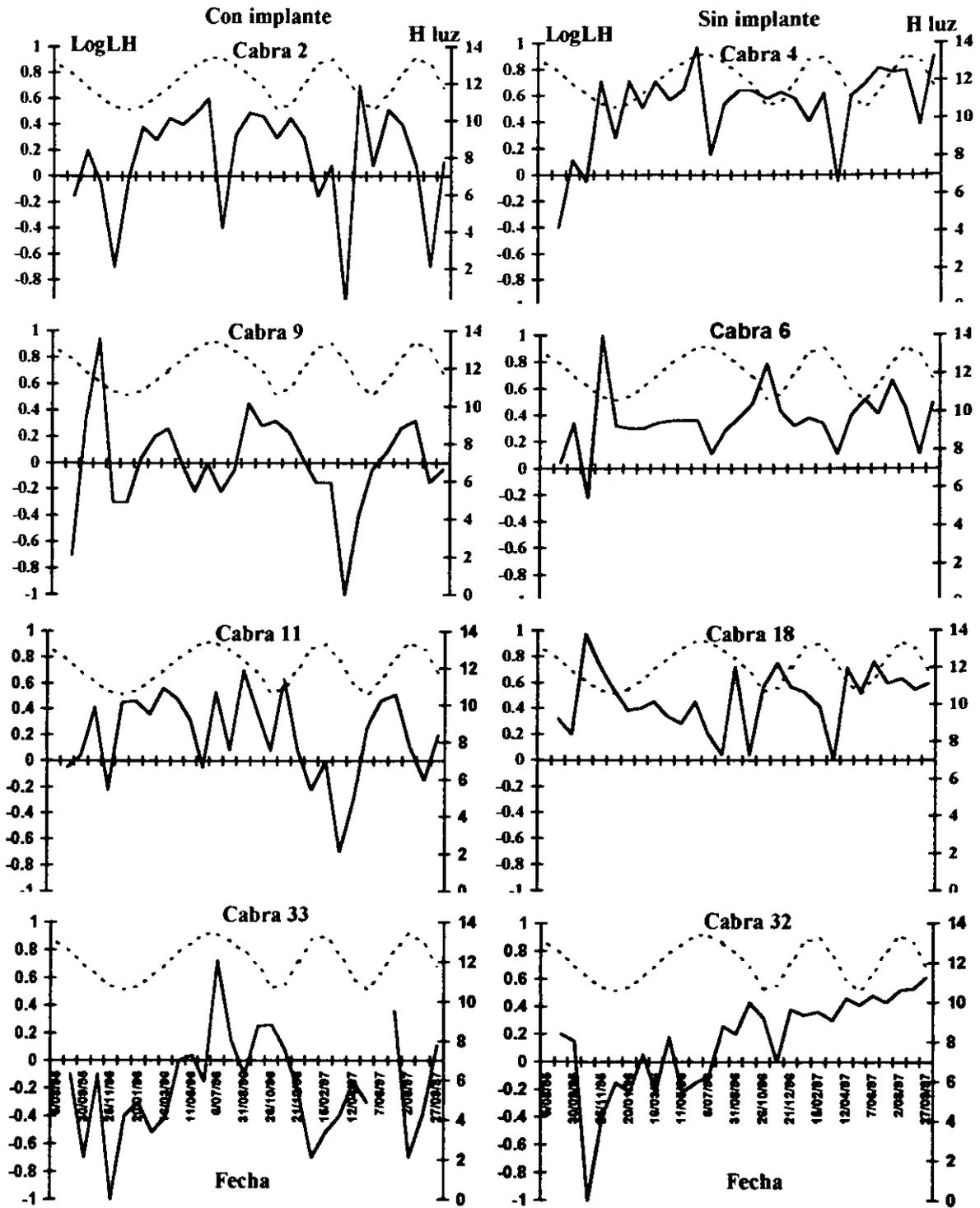


Figura 21. Concentración media (log) de hormona luteinizante (LH) en cabras criollas, con y sin implante de estradiol y en fotoperíodo normal

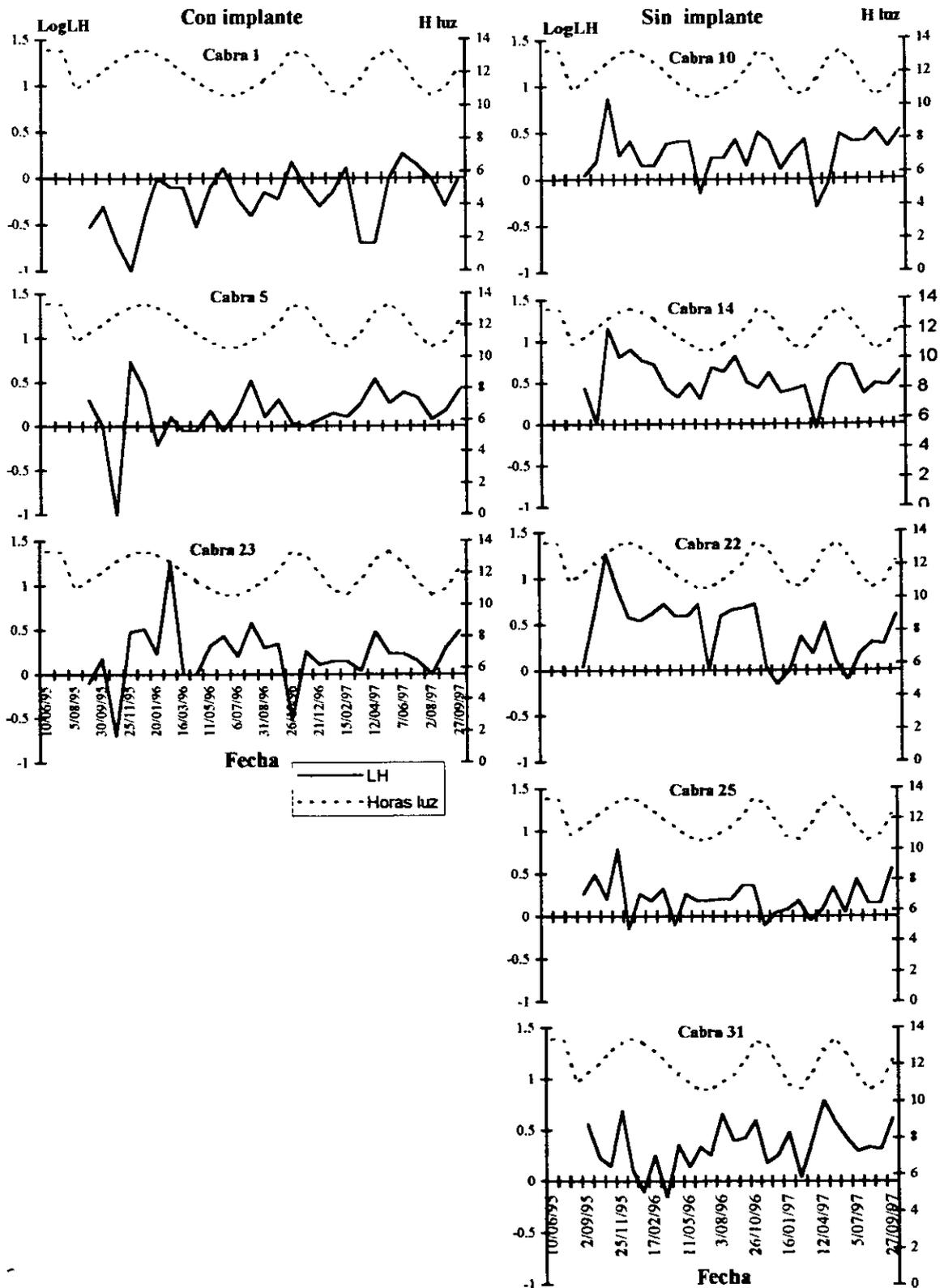


Figura 22. Concentración media (log) de hormona luteinizante en cabras criollas, con y sin implante de estradiol y en fotoperíodo invertido

5. DISCUSION GENERAL

Tomados en su conjunto, los resultados de los experimentos incluidos en esta tesis demuestran que las cabras criollas mantenidas al Sur del Trópico de Cáncer se reproducen en forma estacional, y que el fotoperíodo tiene sobre estos animales efectos neuroendócrinos similares a los que ejerce sobre cabras y ovejas de climas templados (Chemineau, 1992; Goodman, 1994; Lincoln y Baker, 1995).

En las cabras Criollas intactas, mantenidas tanto en fotoperíodo natural como en fotoperíodo inverso, se encontró la presencia de ciclos estrales regulares durante los días cortos. En ambos casos la actividad ovárica se inició alrededor de 3 meses después de que la longitud del fotoperíodo comenzó a disminuir. El efecto del fotoperíodo se presentó independientemente del mes del año en que se encontraban las cabras al comenzar la reducción del fotoperíodo, e inclusive fue posible lograr dos estaciones reproductivas al año cuando las hembras fueron expuestas a ciclos fotoperiódicos de 6 meses de duración. Todos éstos resultados son similares a los que se presentan en cabras de aquellas razas en las que clásicamente se ha aceptado que la reproducción es estacional (Shelton, 1978; Chemineau, 1992; Murphy y Pescador, 1995).

La reproducción estacional en los animales se regula por medio de la retroalimentación negativa al estradiol. En los pequeños rumiantes durante los días cortos el estradiol no influye sobre la secreción tónica de GnRH/LH, y los pulsos de secreción de estas hormonas se presentan con la adecuada frecuencia para establecer el concierto hormonal que culmina con la ovulación (Barrel *et al*, 1992; Goodman *et al*, 1982; Karsch *et al*, 1993). En cambio, en los días largos el estradiol ejerce una retroalimentación negativa sobre el hipotálamo, con lo que se reduce la frecuencia de secreción pulsátil de GnRH y LH. Esto evita que se complete la maduración folicular, con lo que se impide la ovulación y las hembras permanecen en anestro (Chemineau *et al*, 1988; Goodman y Meyer, 1984; Karsch *et al*, 1993). Los resultados del presente trabajo indican que en la cabra Criolla existe un mecanismo de regulación similar, ya que en las hembras que portaban un

implante de estradiol se produjo una reducción significativa en la frecuencia de los pulsos de LH durante la exposición a días largos, lo que no ocurrió durante los periodos de exposición a días cortos.

Por otra parte, los resultados del presente trabajo sugieren que en condiciones normales existe un mecanismo de regulación redundante para la secreción de prolactina, ya que tanto la longitud del fotoperíodo como la temperatura ambiental se relacionan en forma positiva y directa con las concentraciones de prolactina. De esta manera, al acercarse el verano la secreción de prolactina es estimulada tanto por la mayor duración del día como por el aumento de la temperatura, ocurriendo lo opuesto en el invierno. De ésta manera, durante la primavera y verano, cuando las hembras tienen crías a las cuales amamantar se asegura una mayor secreción de prolactina. Esto es similar a lo que ocurre en razas de ovejas y cabras de clima templado (Mori *et al*, 1985; Prandi *et al*, 1988; Emesih *et al*, 1993; Gebbie *et al*, 1993; Lincoln y Backer, 1995;). Sin embargo, las condiciones fueron diferentes en las cabras que se mantuvieron en fotoperíodo inverso. En estos animales el incremento en el fotoperíodo coincidió con la reducción de la temperatura ambiente, y los días cortos fueron los más calurosos, situación opuesta a la que se presenta en condiciones naturales. Esto permitió diferenciar los efectos de la temperatura de los del fotoperíodo, encontrándose una correlación positiva significativa ($P < 0.05$) entre temperatura y fotoperíodo, mientras que la correlación entre fotoperíodo y prolactina fue negativa. En el segundo año del estudio las condiciones ambientales se modificaron nuevamente, ya que los ciclos de fotoperíodo se redujeron a 6 meses, lo que permitió confirmar que al disociarse la información luminosa de la información térmica, las concentraciones de prolactina respondieron primordialmente a ésta última, ya que en todos los animales los coeficientes de correlación entre la temperatura ambiente y las concentraciones de prolactina fueron positivos y significativos ($P < 0.05$). En cambio, en tres cabras no hubo correlación significativa entre las horas de luz y las concentraciones de prolactina.

Esto significa que al presentarse un conflicto entre la información fotoperiódica y la información térmica los animales prefirieron utilizar ésta última como fuente de

información para programar su secreción de prolactina. Debe recordarse que la prolactina es una de las principales hormonas en la regulación de los procesos de crecimiento y desprendimiento de la capa de pelaje invernal en los mamíferos (Lincoln y Baker, 1995).

Se concluye que la actividad ovárica de la cabra Criolla localizada al Sur del Trópico de Cáncer es regulada por el fotoperíodo a través de una modificación en la sensibilidad del eje hipotálamo-hipofisario al estradiol. En cambio, las concentraciones de prolactina en este tipo de cabra son reguladas principalmente por la temperatura ambiental, aunque en condiciones normales muestran una correlación positiva con la duración del fotoperíodo. Es importante estudiar los mecanismos a través de los cuales la temperatura ambiente puede regular la secreción de prolactina.

5.1 LITERATURA CITADA

Barrel, GK, Moenter SM, Caraty A, Karsch FJ. Seasonal changes of gonadotropin-releasing hormone secretion in the ewe. *Biol Reprod* 1992; 46: 1130-1135.

Chemineau P, Pelletier J, Guerin Y, Colas G, Ravault JP, Toure G, Almeida G, Thimonier J, Ortavant R. Photoperiodic and melatonin treatments for the control of seasonal reproduction in sheep and goats. *Reprod Nutr Develop* 1988; 28:409-422.

Chemineau P. Seasonality and photoperiodic influence in the female goat reproduction. *Proc V Inter Conf Goats*; 1992 March 2-8; New Delhi, India, 1992:355-368.

Emesih GC, Newton GR, Teh TH, Zia JH. Effects of photoperiod and continuous administration of melatonin on plasma concentrations of prolactin in cashmere goats. *Small Ruminant Res* 1993; 11:247-256.

Gebbie FE, Forsyth IA, Arendt J. Temperature and photoperiod effects on prolactin and melatonin secretion in the goat. *J. Reprod. Fertil* 1993; Abstract Series 11:52.

Goodman RL, Bittman EL, Foster DL, Karsch FJ. Alteration in the control of luteinizing hormone pulse frequency underlie the seasonal variation in estradiol negative feedback in the ewe. *Biol Reprod* 1982; 27: 580-589.

Goodman RL, Meyer SL. Effect of pentobarbital anesthesia on tonic luteinizing hormone secretion in the ewe. Evidence for active inhibition of luteinizing hormone in anestrous. *Biol Reprod* 1984; 30: 374-381.

Goodman RL. Neuroendocrine control of the ovine estrous cycle. In: Knobil E, Neil JD, editors. *The Physiology of Reproduction*. New York: Raven Press, 1994: 659-709.

Karsch FJ, Dahl GE, Evans NP, Manning JM, Mayfield KP, Moenter SM, Foster DI. Seasonal changes in gonadotropin-releasing hormone secretion in the ewe: alteration in response to the negative feedback action of estradiol. *Biol Reprod* 1993; 49: 1377-1383.

Lincoln GA, Baker BI. Seasonal and photoperiod-induced changes in the secretion of α melanocyte-stimulating hormone in Soay sheep: temporal relationships with changes in β -endorphin, prolactin, follicle-stimulating hormone, activity of the gonads and growth of wool and horns. *J Endocrinol* 1995; 144: 471-481.

Mori Y, Maeda K, Sawasaki T, Kano Y. Photoperiodic control of prolactin secretion in the goat. *Japan J Anim Reprod* 1985; 31: 9-15.

Murphy BD, Pescador SN. Influencia del medio ambiente sobre la reproducción de la cabra. *Memorias del Congreso Internacional en Producción Caprina*; 1995 octubre 17-20; Zacatecas, Zacatecas, México. Zacatecas (Zac): Asociación Mexicana de Producción Caprina, AC, 1995: 64-68.

Prandi A, Motta M, Chiesa F, Tamanini C. Circannual rhythm of plasma prolactin concentration in the goat. *Anim Reprod Sci* 1988; 17: 85-94.

Shelton M. Reproduction and breeding of goats. *J Dairy Sci* 1978; 61: 994-1010.

6. CONCLUSIONES

El fotoperiodo influye sobre el comportamiento reproductivo de la cabra criolla en México, mantenida a 22° 58' N. Las hembras ovariointactas presentaron ovulaciones y en las ovariectomizadas portando un implante de estradiol no se redujo la frecuencia de los pulsos de LH durante los días con menor cantidad de horas luz. La reducción del fotoperiodo coincidió con la actividad reproductiva y el incremento con el anestro. Esto se presentó incluso en cabras mantenidas bajo fotoperiodo invertido. La reducción del ciclo anual de fotoperiodo a 6 meses, estimuló también la actividad reproductiva, de manera que al ofrecerse 2 ciclos semestrales de fotoperiodo al año se obtuvieron 2 temporadas reproductivas. Con este tratamiento se redujo el tiempo en que las cabras permanecieron en anestro y no se alteró el periodo que permanecieron sexualmente activas.

En las cabras que se mantuvieron en condiciones naturales, el fotoperiodo y la temperatura ambiente influyeron sobre la secreción de prolactina. La concentración de esta hormona se incrementó en los días con mayor cantidad de horas luz y más calurosos, y se redujo en los días cortos y fríos. Sin embargo, cuando se compararon estos dos factores del medio ambiente, la temperatura presentó mayor influencia sobre la secreción de prolactina. Se observaron correlaciones estadísticamente significativas entre la temperatura ambiente y la concentración de esta hormona en forma independiente al fotoperiodo que fueron sometidos los animales.

Con base en lo anterior, se concluye que la cabra criolla en México manifiesta un comportamiento reproductivo similar a los animales estacionales de la región templada; presenta ciclos estrales, y como consecuencia puede concebir, durante el otoño. Esto le permite desarrollar la gestación durante parte del otoño y el invierno, y parir en la primavera. Posteriormente lleva a cabo la lactancia en la temporada más favorable para la secreción de prolactina, ya que en esta época del año se incrementa el fotoperiodo y la temperatura ambiente.