

UNIVERSIDAD DE LA REPUBLICA

FACULTAD DE AGRONOMIA

**EFECTO DE LA SUPLEMENTACION CON GRASA DE
SOBREPASO EN PARAMETROS REPRODUCTIVOS,
COLESTEROL Y PROGESTERONA EN SANGRE DE CABRAS
LECHERAS PRIMIPARAS**

“por”

Andrea ALVAREZ OXILEY
Francisco DIEGUEZ CAMERONI

TESIS presentada como uno de
los requisitos para obtener el
título de Ingeniero Agrónomo
Orientación Producción Animal
Intensiva

MONTEVIDEO
URUGUAY
1998

Tesis aprobada por:

Director:

Ing. Agr. Jorge Bermúdez

Dra. Raquel Pérez Clariget

Ing. Agr. Andrés Ganzábal Planimich

Fecha:

Autores:

Andrea Alvarez Oxiley

Francisco Dieguez Cameroni

AGRADECIMIENTOS.

- Al Ing. Agr. Jorge Bermúdez por la orientación, conducción y corrección durante éste trabajo.
- A la Dra. Raquel Pérez Clariget por la orientación, conducción y disposición para que se llevara a cabo el presente estudio.
- Al Ing. Agr. Andrés Ganzábal Planinich por la disposición del laboratorio, animales e instalaciones a su cargo y por las sugerencias del análisis de datos.
- A las Dras. Mariel Regueiro y Elize van Lier por su constante apoyo, orientación y dedicación en el trabajo de campo y análisis de muestras.
- A la Ing. Agr. Carolina Chiessa por su ayuda en el trabajo de campo y laboratorio.
- A Carlos García y al personal del INIA Las Brujas por la ayuda y colaboración durante los trabajos de campo.

TABLA DE CONTENIDO

	<u>Página</u>
PAGINA DE APROBACIÓN	II
AGRADECIMIENTOS	III
TABLA DE CONTENIDO	IV
LISTA DE CUADROS	V
LISTA DE GRÁFICAS	VI
LISTA DE FIGURAS	VII
<u>1. INTRODUCCION</u>	1
<u>2. REVISION BIBLIOGRAFICA</u>	3
2.1 GENERALIDADES DE REPRODUCCION EN CAPRINOS	3
2.1.1 Pubertad	3
2.1.2 Ciclo estral	3
2.1.3 Gestación	3
2.1.4 Endocrinología	4
2.2 SUPLEMENTACION CON GRASA	4
2.2.1 Uso de grasa como suplemento	4
2.2.2 Tipo de grasa suplementaria	5
2.2.2.1 Clasificación de las grasas según propiedades químicas	5
2.2.2.2 Clasificación de las grasas según origen	5
2.2.2.3 Grasas de sobrepeso	6
2.2.2.3.1 Jabones de calcio de ácidos grasos	7
2.3 LIPIDOS EN LA NUTRICION DE RUMIANTES	8
2.3.1 Metabolismo microbiano en el rumen	8
2.3.1.1 Hidrólisis	8
2.3.1.2 Biohidrogenación y producción de isómeros de los ácidos grasos	9
2.3.2 Efecto sobre la fermentación ruminal	9
2.3.2.1 Digestibilidad de la fibra	10
2.3.2.1.1 Grado de saturación de las grasas	10
2.3.2.1.2 Esterificación de las grasas	11
2.4 SINTESIS DE COLESTEROL	11
2.4.1 Lipoproteína y colesterol	13

2.5 ESTEROIDOGENESIS.....	16
2.5.1 <i>Clasificación química de las hormonas esteroideas</i>	16
2.5.2 <i>Clasificación biológica de las hormonas esteroideas</i>	17
2.5.3 <i>Proceso esteroidogénico</i>	18
2.5.3.1 <i>Separación de la cadena lateral del colesterol</i>	18
2.5.3.2 <i>Metabolismo de la pregnenolona</i>	18
2.5.3.3 <i>División de la cadena lateral de esteroides de 21 carbono</i>	18
2.5.3.4 <i>Aromatización de los esteroides de 19 carbonos</i>	19
2.5.4 <i>Células esteroidogénicas ováricas y control de la esteroidogénesis</i>	21
2.6 EFECTO DE LA SUPLEMENTACION CON GRASA SOBRE LA REPRODUCCION.....	23
2.6.1 <i>Colesterol</i>	23
2.6.2 <i>Progesterona</i>	24
2.6.3 <i>Esteroidogénesis</i>	24
2.6.4 <i>Efecto sobre otras hormonas (LH, GH, IGF-1 y leptina)</i>	25
2.6.5 <i>Dinámica folicular</i>	28
2.6.6 <i>Variables reproductivas</i>	30
2.6.6.1 <i>Ovulación, manifestación de celo y días abiertos</i>	30
2.6.6.2 <i>Tasa de concepción</i>	31
3. MATERIALES Y METODOS	33
3.1 UBICACION	33
3.2 ANIMALES, DISEÑO EXPERIMENTAL Y TRATAMIENTOS	33
3.3 COLECCION Y ANALISIS DE MUESTRAS DE SANGRE	34
3.4 MANEJO REPRODUCTIVO	34
3.5 ANALISIS DE LOS RESULTADOS	35
4. RESULTADOS	37
4.1 EVOLUCION DE PESO VIVO	37
4.2 CONSUMO	38
4.3 VARIABLES REPRODUCTIVAS	39
4.4 COLESTEROL	42
4.5 PROGESTERONA	43
5. DISCUSIÓN	52
5.1 CONSUMO Y EVOLUCION DEL PESO VIVO	52

5.2 <i>VARIABLES REPRODUCTIVAS</i>	53
5.3 <i>CICLOS ESTRALES CORTOS Y CICLICIDAD OVÁRICA</i>	54
5.4 <i>NIVELES DE COLESTEROL Y PROGESTERONA</i>	56
6. <u><i>CONCLUSIONES</i></u>	60
7. <u><i>RESUMEN</i></u>	61
8. <u><i>SUMMARY</i></u>	63
9. <u><i>BIBLIOGRAFIA</i></u>	64

LISTA DE CUADROS

<u>Cuadro N°</u>	<u>Página</u>
1. Composición porcentual de ácidos grasos saturados, mono-insaturados y poli-insaturados para algunos productos con posibilidad de ser utilizados como fuente de ácidos grasos	6
2. Ganancia diaria (Kg./día) ($\bar{x} \pm D.E.$) entre pesadas sucesivas para ambos grupos de tratamiento	37
3. Evolución de peso vivo (Kg.) ($\bar{x} \pm D.E.$) entre pesadas sucesivas para ambos grupos de tratamiento	37
4. Consumo de concentrado (Kg./día) de ambos grupos de tratamiento	39
5. Concentración de colesterol (nmol/l) ($\bar{x} \pm D.E.$) de ambos grupos de tratamiento	42
6. Concentración de progesterona (nmol/l) ($\bar{x} \pm D.E.$) de cabras gestantes de ambos grupos de tratamiento	44
7. Concentración de progesterona (nmol/l) para las cabras que no concibieron de ambos grupos de tratamiento	48

LISTA DE GRÁFICAS

<u>Gráfica N°</u>	<u>Página</u>
1. Evolución del peso vivo (Kg.) ($\bar{x} \pm D.E.$) para ambos grupos de tratamiento.....	38
2. Porcentaje de celos observados a las 24, 48 y 72 horas desde el retiro de las esponjas intravaginales de MAP de cabras de ambos grupos de tratamiento.....	40
3. Porcentajes de celos, preñez, parición sobre servidas y tratadas y valores de prolificidad y fecundidad ($\bar{x} \pm D.E.$) para ambos grupos de tratamiento.....	41
4. Porcentaje de partos simples, dobles y triples del total de partos registrados en ambos grupos de tratamiento.....	42
5. Concentraciones de colesterol (nmol/l) ($\bar{x} \pm D.E.$) durante los 10 primeros días a partir de la detección de celos para ambos grupos de tratamiento y concentraciones basales de referencia.....	43
6. Concentración de progesterona (nmol/l) ($\bar{x} \pm D.E.$) durante toda la gestación para ambos grupos de tratamiento.....	45
7. Concentración de progesterona (nmol/l) ($\bar{x} \pm D.E.$) durante los primeros 23 días de gestación (periodo de tratamiento) para ambos grupos de tratamiento.....	46
8. Concentración promedio de progesterona (nmol/l) para valores estandarizados por modelos cuadráticos durante toda la gestación para cabras gestantes de ambos grupos de tratamiento.....	47
9. Concentración de progesterona (nmol/l) desde el momento de detección de celo del lote hasta 142 días posteriores, para las cabras que no concibieron de ambos grupos de tratamiento.....	49
10. Concentración de progesterona (nmol/l) correspondiente a la cabra que presentó ciclo corto, desde la primera detección de celo hasta el fin del tratamiento diferencial.....	50
11. Concentración de progesterona (nmol/l) para cabras de ambos grupos de tratamiento que presentaron partos simples, dobles y triples.....	51

LISTA DE FIGURAS

Figura N°

I. Estructura del colesterol.....	13
II. Captación y degradación celular de lipoproteínas de baja densidad.....	15
III. Rutas biosintéticas de progesterona, andrógenos y estrógenos en el ovario.....	20
IV. Principales sitios de regulación de la esteroidogénesis folicular.....	22

1. INTRODUCCION

En el Uruguay la especie caprina no se explota al mismo nivel que los rubros tradicionales, sin contribuir al Producto Bruto agropecuario nacional como la ganadería. Sin embargo técnicos con experiencia en producciones de pequeños rumiantes afirman que los caprinos pueden aportar grandes beneficios para el país, principalmente en la producción de quesos (Sapriza *et al.*, 1990).

Actualmente existen líneas de investigación a nivel nacional llevadas a cabo por instituciones tales como el Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA), Facultad de Agronomía y Facultad de Veterinaria, con el fin de aportar información sobre un rubro relativamente poco desarrollado en nuestro país. Esta tesis se realizó en el marco del Proyecto Cabras efectuado en Facultad de Agronomía tratando una temática que está cobrando creciente interés a nivel internacional, como es el efecto de la suplementación con grasas de sobrepaso en la función reproductiva.

El caprino, como las demás especies domésticas, posee peculiaridades de comportamiento y adaptación al medio. Es criado generalmente en condiciones económicas de poblaciones subdesarrolladas, debido especialmente, a la buena aptitud de soportar diferentes ambientes y a su rusticidad. La cabra es capaz de alimentarse únicamente de forraje, árboles, arbustos, malezas, plantas aromáticas y vegetación de desierto, además de poseer hábitos de ramoneo. En general los caprinos son animales muy fértiles, siendo las hembras muy prolíficas dando dos o más crías por parto (Sapriza *et al.*, 1990; Heanlein *et al.*, 1992).

Las características mencionadas se pueden ver alteradas con la intensividad del sistema afectando el comportamiento productivo y reproductivo. Los sistemas intensivos se caracterizan por un aumento en las exigencias metabólicas de crecimiento, mantenimiento, gestación y lactación existiendo además la necesidad de incorporar precozmente animales a la categoría productiva. Esta situación exige considerar a la suplementación como alternativa para cubrir el aumento en los requerimientos.

Una de las opciones de suplementación es la utilización de grasa de sobrepaso, la cual además de aumentar la densidad energética de la ración, provee de precursores de hormonas esteroideas, mejorando la eficiencia de su biosíntesis y subsecuente repercusión en la reproducción (Gagliostro *et al.*, 1998). Los resultados obtenidos por varios investigadores sugieren que la dieta con grasa inerte tiene un efecto positivo en la función luteal, esto posiblemente influya en la tasa de concepción (Spicer *et al.*, 1993).

La mayoría de los estudios realizados que tratan los efectos de la suplementación grasa se centran en la fermentación ruminal, metabolitos en sangre, producción y composición de la leche así como en la reproducción de bovinos, debido al peso económico-productivo que representa esta especie a nivel mundial. Sin embargo se han realizado trabajos en ovinos lecheros (Pérez Alba *et al.*, 1997) con similares objetivos de estudio que en bovinos lecheros. Esto sugiere que existe una relación entre estas especies de rumiantes, considerando las mismas rutas metabólicas. Los caprinos también pueden ser considerados como otra especie modelo para el estudio de rumiantes lecheros bajo los mismos supuestos.

El objetivo del presente trabajo fue evaluar el efecto de la suplementación con grasa de sobrepaso en el porcentaje de celo, preñez, parición, tamaño de camada y tipo de parto, concentraciones de progesterona y colesterol en plasma así como la relación entre estos compuestos y las variables reproductivas estudiadas.

2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

2.1 GENERALIDADES DE REPRODUCCIÓN EN CAPRINOS

2.1.1 Pubertad

Las hembras caprinas de razas europeas, con alimentación adecuada, comúnmente alcanzan la madurez sexual y comienzan a mostrar signos de celo a los 6 o 8 meses de edad. Generalmente, la concepción puede ser retrasada hasta que el animal alcance el 60% o más del peso adulto. Las cabras de Angora pueden tener un peso mínimo de 27 kg, mientras que las cabras de razas lecheras pueden pesar 32 a 41 kg antes de la madurez sexual (Smith, 1986; Hearlein *et al.*, 1992).

2.1.2 Ciclo estral

En zonas templadas las cabras son poliestricas estacionales, donde la estación reproductiva se inicia por el decrecimiento de la horas luz (Bliss *et al.*, 1992). La actividad sexual comienza a finales del verano hasta el inicio del invierno, pero existen razas que manifiestan una tendencia a presentar el ciclo todo el año (Laborde *et al.*, 1990). Cerca del ecuador, las cabras ciclan todo el año. El ciclo estral normal de cabras lecheras es aproximadamente de 20 a 21 días. Estos son usualmente más erráticos al principio y fin de la estación reproductiva presentándose en dichos periodos ciclos estrales cortos de menos de 12 días, y frecuentemente de 5 a 7 días, especialmente en cabras jóvenes. Comportamiento de estro es ocasionalmente observado durante la preñez (Smith, 1986; Bliss *et al.*, 1992).

El proestro frecuentemente dura cerca de 1 día. En este periodo el macho cabrio o retarjo sigue de cerca a la hembra, pero esta no acepta la monta. El estro tiene una duración variable, frecuentemente de 24 a 48 horas. El metaestro es el tiempo desde que la hembra no acepta más la monta hasta la completa formación de uno o más cuerpos lúteos. La ovulación se produce de 24 a 36 horas desde el inicio del estro. El diestro, periodo de función del cuerpo lúteo, es la porción del ciclo estral más larga (Smith, 1986).

2.1.3 Gestación

En general el porcentaje de nacimientos múltiples parece variar con la población bajo estudio. Partos dobles y triples son usualmente más comunes que los partos simples, excepto en animales primiparos. Asimismo los partos cuádruples se pueden presentar con cierta frecuencia (Smith, 1986).

La duración promedio de gestación reportada es de 5 meses, o 150 días (variando de 147 a 155 días). Existe un pequeño efecto de tamaño de camada en el largo de gestación, partos cuádruples adelantan el parto 3 días con respecto a partos simples (Smith, 1986).

2.1.4 Endocrinología

Durante el estro, como en la estación de anestro, las concentraciones de progesterona en plasma de cabras están por debajo de 3 nmol/l. Los valores de progesterona reportados durante la fase lútea (típicamente de 13 a 25 nmol/l) son variables dependiendo del número de cuerpos lúteos presentes y del sistema de medición utilizado. Las concentraciones de progesterona caen precipitadamente 3 días antes del siguiente estro (Smith, 1986).

Durante los dos últimos días del ciclo estral, el 17β -estradiol aumenta de la línea basal cercana a 8 a 10 pg/ml a un máximo cercano a 32 pg/ml, al inicio del celo, para bajar nuevamente a la línea basal 12 horas más tarde. El pico en plasma de LH, FSH y prolactina son observados durante el ciclo estral, dentro de unas pocas horas luego del pico de estradiol. Un segundo pico de FSH ha sido detectado 48 horas del primero. Esta secuencia de eventos hormonales es muy similar a la reportada para ovejas y vacas (Smith, 1986).

Los niveles de progesterona en plasma, la cual es producida en mayor proporción por el cuerpo lúteo de la cabra preñada, y en menor proporción por la placenta, permanece alto hasta 4 días antes del parto. El sulfato de estrona (del feto o placenta) comienza a aumentar a 40 o 50 días de gestación, y puede ser usado para diagnóstico de preñez luego de este periodo. El pico de estrógenos se alcanza al parto, descendiendo inmediatamente luego de éste (Smith, 1986). Lantz y Sulik (1998) con el fin de realizar un kit de diagnóstico de preñez, observaron que la concentración de progesterona permanece por encima de 5 nmol/l durante la gestación.

2.2 SUPLEMENTACIÓN CON GRASA

2.2.1 Uso de grasa como suplemento

La grasa aparece en cantidades relativamente pequeñas en los forrajes y cereales básicos que forman las raciones consumidas normalmente por los animales. La grasa adicional se incorpora en grasa de semillas oleaginosas en los suplementos o como alguna forma de grasa añadida directamente por razones de manejo y/o nutritivas. Algunas de las razones de manejo por las cuales se adiciona grasa a las raciones es por su efecto

mecánico, la reducción de polvo y mejoramiento de las características de consistencia (Byers y Schelling, 1988).

Cuando se espera que la fibra sea digerida en el rumen (caso normal en rumiantes que consumen forraje), la grasa debe ser aportada de forma que no reduzca la digestión de ésta por los microorganismos. Incluida a la dieta en forma apropiada, la grasa puede ser utilizada eficazmente para aumentar la densidad energética de la misma, aumentar la energía total, y reemplazar una parte de los carbohidratos que fermentan con facilidad, los que reducirán la digestibilidad de la fibra mediante efectos asociativos negativos. Cuando se desea alterar la composición del tejido adiposo o de la grasa de la leche, la grasa dietaria debe ser incluida en la ración de forma que escape a las modificaciones esperables en el rumen, aunque manteniendo su capacidad para ser degradada y absorbida en el intestino delgado. También debe considerarse cualquier impacto de la grasa añadida sobre la digestión y la disponibilidad de los restantes nutrientes (Byers y Schelling, 1988).

2.2.2 Tipos de grasa suplementaria

2.2.2.1 Clasificación de las grasas según propiedades químicas

La grasa de la dieta aparece en muchas formas distintas y la misma suele ser muy importante tanto para su utilización como por el impacto sobre otros componentes de la ración. Byers y Schelling (1988) clasifican las grasas de acuerdo a:

- Longitud de la cadena. Las grasas dietarias pueden poseer ácidos grasos de cadena corta los cuales contienen de 1 a 6 átomos de carbono (denominados ácidos grasos volátiles) y/o de cadena larga, cuando están compuestos por más de 6 carbonos.
- Hidrogenación. Los ácidos grasos pueden ser saturados (enlaces simples), mono-insaturados (presencia de un enlace doble) o poli-insaturados (presencia de más de un doble enlace). El grado de saturación determina el punto de fusión, siendo los ácidos grasos saturados sólidos a temperatura ambiente.
- Enlaces. Los ácidos grasos pueden aparecer como ácidos grasos libres o esterificados formando glicéridos. Esto puede cambiar con la manipulación, almacenamiento y tratamiento del producto o ración que contiene grasa.

2.2.2.2 Clasificación de las grasas según origen

Existen dos tipos básicos de suplementación con grasa: grasas o aceites vegetales con alta concentración de ácidos grasos insaturados y grasa animal (de alta proporción de grasa saturada) (Grant y Kubik, 1996).

En el cuadro 1 se presenta la composición porcentual de los diferentes ácidos grasos de los productos con posibilidad de ser utilizados en la suplementación lipídica de rumiantes.

Producto	% Saturado	% Mono-insaturado	% Poli-insaturado
Manteca	66	30	4
Sebo vacuno	52	44	4
Grasa suino	41	47	12
Aceite de soja	15	24	61
Aceite de oliva	14	77	9
Aceite de maíz	13	25	62
Aceite de girasol	15	20	69
Semilla de algodón (*)	26	74	

Fuente: Johnson y Linn, 1992

(*) Fuente: Grant y Kubik, 1996

Cuadro 1: Composición porcentual de ácidos grasos saturados, mono-insaturados y poli-insaturados para algunos productos con posibilidad de ser utilizados como fuente de ácidos grasos para la nutrición de rumiantes.

Las grasas saturadas tienen menos impacto sobre el rumen, pero son más difíciles de manejar debido a que son sólidas a temperatura ambiente. Un ejemplo de este tipo de grasas es el sebo bovino, el cual se define como una grasa cuyo punto de fusión se encuentra sobre 40°C, como consecuencia de un elevado contenido de ácidos grasos saturados (valores cercanos a 52%) (Johnson *et al.*, 1992 y Grant *et al.*, 1996).

2.2.2.3 Grasas de sobrepaso

Las grasas de sobrepaso, denominadas también protegidas o *by pass*, pueden englobar un amplio espectro de grasas considerando su origen y clasificación química. La grasa puede ser encapsulada en una estructura vegetal intacta tal como en una membrana corporal oleosa en una semilla entera o bien puede fluir libremente como resultado de un tratamiento o de una incorporación como grasa libre a la ración. También puede ser protegida físicamente de forma intencionada de la degradación microbiana en el rumen. Otra forma de protección ruminal consiste en proporcionar los ácidos grasos en forma de jabones, o mediante la suplementación de ácidos grasos libres y cationes divalentes que favorezcan la saponificación intraruminal (Byers y Schelling, 1988).

El término protección involucra dos aspectos: a) la protección de los ácidos grasos de los lípidos contra la biohidrogenación ruminal, b) la protección de las bacterias

del rumen contra la acción depresora de los lípidos sobre la degradación de los carbohidratos estructurales (Gagliostro, 1998).

Existen diversas técnicas industriales para lograr la protección. Una de éstas consiste en el encapsulado de las partículas lipídicas con proteínas tratadas con aldehído fórmico. Dicha técnica se aplica a las grasas de origen animal ricas en ácidos grasos saturados y a los aceites vegetales ricos en ácidos grasos insaturados. El complejo proteína-aldehído fórmico es resistente a la proteólisis microbiana en rumen pero no resiste la acidez reinante en el abomaso y los ácidos grasos protegidos son liberados para su absorción en el intestino delgado (Gagliostro, 1998).

Otra técnica consiste en la formación de sales de calcio de ácidos grasos (jabones), donde el principio de la técnica es la protección por insolubilidad en rumen. Utiliza la capacidad de los ácidos grasos para combinarse con cationes divalentes como el calcio, que forman sales insolubles a pH ruminal (6-6,5). En condiciones de mayor acidez (tracto post ruminal), los ácidos grasos liberan al calcio y quedan disponibles para la absorción intestinal. Los jabones de calcio de ácidos grasos constituyen la fuente de lípidos protegidos más utilizada actualmente en la suplementación de vacas lecheras (Gagliostro, 1998).

2.2.2.3.1 Jabones de calcio de ácidos grasos

La adición de grasas en forma de jabones de calcio reduce los impactos negativos en la dinámica ruminal. Los jabones de calcio pueden adicionarse directamente como un suplemento en la dieta, o incluirse en ésta sus componentes: calcio mineral y ácidos grasos, donde se espera que la saponificación ocurra a nivel ruminal (Byers y Schelling, 1988).

La suplementación con calcio, además de intervenir en la saponificación de las grasas añadidas, garantiza un nivel adecuado de dicho mineral en rumen que no afecte a la flora ruminal. Dicha suplementación asegura que los requerimientos de este mineral por el animal puedan cubrirse, ya que la grasa en el rumen ejerce un efecto competitivo en el proceso de saponificación, disminuyendo su disponibilidad (Grant y Kubik, 1996).

La reducción de cationes disponibles puede influir también sobre el pH ruminal, así como eliminar cationes necesarios para los microorganismos. Según diversos estudios la grasa añadida en forma de aceite de semillas de oleaginosas reduce mucho el número de protozoos, poniendo de manifiesto su sensibilidad a los efectos directos o indirectos de la grasa añadida. La incorporación de cationes metálicos con la ceniza de alfalfa, sales de calcio o piedra caliza, evita con éxito el descenso de la digestibilidad de la fibra provocada por la grasa añadida (Byers y Schelling, 1988).

La inclusión de monofosfato de calcio puede aliviar los efectos negativos de los altos contenidos de grasa en las dietas de rumiantes. Pero la inclusión de niveles mayores a 4% de monofosfato de calcio puede influenciar negativamente en la digestión y utilización de los nutrientes (Kadzere *et al.*, 1996)

Otras fuentes de minerales que aportan calcio para la formación de complejos con el sebo pueden ser CaCl_2 o mineral de versalita, los cuales minimizan la mayoría o la totalidad de los efectos negativos de los ácidos grasos sobre la digestión de la fibra en el rumen (Byers y Schelling, 1988).

Chan *et al.* (1997) proponen que para una suplementación grasa con inclusión de 2,5 %, el contenido de calcio adecuado es de 0,92% de la materia seca. Asimismo Grant y Kubik (1996) manejan similares niveles de inclusión de calcio en dietas suplementadas con grasa. Dichos valores se sitúan entorno a 0,9 a 1% de la MS de la ración conteniendo grasa.

2.3 LÍPIDOS EN LA NUTRICIÓN DE LOS RUMIANTES

2.3.1 Metabolismo microbiano en el rumen

2.3.1.1 Hidrólisis

Los microorganismos ruminales modifican rápida y ampliamente los lípidos de la dieta durante su permanencia en el rumen, y en condiciones típicas muy poca grasa escapa inalterada de éste. Los microorganismos del rumen modifican los lípidos de varias formas. Los ácidos grasos aparecen típicamente en forma esterificada, al menos en las dietas convencionales, y los microorganismos del rumen los hidrolizan hasta ácidos grasos libres y glicerina u otros compuestos, dependiendo de la naturaleza del lípido ingerido. Tras la lipólisis se produce biohidrogenación. Como esta depende de la presencia de un grupo carboxilo libre, la lipólisis es una primera etapa obligatoria en la modificación de los lípidos esterificados que aporta la dieta. No todas las bacterias son capaces de realizar la lipólisis, también los protozoos pueden carecer de actividad lipolítica. La fracción de microorganismos lipolíticos y la que realiza la biohidrogenación es menor con dietas ricas en cereales, permitiendo un mayor escape de lípidos intactos. Aunque la lipólisis es rápida, la velocidad sigue siendo probablemente un factor limitante que sirve posiblemente para prevenir la formación de cantidades excesivas de ácidos grasos poli-insaturados libres que pueden interferir en la digestión de la fibra y pueden inhibir la biohidrogenación. Como los ácidos grasos deben hallarse en forma libre para permitir que prosiga el metabolismo microbiano, la tasa de hidrólisis es la que limita las modificaciones de los lípidos en el rumen (Byers y Schelling, 1988).

2.3.1.2 Biohidrogenación y producción de isómeros de los ácidos grasos

La gran disparidad existente entre la grasa dietaria y la secretada en leche o depositada en tejido adiposo en los rumiantes pone de manifiesto que los ácidos grasos de la dieta deben experimentar una modificación profunda. La biohidrogenación tiene lugar en el rumen y los microorganismos son los responsables de la misma. Este proceso es el resultado de la adición de hidrógenos a los ácidos grasos con dobles enlaces. La biohidrogenación de los ácidos grasos insaturados constituye un mecanismo importante a través del cual los microorganismos pueden disponer de hidrógeno procedente de un ambiente ruminal en vías de reducción. Si la operación se llega a completar, todos los dobles enlaces se convierten en enlaces sencillos y los ácidos grasos quedan saturados. Aunque la mayoría de los ácidos grasos insaturados son modificados mediante el metabolismo ruminal, la saturación no suele ser completa normalmente, y pueden aparecer diversos ácidos grasos como resultado de esta hidrogenación incompleta. Los microorganismos ruminales producen normalmente una isomerización de los lípidos de la dieta, así como también alteraciones en la longitud de su cadena, cambios en la posición de los dobles enlaces, y producción de ácidos grasos de cadenas impares y de cadenas ramificadas, todos los cuales sirven para que la grasa secretada en leche y depositada de los rumiantes difiera notablemente de la grasa de la dieta. La biohidrogenación es el destino aparente de la mayoría de los ácidos grasos, con independencia de otras modificaciones que puedan experimentar (Byers y Schelling, 1988).

La biohidrogenación es un proceso con varias etapas y se dispone de pruebas indicativas de que es improbable que cualquier especie única de bacterias sea capaz de saturar completamente un ácido graso poli-insaturado. Es probable que cambios en el pH, materia presente en forma de partículas, poblaciones bacterianas y de protozoarios y su predominancia relativa influyan también sobre el grado de saturación que se produce (Byers y Schelling, 1988).

2.3.2 Efecto de las grasas sobre la fermentación ruminal

La adición de grasas puede ejercer impactos positivos sobre la función del rumen al permitir reducir el nivel de carbohidratos fácilmente disponibles y estimular así la utilización de la fibra, y mediante la biohidrogenación puede mejorar la recuperación de energía. Sin embargo las grasas han sido acusadas históricamente de influir de forma negativa más que positiva sobre la función del rumen. Tradicionalmente se aconseja limitar las grasas a menos del 5% de la ración total en un intento de prevenir problemas de fermentación en el rumen. La naturaleza y forma de la grasa son factores muy importantes y, junto con los niveles críticos de minerales, determinan si la grasa añadida será una ventaja o un inconveniente (Byers y Schelling, 1988).

Elliott *et al.* (1997) reemplazaron el almidón de maíz de la dieta testigo por la adición de 5% de ácidos grasos en dietas para tratamiento de suplementación, observando que no se vio afectada la fermentación ruminal para ese nivel de aporte lipídico.

2.3.2.1 Digestibilidad de la fibra

La suplementación con grasa disminuye la digestibilidad de la fibra. Keele *et al.* (1989) observaron una reducción de 18% en la digestibilidad aparente de la fibra cruda debido a la adición de 12% de lípidos en la dieta (90% de sebo y 10% de aceite de palma) en capones alimentados con dietas de mantenimiento.

Los efectos a los cuales se le atribuye a las grasas la reducción en la digestibilidad de la fibra incluyen, el recubrimiento físico de la fibra con grasa, efectos tóxicos que interfieren con la flora microbiana, efectos tensoactivos sobre las membranas microbianas y descenso en la disponibilidad de cationes mediante la formación de sales (Byers y Schelling, 1988).

Se observaron otros efectos de la suplementación con grasa sobre la dinámica ruminal. Elliott *et al.* (1997) encontraron que el pH ruminal y proporción de ácido propiónico fue mayor con la suplementación grasa. La concentración total de ácidos grasos volátiles, ácido acético, relación acético-propiónico, y el porcentaje de digestibilidad de la materia orgánica, en el rumen y en el total del tracto digestivo fue menor cuando las dietas se suplementaron con grasa, no inertes en el rumen. El flujo de nitrógeno no amoniacal-no microbiano que llegó al duodeno fue menor en dietas que contenían grasa que afectan la dinámica ruminal, pero el flujo de nitrógeno microbiano fue mayor para dietas que no contenían ningún tipo de fuente grasa.

2.3.2.1.1 Grado de saturación de las grasas

Tanto el grado de insaturación como la esterificación adquieren importancia crítica al determinar la cuantía del impacto de la grasa en la digestión de la fibra (Byers y Schelling, 1988).

La digestibilidad de la fibra también depende de la composición de tipo de ácidos grasos que constituyen las grasas (Pérez Alba *et al.*, 1997). Las grasas poli-insaturadas resultan generalmente mucho más tóxicas para los microorganismos del rumen que las grasas saturadas. La alimentación con fuentes de grasas con altos niveles de ácido oleico (grasa insaturada) excede la habilidad de los microorganismos ruminales de saturar (adición de hidrógeno) las grasas (Grant y Kubik, 1996). La reducción en la digestibilidad

de la fibra es entonces usualmente mayor cuando la grasa suplementada es rica en ácidos grasos insaturados (Pérez Alba *et al.*, 1997).

Las grasas saturadas tales como el sebo, están generalmente en el fluido ruminal, teniendo un pequeño impacto negativo en la digestión de la fibra en el rumen. Este tipo de grasas se cree que puedan ser relativamente inertes al rumen, debido a su alto punto de fusión. Reducir la solubilidad de la grasa presumiblemente disminuye el potencial negativo de la interacción de la grasa con los microorganismos del rumen (Johnson y Linn, 1992).

2.3.2.1.2 Esterificación de las grasas

La esterificación ejerce también cierta influencia en la actividad lipolítica de los microorganismos, la cual se ve aumentada con la adición de grasas esterificadas. La grasa añadida en esta forma en lugar de ácidos grasos libres (especialmente con niveles superiores al 5% de inclusión), ejerce un mayor efecto perjudicial para la digestión de la fibra. La adición de ácidos grasos en forma libre también inhibe la biohidrogenación (Byers y Schelling, 1988).

Elliott *et al.* (1997) observaron que la concentración de ácido acético y la relación acético:propiónico incrementan linealmente con el incremento del grado de saturación o esterificación de las fuentes grasas, en cambio la concentración de propiónico y la digestibilidad aparente de la materia orgánica en el total del tracto disminuye linealmente. Asimismo encontraron que el total de ácidos grasos volátiles aumentó linealmente con el grado de esterificación de las fuentes de grasa así como la concentración ruminal de nitrógeno amoniacal.

2.4 SÍNTESIS DE COLESTEROL

El colesterol (del griego *chole* = bilis, *stereos* = sólido) es el precursor y prototipo de casi un número infinito de esteroides. Asimismo compone las membranas celulares, y funciona como un precursor de los ácidos grasos biliares, hormonas esteroideas y vitamina D (Champe y Richard, 1996), siendo sintetizado tanto por los organismos procariontas como por los eucariotas. El colesterol es formado *de novo*, sintetizado en muchas de las células somáticas de los mamíferos. Sin embargo el hígado, intestino, corteza adrenal y tejidos reproductivos incluyendo ovarios, testículo y placenta, hacen la mayor contribución al colesterol corporal (Gore-Langston y Armstrong, 1994).

En ratas, perros y primates, el principal sitio de síntesis y regulación de colesterol es el hígado mientras que en los rumiantes el principal sitio de síntesis y regulación es el intestino delgado (Talavera *et al.*, 1985). Asimismo, el hígado desempeña un papel

central en la regulación del balance corporal del colesterol en todas las especies. Este entra en el pool de colesterol hepático proveniente de una serie de fuentes, incluyendo el colesterol de la dieta, el colesterol sintetizado por tejidos extra hepáticos y la síntesis *de novo* de colesterol por el hígado. El colesterol es eliminado del hígado como colesterol inalterado en la bilis, como un componente de las lipoproteínas del plasma enviadas a los tejidos periféricos, o como sales biliares secretadas en la luz intestinal (Gore-Langston y Armstrong, 1994).

La síntesis de este compuesto se realiza partir de compuestos de 2 carbonos, 18 unidades de acetil CoA, la cual se ve aumentada debido a la inclusión de grasas en la dieta. Las primeras reacciones consisten en la unión de dos moléculas de acetil CoA para formar acetoacetil CoA. Posteriormente, una tercera molécula de acetil CoA es adicionada produciendo HMG CoA (3-hidroxi-3-metilglutaril CoA). El próximo paso es la síntesis de ácido mevalónico, dicha reacción está catalizada por la HMG CoA reductasa, y esta etapa es la limitante en la velocidad de síntesis de colesterol. El ácido mevalónico es convertido en 5-pirofosfomevalonato en dos etapas, cada una de las cuales transfiere un grupo fosfato del ATP. Posteriormente ocurre una descarboxilación formándose el isopreno de 5 carbonos (IPP), el que se isomeriza formando el 3-3-dimetilalilpirofosfato. Estos dos últimos se unen para formar el geranilpirofosfato (GPP de 10 carbonos). Una segunda molécula de IPP se une con el GPP, para formar farnesil pirofosfato (15 carbonos) y dos de estas se combinan para formar escualeno (30 carbonos). El escualeno es convertido en lanosterol por una secuencia de reacciones que utilizan O₂ molecular y NADPH. La hidroxilación del escualeno induce a la ciclización de la estructura del lanosterol. La conversión del lanosterol en colesterol es un proceso de múltiples etapas, resultando en el acortamiento de la cadena de 30 a 27 de carbonos, la remoción de 2 grupos metil en el carbono 4, la migración del doble enlace del carbono 8 hacia el carbono 5 y en la reducción del enlace doble entre el carbono 24 y 25. Todas las enzimas que catalizan esta conversión están localizadas en el retículo endoplásmico (Champe *et al.*, 1996). Una vez sintetizado, el colesterol queda disponible para las funciones metabólicas dentro de las que se destaca la síntesis de hormonas esteroideas.

La estructura del colesterol consiste en cuatro anillos fusionados (identificados por las primeras cuatro letras del alfabeto), con los carbonos numerados en secuencia, y una cadena ramificada de 8 carbonos, unida al anillo D (figura 1).

Figura 1: Estructura del colesterol (adaptado de Champe y Richard, 1996).



2.4.1 Lipoproteínas y colesterol

El entendimiento de las lipoproteínas de alta y baja densidad es necesario ya que el colesterol en circulación está ligado a estos compuestos, los cuales se comportan como micelas (Bron y Goldstein, 1976). Estas partículas complejas consisten de un centro lipídico con una cobertura proteica con una apoproteína específica (Champe *et al.*, 1996).

La entrada del colesterol de lipoproteínas a los tejidos está regulado hormonalmente y coordinado con la síntesis de colesterol intracelular (mediado por la hidroximetil glutaril CoA reductasa) y la hidrólisis del éster de colesterol para asegurar el suministro de este compuesto para la esteroidogénesis. La principal ruta por la cual las células adquieren colesterol es a través de las lipoproteínas de baja densidad (LDL).

Las LDL se unen a receptores de membrana específicos, los cuales reorganizan la apoproteína. Ocurre una endocitosis del receptor-mediador, seguido por una degradación lisosomal. Una segunda ruta es la de lipoproteínas de alta densidad (HDL)-mediador (Henricks *et al.*, 1991).

Con la entrada del colesterol de lipoproteínas, la actividad de la hidroximetil glutaril -CoA reductasa citoplasmática (HGM-CoA reductasa) es suprimida, mientras que se activa la colesterol transferasa. Esta enzima esterifica el colesterol para ser almacenado en inclusiones lipídicas en el citoplasma. Las células gonadales almacenan colesterol como ésteres de ácidos grasos de cadena larga. Este pool mayor y más estable está en equilibrio con el colesterol libre y es mantenido por la acción opuesta de dos enzimas, acil-coenzima A:colesterol transferasa (ACAT), y esteroide éster hidrolasa (colesterol esterasa). Estas enzimas de almacenamiento y la HGM-CoA reductasa están bajo control

hormonal. El colesterol celular suprime la síntesis de receptores de membrana para LDL, resultando en una menor entrada de dicha lipoproteína. Los ésteres de colesterol están en equilibrio con el colesterol libre -la forma utilizada para la síntesis de hormonas esteroideas (Gore-Langston y Armstrong, 1994). En efecto, ha sido demostrado que el número de receptores a LDL en el cuerpo lúteo incrementa durante la mitad de la fase luteal (Carr *et al.*, 1982).

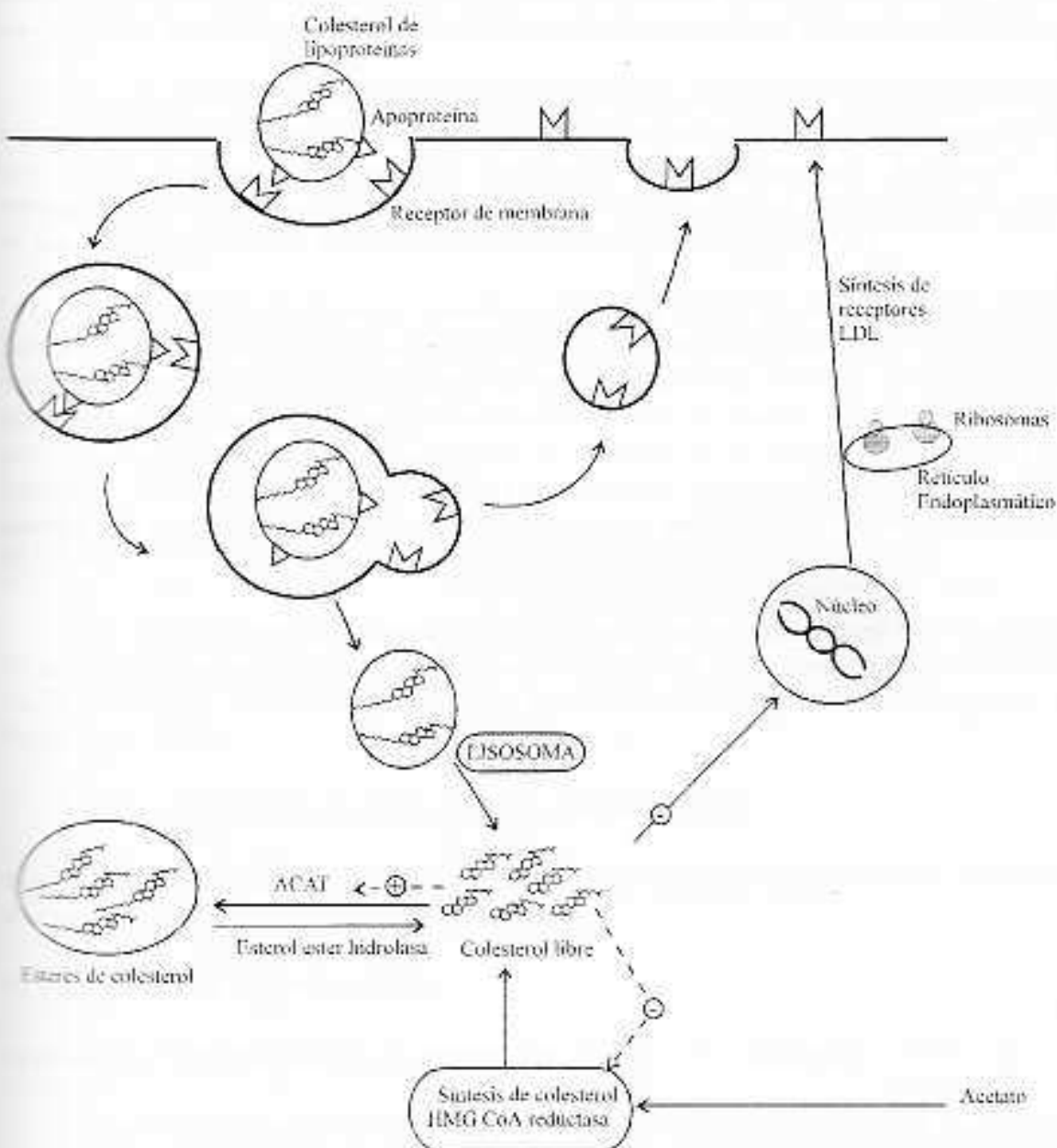
Con el fin de resaltar el rol de las lipoproteínas en el metabolismo del colesterol, se observó que el bloqueo farmacológico de la síntesis hepática de lipoproteínas reduce dramáticamente la concentración de colesterol en plasma y reduce la función luteal normal (Talavera *et al.*, 1985). Asimismo, cambios en la cantidad o tipo de colesterol presente en sangre podría jugar un rol significativo en la regulación de la biosíntesis de hormonas esteroideas por el ovario (Henderson *et al.*, 1981).

Talavera *et al.* (1985) observaron que existen patrones cíclicos en la concentración de colesterol total en suero durante el ciclo estral de vaquillonas. Los factores que pueden explicar dichos patrones son los siguientes. Primero, una declinación en el colesterol total en suero durante la fase luteal podría resultar por la toma y utilización por el tejido luteal, ya que el colesterol derivado de las lipoproteínas del plasma es la principal fuente de colesterol para la producción de progesterona en el ovario. Alternativamente la concentración luteal de progesterona o algunos otros componentes podrían suprimir la síntesis de lipoproteínas y/o liberación de receptores de lipoproteínas. Tercero, el 17β -estradiol u otro componente de la fase folicular podría aumentar la síntesis y/o liberación de receptores de lipoproteínas.

Por otra parte, se propone la hipótesis que las diferencias en la anatomía vascular de varios componentes celulares influyen en el grado en el cual las lipoproteínas circulantes pueden servir como precursores esteroideogénicos. Así, el cuerpo lúteo como la corteza adrenal, tienen un abundante suministro de sangre y alta permeabilidad capilar del endotelio, habilitando el acceso de las grandes moléculas lipoproteicas a los receptores en las células luteales *in vivo*. La teca interna del folículo recibe sangre con un suministro igualmente rico y puede estar en la posición de utilizar colesterol de lipoproteínas. Por otro lado, la capa granulosa del folículo está aislada del contacto directo con el suministro de sangre por una membrana basal relativamente impermeable que provee una barrera a las moléculas grandes tales como LDL. Sólo luego de que la luteinización ha sido iniciada por el pico preovulatorio de LH, *-in vivo-* existe la penetración de la red capilar a través de la membrana basal, permitiendo el acceso de lipoproteínas a la célula de la granulosa. Predicciones basadas en estas condiciones anatómicas han sido apoyadas por experimentos con folículos cultivados, en los cuales la esteroideogénesis en la células de la teca estuvo más influenciada por la presencia ó

ausencia de lipoproteínas en el medio de cultivo, que en las células de la granulosa (Henricks *et al.*, 1991).

Figura 2: Captación y degradación celular de lipoproteínas de baja densidad (adaptado de Champe y Richard, 1996).



2.5 ESTEROIDOGÉNESIS

2.5.1 Clasificación química de las hormonas esteroideas

Las hormonas esteroideas se caracterizan por ser hidrofóbicas por lo que deben formar un complejo con una proteína plasmática para ser transportadas en sangre. La albúmina puede actuar como transportador inespecífico de hormonas esteroideas, pero los esteroides sexuales poseen una proteína acarreadora específica (Johnson *et al.*, 1988).

Las hormonas esteroideas pueden ser clasificadas en base a su estructura química o a través de sus principales acciones fisiológicas. Los esteroides sexuales pertenecen a tres grupos principales: progestinas (gestágenos y progestágenos), andrógenos y estrógenos. Los esteroides de estas tres clases son producidos por los folículos ováricos en una o más etapas de su desarrollo (Gore-Langston y Armstrong, 1994).

El sistema de clasificación química relaciona a todos los esteroides, los cuales involucran un complejo de anillos hecho de tres anillos hexano (llamados A, B y C) y un anillo ciclopentano (D). Este complejo de anillos totalmente saturado es denominado ciclopentano perhidrofrenanteno (ó más simple, núcleo esteroide), el cual es adjuntado con componentes adicionales que varían de acuerdo a la clase de esteroide. Los esteroides ováricos están relacionados y pueden ser considerados como derivados químicos de las siguientes clases: colestano, pregnano, androstano y estrano (Johnson *et al.*, 1988)

Se utiliza un método sistemático de nomenclatura para identificar cada esteroide de acuerdo a que serie pertenece, así como la naturaleza y localización de las variadas modificaciones y sustituciones químicas de la estructura básica (Gore-Langston y Armstrong, 1994).

Las modificaciones de dicha estructura básica incluyen:

- a) introducción de dobles enlaces entre átomos de carbono adyacentes, ya sea en la estructura de anillos o en la cadena lateral.
- b) sustituciones de hidroxilos (OH), y
- c) grupos carbonil resultante de la oxidación de los hidroxilos sustituidos.

Desde que la estructura del núcleo esteroide ha sido bien definida como una conformación tridimensional, la estereoquímica de sustituciones debe ser considerada para distinguir entre los estereoisómeros resultantes de las sustituciones de carbonos

asimétricos. Estos son distinguidos unos de otros por nomenclatura que simboliza el lado del plano de la molécula en la cual la sustitución esta localizada y determina la acción fisiológica de las hormonas en sus los órganos blanco, así como la unión a su proteína acarreadora en plasma y en la actividad celular de las enzimas (Cole *et al.*, 1980).

2.5.2 Clasificación biológica de las hormonas esteroideas

Los esteroides ováricos son también clasificados en base a sus principales funciones biológicas en tres grandes grupos: progestinas, andrógenos y estrógenos, los cuales en mayor parte son representados por compuestos pertenecientes a las series de 21 carbonos (pregnano), 19 carbonos (androstano) y 18 carbonos (estrano) (Johnson *et al.*, 1988).

Los estrógenos, principalmente estrona y 17β estradiol, son los esteroides foliculares más importantes. Sus nombres comunes son reflejo de sus roles en la inducción de la receptividad sexual (estro) en mamíferos hembras, pero juegan roles clave en muchos aspectos de la fisiología reproductiva de la hembra. La estrona (3 hidroxiestra-1,3,5[10]-trieno 17-ona) fue el primer esteroide sexual aislado e identificado. El 17β estradiol (estra-1,3,5[10]-trieno-3- 17β -diol) es aproximadamente diez veces más potente que la estrona, en la mayoría de los análisis biológicos, es el más activo de todos los esteroides producidos por el ovario (Henricks *et al.*, 1991).

La identificación de andrógenos (androstenediona y testosterona) en el fluido folicular seguido por una demostración de la formación de estos compuestos por precursores marcados radioactivamente, establecieron al folículo como una fuente importante de andrógenos ováricos. La androstenediona y testosterona son los precursores biosintéticos inmediatos de los esteroides, estrona y 17β estradiol respectivamente, ya que son susceptibles a la aromatización (Gore-Langston y Armstrong, 1994).

La pregnenolona (3β -OH-pregn-5-en-20 ona) es la progestina más importante producida por el folículo y cuerpo lúteo, por su posición clave como precursor de todas las hormonas esteroideas. El producto de 21 carbonos más abundante en el folículo es la progesterona (pregn-4-ene-3,20-diona), producido como un intermediario biosintético por los folículos en todas las etapas de su desarrollo y como un producto de secreción final en los periodos peri y post ovulatorios (fase lútea). Otros esteroides de 21 carbonos de origen folicular incluyen 17α -OH-progesterona (el precursor inmediato de los andrógenos aromatizables) (Johnson *et al.*, 1988).

2.5.3 Proceso esteroideogénico

2.5.3.1 Separación de la cadena lateral del colesterol (C27 esterol)

El primer paso en la conversión del colesterol a esteroides, y el paso generalmente aceptado como limitante para la tasa de esteroideogénesis bajo la mayoría de las condiciones, es la división del enlace del carbono 20 y 22, resultando en el compuesto de 21 carbonos, pregnenolona y un fragmento de 6 carbonos, aldehído isocaproico. El sistema de enzimas que cataliza esta reacción está localizado en la membrana interna de la mitocondria. Este es un complejo multienzimático que comprende tres componentes, el citocromo P450 separador de la cadena lateral (SCC), el cual es oxidasa terminal (aceptor de electrones), el dinucleótido flavin adenina (FAD)-conteniendo una flavoproteína, y una hemo proteína luteodoxina ó adrenodoxina, conteniendo azufre (en células luteales ó adrenales respectivamente), la cual sirve para el transporte de un electrón entre los otros dos componentes. La reacción utiliza el nicotinamida adenina dinucleótido fosfato (NADPH) generado dentro de la mitocondria por oxidación, por intermedio del ciclo de Krebs o por ácidos grasos. Son utilizados tres moles de NADPH y oxígeno por mol de colesterol, para la separación de la cadena lateral (Henricks *et al.*, 1991).

2.5.3.2 Metabolismo de la pregnenolona

La pregnenolona es el intermediario esteroideogénico clave común a todas la clases de hormonas esteroideas producidas por los folículos, así como por otros tejidos esteroideogénicos. Esta puede ser convertida a progesterona por un complejo enzimático microsomal, Δ^3 -3 β -hidroxiesteroide dehidrogenasa: Δ^5 -4 isomerasa, este complejo utiliza NAD⁺ como aceptor de electrones, y la reacción es esencialmente irreversible bajo condiciones fisiológicas. Tanto la pregnenolona como la progesterona sirven como sustrato para una ruta alternativa que deriva en la producción de estrógenos, teniendo como compuestos intermediarios a la androstenediona y testosterona (Gore-Langston y Armstrong, 1994).

2.5.3.3 División de la cadena lateral de esteroides de 21 carbonos

El paso limitante en la tasa de biosíntesis de andrógenos en el folículo, como en otros órganos secretores de andrógenos, es el complejo enzimático 17 α -hidroxilasa:C17-20-liasa. En la capa interna de la membrana del retículo endoplasmático agranular

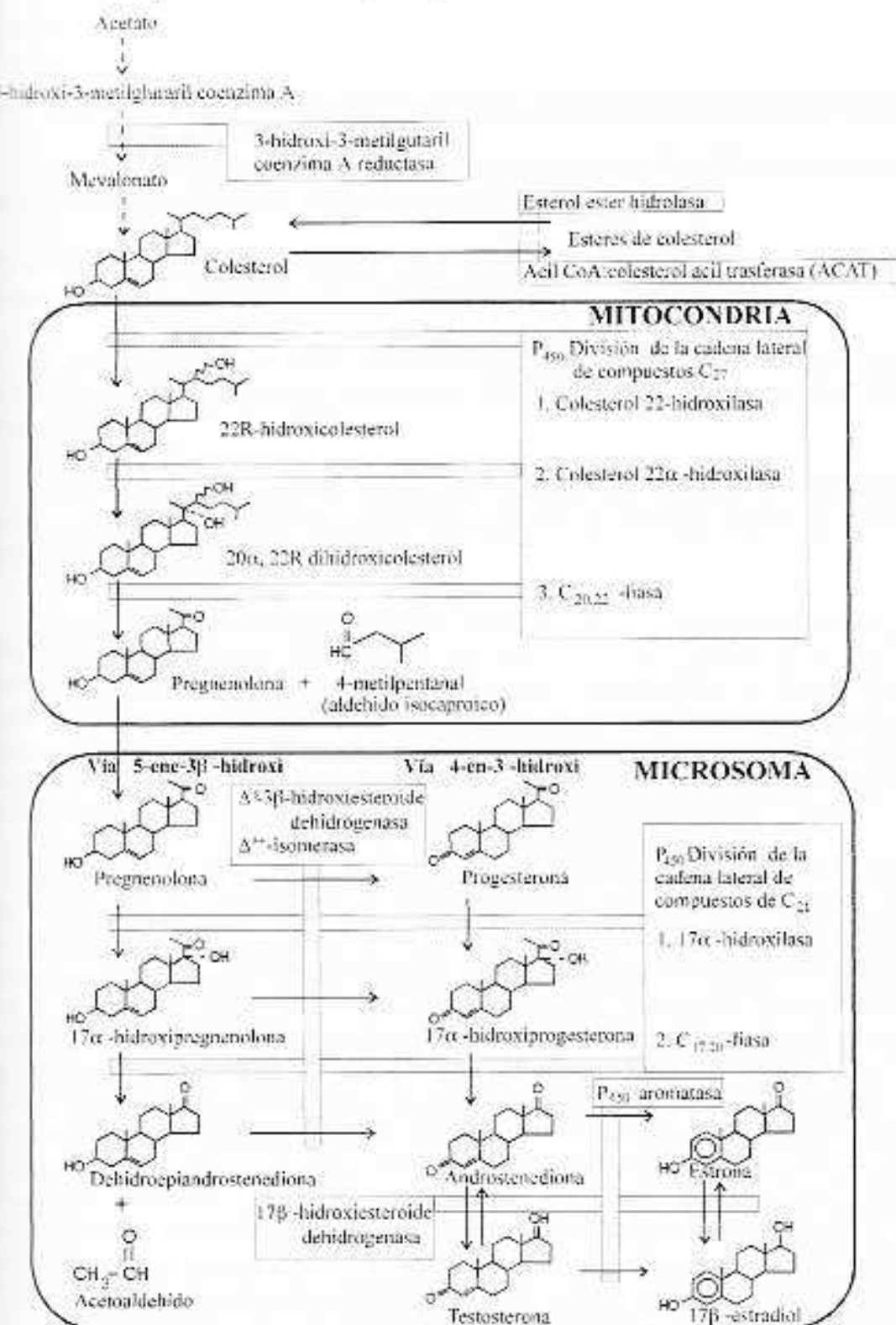
(microsoma) está el sistema enzimático citocromo P450 (conteniendo función mixta oxidasa) que requiere NADPH y oxígeno molecular. Así como para el sistema de clivaje de la cadena lateral del colesterol, las dos reacciones, (17 α -hidroxilación y separación del enlace C-17,20) ocurren en forma concentrada, en las cuales el intermediario 17 α -hidroxi probablemente permanezca ligado al complejo enzimático sin aparecer en forma libre. La reacción puede utilizar ya sea pregnenolona o progesterona como sustrato, resultando en la formación de los respectivos productos dehidroepiandrostenediona y androstenediona. En un paso posterior ocurre una conversión reversible entre androstenediona y testosterona, ambos sustratos para la formación de estrógenos. El paso enzimático está sujeto a la regulación hormonal, y es uno de los puntos clave donde ocurre el control fisiológico de la secreción de esteroides foliculares (Henricks *et al.*, 1991).

2.5.3.4 Aromatización de los esteroides de 19 carbonos

Los esteroides de 19 carbonos 4-ene, androstenediona y testosterona, son convertidos a estrógenos, estrona y 17 β -estradiol, respectivamente, por un complejo enzimático localizado en las membranas del retículo endoplasmático agranular de varios tipos celulares ováricos. Este complejo enzimático, referido como "aromatasa" por la estructura aromática de los productos, es un citocromo P450 conteniendo función mixta de oxidasa, que cataliza una reacción de múltiples etapas las que requieren NADPH y O₂. La reacción comienza con la remoción del grupo metilo del carbono 10 como ácido fórmico, seguido por un reordenamiento del anillo A de la estructura aromática, resultando en un esteroide de 18 carbonos (Gore-Langston y Armstrong, 1994).

En la figura 3 se esquematizan las rutas metabólicas que están involucradas en la esteroidogénesis.

Figura 3: Rutas biosintéticas de progesterona, andrógenos y estrógenos en el ovario (Adaptado de Henricks, 1991).



2.5.4 Células esteroideogénicas ováricas y control de la esteroideogénesis

En todas las especies de mamíferos los principales tipos celulares involucrados en la esteroideogénesis folicular son de dos tipos básicos:

- a) células secretoras con respuesta a LH, comprendiendo células de la teca interna, la envoltura folicular y las células intersticiales del estroma ovárico, y
- b) células con respuesta a FSH, consistiendo exclusivamente de células de la granulosa, las cuales sólo después en la maduración folicular también adquieren la habilidad de respuesta a LH.

Estos dos tipos celulares cumplen roles distintos en el proceso de esteroideogénesis en virtud de sus diferentes hormonas regulatorias y su diferente expresión de enzimas esteroideogénicas (Hafez *et al.*, 1993).

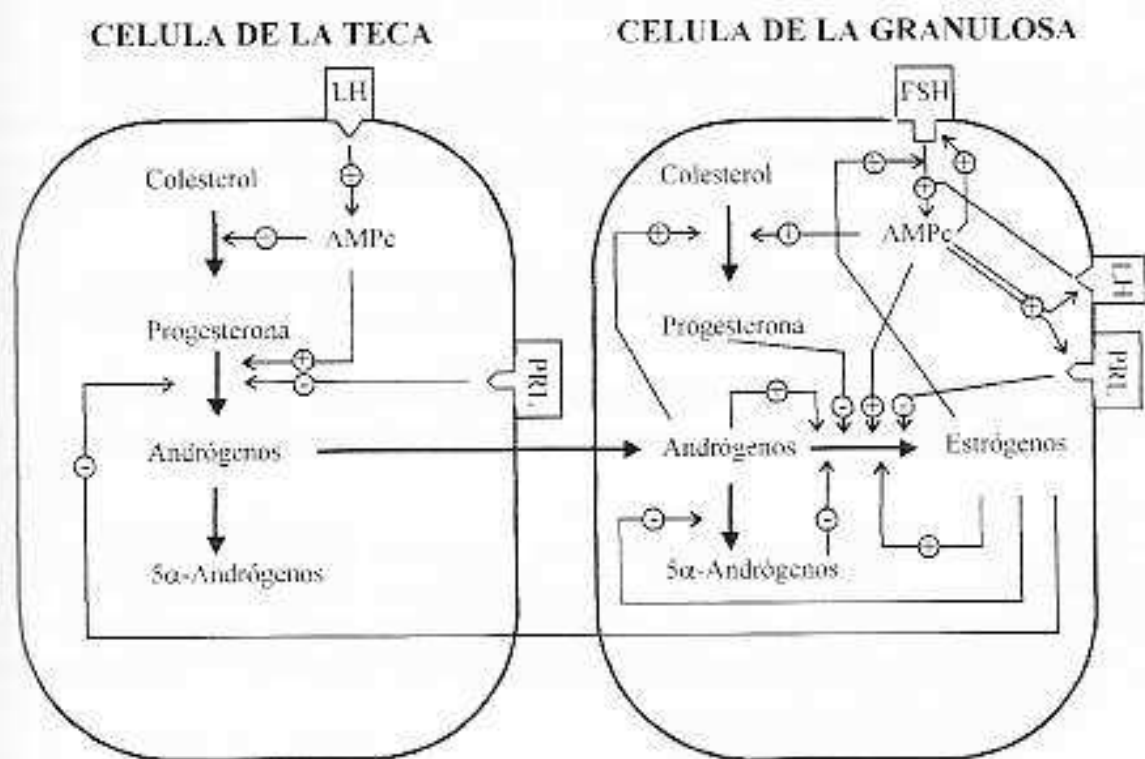
La base funcional del concepto moderno de la cooperación celular de la biosíntesis de estrógenos foliculares se describe como: Las células de la teca están estimuladas por la LH para producir andrógenos aromatizables, y las células de la granulosa responden a la FSH incrementando la actividad aromatasa, pero sin la producción *de novo* de los esteroides de 19 carbonos y tomando como precursores a los andrógenos formados por las células de la teca. Gore-Langston y Armstrong (1994) proponen la siguiente secuencia de eventos:

Las células de la granulosa indiferenciadas responden inicialmente sólo a FSH, por un mecanismo AMPc dependiente, con lo cual se estimula la actividad de las enzimas requeridas para la conversión de colesterol a progesterona y para la síntesis de andrógenos a estrógenos derivados de las células de la teca. La biosíntesis de esteroides en las células de la teca es estimulada exclusivamente por la LH. Cuando el folículo madura, los receptores de membrana para LH son adquiridos por las células de la granulosa como resultado de la acción de FSH y estimulación por estrógenos. La LH puede contribuir a la diferenciación de la célula de la granulosa por aumento de varios procesos AMPc dependientes. Estos efectos pueden ocurrir como resultado de acciones receptor-mediador de estrógenos, andrógenos y progesterona, los cuales influyen la respuesta a FSH y LH, o los esteroides pueden alterar directamente la actividad enzimática. La inducción aparente de la actividad aromatasa es aumentada por la acción de andrógenos y estrógenos pero es inhibida por la progestina en ciertas circunstancias. Los metabolitos 5α -reducidos de los andrógenos pueden competir inhibiendo la enzima aromatasa y los estrógenos pueden inhibir a la 5α -reductasa. Los andrógenos pueden

también facilitar la síntesis de progesterona. Siguiendo al pico de LH, la producción de esteroides es someramente estimulada y luego suprimida cuando las células de la teca y granulosa se insensibilizan a la estimulación gonadotrópica. Incrementos en la secreción de estrógenos por las células de la granulosa causan inhibición en la síntesis de estrógenos foliculares a través de la inhibición de la biosíntesis de andrógenos en las células de la teca. La actividad de biosíntesis de progesterona se restaura subsecuentemente e incrementa en gran forma cuando el folículo se luteiniza. En la figura 4 se esquematizan los procesos mencionados.

El mecanismo preciso por el cual las gonadotropinas estimulan la producción de progesterona por las células luteales no está aún bien definido. Las evidencias sugieren que las gonadotropinas actúan en los sitios proximal y distal de clivaje de cadena lateral en la mitocondria. Las gonadotropinas podrían regular la unión de receptores de membrana de lipoproteínas, promover la liberación de colesterol intracelular esterificado, facilitar el transporte de colesterol hacia y dentro de la mitocondria, y estimular la actividad de 3β -hidroxiesteroide deshidrogenasa, así como el complejo enzimático de la cadena lateral (Friz *et al.*, 1993).

Figura 4: Principales sitios de regulación de la esteroidogénesis folicular (adaptado de Gore-Langston y Armstrong, 1994).



2.6 EFECTO DE LA SUPLEMENTACIÓN CON GRASA SOBRE LA REPRODUCCIÓN

La siguiente sección de la revisión bibliográfica expresa el interés de mejorar la eficiencia reproductiva a través de la suplementación con fuentes de grasas, asumiendo que la inclusión de lípidos en la dieta deriva en el aumento de la síntesis de colesterol, lo que trae como consecuencia un posible incremento en la concentración de hormonas resultantes de la actividad esteroidogénica.

2.6.1 Colesterol

Existe un efecto directo en el aumento de colesterol en plasma como consecuencia del aumento de lípidos en la dieta. Los niveles de colesterol total en plasma en rumiantes son regulados por alguna forma de homeostasis pero este mecanismo de control es limitado cuando la grasa de la dieta aumenta. Como resultado, existe un incremento en la síntesis de lipoproteínas para el transporte de colesterol en la linfa y plasma (Talavera *et al.*, 1985).

Un ensayo que corrobora esta afirmación fue realizado con vaquillonas alimentadas con dietas con semilla de girasol (fuente de lípidos) con una inclusión de 0 a 30%, lo que produjo un incremento lineal en la concentración de colesterol en plasma desde valores de 100 a 245 mg/dl (Talavera *et al.*, 1985).

Resultados similares se observaron en otras categorías, donde el consumo de dietas con elevado contenido de grasa en vacas sexualmente maduras y no lactantes resultó en un esperado incremento en la concentración de colesterol en suero y en fluido folicular (Ryan, *et al.*, 1992).

Incrementos en el colesterol total en post parto de vacas que recibieron dietas hiperlipídicas fueron observados también por Hightshoe *et al.* (1991).

Son *et al.* (1996) publicaron que el colesterol en plasma incrementó con el avance de la lactancia, y su concentración fue mayor para vacas alimentadas con dietas altas en grasa.

Oldick *et al.* (1997) observaron que vacas que recibieron infusiones en abomaso con grasa tuvieron mayor concentración de colesterol en plasma que aquellas que recibieron glucosa. Estos autores citan otros trabajos donde se observó que la concentración de colesterol en plasma no fue afectada por la infusión de grasa.

2.6.2 Progesterona

La progesterona es un buen indicador de la actividad ovárica en cabras de cría y esta varía con los cambios de estado fisiológico-reproductivo (periodo seco, gestación y lactación) (Kadzere *et al.*, 1996).

En estudios de Sklan *et al.* (1994) donde se midió la concentración de progesterona como indicador de actividad reproductiva se observó que ésta fue mayor en vacas alimentadas con jabones de calcio en la fase luteal antes de la inseminación artificial y fue mayor 9 y 24 días después, luego de la inseminación para vacas que concibieron.

Sin embargo trabajos de Oldick *et al.* (1997) encontraron que la concentración media de progesterona no fue afectada por los tratamientos de infusión de agua, glucosa, leche y grasa amarilla en abomaso. Aunque observaron que la concentración máxima de progesterona en plasma durante el ciclo estral fue mayor para las infusiones con grasa que para aquellas de glucosa.

2.6.3 Esteroidogénesis

El incremento en colesterol en plasma en vacas alimentadas con grasa inerte podría proveer incrementos en precursores para la síntesis de progesterona por el cuerpo luteo (Spicer *et al.*, 1993). El colesterol es transportado por lipoproteínas en sangre, y si los aumentos en la síntesis de progesterona se deben estrictamente a un aumento en la concentración de colesterol, podría establecerse un mecanismo que involucre cambios en los niveles del metabolismo del colesterol de LDL. Estos incluyen un proceso mediado por LDL-receptor y un proceso conocido como pinocitosis en fase voluminosa, ambos producen un aumento de la afluencia del colesterol hacia las células esteroidogénicas (Telavera *et al.*, 1985).

Asimismo se observó que en vacas alimentadas con dietas conteniendo alto nivel de grasas se produjo un incremento en los lípidos intracelulares en tejido ovárico, los que podrían proveer un aumento en los precursores para la biosíntesis de progesterona y también podría explicar parcialmente el incremento en la concentración de progesterona en suero. Las inclusiones citoplasmáticas de lípidos se supone contienen ésteres de colesterol, y esto representa almacenamiento de exceso de precursores para la esteroidogénesis. El incremento de lípidos almacenados en las inclusiones podría entonces indicar que la síntesis de progesterona fue máxima en estos tejidos (Hawkins *et al.*, 1995).

El porcentaje del área de células esteroideogénicas pequeñas y grandes (constituyentes del cuerpo lúteo) y el total de área ocupada por lípidos fue mayor para vacas alimentadas con jabones de calcio que para aquellas que recibieron dietas control. Asimismo, el tiempo requerido para que la concentración de progesterona disminuyera a 50% después de la ovariectomía fue mayor en vacas tratadas que en las control. Esto se relaciona con el porcentaje de lípidos en las células esteroideogénicas grandes, al porcentaje de área esteroideogénica celular ocupada por lípidos y a la concentración en suero de colesterol y HDL. No hay indicios de que la progesterona sea almacenada en el tejido luteal, así es que, el hecho de que la concentración de progesterona y el peso luteal fueran similares en cuerpos lúteos de vacas alimentadas con jabones de calcio y con dietas control, también indica que la tasa de secreción de progesterona no fue diferente. Por lo tanto la reducción en la tasa de desaparición de progesterona en sangre es el factor más importante que contribuye a incrementar la concentración de progesterona en suero, en vacas alimentadas con dietas altas en lípidos (Hawkins *et al.*, 1995).

Talavera *et al.* (1985) también sugieren que la hiperlipidemia puede disminuir la eliminación metabólica o incrementar la tasa de biosíntesis de progesterona luteal, en ganado lechero.

Si bien se proponen mecanismos por los cuales dietas con alto contenido de lípidos tienen efecto directo en el aumento de la esteroideogénesis, dicho efecto no fue corroborado por Lammoglia *et al.* (1997a) donde no se vio alterada la secreción de progesterona y estrógenos.

Por otra parte en estudios donde se alimentó con 4,4% de grasa a vaquillonas se observó un incremento en el espesor de la grasa dorsal e incrementaron también los niveles séricos de progesterona y colesterol. La adición de grasa en la dieta no tuvo efecto en los niveles de hormona de crecimiento o insulina en plasma. Asimismo, la adición de 4,4% de grasa en la dieta, indujo una pubertad temprana en vaquillonas cruce Piedmontese, pero no en vaquillonas cruce Hereford o Limousin (Lammoglia *et al.*, 1997b).

2.6.4 Efecto sobre otras hormonas (LH, GH, IGF-I y leptina)

Sklan *et al.* (1994) estudiaron el efecto de dietas con jabones de calcio sobre hormonas reproductivas en vacas lecheras, observando que la concentración de LH no presentó diferencias significativas en la fase folicular. En estudios previos de Lucy *et al.* (1991) alimentando con jabones de calcio en el post parto temprano no se encontró alteración en la dinámica de LH sin embargo reportan un incremento en el tamaño folicular.

Por otra parte Hightshoe *et al.* (1991) encontraron que vacas de carne que recibieron dietas con jabones de calcio tuvieron una mayor concentración de LH que las que consumieron dieta control.

La importancia de la hormona de crecimiento y de la insulina como factor-I de crecimiento (IGF-I) en el control del metabolismo energético sugiere que estas hormonas pueden jugar un rol en mediar los efectos entre la nutrición y la actividad reproductiva. Restricciones en el consumo de alimentos en ruminantes reduce la concentración de IGF-I. La concentración circulante de ésta hormona en vacas en postparto fue correlacionada positivamente con la condición corporal y aumentó después de la remoción del ternero (Schillo, 1992).

La hormona IGF-I así como la GH, son importantes reguladores de la foliculogénesis. Incrementos en la concentración de insulina en suero, GH, IGF-I en fluido folicular fue paralela al aumento del número de los folículos de tamaño medianos en respuesta a la suplementación con aceite vegetal (predominantemente ácidos grasos poli-insaturados). Las grasas de origen animal (predominantemente ácidos grasos saturados) también incrementan la concentración de GH en vacas de carne, pero los incrementos en la concentración de insulina y en el número de folículos de tamaño medio ocurren más lentamente que en aquellas vacas alimentadas con aceite vegetal (Thomas *et al.*, 1996).

Un mecanismo plausible de los efectos de dietas con alto contenido de grasa en la acumulación del factor local de crecimiento y desarrollo folicular es a través de la acción de las lipoproteínas. Se demostró que esto último estimula dramáticamente la producción de IGF-I por las células de la granulosa, *in vitro*. Suplementación con sebo animal y aceite de soja incrementan la concentración en suero y en fluido folicular de colesterol de lipoproteínas de alta densidad. El incremento de la síntesis y disponibilidad de lipoproteínas asociados con la suplementación con grasas puede ayudar a explicar como los incrementos en el consumo de grasa dietaria aumentan la producción de IGF-I por el folículo y estimula su desarrollo (Thomas *et al.*, 1996).

La alimentación con lípidos podría llevar a un aumento de deposición de tejido graso (Gagliostro *et al.*, 1992). Dichos autores observaron que en vacas lechera en balance energético positivo, la suplementación con lípidos podría traducirse en un acentuado depósito de ácidos grasos ya que el tejido adiposo posee el potencial enzimático necesario para la captación (lipoproteína lipasa) y el almacenaje (enzimas implicadas en la esterificación como la glicerol-3-P-deshidrogenasa) de dichos ácidos grasos.

La leptina del griego Leptos "delgado", producida por el tejido adiposo y codificada en el gen de la obesidad (gen ob) circula en la sangre a niveles paralelos a aquellos de la reserva grasa, regulando la saciedad y la masa de grasa corporal (Nossuli, 1996; Spicer *et al.*, 1998).

El mecanismo por el cual la leptina regula la saciedad implica que el alimento consumido puede desencadenar la producción de insulina y glucocorticoides y esto derivaría en favorecer la deposición de reservas. Con niveles altos de insulina se induce la secreción de leptina, esta actúa en el cerebro causando la sensación de saciedad (Nossuli, 1996). En cultivos *in vitro* de células de tejido adiposo epididimal, en presencia o ausencia de insulina por 4 horas, se observó que la secreción de leptina fue incrementada cerca de 80 % en medios que contenían insulina (Barr *et al.*, 1997). Cuando la concentración de leptina aumenta, disminuye la producción del neuropéptido Y, lo que se asocia a una disminución en el consumo. En ratones ob/ob (que no tienen la capacidad de sintetizar leptina, y presentan características de obesidad) la administración de leptina exógena disminuye la concentración del neuropéptido Y, disminuyendo el consumo (Nossuli, 1996).

Trabajos de Bai *et al.* (1996) presentan evidencias que la expresión del gen ob en células cultivadas suprime la expresión del gen de la Acetil-CoA carboxilasa y la síntesis de lípidos, los que son inducidos por tratamiento con leptina exógena en ratones ob. Este es el primer ejemplo en el cual la leptina ha sido encontrada como responsable de suprimir reacciones bioquímicas definidas.

Se ha establecido que la leptina posee funciones de control sobre el sistema reproductivo. La leptina es un mediador entre el tejido adiposo y las gónadas. Esta hormona puede ser un factor permisivo de la iniciación de los eventos de la pubertad (García-Mayor *et al.*, 1997), sugiriendo un efecto umbral. La leptina parece incrementar en humanos antes de la aparición de otras hormonas reproductivas relacionadas a la pubertad (Matkovic *et al.*, 1997).

Se probó la hipótesis que la leptina es una señal metabólica que informa al sistema reproductivo, afectando directamente la función inducida por la insulina en las células tecaes. Células tecaes fueron cultivadas adicionándosele al medio insulina y diferentes dosis de leptina. La leptina incrementó la proliferación de las células tecaes de 8% a 16%, inducida por la insulina. En contraste, la leptina bloqueó la producción de progesterona y androstenediona por las células de la teca, inducida por la insulina. Insulina y leptina no tienen efecto en la viabilidad de las células de la teca. En conclusión la leptina puede atenuar directamente la esteroidogénesis inducida por la insulina en las células tecaes, mientras se estimuló la proliferación del mismo tipo celular. Este efecto inhibitorio de la leptina en la esteroidogénesis no parece ser mediado a través de la

inhibición de la insulina a su receptor pero parecería ser mediado a través de la unión de la leptina a su propio receptor. Estos resultados evidencian el rol de la leptina como señal al sistema reproductivo por acción directa en el ovario (Spicer et al., 1998).

Otro estudio donde se evidencia el rol de la leptina sobre la esteroidogénesis en hombres, fue realizado por Haffner *et al.* (1997) donde se observó que los niveles de leptina fueron correlacionados negativamente con la concentración de testosterona libre, globulina acarreadora de hormona sexuales y cortisol, cuando no se ajustaron por índice de masa corporal.

La subnutrición está asociada con la infertilidad en todos los animales en diferentes estados reproductivos. Animales prepuberales que carecen de una adecuada nutrición llegan más tarde a la pubertad, esto atrasa su establecimiento en el periodo productivo. Una vez que el animal alcanza la madurez y comienza a reproducirse, con decrecimientos del estatus nutricional puede decrecer la eficiencia reproductiva o cesar los procesos reproductivos. Entre los animales que conciben, un estatus nutricional pobre puede acrecentar las pérdidas embrionarias, retardar el desarrollo fetal y reducir la capacidad de los neonatos a sobrevivir. Se determinó que en corderos que perdieron condición corporal (ejemplo, grasa) la hormona neuropéptido Y (NPY) incrementó en el cerebro. También se tiene evidencias que el NPY es una importante unión entre la nutrición y reproducción, porque cuando el NPY es suministrado en el cerebro estimula el comportamiento alimenticio e inhibe los procesos reproductivos. Los mecanismos que regulan la secreción de NPY no son conocidos. Sin embargo, se proponen tres aproximaciones fisiológicas diferentes para esclarecer el mecanismo neuronal involucrado. Estas tres aproximaciones incluyen el uso de señales metabólicas (por ejemplo, glucosa y/o insulina), señales neurales desde el intestino (por ejemplo via el nervio vago) y señales hormonales desde el tejido graso en sí mismo (por ejemplo, la leptina, producto del gen *ob*) (Keisler *et al.*, 1996).

2.6.5 Dinámica folicular

La dinámica folicular es otro de los procesos sobre los cuales tiene incidencia la grasa de sobrepeso. Variaciones en el tamaño y número de folículos de las distintas clases así como el largo de vida de cuerpo lúteo, son considerados como indicadores del efecto de la grasa de sobrepeso sobre la dinámica folicular.

En el presente ensayo no se midieron los indicadores mencionados, pero resulta de interés resaltar el efecto de la suplementación lipídica sobre éstos.

Observaciones de la alteración del desarrollo folicular fueron reportadas en vacas de carne y lecheras donde se refleja la habilidad de las dietas hiperlipídicas para aumentar el desarrollo folicular en el post parto temprano (Hightshoe *et al.*, 1991).

Thomas *et al.* (1996), encontraron leves diferencias a favor del aumento en el número de folículos, que ocurren luego de 3 a 4 semanas de iniciada la suplementación con grasa, con diferencias máximas observadas luego de las 6 a 7 semanas.

Hightshoe *et al.* (1991) y Oldick *et al.* (1997) observaron que el folículo dominante de la primera onda folicular tendió a perder su dominancia un día antes en las vacas que recibieron infusión en abomaso de agua que en aquellas que recibieron infusiones energéticas. La tasa media de crecimiento y el tamaño del folículo dominante de la primera onda folicular fue mayor con infusiones de sebo en abomaso que con grasa amarilla, y ambas mayores al control. La pérdida relativamente temprana de la dominancia provoca que el folículo dominante de la segunda onda folicular emerja antes en vacas control (correspondiente a la infusión de agua). Los mismos autores publicaron que las infusiones de grasa en abomaso influyeron en las dinámicas del cuerpo lúteo. El diámetro máximo de éste tendió a ser más pequeño, y su desaparición fue más lenta en vacas que recibieron infusiones con grasa, que aquellas que recibieron glucosa.

Asimismo vacas consumiendo dietas altas en grasas o de ácidos grasos de cadena larga presentaron un mayor largo de vida del primer cuerpo lúteo formado en el postparto e incrementaron las concentraciones de progesterona en suero (Hawkins *et al.*, 1995).

Efectos positivos de la grasa en la función reproductiva se considera que ocurren por un incremento del balance de energía, incrementos en la concentración de colesterol y progesterona en plasma, que aumentan la incidencia de folículos grandes (> 15 mm) en el ovario bovino (Lucy *et al.*, 1993).

Por su parte, Thatcher *et al.* (1996), hallaron que el número de folículos pequeños (3-5 mm) y grandes (> 15 mm), así como el tamaño del folículo dominante fueron estimulados durante la sincronización post parto de los ciclos estrales en vacas lecheras alimentadas con grasa inerte. La suplementación con este tipo de grasa por sí misma, más que el estatus energético positivo, sería responsable del incremento en el tamaño de los folículos preovulatorios (Lucy *et al.*, 1992, Lucy *et al.*, 1993). Efectos similares fueron encontrados en ganado de carne por Lammoglia *et al.* (1997a). El mecanismo por el cual esto ocurre no está esclarecido. Sin embargo estos efectos pueden ser relacionados al incremento de colesterol en sangre en vacas en postparto alimentadas con grasa (Lucy *et al.*, 1992).

En contraposición, Lammoglia *et al.* (1997a) encontraron que las concentraciones de colesterol en suero no difirieron entre tratamientos con dietas

hiperlipidicas en base a aceite de afrechillo de arroz y control, excepto en el día 1. Asimismo el tamaño folicular, población folicular y concentraciones de hormonas en fluido folicular fueron mayores en vacas tratadas, lo cual sugiere que la concentración de colesterol en suero no estaría relacionada con parámetros mencionados.

2.6.6 Variables reproductivas

Mejoras en la performance de lactación, condición corporal y performance reproductiva son a menudo reportados como beneficios potenciales de la suplementación con grasa (Johnson y Linn, 1992, Spicer *et al.*, 1993; Sklan *et al.*, 1994; Oldick *et al.*, 1997 y Moallem *et al.*, 1997).

Ryan *et al.* (1992), Spicer *et al.* (1993) y Son *et al.* (1996) observaron que la suplementación con grasa incrementó la fertilidad. Sin embargo Salfer *et al.* (1995) no encontraron efectos de la suplementación sobre dicho parámetro.

2.6.6.1 Ovulación, manifestación de celo y días abiertos

Se observaron diversos efectos de la suplementación con grasa sobre ovulación, manifestación de celo y días abiertos. Con respecto a la ovulación Moallem *et al.* (1997) publicaron que la mayoría de las vacas alimentadas con jabones de calcio de ácidos grasos exhibieron la primer ovulación post parto 2,4 días más tarde, pero con menos variación que las vacas alimentadas con dieta control. Por otro lado Son *et al.* (1996) observaron que los días a la primer ovulación en vacas lecheras no fueron afectados por el grado de suplementación con sebo y proteína de escape.

De la misma forma, Salfer *et al.* (1995) hallaron que la eficiencia reproductiva indicada como días al primer celo observado, inseminación artificial por concepción o días abiertos no fue afectada por el tiempo de la adición de sebo parcialmente hidrogenado a las dietas de vacas lecheras. Asimismo Son *et al.* (1995) utilizando dietas conteniendo diferentes niveles de grasa en combinación con una técnica de sincronización (administración de GnRH seguida de una inyección de PGF₂α) no observaron diferencias en porcentaje de vacas ovulando.

Por otra parte en estudios realizados por Pérez Alba *et al.* (1997), en ovejas en lactación, se encontró respuesta a la ovulación inducida a los 60 días post parto, la cual fue significativamente mayor en ovejas alimentadas con dietas suplementada con jabones de calcio de ácidos grasos de oliva. Esta respuesta puede ser explicada en términos de un consumo extra de energía para las ovejas suplementada con jabones de calcio, desde el destete hasta la concepción (flushing). No se sabe si la misma cantidad de energía extra

(5%) suplementada por otro tipo de alimento no graso (concentrado base) podría producir la misma respuesta.

Se han elaborado productos conteniendo ácidos grasos como jabones de calcio para proteger la proteína y de este modo sobrepasar al rumen con el fin de mejorar la producción y reproducción en vacas con altos rendimientos. El producto comercial Doublepro® (proteína protegida con grasa de sobrepaso) fue utilizado en la alimentación de vacas lecheras con el fin de observar los impactos de dicho producto sobre la reproducción. Las vacas alimentadas con dicho producto presentaron menor número de días abiertos, también menor intervalo entre inseminación y concepción y menor número de servicios por concepción con respecto a las vacas que no lo consumieron (Sklan *et al.*, 1993).

Estudios realizados por Scott *et al.* (1995) donde se suplementaron vacas holstein con una dieta base (conteniendo entre 3,7 a 4,8 % de grasa de la MS) y un tratamiento con 0,45 kg./día de grasa adicional a la dieta base, se observó que la alimentación con grasa adicional resultó en una menor expresión visible de los signos de celo. Sin embargo, una vez detectada la actividad estral, la expresión del estro fue más fuerte. La incidencia de ovarios inactivos, determinados por palpación rectal, tendió a ser menor en grupo de vacas alimentadas con jabones de calcio.

2.6.6.2 Tasa de concepción

Fueron encontrados por varios autores diversos resultados referentes a este parámetro. Sklan *et al.* (1994) observaron que la tasa de concepción a la primera inseminación artificial fue menor para las vacas alimentadas con jabones de calcio de ácidos grasos, especialmente para vacas primiparas.

Por su parte Moallem *et al.* (1997) publicaron que después de la primera inseminación artificial, la tasa de concepción fue similar para las vacas tratadas con jabones de calcio y control. Son *et al.* (1995) no observaron diferencias en la tasa de concepción en el primer servicio en vacas alimentadas con diferentes niveles de grasa dietaria, en combinación con sincronización con PGF2 α .

La tasa de concepción a los 150 y 200 días de lactancia fue similar entre grupos de vacas tratadas con 0,45 kg./día de grasa adicional a la dieta base conteniendo entre 3,7 a 4,8% de grasa de la MS, considerando que la dieta control igualmente contenía alta concentración de grasa. Cuando la tasa de concepción a los 200 días de lactancia fue expresada como el porcentaje de vacas que presentaron celo, las alimentadas con jabones de calcio presentaron un mayor valor en dicho parámetro (Scott *et al.*, 1995).

En otros estudios (Ferguson *et al.*, 1988, Sklan *et al.*, 1989, Sklan *et al.*, 1991) también se ha reportado un aumento en la tasa de concepción cuando se suplementó con ácidos grasos en la ración.

En estudios posteriores de Sklan *et al.* (1994) se observó que la tasa de concepción fue mayor para vacas alimentadas con jabones de calcio a partir de la segunda hasta la cuarta inseminación artificial, también se observó un aumento en la proporción de vacas preñadas a los 150 días post parto y se redujeron los días abiertos.

La tasa de concepción a la primera inseminación artificial aumentó en vacas alimentadas con Doublepro® (proteína protegida con grasa de sobrepeso), asimismo los porcentajes de vacas preñadas a los 90 días también aumentaron. Sin embargo no se observaron diferencias a los 150 días de lactancia (Sklan *et al.*, 1993).

3. MATERIALES Y METODOS

3.1 UBICACION

El experimento se llevó a cabo en la Estación Experimental "Las Brujas" (Ruta 48, km. 10, Rincón del Colorado, Departamento de Canelones) dependiente del Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias (INIA) ubicado a una latitud de 34° Sur y longitud de 56° Oeste.

3.2 ANIMALES, DISEÑO EXPERIMENTAL Y TRATAMIENTOS

Se utilizó un total de 20 cabras púberes de raza Saanen, Anglo Nubian y cruza de ambas, con edad aproximada de 7 meses y un peso medio de $29,0 \pm 4,6$ kg. Los animales se dividieron en dos grupos con el fin de asignarles dietas diferenciales. El criterio utilizado para dicha subdivisión fue la estratificación por peso. Para lograr lotes equilibrados se ordenaron los registros de peso vivo en forma descendente, tomándose dos valores consecutivos formando un par y asignando cada cabra de dicho par a cada dieta diferencial. Los pesajes se continuaron hasta aproximadamente 86 días de gestación o su valor equivalente en días para aquellas no gestantes desde la primer detección de celo.

A uno de los grupos ($n=10$, peso promedio $28,0 \pm 3,5$ kg) se le asignó una dieta testigo la cual consistió en la suplementación con ración balanceada, la que se suministraba a razón de 1 kg./día por animal, fraccionada a la mitad, una en la mañana y otra en la tarde.

El otro grupo ($n=10$, peso promedio $30,0 \pm 5,4$ kg) recibió una dieta tratamiento que consistió en la suplementación, con la misma ración que la dieta testigo adicionándosele 5% de sebo bovino en base fresca. Con el fin de favorecer la saponificación en el rumen del sebo, se incluyó en la ración 15% de Carbonato de Calcio en relación al total del sebo. Las cantidades absolutas ofrecidas por animal por día fueron: 950 gr. de ración balanceada, 50 gr. de sebo y 7,5 gr. de CaCO_3 , resultando en un total de 1007,5 gr. de ración por animal por día. Al igual que para el grupo testigo, la suplementación se realizó fraccionada en dos veces, y a la misma hora que dicho grupo.

A ambos grupos se les ofrecía diariamente heno de alfalfa el cual consumían a voluntad. La aplicación de tratamientos dietarios se realizó en el periodo comprendido entre el 21 de marzo al 2 de mayo de 1997 (42 días), periodo enmarcado en la estación de cría para esta especie en nuestra latitud (otoño).

Una vez finalizado el tratamiento ambos lotes recibieron la ración del grupo testigo y heno de alfalfa a voluntad. Posteriormente los animales además de consumir ración y heno accedieron a una pradera con especies arbustivas.

Para el control de ectoparásitos el día 13 de junio se dosificó a todas las cabras con BAYTICOL[®], a razón de 1 ml/10 Kg. de peso.

3.3 COLECCION Y ANALISIS DE MUESTRAS DE SANGRE

Se realizó una extracción yugular por venipunción de aproximadamente 6 ml de sangre a 16 cabras (8 de cada lote). En una primera etapa la extracción se realizó día por medio desde el 8 de abril (comienzo de detección de celo y a 18 días de iniciado el tratamiento diferencial) al 2 de mayo (fin del tratamiento diferencial). A partir de este día el sangrado se realizó con una frecuencia semanal hasta el parto, fecha de parto previsto para los animales que no concibieron o 142 días a partir de la primer detección de celo para aquellos animales que no manifestaron estro.

Las muestras de sangre se sometieron a centrifugado, obteniéndose suero, el cual fue posteriormente congelado y almacenado. Las muestras de suero fueron analizadas para progesterona y colesterol por el método de Radio Immuno Assay (RIA), en la Universidad Sueca de Ciencias Agrícolas (SLU).

Los coeficientes inter ensayo fueron menores a 8% y los coeficientes intra ensayo menores a 13% para los tres controles, con un mínimo detectable de 0,2 nmol/l.

3.4 MANEJO REPRODUCTIVO

El día 21 de marzo de 1997 (comienzo de tratamiento con dietas diferenciales) se procedió a la colocación de esponjas intravaginales de MAP (60 mg de medroxiprogesterona, Sincrovin[®], Lab. Sta. Elena, Uruguay), las que se retiraron a los 16 días.

El día 8 de abril comienza la detección de celos, correspondiendo a 48 horas del retiro de esponjas. La detección se realizó dos veces por día (aproximadamente media hora en la mañana y media hora en la tarde), con un macho vasectomizado que se introdujo con las hembras a corral. El período de detección fue de una semana, para cubrir los posibles ciclos cortos, característicos de esta especie y con mayor incidencia en el principio de estación reproductiva y en animales púberes.

Las hembras detectadas en celos se apartaron y se registró su identificación para la asignación del macho. Los servicios fueron por monta dirigida al momento de la detección. Se aisló a la hembra con el macho asignado en un corral y se observó el comportamiento hasta comprobar el golpe de riñón. Las hembras se sirvieron varias veces en forma consecutiva con el mismo macho, para aumentar la probabilidad de que ocurriera la preñez.

Se estableció un segundo periodo de detección a los 21 días de forma de cubrir un nuevo ciclo estral, y de esta forma servir a los animales que eventualmente no hubieran concebido al primer servicio.

Se registraron los datos de las cabras que parieron, la fecha, el número de cabritos nacidos, el sexo de los mismos y los abortos que se pudieron constatar.

3.5 ANALISIS DE LOS RESULTADOS

La variable Peso Vivo se cuantificó mediante el pesaje directo de los animales, la Ganancia Diaria de peso fue calculada como la diferencia de Peso Vivo entre pesadas consecutivas sobre el número de días entre éstas.

El Consumo diario de concentrado por grupo de tratamiento fue calculado como la diferencia entre el concentrado ofrecido y el rechazado sobre el número de días entre colectas de concentrado rechazado.

Las variables reproductivas analizadas en el presente estudio fueron:

- Porcentaje de sincronización: $\frac{\text{número de cabras observadas en celo a las 24, 48 ó 72 hr.}}{\text{número de cabras observadas en celo}}$
- Porcentaje de celos (durante 7 días de detección): $\frac{\text{cabras observadas en celo}}{\text{cabras tratadas}}$
- Porcentaje de no retorno al celo a los 21 días: $\frac{\text{cabras que no retornan al celo}}{\text{cabras servidas}}$
- Porcentaje de preñez: $\frac{\text{cabras que no retornan al celo y paren}}{\text{cabras servidas}}$
- Porcentaje de parición por cabra servida: $\frac{\text{cabra parida}}{\text{cabras servidas}}$

- Porcentaje de parición por cabra tratada: $\frac{\text{cabra parida}}{\text{cabras tratadas}}$

- Prolifíicid: - Tamaño de camada: $\frac{\text{número de cabritos}}{\text{cabra parida}}$

- Porcentaje de partos múltiples: $\frac{\text{tipo de parto}}{\text{total de partos}}$

- Fecundidad: $\frac{\text{número de cabritos nacidos}}{\text{cabra tratada}}$

Los resultados se analizaron estadísticamente a través de prueba t para análisis de medias y prueba F para análisis de varianza, para las variables concentración de colesterol y progesterona, así como tamaño de camada, peso vivo y consumo. Las variables porcentaje de celos, preñez, parición y tipo de parto se analizaron por prueba Chi-cuadrado (χ^2). Se asumieron niveles de significancia cuando la probabilidad fue inferior a 10% para todos los análisis estadísticos.

4. RESULTADOS

Todas las esponjas intravaginales de MAP colocadas fueron retiradas, por lo que no existió pérdida de las mismas. No se constataron adherencias o problemas similares.

Una cabra del grupo tratado abortó a los 86 días de gestación, se constató que ésta era simple. Los datos de esta cabra se incluyen en los cálculos de porcentaje de celos y porcentaje de preñez, pero no se incluye en los cálculos de porcentaje de parición por cabra servida.

4.1 EVOLUCION DEL PESO VIVO

En el cuadro 2 se muestran las ganancias diarias de peso promedio entre pesadas sucesivas para ambos grupos. En el cuadro 3 se observa la evolución de peso vivo promedio para ambos tratamientos.

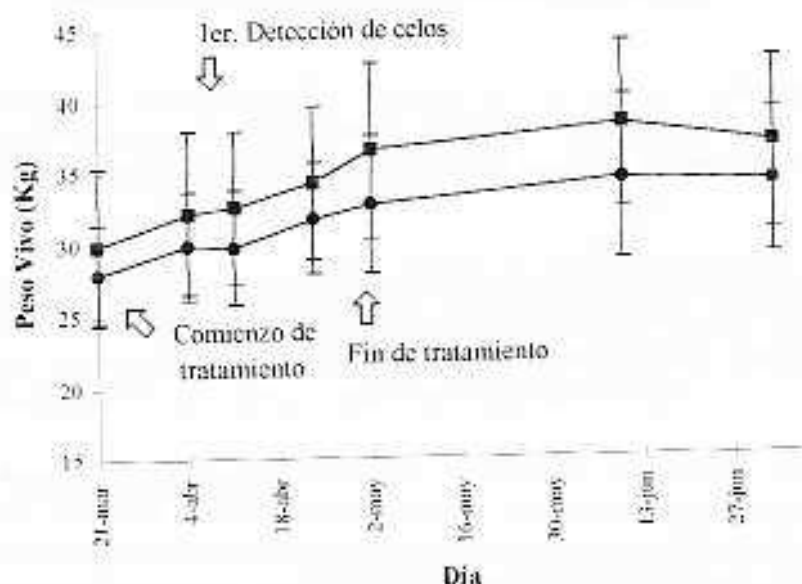
	Periodo de tratamiento con dietas diferenciales					
Fechas	21/3-4/4	4/4-11/4	11/4-23/4	23/4-2/5	2/5-10/6	10/6-3/7
Tratamiento	0,16 ± 0,06	0,03 ± 0,07	0,14 ± 0,08	0,24 ± 0,11	0,04 ± 0,03	-0,06 ± 0,10
Testigo	0,14 ± 0,09	0,01 ± 0,08	0,16 ± 0,13	0,11 ± 0,27	0,04 ± 0,04	-0,04 ± 0,09
Prob. prueba t	0,52	0,28	0,67	0,17	1,00	0,69
Prob. prueba F	0,22	0,71	0,15	0,02	0,44	0,58

Cuadro 2: Ganancias diarias (kg /día) ($\bar{x} \pm D.E.$) entre pesadas sucesivas en cabras púberes alimentadas con una dieta testigo (n=10) y suplementada con 5% de grasa (n=10). Se presentan también las probabilidades halladas de prueba t y prueba F.

	Periodo de tratamiento con dietas diferenciales						
Fechas	21-mar	4-abr	11-abr	23-abr	2-may	10-jun	3-jul
Tratamiento	30,0 ±5,4	32,2 ±5,7	32,6 ±5,4	34,3 ±5,4	36,5 ±6,1	38,2 ±5,8	36,8 ±6,0
Testigo	28,3 ±3,6	30,2 ±3,9	30,3 ±4,0	32,3 ±3,7	33,2 ±4,9	35,3 ±5,4	35,1 ±4,3
Prob. prueba t	0,34	0,31	0,21	0,25	0,15	0,17	0,31
Prob. prueba F	0,22	0,25	0,40	0,36	0,47	0,99	0,64

Cuadro 3: Evolución de peso vivo (kg.) ($\bar{x} \pm D.E.$) entre pesadas sucesivas en cabras púberes alimentadas con una dieta testigo (n=10) y suplementada con 5% de grasa (n=10). Se presentan también las probabilidades halladas de prueba t y prueba F.

En la gráfica 1 se presentan las curvas de evolución de peso vivo para el total de las cabras de ambos tratamientos, desde el momento de asignación de los lotes hasta los 95 días posteriores a éste.



Gráfica 1: Evolución del peso vivo (Kg.) de cabras púberes alimentadas con una dieta testigo (●, n=10) y suplementadas con 5% de grasa (■, n=10), las que se sirvieron el día 8 de abril correspondiendo a 18 días de comenzado el tratamiento diferencial. Los puntos corresponden a los valores medios y las barras a los desvíos estándares

4.2 CONSUMO

En el cuadro 4 se presenta el consumo de ración por grupo, desde el comienzo de tratamiento diferencial (21 de marzo) y durante los siguientes 38 días (28 de abril). El consumo fue calculado como la diferencia entre ración ofrecida y rechazada.

Periodo	Tratamiento	Testigo
21 mar - 24 mar	10	10
24 mar - 27 mar	9	9
27 mar - 31 mar	10	10
31 mar - 3 abr	10	10
3 abr - 28 abr	10	10

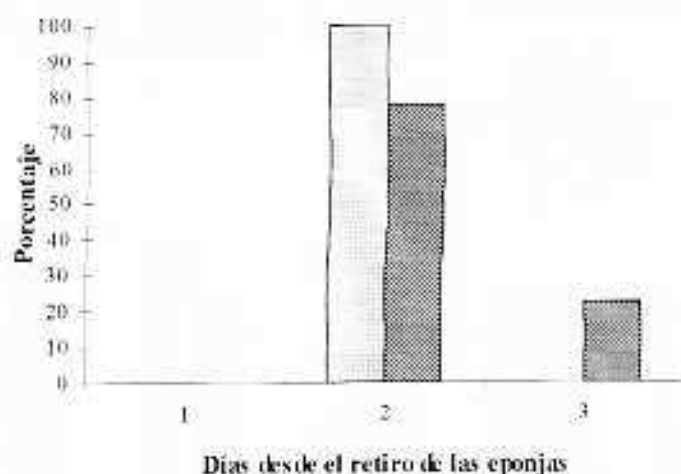
Cuadro 4: Consumo de concentrado (Kg./día) por grupo de tratamiento de cabras púberes alimentadas con una dieta testigo (n=10) y suplementada con 5% de grasa (n=10), desde el comienzo de tratamiento diferencial hasta 38 días posteriores.

Como se observa en el cuadro 4, el consumo de ración fue idéntico para ambos grupos. Debido a que durante el ensayo no se registró el consumo individual, no se pueden realizar pruebas estadísticas que corroboren dicha igualdad, aunque estas no se consideran necesarias en este caso por registrarse valores idénticos.

Con respecto a la dieta total durante el tratamiento no se puede aseverar igualdad en el consumo, ya que se ofreció heno de alfalfa a voluntad, el cual no fue cuantificado. Visualmente se pudo constatar que en el corral donde se encontraba el grupo tratado con grasa existió un rechazo mayor de heno con respecto al grupo testigo. Se podría asumir que el consumo total de M. S. del grupo tratado con suplementación grasa fue menor que el del grupo testigo.

4.3 VARIABLES REPRODUCTIVAS

La concentración de celos resultante de la sincronización con esponjas intravaginales de MAP fue de 100% a las 48 horas de retiradas para el grupo tratado. Para el grupo testigo 78% de las cabras presentaron celo a las 48 horas del retiro de esponjas y el 22% restante lo hizo a las 72 horas. En la gráfica de histogramas (gráfica 2) se presenta la concentración de celos observados (en porcentaje) desde el retiro de esponjas hasta las 72 horas posteriores, para cada grupo de tratamiento.



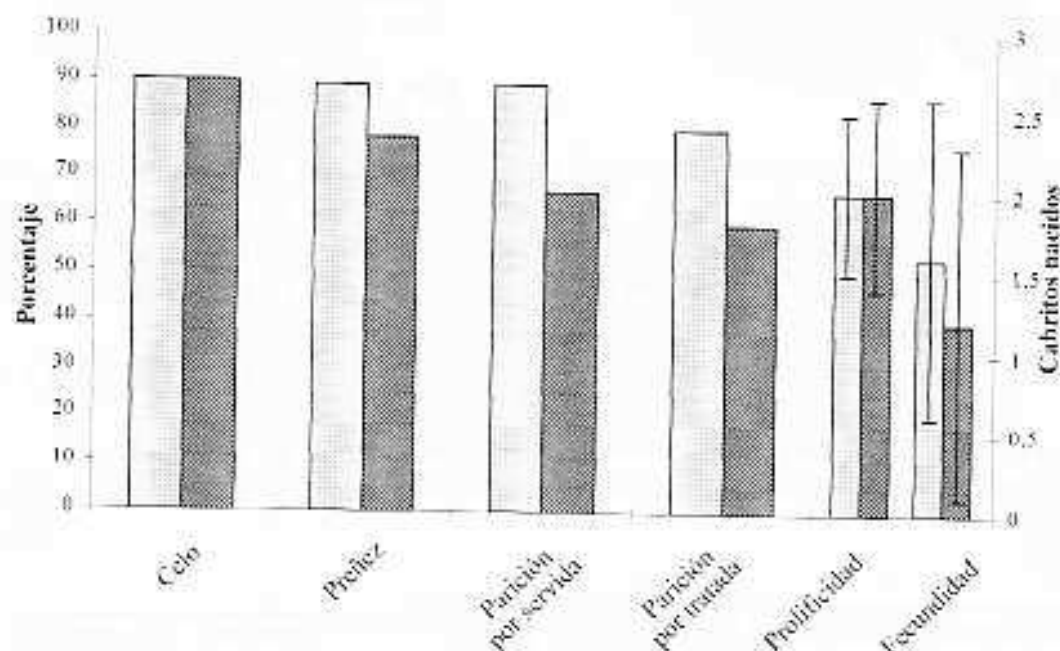
Grafica 2: Porcentajes de celos observados a las 24, 48 y 72 horas del retiro de esponjas intravaginales de MAP, en cabras púberes alimentadas con una dieta testigo (■, n=9) y suplementadas con 5% de grasa (□, n=9).

Una cabra de cada grupo no presentó celo durante los siete días posteriores al retiro de las esponjas. El porcentaje de celos observados en ambos grupos fue 90% ($p=1$). El porcentaje de no retorno al celo fue 100% en el grupo testigo y 89% en el grupo tratado ($p=0,99$). Una cabra de este último grupo fue observada nuevamente en celo a los 4 días de haber manifestado el primero. Este fue el único ciclo estral corto constatado en este trabajo.

El porcentaje de preñez fue de 89% y 78% para el grupo tratado y el grupo testigo, respectivamente ($p=0,49$). El porcentaje de parición por cabra servida fue 89% para el grupo tratado y 67% para el grupo testigo ($p=0,16$). La diferencia entre ambas variables en el grupo testigo se debe a la cabra que abortó. El porcentaje de parición sobre cabra tratada de cada grupo fue de 80% y 60% para el grupo tratado y testigo respectivamente ($p=0,2$).

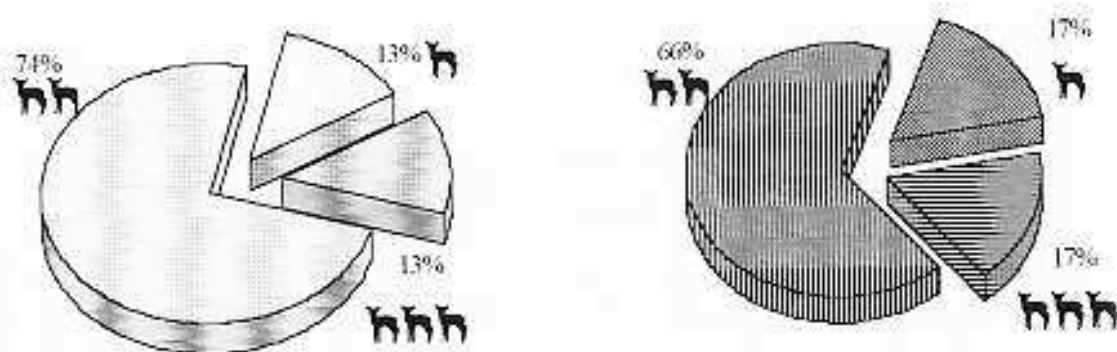
El tamaño de camada por cabra parida fue $2,0 \pm 0,5$ y $2,0 \pm 0,6$ ($\bar{X} \pm D.E.$) cabritos nacidos para el grupo tratado y testigo respectivamente, dichos valores no difirieron significativamente ($p=1$ prueba t y $p=0,66$ prueba F). No se registraron nacimientos de cabritos muertos. Los valores promedio y desvios estándares del número de cabritos nacidos por cabra tratada (fecundidad) fueron $1,6 \pm 1,0$ para el grupo tratado

y $1,2 \pm 1,1$ ($\bar{X} \pm D.E.$) para el grupo testigo. Dichos valores no presentaron diferencias significativas en el análisis de medias ($p=0,41$; prueba t) ni en el análisis de varianza ($p=0,64$, prueba F). En la gráfica 3 se observan en forma comparativa las variables reproductivas estudiadas, para ambos tratamientos.



Gráfica 3: Porcentajes de celos, preñez, partición sobre servidas y tratadas (eje de ordenadas izquierdo), valores ($\bar{X} \pm D.E.$) de prolificidad y fecundidad (eje de ordenadas derecho) en cabras púberes alimentadas con una dieta testigo (■) y suplementadas con 5% de grasa (□).

Los porcentajes de partos simples, dobles y triples por tratamiento se presentan en la gráfica 4. No se encontraron diferencias estadísticamente significativas ($p=0,61$) entre grupos para los porcentajes de tipo de parto. La proporción de partos dobles es significativamente superior a la de partos simples y triples ($p=0,0001$).



Gráfica 4: Porcentaje de partos simples (h, tratado n=1; testigo n=1), partos dobles (hh, tratado n=6; testigo n=4) y partos triples (hhh, tratado n=1; testigo n=1) del total de partos registrados (tratado n=8; testigo n=6) en cabras púberes alimentadas con una dieta testigo (sectores rayados) y suplementadas con 5% de grasa (sectores lisos)

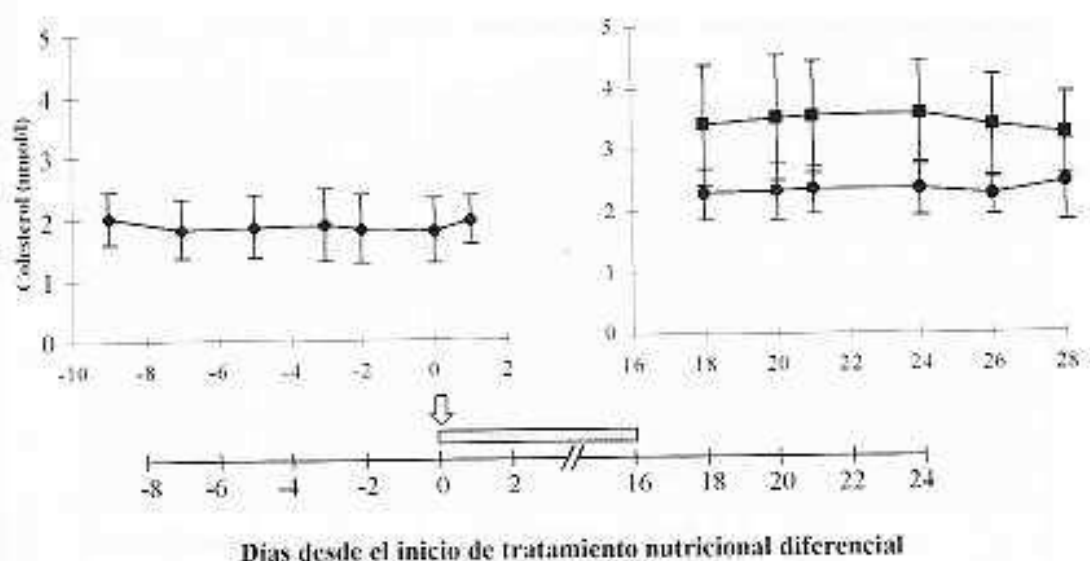
4.4 COLESTEROL

Los resultados de la concentración de colesterol en plasma 18-28 días después de iniciada la suplementación lipídica (0-10 días desde la detección de celos) se detallan en el cuadro 5.

Días post supl. lipídica	Días post servicio	Tratamiento	Testigo	Probabilidad prueba t	Probabilidad prueba F
18	0	3.4 ± 1.0	2.3 ± 0.4	0.01	0.04
20	2	3.5 ± 1.0	2.3 ± 0.5	0.01	0.05
21	3	3.5 ± 0.9	2.3 ± 0.4	0.01	0.03
24	6	3.6 ± 0.8	2.4 ± 0.4	0.004	0.11
26	8	3.4 ± 0.9	2.2 ± 0.3	0.01	0.02
28	10	3.3 ± 0.7	2.5 ± 0.7	0.03	0.83

Cuadro 5: Concentración de colesterol en plasma (nmol/l) ($\bar{X} \pm D.E.$) en cabras púberes alimentadas con una dieta testigo (n=10) y suplementada con 5% de grasa (n=10) desde 18 días de iniciado el tratamiento diferencial hasta los 28 días posteriores (corresponden al día del servicio hasta diez días después) Se presentan también las probabilidades halladas de prueba t y prueba F.

En la gráfica 5 se presentan las curvas de colesterol para ambos grupos. Las concentraciones basales fueron obtenidas de un grupo similar de cabras durante nueve días previos al inicio de tratamiento (Regueiro *et al.*, 1998). Los valores basales no difieren de las concentraciones encontradas en el grupo testigo ($p=0.98$).



Gráfica 5: Concentraciones de colesterol en plasma durante los 10 primeros días a partir de la detección de celos, en cabras púberes alimentadas con una dieta testigo (●, n=10), suplementadas con 5% de grasa (■, n=10) y concentraciones basales de referencia (◆, n=5; Regueiro, com. pers.). Los puntos corresponden a los valores promedio y las barras a los desvíos estándares. La flecha señala el momento en que el tratamiento nutricional comenzó y la barra sombreada indica el periodo en que las esponjas intravaginales de MAP permanecieron colocadas.

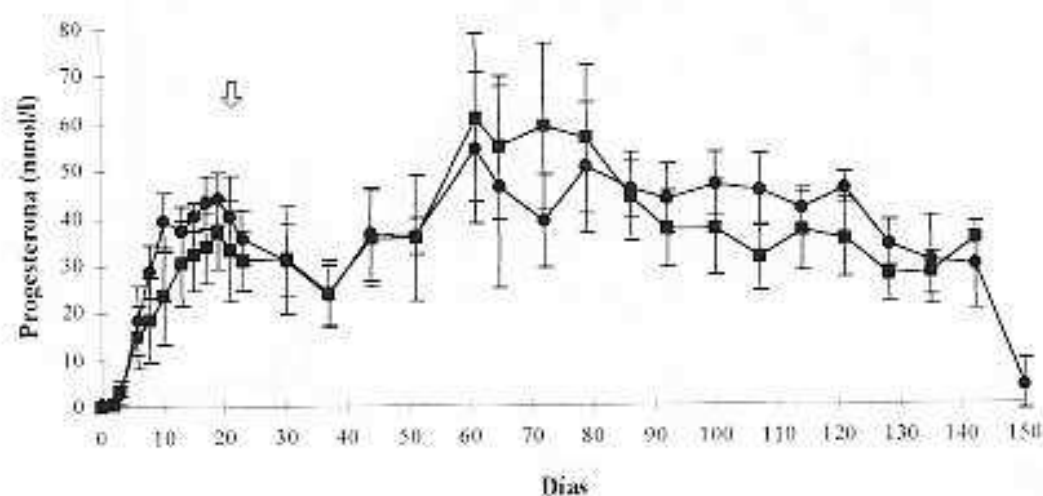
4.5 PROGESTERONA

En el cuadro 6 se presentan los resultados de concentración de progesterona considerando solamente los animales que gestaron (siete cabras para el grupo tratado y cinco del grupo testigo, se incluyen en los valores medios de este grupo los registros de un animal que abortó el día 86 desde la detección de celo, por lo que a partir de ese día los valores medios se calculan a partir de cuatro cabras).

Días post suplem. lipid	Días post detecc. celo	Tratamiento	Testigo	Probabilidad prueba t	Probabilidad prueba F
18	0	0,2 ± 0,3	0,4 ± 0,4	0,45	0,62
20	2	0,2 ± 0,1	0,9 ± 1,1	0,26	0,01
21	3	3,6 ± 1,3	2,9 ± 3,1	0,71	0,06
24	6	14,8 ± 6,8	18,5 ± 8,1	0,43	0,67
26	8	18,3 ± 9,1	28,6 ± 6,3	0,04	0,49
28	10	23,4 ± 10,4	39,2 ± 6,8	0,01	0,43
31	13	30,4 ± 9,2	37,1 ± 6,1	0,16	0,45
33	15	32,1 ± 7,8	40,2 ± 3,2	0,04	0,11
35	17	33,6 ± 7,4	43,2 ± 6,3	0,04	0,79
37	19	36,6 ± 7,6	44,1 ± 6,3	0,10	0,76
39	21	32,9 ± 10,8	40,4 ± 9,4	0,23	0,82
41	23	30,8 ± 6,5	35,7 ± 6,5	0,23	0,96
48	30	31,1 ± 11,4	30,9 ± 8,4	0,98	0,57
55	37	23,9 ± 7,1	23,7 ± 7,4	0,96	0,84
62	44	35,6 ± 10,5	36,2 ± 10,9	0,93	0,89
69	51	35,6 ± 13,3	36,0 ± 4,1	0,95	0,04
79	61	60,8 ± 17,7	54,5 ± 18,1	0,56	0,92
83	65	54,7 ± 15,2	46,1 ± 24,0	0,51	0,31
90	72	59,1 ± 17,6	38,9 ± 10,9	0,05	0,37
97	79	56,4 ± 15,6	50,4 ± 15,6	0,53	0,95
104	86	44,1 ± 9,2	45,7 ± 7,0	0,75	0,69
110	92	37,3 ± 8,0	43,7 ± 8,4	0,26	0,82
118	100	37,3 ± 10,0	46,7 ± 7,7	0,12	0,71
125	107	31,1 ± 6,9	45,3 ± 9,0	0,04	0,54
132	114	36,6 ± 8,2	41,3 ± 5,2	0,27	0,48
139	121	35,2 ± 8,3	46,0 ± 3,8	0,02	0,22
146	128	27,5 ± 5,8	33,9 ± 5,7	0,12	0,92
153	135	27,7 ± 4,4	30,3 ± 10,9	0,67	0,06
160	142	35,0	29,4 ± 14,9	-	-
168	150	-	4,0 ± 17,9	-	-

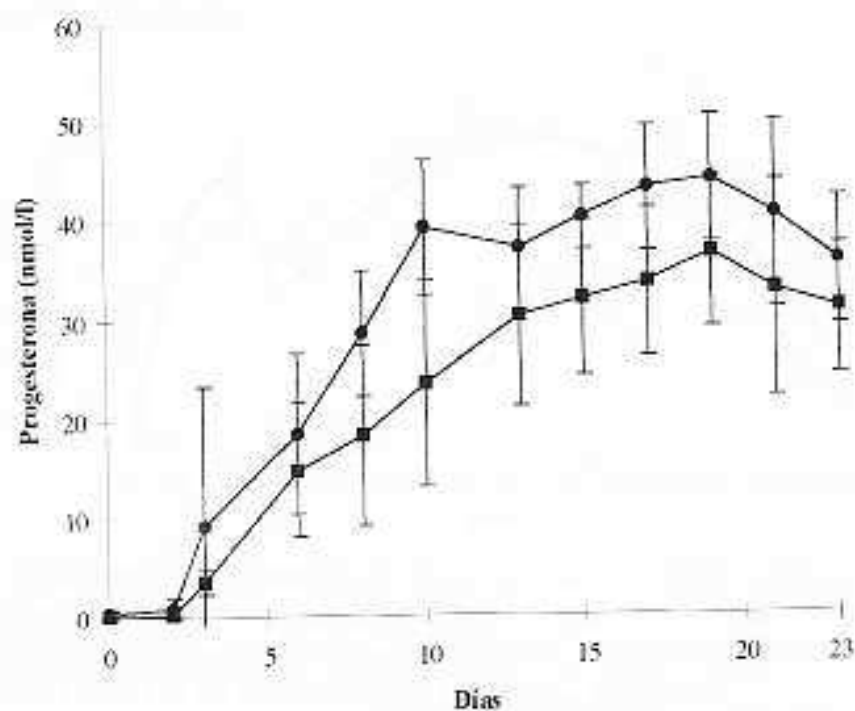
Cuadro 6: Concentración de progesterona (nmol/l) ($\bar{x} \pm D.E.$) en cabras preñadas alimentadas con una dieta testigo (n=5) y suplementada con 5% de grasa (n=7) desde la primera detección de celo hasta la parición. El área sombreada indica los últimos 23 días de tratamiento nutricional diferencial y la flecha indica el fin de dicho tratamiento. Se presentan también las probabilidades halladas de prueba t y prueba F.

En la gráfica número 6 se presentan las curvas de progesterona para las cabras gestantes de ambos tratamientos, desde el momento de detección de celo del grupo abarcando toda la gestación.



Gráfica 6: Concentraciones de progesterona de cabras preñadas desde el día de detección de celo hasta el parto para el grupo alimentado con una dieta testigo (●) y suplementado con 5% de grasa (■). Los puntos corresponden a los valores medios y las barras a los desvíos estándares. La flecha indica el fin del tratamiento nutricional diferencial.

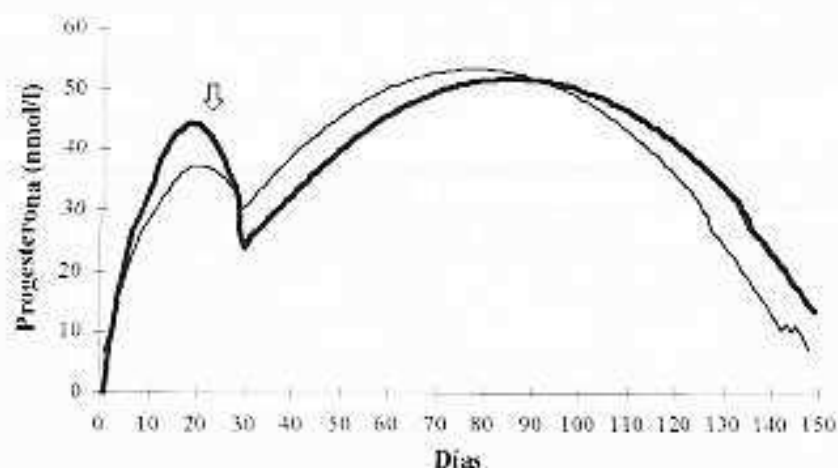
Considerando que los tratamientos nutricionales diferenciales no abarcaron toda la gestación, se procedió a graficar la concentración de progesterona durante el periodo que las cabras recibieron suplementación lipídica desde el primer día de detección de celos (gráfica 7)



Gráfica 7: Concentraciones de progesterona de cabras preñadas desde el primer día de detección de celos hasta el fin del tratamiento nutricional diferencial para el grupo alimentado con una dieta testigo (●) y suplementado con 5% de grasa (■). Los puntos corresponden a los valores medios y las barras a los desvíos estándares.

En el análisis de los resultados de progesterona se observó variabilidad entre lotes, entre individuos de cada lote y entre muestras individuales consecutivas. Con el fin de reducir la variabilidad entre muestras individuales y entre individuos de cada lote para analizar las variaciones propias del tratamiento se ajustaron las curvas de progesterona individuales a un modelo cuadrático. Con los coeficientes hallados se calculó un valor promedio para cada tratamiento, dividiéndose la gestación en dos periodos. El criterio utilizado para dicha subdivisión fue la observación de una disminución en los niveles de progesterona en torno al día 37. Dicha disminución no se asocia al tratamiento diferencial ya que este hecho se constató en ambos lotes. El primer periodo de gestación coincide con el tiempo de suplementación diferencial.

En la gráfica 8 se observan las curvas promedio de progesterona construidas a partir de los coeficientes hallados en la estandarización de los datos individuales para cabras de ambos tratamiento.



Gráfica 8: Concentración promedio de progesterona de cabras preñadas para valores estandarizados por modelos cuadráticos (periodo 1: hasta día 30; periodo 2: desde día 37 al parto) para el grupo tratado con dieta testigo (—) y suplementado con 5% de grasa (—). La flecha indica el fin del tratamiento nutricional diferencial.

Los coeficientes de regresión para el grupo suplementado con 5% de grasa en el primer periodo es de 0,81 y en el segundo periodo de 0,63. Para el grupo testigo los coeficientes son de 0,89 en el primer periodo y 0,68 en el segundo periodo.

Analizando los datos de esta forma se obtiene similares resultados que con análisis de medias sin estandarización de las curvas. La tendencia observada evidencia mayor concentración de progesterona a favor del grupo testigo en el periodo de tratamiento. Luego de éste hasta aproximadamente el día 90, el grupo tratado presenta mayores valores de dicha hormona. Finalmente en el último tercio de gestación, el grupo testigo vuelve a alcanzar valores superiores de progesterona. En los periodos en que el grupo testigo presentó mayores concentraciones de progesterona se observaron diferencias significativas ($p < 0,1$) a favor de éste. Si bien esta metodología reduce las variaciones intra tratamiento, es importante precisar un modelo adecuado de la curva de regresión para el cálculo de sus coeficientes.

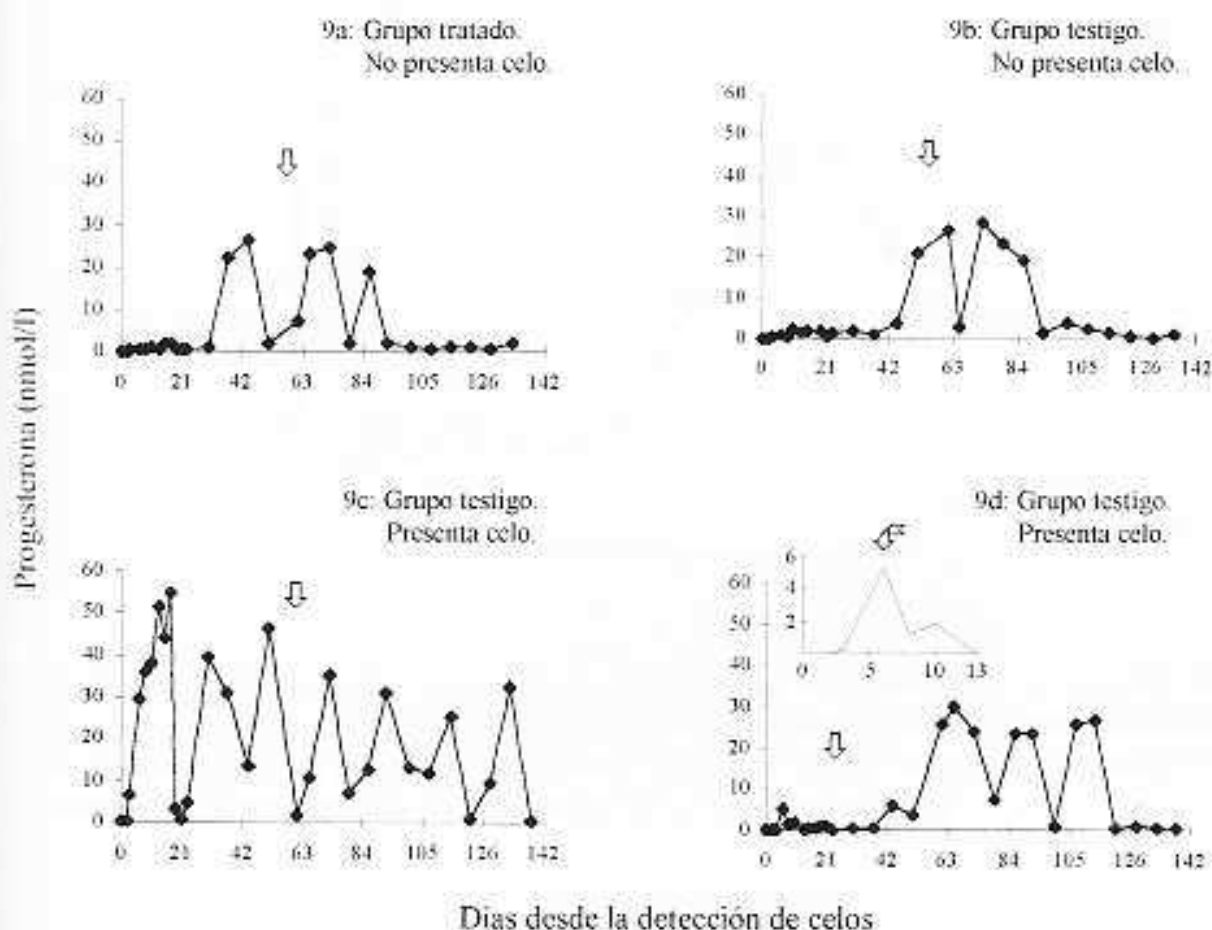
Una cabra de cada grupo no presentó celo en ninguno de los periodos de detección. De las nueve cabras de cada grupo que fueron servidas una del grupo tratado y tres del grupo testigo no parieron, una de estas últimas abortó. Ninguna de éstas cabras retornó al celo luego del servicio.

En el cuadro 7 se presentan los resultados de concentración de progesterona para una cabra del grupo tratado y una del grupo testigo que no presentaron celo y dos cabras del grupo testigo que se sirvieron pero no parieron. Los resultados abarcan el periodo desde el momento de detección de celos de los grupos hasta 142 días posteriores. Cabe destacar que en el grupo tratado dos animales no concibieron, de los cuales uno pertenecía al grupo de cabras que se sangraban, mientras que para el grupo testigo se sangraron los tres animales que no concibieron.

Días post suplem. lípid	Días post detecc. celo	Tratamiento	Testigo		
		no presenta celo	no presenta celo	presenta celo	
18	0	0,0	0,1	0,3	0,0
20	2	0,0	0,0	0,4	0,0
21	3	0,3	0,5	6,6	0,2
24	6	0,7	1,0	29,4	5,3
26	8	0,5	0,6	36,1	1,3
28	10	1	2,2	37,9	1,8
31	13	0,3	1,5	51,6	0,1
33	15	1,7	1,8	44,0	0,3
35	17	1,7	-	54,7	0,6
37	19	0,7	2,1	3,2	1,0
39	21	0,6	0,6	1,0	0,7
41	23	0,5	1,3	4,6	0,2
48	30	0,9	1,9	39,4	0,3
55	37	22,0	1,0	30,8	0,5
62	44	26,6	3,6	13,5	5,9
69	51	1,9	21,3	46,6	3,3
79	61	7,0	26,9	1,8	25,8
83	65	23,1	2,6	10,8	29,8
90	72	24,8	28,7	35,0	24,2
97	79	1,7	23,3	6,9	7,2
104	86	19,0	19,1	12,5	23,6
110	92	1,7	1,4	30,9	23,6
118	100	0,8	3,6	13,1	1,1
125	107	0,6	2,2	11,9	25,9
132	114	1,0	1,6	25,1	26,8
139	121	1,0	0,6	0,9	0,6
146	128	0,4	0,2	9,3	0,7
153	135	1,7	1,1	32,4	0,5
160	142	-	-	0,6	0,3

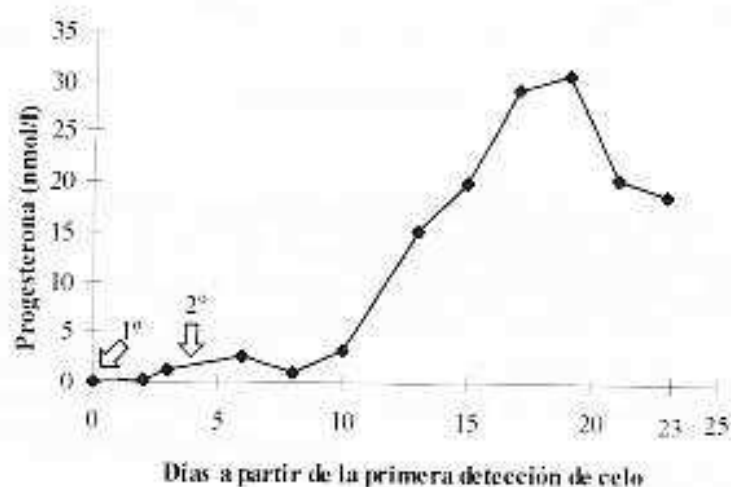
Cuadro 7. Concentración individual de progesterona (nmol/l) de dos cabras (pertenecientes una a cada grupo de tratamiento) que no presentaron celo y dos cabras (del grupo alimentado con dieta testigo) que no concibieron luego del servicio. El área sombreada indica los últimos 23 días de tratamiento nutricional diferencial y la flecha indica el fin de dicho tratamiento.

En la gráfica 9 se presentan las curvas de progesterona para las dos cabras pertenecientes una a cada grupo de tratamiento que no presentaron celo y dos cabras del grupo testigo que no concibieron luego del servicio, desde el momento de detección de celo del grupo hasta los 142 días posteriores.



Gráfica 9: Concentración individual de progesterona para cabras que no presentaron celo (9a. Grupo alimentado con dieta suplementada con 5% de grasa, 9b: Grupo alimentado con dieta testigo) y cabras que presentaron celo pero no parieron (9c y 9d. Grupo alimentado con dieta testigo) desde la detección de celos hasta los 142 días posteriores. Las flechas (\Downarrow) indican el fin del tratamiento nutricional diferencial. Inserto en la gráfica 4d se muestra el perfil de progesterona del mismo animal desde el día de detección de celo del grupo hasta el día 13. La flecha (\Leftarrow) indica un pico de progesterona asociado a actividad luteal.

Sólo una cabra retornó al celo a los cuatro días del primer servicio y fue servida nuevamente y parió un cabrito. Esta hembra pertenecía al grupo tratado. En la gráfica 10 se presenta el perfil de progesterona de este animal, desde el momento de la primer detección de celo hasta el fin del tratamiento nutricional diferencial.



Gráfica 10: Concentración individual de progesterona correspondiente a la cabra que presentó ciclo estral corto (dieta suplementada con 5% de grasa), desde la primera detección de celo hasta el fin de tratamiento nutricional diferencial. Las flechas indican el momento de servicio (1º: primer servicio; 2º: segundo servicio a 4 días del primero).

Se agruparon los datos de concentración de progesterona según tipo de parto, con el fin de establecer alguna posible relación entre tamaño de camada y concentración de dicha hormona. La gráfica 11 muestra la concentración media de progesterona para hembras de ambos tratamientos que parieron uno, dos o tres cabritos.



Gráfica 11. Concentración de progesterona de cabras preñadas desde el primer día de detección de celos hasta el fin del tratamiento nutricional diferencial para el grupo alimentado con una dieta testigo (●) y suplementado con 5% de grasa (■) que presentaron partos simples (11a. testigo n=1; tratamiento n=1), partos dobles (11b. testigo n=2; tratamiento n=6) y partos triples (11c. testigo n=1). Los puntos de las gráficas 11a. y 11c. son valores individuales mientras que para la gráfica 11b, los puntos corresponden a los medios y las barras a los desvíos estándares.

5. DISCUSIÓN

5.1 CONSUMO Y EVOLUCION DE PESO VIVO

El consumo de suplemento no difirió entre tratamientos, sin embargo el consumo de heno de alfalfa apreciado visualmente, fue menor en el grupo de cabras suplementadas con grasa. La suplementación con lípidos protegidos provoca una reducción del nivel de ingestión de la materia seca total de la ración posiblemente debida a una protección incompleta del suplemento capaz de perturbar la digestión en el rumen y a mecanismos de regulación energética del consumo. Otros mecanismos estarían también involucrados. La liberación intestinal de la hormona colecistoquinina (CCK) es fuertemente estimulada por los lípidos y ha sido demostrado un efecto inhibitor de la CCK sobre la ingestión y sobre la frecuencia de los movimientos del retículo-rumen (Gagliostro *et al.*, 1992). En nuestro trabajo, si bien no se modificó el consumo de concentrado, el consumo de materia seca total parecería verse disminuido en el grupo de cabras suplementadas con lípidos. Coppock *et al.* (1991) publicaron que la suplementación con grasa protegida a vacas lecheras puede producir una disminución del consumo de materia seca, pero no afecta el consumo de energía neta de lactación, evidenciando un efecto de sustitución de alimento fibroso por concentrado. Considerando el tipo de grasa adicional (sebo bovino), el porcentaje de inclusión (5%), así como el agregado de CaCO₃ para favorecer la saponificación ruminal, el menor consumo de heno del grupo tratado se relacionaría a un control químico del apetito, y podría descartarse posibles efectos negativos sobre la digestibilidad de la fibra.

Las ganancias diarias de peso y el peso vivo no fueron influidas por la suplementación lipídica. La literatura disponible es contradictoria. Schneider *et al.* (1988) y Salfer *et al.* (1995) no observaron cambios en el peso corporal en vacas lecheras en lactancia. Spicer *et al.* (1993) y Sklan *et al.*, (1994), por su parte, observaron un efecto negativo de la suplementación lipídica sobre el peso corporal vacas lecheras en lactancia. Hawkins *et al.* (1995) trabajando con vaquillonas de carne en la última etapa de gestación y post-parto no encontraron efecto de la suplementación lipídica sobre el peso corporal. Los resultados antes mencionados deben tomarse con precaución cuando se los compara con los obtenidos en el presente trabajo dado que fueron obtenidos en animales en diferentes estados fisiológicos. Durante la lactancia los resultados de peso están influenciados por la restricción de consumo y la demanda de nutrientes para la lactación, lo que determina generalmente balances energéticos negativos y consecuentes pérdidas de peso. Los animales del presente ensayo eran peripuberales y por lo tanto se encontraban en una etapa de ganancia de peso (crecimiento).

5.2 VARIABLES REPRODUCTIVAS

El tratamiento con sebo bovino no afectó ninguna de las variables reproductivas estudiadas. El porcentaje de cabras de ambos grupos observadas en celo durante los siete días posteriores al retiro de esponjas es similar al observado por otros autores en el mismo rebaño (Fleischmann *et al.*, 1995; Juri *et al.*, 1996; Regueiro *et al.*, 1998). El porcentaje de preñez medido como el número de cabras que no repitieron celo y parieron no difirió entre tratamientos. No hay acuerdo en la literatura sobre el efecto de la suplementación lipídica sobre el porcentaje de preñez en vacas lecheras en lactación. Schneider *et al.* (1988) y Spicer *et al.* (1993) publicaron que la tasa de concepción no fue afectada por la grasa inerte. Por otra parte, Sklan *et al.* (1993) y Son *et al.* (1996) encontraron un efecto benéfico de la suplementación con grasa de sobrepeso sobre la tasa de preñez. La variabilidad en los resultados de la suplementación con grasa sobre la tasa de preñez puede ser el resultado de la falta de precisión en establecer los efectos de la suplementación con grasa sobre la esteroidogénesis y subsecuente expresión en la reproducción. El porcentaje de preñez obtenido en este trabajo (89 y 78% para el grupo tratado y testigo respectivamente) se encuentra dentro de los rangos normales del rebaño con el que se trabajó (Fleischmann *et al.*, 1995; Juri *et al.*, 1996) y se sitúa entorno a los valores esperados para la especie y la categoría (Jainudeen *et al.* (1996): 85%, De Lucas Tron (1986): 80%)

El porcentaje de parición sobre cabra servida (89% para cabras tratadas y 67% grupo testigo) y el porcentaje de parición sobre el total de cabras de cada grupo (80% y 60% para el grupo tratado y testigo respectivamente) no fueron afectados por el tratamiento. Estos resultados coinciden con los publicados por otros autores (Pinkerton *et al.*, 1991; Fleischmann *et al.*, 1995; Juri *et al.*, 1996). Las diferencias encontradas entre el porcentaje de preñez y parición y en el porcentaje de parición sobre cabra servida entre grupos no son significativas y se explican por el aborto registrado en una cabra del grupo testigo. La causa del mismo se desconoce, pero es improbable que ella estuviera asociada a los tratamientos nutricionales dado que el mismo se registró fuera del periodo de alimentación con dietas diferenciales.

Con respecto al tamaño medio de camada por cabra tratada, los valores obtenidos en el presente estudio ($1,6 \pm 1,0$ para el grupo tratado y $1,2 \pm 1,1$ el testigo) fueron similares entre grupos ($p=0,41$). Dichos valores se sitúan en torno a los publicados por Bliss *et al.* (1992) como promedio para esta especie (1,5). Sin embargo, son inferiores a los obtenidos por Goonewardene *et al.* (1997) quienes trabajando con cabras Saanen y Alpinas (ambas de origen suizo) encontraron que el tamaño de camada fue 1,76 en promedio de ambas razas y que los valores entre razas no difirieron estadísticamente. Estos autores publicaron que no existió efecto del nivel energético de la alimentación sobre el tamaño de camada cuando alimentaron cabras con dietas 10 y 20% superiores a las recomendaciones de energía del NRC.

El tamaño de camada por cabra parida obtenido en el presente estudio ($2,0 \pm 0,5$ y $2,0 \pm 0,6$ para el grupo tratado y testigo respectivamente) son similares a los observados en otro estudio en el mismo rebaño (Regueiro *et al.*, 1998) y se sitúa en torno al promedio publicado por Jainudeen *et al.* (1996) para las razas Saanen (1,8) y Anglo-Nubian (2,1) cabritos nacidos por cabra. Sin embargo, los valores registrados son superiores a los publicados por Pinkerton *et al.* (1991) quienes en un rebaño manejado adecuadamente plantean valores de 1,2 a 1,75 cabritos por cabra parida. Debido a que la mayoría de los resultados de bibliografía provienen de ensayos realizados con bovinos, el tamaño de camada pierde validez de comparación. En bovinos la utilización de grasa apuntaría a mejorar los porcentajes de concepción, más que pretender aumentar el tamaño de camada. Sería interesante plantear la posibilidad del aumento en el tamaño de camada en aquellas especies que genéticamente sean más prolíficas como es el caso de los caprinos, utilizando la suplementación con grasa inerte. Un fundamento que permite plantear esta hipótesis es el hecho de que la grasa de sobrepeso parecería aumentar la población de folículos de mediano tamaño, teóricamente disponibles para la maduración y reclutamiento durante el ciclo estral (Ryan *et al.*, 1992). Hightshoe *et al.* (1991) y Lucy *et al.* (1993) atribuyen el aumento del número de folículos de clases mayores a la inclusión de jabones de calcio más que a un efecto directo del aumento en el consumo de energía. La prolificidad registrada en este trabajo es un indicador de que la dieta base suministrada a todas las cabras fue adecuada y que en esas condiciones la adición de grasa no tuvo efecto sobre el tamaño de camada.

Los partos dobles y triples son frecuentes en esta especie (Haenlein *et al.*, 1992). La mayor proporción de tipo de parto registrado en el presente trabajo corresponde a los partos dobles. Estos tuvieron una frecuencia de 74% y 66% para el grupo tratado y testigo respectivamente, del total de partos registrados. Estos resultados coinciden con los publicados por Pinkerton *et al.* (1991). Con respecto a los partos simples y triples se observaron 13% y 17% (tratado y testigo respectivamente) para ambos tipos de partos. En el presente trabajo no se registraron partos cuádruples. Estos resultados difieren con los observados por Goonewardene *et al.* (1997). Estos autores trabajando con cabras de razas Saanen y Alpina con dos niveles de suplementación energética (10 y 20% superiores a las recomendaciones del NRC) observaron 41% de partos simples, 47% de partos dobles y 6% de partos triples y cuádruples, aunque no encontraron diferencias entre dietas. Las diferencias entre ambos trabajos podría ser debida entre otras cosas a la diferencia de categoría utilizadas.

5.3 CICLOS ESTRALES CORTOS Y CICLICIDAD OVÁRICA

La bibliografía menciona que los ciclos cortos, característicos de esta especie, ocurren con frecuencia en cabras púberes (Smith *et al.*, 1986) y en mayor proporción a principios de la estación reproductiva (Camp *et al.*, 1983). De Lucas Tron (1986) publicó que los ciclos cortos se presentan con una frecuencia de 72% al inicio de dicha estación. En el presente estudio, a pesar de que el ensayo se realizó en condiciones en las cuales los ciclos

cortos tiene mayor incidencia (animales púberes y principios de estación reproductiva), solo un animal del grupo tratado, pareció haber presentado un ciclo corto. Esta hembra manifestó celo y fue servida en dos oportunidades: la primera fue el día de detección de celo del grupo y la segunda 4 días después. Considerando que se observó una primera manifestación de celo seguida por un aumento en la concentración de progesterona (alcanzando niveles de 2,6 nmol/l en el sexto día que indicaría actividad luteal; gráfica 10), es posible asumir que ocurrió una ovulación y posterior formación de un cuerpo lúteo. Este aumento de progesterona también podría deberse a una luteinización del folículo, sin embargo, no es posible diferenciar estas situaciones ya que se carece de estudios ecográficos. Tampoco es posible determinar si quedó preñada en el primer o segundo servicio ya que la duración de la gestación en ambos casos caería dentro de l intervalo normal de duración para la especie (150 ± 2 días) (Bliss *et al.*, 1992; Pinkerton *et al.*, 1992). Estudios a nivel nacional demuestran que cuando se aplica eCG a tratamientos con progestágenos para sincronizar el celo en cabras, la incidencia de ciclos estrales cortos es mayor que cuando la gonadotropina no se aplica (Juri y Lavista, 1996; Regueiro *et al.*, 1998). Otra posibilidad que puede explicar el comportamiento observado es la existencia de "efecto macho", donde la presencia del macho tiene como consecuencia una primera no siempre con signos externos de celo y de mala calidad, seguida por un ciclo luteal corto de 3 a 5 días presentándose a continuación una segunda ovulación de buena calidad. Esta segunda ovulación es más fértil que la primera (92% vs. 40%) (Mateos, 1985). Lo que se descarta en este trabajo es la posible influencia de la suplementación con grasa sobre la incidencia de ciclos estrales cortos.

De los dos animales, uno de cada grupo, que no manifestaron celo durante el ensayo se tiene información de los niveles de progesterona (gráficas 9a y 9b). Ambas presentaron niveles bajos no compatibles con una fase luteal durante el primer mes posterior al retiro de las esponjas, por lo que se descartan errores en la detección de celo u ovulaciones sin manifestación del mismo. La razón de la ausencia de observación de celo es que ambas se encontraban en anestro sin actividad ovárica. Ambas cabras ciclaron, presentaron dos o tres fases lúteas de duración normal, en mayo-junio para luego volver a su estado anterior.

De las cuatro cabras que manifestaron celo fueron servidas y no parieron una aborto y se cuenta con información sobre los niveles de progesterona de dos cabras pertenecientes al grupo testigo. Una de estas cabras manifestó regularmente ciclos estrales (siete, gráfica 9c) durante todo el ensayo. Fue servida al celo manifiesto, en los primeros días de retiradas las esponjas, sin embargo no fue detectado en celo 21 días después. La razón por la cual esta cabra no quedó preñada se desconoce, si embargo se debe tener en cuenta que fue servida una sola vez ya que a los 21 días no fue detectada en celo. El macho utilizado en este servicio fue también utilizado para dar servicio a otras hembras y no presentó problemas de fertilidad. Tampoco es posible saber si la ausencia de repetición de celo se debe a una ovulación sin estro o a un error en la detección al segundo servicio. La otra cabra que fue servida y no concibió presentó una elevación de los niveles de progesterona (gráfica 4d) que

indicarian actividad luteal (5,3 nmol/l) al sexto día de la detección de celo. El nivel de progesterona descendió gradualmente a partir del día 8, indicando la presencia de una fase lútea corta, y se mantuvo bajo (menos de 1 nmol/l de progesterona) hasta los 44 días de la detección de celo. A mediados de mayo inicia su actividad ovárica con una fase lútea corta (5,9 nmol/l) seguida de tres fases lúteas de duración normal y a principio de agosto deja de presentar actividad ovárica, medida a través de los niveles de progesterona.

En resumen, considerando los resultados de las cuatro cabras (dos que no manifestaron celo y dos que fueron servidas no parieron) podríamos decir que solo una manifestó una actividad cíclica regular a lo largo del ensayo (principios de agosto), lo que demuestra que éste animal presentó actividad cíclica fuera de la estación reproductiva. Las otras tres mostraron actividad luteal en los meses de mayo a julio, correspondientes a la estación reproductiva para esta latitud, pero en forma tardía respecto resto de los animales del ensayo. Laborde *et al.* (1990) publicaron que para nuestras condiciones la actividad sexual comienza a finales del verano hasta el inicio del invierno, lo que difiere en cierta medida con los resultados mencionados anteriormente.

La inducción del estro con ovulación consiste en aplicar tratamientos a las cabras durante el anestro. El uso de progesterona u otras hormonas de acción similar (progestágenos) favorece la manifestación del estro siempre que se apliquen gonadotropinas o el factor liberador de GnRH. Con los resultados obtenidos en las cabras que presentaron celo, fueron servidas y no parieron se puede asumir que el tratamiento de sincronización con progestágenos sin gonadotropinas no tuvo un efecto de inducción de la ciclicidad.

Cabe destacar que en la discusión antes realizada no se relaciona al efecto de dietas diferenciales, ya que los resultados obtenidos son puntuales y se carece de otro tipo de datos para apoyar la discusión planteada (por ejemplo ultrasonografía).

5.4 NIVELES DE COLESTEROL Y PROGESTERONA

Los resultados obtenidos demuestran que la suplementación con grasa de sobrepaso en cabras lecheras peripuberales produjo un aumento en la concentración de colesterol en suero en todas la muestras analizadas. Este incremento en colesterol observado coincide con trabajos previos realizados en vacas lecheras por Hightshoe *et al.* (1991), Ryan *et al.* (1992), Spicer *et al.* (1993), Hawkins *et al.* (1995), Son *et al.* (1996) y Moallem *et al.* (1997). Todos ellos constataron que la grasa de sobrepaso aumentó los niveles de colesterol, independientemente de la fuente de lípidos utilizada. En contraposición, Schneider *et al.* (1988) y Lucy *et al.* (1993), no encontraron efecto de la suplementación grasa sobre la concentración de colesterol en suero de vacas lecheras. El aumento de los niveles de colesterol es un reflejo del incremento de los precursores para su síntesis (Talavera *et al.*, 1984).

Por su parte, la concentración de progesterona no se vio afectada por adición de grasa suplementaria a la dieta, a pesar del aumento de los niveles de su precursor, el colesterol. La concentración media de progesterona fue superior para el grupo testigo o grupo tratado en distintos momentos durante el todo el ensayo (gráfica 6). Considerando únicamente el periodo de tratamiento, el cual abarcó los 23 primeros días de gestación, se observa que aproximadamente 60% de los resultados no presentan diferencias significativas en la concentración media de progesterona. Sin embargo, la proporción restante presentó diferencias significativas a favor del grupo testigo. La concentración media de progesterona del grupo testigo tendió a ser mayor durante el periodo de suplementación lipídica. Por otra parte, se presentaron diferencias significativas puntuales en gestación media a favor del grupo tratado, y en el último tercio de la misma a favor del grupo testigo, donde no existen efectos directos de la suplementación con grasa. El hecho de que estas diferencias se presentaran con igual magnitud estadística dentro y fuera del periodo de tratamiento quitan trascendencia al posible efecto directo o residual de la suplementación lipídica sobre los niveles de progesterona.

Estos resultados no coinciden con parte de los trabajos publicados en el tema ni sustentan la hipótesis planteada. Efectos de la suplementación con grasa sobre el aumento de la concentración de progesterona en suero fueron publicados por Hightshoe *et al.* (1991), Lucy *et al.* (1993) y Spicer *et al.* (1993). La discrepancia entre nuestro trabajo y los trabajos mencionados puede deberse a los diferentes modelos experimentales empleados. Nosotros utilizamos cabras peripuberales mientras que los otros investigadores utilizaron vacas lecheras en lactancia temprana o vacas de carne post parto. Sin embargo, otros autores como Sklan *et al.* (1994) y Moallem *et al.* (1997) trabajando con vacas lecheras en el post-parto, no observaron efectos en la concentración sérica de progesterona en animales que fueron suplementados con grasa de sobrepeso. Mientras que Ryan *et al.* (1992) y Hawkins *et al.* (1995) trabajando con vaquillonas de carne y Talavera *et al.* (1985) trabajando con vaquillonas de leche, observaron un incremento en los niveles de progesterona en el grupo suplementado con grasa. Por su parte Son *et al.* (1996) trabajando con vacas lecheras no encontraron diferencias significativas entre tratamientos, aunque observaron una tendencia al aumento de la progesterona en el grupo suplementado con grasa inerte. Otros factores que podrían explicar las discrepancias serían el tipo de grasa utilizada, la tasa de inclusión, y el periodo de suplementación.

Los resultados de la concentración de progesterona del presente estudio no evidenciaron un efecto directo del aumento de precursores para su síntesis (colesterol). Como se mencionó anteriormente el colesterol en suero aumentó pero este aumento no se vio reflejado en un aumento de los niveles de progesterona. Hightshoe *et al.* (1991) afirman que, si bien la relación entre colesterol y progesterona ha sido sugerida por muchos investigadores, las evidencias son insuficientes para sustentar una *relación directa de causa-efecto*. Hawkins *et al.* (1995) y Oldick *et al.* (1997) concuerdan con dicha aseveración.

Se han observado resultados contradictorios en el efecto de la suplementación con grasa de sobrepaso sobre la concentración de colesterol y ésta sobre la de progesterona. En rasgos generales, cuando la hipercolesterolemia se logró por el incremento en el consumo de lípidos, la concentración de progesterona en suero periférico fue incrementada (Highshoe *et al.*, 1991; Spicer *et al.*, 1993; Hawkins *et al.*, 1995). Por otra parte, Lammoglia *et al.* (1997a) no observaron efectos de la suplementación con dietas con alto contenido en lípidos en la concentración en sangre de colesterol ni en la concentración periférica de progesterona y estrógenos. Sin embargo, encontraron un incremento en las concentraciones de dichas hormonas en fluido folicular para vacas alimentadas con lípidos, sugiriendo que dicho aumento es independiente de la concentración de colesterol en sangre.

Con los antecedentes descritos se plantea que la suplementación con grasa está afectando el balance nutricional y éste a su vez podría estar condicionando los resultados obtenidos en el presente estudio. Esta afirmación se basa en que en nuestro trabajo los dos grupos de tratamiento recibieron una alimentación base que cubría los requerimientos de la etapa fisiológica considerada, y es posible que la adición de grasa incrementara el aporte energético por encima de dichos requerimientos y aportara precursores para la biosíntesis de progesterona. El colesterol en plasma no parece haber sido el factor limitante para la síntesis de progesterona. En esta situación podrían ser los mecanismos de control de la esteroidogénesis los que cobrarán importancia y no el incremento de precursores esteroidogénicos. Las enzimas esteroidogénicas y la cantidad de sustrato disponible se encuentran entre los múltiples factores que regulan la síntesis luteal y la secreción de progesterona (Hawkins *et al.*, 1995).

Con respecto a los mecanismos de control de la esteroidogénesis, se observó que en situaciones de subnutrición la suplementación con grasa mejora el balance energético, lo que redundaría en un aumento de IGF-I, la cual actúa estimulando la síntesis de progesterona o por un aumento en la disponibilidad de precursores (Schillo, 1992; Lucy *et al.*, 1992; Ryan *et al.*, 1992; Spicer *et al.*, 1993; Tatcher *et al.*, 1996; Thomas *et al.*, 1996; Oldick *et al.*, 1997). Asimismo, en situaciones de subnutrición se ve alterada la secreción de LH, a través de una reducción en la liberación de GnRH como consecuencia de la disminución de nutrientes en plasma, reduciéndose la esteroidogénesis (Highshoe *et al.*, 1991; Schillo, 1992; Sklan *et al.*, 1992). En condiciones de balance energético negativo (esta situación podría ser el caso de vacas en lactación temprana) se observa que la concentración de IGF-I se ve reducida (Schillo, 1992). En dicho caso, la inclusión de grasa de sobrepaso aumentaría la esteroidogénesis a través del aumento de colesterol como precursor de esteroides, por un efecto *per se* de las grasas dietarias, sin revertir necesariamente la condición de balance energético negativo (Lucy *et al.*, 1992; Hawkins *et al.*, 1995).

Por otro lado, en situaciones donde existe sobre alimentación también la esteroidogénesis se ve afectada por hormonas del metabolismo general, como es el caso de la leptina. Esta hormona, sintetizada por el tejido adiposo, actúa a nivel de hipotálamo sobre

los centros de regulación del consumo y a nivel de tejidos esteroideogénicos ováricos inhibiendo directamente la biosíntesis de progesterona. (Spicer *et al.*, 1998)

Si bien las diferencias en la concentración de progesterona entre tratamientos en nuestro trabajo no son claras, se observó que el grupo testigo tendió a presentar mayor concentración de dicha hormona. En un intento de discutir acerca de los posibles factores que expliquen dicha tendencia se plantea a la leptina como posible responsable, sin embargo esta hormona no fue medida en el presente estudio, pero, resultados obtenidos por Spicer *et al.* (1998) sugieren que el aumento de esta hormona inhibe la producción de progesterona por las células de la teca.

La leptina está correlacionada positivamente con la cantidad de tejido adiposo e interviene en el control del sistema reproductivo (García-Mayor *et al.*, 1997). En el humano (Haffner *et al.*, 1997) y en los bovinos (Spicer *et al.*, 1998) la leptina tendría un efecto detrimental sobre la esteroidogénesis gonadal. La leptina también tiene influencia en el desencadenamiento de la pubertad, durante la cual tendría un rol permisivo, sugiriendo que existiría un efecto umbral de la hormona (García-Mayor *et al.*, 1997; Matkovic *et al.*, 1997). Es posible especular, que en animales correctamente alimentados, como era el caso en nuestro trabajo, la adición de grasa a la dieta podría elevar los niveles mínimos de leptina requeridos para desencadenar la pubertad a valores por encima del umbral y estos pudieran afectar negativamente la biosíntesis de progesterona ovárica. Si la leptina estuvo involucrada en la disminución del consumo de forraje en el grupo suplementado es una pregunta que nuestro trabajo no puede contestar, pero es conocido el efecto negativo de la leptina sobre el consumo (Nossuli *et al.*, 1996).

6. CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos en el presente trabajo demuestran que la suplementación con 5% de sebo bovino (con adición de carbonato de calcio) en cabras peripuberales no tuvo efecto en la evolución de peso vivo, ni en la ganancia diaria de peso o en el consumo de concentrado ($p > 0,1$), aunque por apreciación visual se constató que el grupo tratado consumió menos cantidad de heno de alfalfa. Asimismo, la suplementación con grasa inerte no afectó las variables reproductivas estudiadas: porcentaje de celo, porcentaje de preñez, porcentaje de parición sobre cabras servidas y sobre cabras tratadas, tamaño de camada y tipo de parto ($p > 0,1$).

La suplementación con grasa inerte incrementó significativamente ($p < 0,05$) la concentración de colesterol en plasma en todas muestras analizadas (periodo comprendido desde el día 18 de iniciado el tratamiento diferencial hasta el día 28). Durante el periodo de tratamiento nutricional diferencial el grupo testigo presentó una mayor ($p < 0,1$) concentración media de progesterona con respecto al grupo suplementado con 5% de sebo. Este patrón se modificó luego de finalizado el periodo de tratamiento nutricional. En el día 72 (desde el servicio) la concentración media de progesterona fue mayor ($p = 0,03$) para el grupo suplementado con sebo evidenciando que no existió efecto residual, mientras que en los días 107 y 121 la concentración de progesterona fue mayor en el grupo testigo ($p = 0,04$ y $p = 0,02$ respectivamente).

La información que surge del presente estudio no permite establecer una relación directa entre colesterol, progesterona y las variables reproductivas estudiadas. Se requiere profundizar en esta línea de investigación, programando ensayos posteriores que deberían estar orientados hacia el estudio de los mecanismos de control de la esteroidogénesis, sugiriéndose la cuantificación de la hormona leptina que interviene en el control del consumo a través de las reservas lipídicas y directamente en el control de la reproducción. Así también, se sugiere profundizar en el estudio de la utilización de otros nutrientes de sobrepeso, como es el caso de las proteínas protegidas, sobre las respuestas productivas y reproductivas en animales en crecimiento.

7. RESUMEN

El objetivo del presente trabajo fue comparar el comportamiento reproductivo, peso, consumo y concentración plasmática de colesterol y progesterona en cabras peripuberales alimentadas con dos dietas conteniendo 0 y 5% de sebo bovino adicional. Con este fin se utilizaron cabras de las razas Saanen, Anglo Nubian, Línea Saanen y Línea Anglo Nubian, las cuales fueron asignadas al azar teniendo en cuenta la estratificación de pesos a dos grupos: Grupo testigo ($n=10$), estos animales recibieron una ración balanceada y heno de alfalfa a voluntad, y Grupo tratado ($n=10$), estos animales consumían la misma dieta que el grupo testigo y sebo bovino al 5% y carbonato de calcio 0,00075 % (en base fresca del total de la ración).

El ensayo se realizó en otoño de 1997, en la Estación Experimental INIA Las Brujas, ubicada en el Departamento de Canelones. El periodo de alimentación diferencial abarcó desde el 21 de marzo al 2 de mayo, lo que corresponde a un total de 42 días. El comienzo del tratamiento coincidió con el inicio de la sincronización de celos realizado con esponjas intravaginales conteniendo progestágenos, y la finalización fue aproximadamente a los 23 días de gestación y el mismo valor en días para aquellas cabras no gestantes a partir de la detección de celo del lote. Todas las cabras que manifestaron celo fueron servidas con monta natural.

El consumo de suplemento no difirió entre tratamientos para todo el periodo ($p>0,1$). Por apreciación visual se constató que el grupo tratado con grasa suplementaria consumió una menor cantidad de heno de alfalfa. No se observaron diferencias significativas ($p>0,1$) en la ganancia diaria de peso ni en la evolución del peso vivo entre pesadas consecutivas para ambos tratamientos. La suplementación con grasa de sobrepeso no modificó ($p>0,1$) ninguna de las variables reproductivas estudiadas (porcentaje de celo, porcentaje de preñez, porcentaje de parición sobre cabras servidas y sobre cabras tratadas, tamaño de camada y tipo de parto).

La concentración de colesterol en plasma fue superior en el grupo tratado que en el testigo ($p<0,05$) en todas las muestras analizadas. La concentración media de progesterona en el periodo de tratamiento nutricional diferencial de cabras gestantes del grupo testigo fue superior a la del grupo suplementado con 5% de sebo ($p<0,05$). Este patrón se modificó luego de finalizado el periodo de tratamiento nutricional. En el día 72 la concentración media de progesterona fue mayor ($p=0,03$) para el grupo suplementado con sebo evidenciando que no existió efecto residual, mientras que en los días 107 y 121 la concentración de progesterona fue mayor en el grupo testigo ($p=0,04$ y $p=0,02$ respectivamente).

Con los resultados obtenidos en el presente estudio no se puede establecer una relación directa entre colesterol, progesterona y reproducción. En las condiciones en que se trabajó, la adición de 5% de sebo bovino produjo una hipercolesterolemia la cual no se tradujo en un esperado aumento de la concentración de progesterona. Asimismo la suplementación lipídica tuvo un efecto detrimental en la concentración de progesterona en el periodo de tratamiento, sin embargo no repercutió en las variables reproductivas estudiadas.

8. SUMMARY

Twenty peripuberal goats (Saanen, Anglo Nubian breeds and cross breeds) (average body weight: $29,0 \pm 4,6$ kg) were used to determinate the influence of supplementation with bovine tallow on body weight changes, body weight gain, ration intake, reproductive characteristics, concentrations of cholesterol and progesterone in serum on the reproductive season (beginning in march). Goats were assigned in two equilibrated body weight groups: Control group (n=10) these animals received a control diet; containing balanced ration, alfalfa hay *ad libitum* consumed and Supplemented group (n=10) these animals were supplemented with tallow (5% of tallow and 0,0075% Fresh Matter basis of calcium carbonate, added to the control diet). Goats were not fed individually.

The differential feeding started with oestrus synchronisation treatment (using intravaginal sponge containing 60 mg of progesterone medroxy acetate). The sponges remain 16 d. Mating was by natural mounting. Total length of the dietary treatment was 42 d. Blood collection began the day of first observed estrous and it was in a frequency of two days into the treatment period and continue weekly until parturition or 142 d for those goats that were not pregnant. Concentrations of cholesterol were analysed into the first 6 samples and progesterone concentrations were determined until the last blood sample.

Ration intake was similar between treatments but the supplemented group tended to have less alfalfa hay consumption (visual observation). The body weight change and body weight gain were similar between treatments. Percentage of oestrous, pregnancy, parturition for mated and treated goats, litter size and percentage of single, double and triple delivery were similar between treatments.

Goats supplemented with tallow had higher ($P < 0,05$) mean cholesterol in serum than those receiving control diet in all samples (10 first d after oestrous). Nevertheless, concentrations of progesterone were higher ($P < 0,1$) for pregnant goats fed with control diet into the treatment period. After treatment finished, goats fed with supplemental tallow had higher progesterone mean at 72 d ($P = 0,03$) and those fed with control diet had higher progesterone mean at 107 d ($P = 0,04$) and 121 d ($P = 0,02$) of mating.

Feeding supplemental tallow in peripuberal goats produced an increase in blood cholesterol but this did not increase blood progesterone or improved reproductive variables.

9. BIBLIOGRAFIA

- BAI Y., ZHANG S., KIM, K.; LEE J., KIM K. 1996. Obese Gene Expression Alters the Ability 30A5 Preadipocytes to Respond to Lipogenic Hormones. *Journal of Biological Chemistry* 271(24)13939-13942.
<http://graninfo.biochem.purdue.edu/kim.htm>
- BARR, V; MALIDE, D; ZARNOWSKI, M; TAYLOR, S; CUSHMAN, S. 1997. Insulin Stimulates Both Leptin Secretion and Production by Rat White Adipose Tissue. *Endocrinology* 138: 4463-4472.
- BLISS, E. 1992. *Extension Goat Handbook*. Reproductive management
<http://agweb.tamu.edu/sanangelo/ded/goat/handbook/REPRODUC.htm>
- BYERS, F, SCHELLING, G. 1988. Los lípidos en la nutrición de los rumiantes. In *El Rumiante. Fisiología Digestiva y Nutrición*. Church, C. España. Editorial Acriva, S.A. pg 339-357.
- CAMP, J, WILDT, D, HOWARD, P, STUART, L, CHAKRABORTY, P. 1983. Ovarian activity during normal and abnormal length estrous cycles in the goat. *Biology of Reproduction* 28:673-681. <http://biolreprod.org>
- CLARKE, L, BUSS, D, JUNIPER, D, LOMAX, M, SYMONDS, M. 1997. Adipose tissue development during early postnatal life in ewe-reared lambs.
<http://physiology.cup.cam.uk/Eph/Papers/1997/82p6/1645/1645>
- COLE, H; CUPPS, P. 1980. *Reproduction in domestic animals. Gonadal hormones and uterine factors*. 3ra. edición. New York, USA. Academic Press, INC. pp 79-117.
- COPPOCK, C. E; WILKS, D. L. 1991. Supplemental fat in high-energy rations for lactating cows: Effects on intake, digestion, milk yield and composition. *Journal Animal Science*. 69:3826-3837.
- CHAMPE, P; RICHARD, H. 1996. Metabolismo do colesterol e esteroides. In *Bioquímica ilustrada*. Champe, P; Richard, H. Brasil. Artes Médicas. pp 211-234.
- CHAN, S. C; HUMER, J. T; THEURER, C. B; WU, Z; CHEN, K. H; SIMAS, J. M. 1997. Effects of supplemental fat and protein source on ruminal fermentation and nutrient flow to the duodenum in dairy cows. *Journal Dairy Science* 80: 152-159.

- CHILLARD, Y; VACELET, J. M; DUR D, BAUCHART, D. 1991. Portal-drained viscera (PDV) and hepatic balance of energy metabolites in high-yielding cows. Effects of a fat supplement on PDV rates. INRA. Association Française de Nutrition, October.
- DE LUCAS TRON, J. 1986. Reproducción. In Producción de caprinos. Arbiza, S. Mejico. A.G.T. editor, S.A. pg 275-289.
- EDQVIST, L-E. 1995. Fundamentals of veterinary reproductive endocrinology. Seminario de actualización en endocrinología de la reproducción. Montevideo. Facultad de Agronomía. 118p.
- ELLIOTT, J. P; DRACLEY, J. K; ALDRICH, C. G; MERCHEN, N. R. 1997. Effects of saturation and esterification of fat sources on site and extent of digestion in steers: Ruminal fermentation and digestion of organic matter, fiber and nitrogen. *Journal Animal Science* 75: 2803-2812.
- FLEISCHMAN, R; GARESE J. A. 1995. Comparación de dos métodos de sincronización de celos en cabras: aspectos biológicos y económicos. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay, Facultad de Agronomía. 69p.
- FRIZ, T. A, CONTOIS, D. F, NARR, M. M, REXROAD, JR C. E, FRITZ, M. A. 1993. Effects of substrate supplementation with hydroxycholesterol analogues and serum lipoproteins on ovine luteal cell progesterone secretion *in vitro*: demonstration of prostaglandin F_{2α} luteolytic actions in a defined model system. *Journal of Reproduction and Fertility* 97:57-63.
- GAGLIOSTRO, G. A., Suplementación de la vaca lechera con nutrientes resistentes a la degradación ruminal. Curso Internacional de Producción Lechera (18°), V. 2, Nutrición Animal, Santa Fe, INTA Rafaela, Argentina 1998.
- GAGLIOSTRO, G. A., CHILLIARD, Y. 1992. Utilización de lípidos protegidos en la nutrición de vacas lecheras I. Efecto sobre la producción y la composición de la leche y sobre la ingestión de materia seca y energía. *Rev. Arg. Prod. Anim.* 12 (1):1-15.
- GARCIA-MAYOR, R; ANDRADE, M; RIOS, M; LAGE, M; DIEGUEZ, C; CASANUEVA, F. 1997. Serum Leptin Levels in Normal Children: Relationship to Age, Gender, Body Mass Index, Pituitary-Gonadal Hormones, and Pubertal Stage. *The Journal of Clinical Endocrinology & Metabolism* 82: 2849-2855.

- GOONEWARDENE, L, WHITMORE, W; JAEGER, S, BORCHERT, T; OKINE, E, SHMAWY, O; EMOND, S. 1997. Effect of Maintenance Diet Prebreeding on Subsequent Reproduction By Artificial Insemination in Alpine and Saanen Goats. <http://itsd-s3.agric.gov.ab.ca/research/researchupdate/97sheep12.html>
- GORE-LANGSTON, R; ARMSTRONG, D. 1994. Follicular steroidogenesis and its control. In *The physiology of reproduction*. Knobil, E; Neill J. U.S.A. Raven Press, Ltd. V. 1, pp 571- 627.
- GRANT, R; KUBIK, D. 1996. Supplemental fat for high producing dairy cows. University of Nebraska, Institute of Agriculture and Natural Resources. <http://ianrwww.unl.UBS/DAIRY/g961.htm>. Marti Remington, electronic publications editor: agcm042@unlvm.unl.edu.
- HAENLEIN, G. 1992. All about goats. Extension Goat Handbook. http://www.inform.umd.edu/EdRes/Topic/AgrEnv/ndd/goat/ALL_ABOUT_GOATS.html
- HAFEZ, E. 1993. Reproducción, hormonas y factores de crecimiento. In *Reproducción e inseminación artificial en animales*. Hafez . Mejiro. Interamericana-McGraw-Hill. pp 55-88.
- HAFFNER, S.; MIETTINEN, H.; KARHAPAA, P.; MYKKÄNEN, L.; LAAKSO, M. 1997. Leptin Concentrations, Sex Hormones, and Cortisol in Nondiabetic Men. *The Journal of Clinical Endocrinology & Metabolism* 82: 1807-1809.
- HAWKINS, D. E; NISWENDER, K. D; OSS, G. M; MOELLER, C. L; ODDE, K. G; SAWYER, H. R; NISWENDER, G. D. 1995. An increase in serum lipids increases luteal lipid content an alters the disappearance rate of progesterone in cows. *Journal Animal Science*. 73:541-545.
- HENRICKS, D. 1991. Biochemistry and physiology of the gonadal hormones. In *Reproducción in domestic animals*. Cupps, P. pp 81-118.
- HIGHTSHOE, R. B, COCHRAN, R. C, CORAH, L. R, KIRACOFE, G. H, HARMON D. L, PERRY, R. C. 1991. Effects of calcium soaps of fatty acids on postpartum reproductive function in beef cows. *Journal Animal Science* 69:4097-4103.
- HUSSAIN, Q; HAVREVOLL, O; EIK, L. O; ROPSTAD, E. 1996. Effects of energy intake on plasma glucose, non-esterified fatty acids an acetoacetate concentration in pregnant goats. *Small Ruminant Research* 21:89-96.

- JAINUDEEN, M; HAFEZ, E. 1996. Ovejas y cabras. In Reproducción e inseminación artificial en animales. Hafez. Mejico. Interamericana-McGraw-Hill. pp 311-322
- JOHNSON, M; EVERITT, B. 1988. Essential reproduction. The sex steroids. 3ra. edición. Oxford, UK. Blackwell scientific publications. pp 35-49
- JOHNSON, R, LINN, J. 1992. Fat quality control for dairy rations. http://www.inform.umd.edu/EdRes/topic/AgrEnv/ndd/feeding/FAT_QUALITY_CONTROL_FOR_DAIRY_RATIONS.html.
- JURI, A; LAVISTA, J. 199. Efecto del uso de la eCG en los parámetros reproductivos en la sincronización de celos con MAP en cabras lecheras. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay, Facultad de Agronomía. 60p.
- KADZERE, C. T; GUMBODETE, M. 1996. Nutrient utilization by sheep fed tallow-enriched diets with varying levels of dietary monocalcium phosphate. Small Ruminant Research 23: 99-102.
- KADZERE, C. T; LLEWELYN, C. A; CHIVAND I, E. 1996. Plasma progesterone, calcium, magnesium and zinc concentrations from oestrus synchronization to weaning in indigenous goats in Zimbabwe. Small Ruminant Research 24: 21-26.
- KEELE, J. W; ROFFLER, R. E; BEYERS, K. Z. 1989. Ruminal metabolism in nonlactating cows fed whole cotton seed or extruded soybeans. Journal Animal Science. 67:1612-1622.
- KEISLER, D.H.1996. Nutritional Neuromodulation of Reproductive Function in Livestock. USDA. <http://es USDA.gov/new/nri/abstract96/anrepro.htm>
- LABORDE, M.; ROMANO, J. 1990. Algunos aspectos sanitarios y reproductivos de los tambos de ovinos y caprinos. In Leche ovina y caprina. Una nueva alternativa agroindustrial. III Jornadas de Producción Animal. Larrosa Borean, J; Kremer, R. Uruguay. Editorial Agropecuaria Hemisferio Sur. S.R.L. pp 101-117.
- LANTZ, K; SULIK, P. 1998. Veterinary endocrinology: Goats. <http://rockylab.com/GOATS.html>.
- LAMMOGLIA, M. A; WILLARD, S. T; HALLFORD, D. M; RANDELL R. 1997a. Effects of dietary fat on follicular development and circulating concentrations of lipids, insulin, progesterone, estradiol-17 β , 13,14-dihidro-15-keto-prostaglanin F_{2 α} , and growth hormone in estrous cyclic Brahman cows. Journal Animal Science 75:1591-1600.

- LAMMOGLIA, M.A.; BELLOWS, R.A.; GRINGS, E.E.; SHORT, R. E. 1997b Effects of dietary fat and sire breed on age at puberty of heifers. Agricultural Research Services, USDA.
http://agadsrv.msu.montana.edu/Extension/BEEF/GOV_CONF/MAL3.html
- LUCY, M. C.; SAVIO, J. D.; BADINGA, L.; DE LA SOTA, R. L.; THATCHER, W. W. 1992. Factors that affect ovarian follicular dynamics in cattle. *Journal Animal Science* 70:3615-3626.
- LUCY, M. C.; DE LA SOTA, R. L.; STAPLES, C. R.; THATCHER, W. W. 1993. Ovarian follicular populations in lactating dairy cows treated with recombinant bovine somatotropin (sometribove) or saline and fed diets differing in fat content and energy. *Journal Dairy Science* 76:1014-1027.
- MATEOS, E. 1985. Estrous synchronization and "male effect" on semana goats out of breeding season. 36 Annual Ann. Meeting of F.E.Z. Tesalouska. 57p.
- MATKOVIC, V.; ILICH, J.; SKUGOR, M.; BADENHOP, N.; GOEL, P.; CLAIRMONT, A.; KLISOVIC, D.; NAHHAS, R.; LANDOLL, J. 1997. Leptin Is Inversely Related to Age at Menarche in Human Females. *The Journal of Clinical Endocrinology & Metabolism* 82: 3239-3245.
- MOALLEM, U.; KAIM, M.; FOLMAN, Y.; SKLAN, D. 1997. Effect of calcium soaps of fatty acids and administration of somatotropin in early lactation on productive and reproductive performance of high producing dairy cows. *Dairy Science* 80:2127-2136.
- NOSSULI, A. K.; 1996. Obesity, Leptin and the brain. *The new England Journal of Medicine*. <http://www.netbox.com/cwc/medical/leptin/LEPTINI.htm>
- OLDICK, B. S.; STAPLES, C. R.; TATCHER, W. W.; GYAWU, P. J. 1997. Abomasal infusion of glucose and fat-effect on digestion, production, and ovarian and uterine functions in cows. *Dairy Science* 80:1315-1328.
- PEREZ ALBA, L. M.; DE SOUZA CABALCANTI, S.; PEREZ HERNANDEZ, M.; MARTINEZ MARIN, A.; FERNANDEZ MARIN, G. 1997. Calcium soaps of olive fatty acids in the diets of Manchega dairy ewes: effects on digestibility and production. *Journal Dairy Science* 80:3316-3324.
- PINKERTON, F.; SCARFE, D.; PINKERTON, B. 1991. Meat goat production and marketing. <http://www.luresext.edu/m01one.html>

- REGUEIRO, M; PÉREZ CLARIGET, R; GANZÁBAL, A; ABA, M; FORSBERG, M. 1998. Effect of medroxy progesterone acetate and eCG treatment on the reproductive outcome of dairy goats. *Small Rum. Res.* (aceptado)
- RYAN, D. P; SPOON, R. A; WILLIAMS, G. L. 1992. Ovarian follicular characteristics, embryo recovery, and embryo viability in heifers fed high-fat diets and treated with follicle-stimulating hormone. *Journal Animal Science* 70:3505-3513.
- SALFER, J. S; LINN, J. G; OTTERBY, D. E; HANSEN, W. P. 1995. Early lactation responses of holstein cows fed a rumen-inert fat prepartum, postpartum, or both. *Journal Dairy Science* 78:368-377.
- SAPRIZA, J. L; ECHEZARRETA, F; EVIA, G. 1990. Perspectivas de una nueva explotación pecuaria la cabra lechera. In *Leche ovina y caprina. Una nueva alternativa agroindustrial. III Jornadas de Producción Animal*. Larrosa Borean, J; Kremer, R. Uruguay. Editorial Agropecuaria Hemisferio Sur S.R.L. pp 51-56.
- SCHILLO, A. F. 1992. Effects of dietary energy on control of luteinizing hormone secretion in cattle and sheep. *Journal Animal Science* 70:1271-1282.
- SCHNEIDER, P; SKLAN, D; CHALUPA, W; KRONFELD, D. S. 1988. Feeding calcium salts of fatty acids to lactating cows. *Journal Dairy Science* 71:2143-2150.
- SCOTT, T. A; SHAVER, R. D; ZEPEDA, L; Y; ELL, B; SMITH, T. R. 1995. Effects of rumen-inert fat on lactation, reproduction, and health of high producing holstein herds. *Journal Dairy Science* 78:2435-2451.
- SKLAN, D; TINSKY, M. 1993. Production and reproduction responses by dairy cows fed varying undegradable protein coated whit rumen bypass fat. *Journal Dairy Science* 76:216-223.
- SKLAN, D; KAIM, M; MOALLEM, U; FOLMAN, Y. 1994. Effect of dietary calcium soaps on milk yield, body weight, reproductive hormones and fertility in first parity and older cows. *J. Dairy Science* 77:1652-1660.
- SMITH, M. C. 1986. The reproductive anatomy and physiology of the female goat. In *Current therapy in thoriogenology*. Morrow, D. A. U.S.A. pp 577-579.
- SON, J; LARSON, L. A. 1995. A breeding program using GnRH and PGF₂ α in lactating dairy cows fed diets differing in tallow and escape protein. <http://ianrwww.unl.edu/ianr/anisci/dairy/rpt95/tallow.htm>

- SON, J; GRANT, R. J; LARSON, L. L. 1996. Effects of tallow and escape protein on lactational and reproductive performance of dairy cows. *Journal Dairy Science* 79:822-830.
- SPICER, L. J; VERNON, R. K; TUCKER, W. B; WETTEMANN, R. P; HOGUE, J. F; ADAMS, G. D. 1993. Effects of inert fat on energy balance, plasma concentrations of hormones, and reproduction in dairy cows. *Journal Dairy Science* 76:2664-2673.
- SPICER, L.; FRANCISCO, C. 1998. Adipose Obese Gene Product, Leptin, Inhibit Bovine Ovarian Thecal Cell Steroidogenesis. *Biology of Reproduction* 58(1):207-212.
- SURESHKUMAR, P. K; JANAKIRAMAN, K. 1993. Histomorphological changes of the caprine ovary relative to the stages of the estrous cycle. *Small Ruminant Research*, 12:287-300.
- TALAVERA, F; PARK, C. S; WILLIAMS, G. L. 1985. Relationships among dietary lipid intake, serum cholesterol and ovarian function in holstein heifers. *Journal Animal Science* 60(4):1045-1051.
- TATCHER, W. W, De La SOTA, R. L; SCHMITT, E. J-P; DÍAZ, T. C; BADINGA, L; SIMMEN, F. A; STAPLES, C. R; DORST, M. 1996. Control and management of ovarian follicles in cattle to optimize fertility. *Reprod. Fertil. Dev.* 8:203-217.
- THOMAS, M. G; WILLIAMS, G. L. 1996. Metabolic hormone secretion and FSH-induced superovulatory response of beef heifers fed dietary fat supplements containing predominantly saturated or polyunsaturated fatty acids. *Theriogenology* 45:451-458.
- VILLA-GODOY, A; HUGHES, T. L; EMERY, R. S; CHAPIN, L. T; FOGWELL, R. L. J. 1988. Association between energy balance and luteal function in lactating dairy cows. *Dairy Science* 71:1063-1072.