

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA  
FACULTAD DE AGRONOMÍA

FACTORES QUE AFECTAN LA RESPUESTA A 6 DÍAS DE SUPLEMENTACIÓN  
CON LUPINO EN OVEJAS MERINO

por

Facundo Rodrigo AROZTEGUI ROSAS  
Agustín Tomás OLIVERA LIUZZI

TESIS presentada como uno  
de los requisitos para obtener  
el título de Ingeniero  
Agrónomo

MONTEVIDEO  
URUGUAY  
2012

Tesis aprobada por:

Director: -----

DMV. (PhD) Carolina Viñoles Gil

-----

Ing. Agr. (PhD) Mariana Carriquiry Fossemale

-----

DMV. (PhD) Raquel Pérez Clariget

Fecha: 21 de agosto del 2012

Autores: -----

Facundo Rodrigo Aroztegui Rosas

-----

Agustín Tomás Olivera Liuzzi

## AGRADECIMIENTOS

A la DMV (PhD) Carolina Viñoles Gil, por los datos brindados y tenaz apoyo en nuestro trabajo final.

A la Ing. Agr. (PhD) Mariana Carriquiry Fossemale, por guiarnos en el análisis de los datos.

A la DMV (PhD) Georget Banchemo, por artículos brindados.

## TABLA DE CONTENIDO

	Página
PÁGINA DE APROBACIÓN.....	II
AGRADECIMIENTOS.....	III
LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES.....	VI
1. <u>INTRODUCCIÓN</u> .....	1
2. <u>REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA</u> .....	3
2.1 SITUACIÓN ACTUAL Y PERSPECTIVAS DE LA OVINOCULTURA INTERNACIONAL Y NACIONAL.....	3
2.1.1 <u>Evolución del stock internacional y nacional</u> .....	3
2.1.2 <u>Característica de los mercados internacionales</u> .....	4
2.1.3 <u>Estrategias frente a una fase de liquidación por baja rentabilidad en el                 rubro</u> .....	5
2.2 EFICIENCIA REPRODUCTIVA.....	6
2.2.1 <u>Prolificidad</u> .....	6
2.2.1.1 Tasa ovulatoria.....	7
2.3 CARACTERÍSTICAS DE LA REPRODUCCIÓN OVINA.....	7
2.4 ESTACIONALIDAD REPRODUCTIVA.....	7
2.5 CICLO ESTRAL.....	8
2.5.1 <u>Etapas y fases del ciclo estral</u> .....	10
2.6 FOLICULOGÉNESIS.....	12
2.6.1 <u>Fases de desarrollo folicular</u> .....	13
2.6.2 <u>Ondas de desarrollo folicular</u> .....	15
2.6.2.1 Mecanismo de reclutamiento y selección.....	15
2.6.2.2. Dominancia en relación con niveles hormonales.....	16
2.6.2.3. Número de ondas.....	17
2.6.3 <u>Regulación de la cuota ovulatoria</u> .....	18
2.6.3.1 Ovulaciones múltiples.....	18
2.7 PRINCIPALES FACTORES QUE AFECTAN LA FECUNDIDAD.....	18
2.7.1 <u>Fotoperíodo</u> .....	19
2.7.2 <u>Bioestimulación</u> .....	22
2.7.3 <u>Época de encarnerada</u> .....	23
2.7.4 <u>Genética</u> .....	25
2.7.5 <u>Edad</u> .....	26
2.7.6 <u>Clima</u> .....	26
2.7.6.1 Temperatura.....	26
2.7.6.2 Precipitaciones.....	28
2.7.7 <u>Sanidad</u> .....	28

2.8 EFECTOS DE LA NUTRICIÓN.....	28
2.8.1 <u>Composición de la dieta</u> .....	31
2.8.2 <u>Sincronización del celo como herramienta para efectivizar la suplementación de corto plazo.</u> ....	33
2.9 INTERACCIÓN NUTRICIÓN EJE HIPOTÁLAMO-HIPÓFISIS- OVARIOS.....	35
2.9.1 Hormonas metabólicas y metabolitos asociados a la suplementación y regulación de la reproducción.....	36
3. <u>MATERIALES Y MÉTODOS</u> .....	40
3.1 BASE DE DATOS.....	40
3.1.1 <u>Datos extraídos.</u> ....	44
3.2 ANÁLISIS ESTADÍSTICO.....	45
4. <u>RESULTADOS</u> .....	46
5. <u>DISCUSIÓN</u> .....	53
6. <u>CONCLUSIONES</u> .....	57
7. <u>RESUMEN</u> .....	58
8. <u>SUMMARY</u> .....	59
9. <u>BIBLIOGRAFÍA</u> .....	60

## LISTA DE CUADROS E ILUSTRACIONES

Figura No.	Página
1. Esquema simplificado de las interrelaciones hormonales del eje hipotálamo-hipófisis-ovario-útero.....	9
2. Etapas y fases del ciclo estral ovino.....	11
3. Representación esquemática de las fases de desarrollo folicular.....	13
4. Modelo para explicar la ovulación múltiple en ovinos.....	18
5. Modelo foto-neuroendocrino de la regulación de la LH.....	21
6. Ubicación de las zonas experimentales.....	40
7. Representación esquemática del modelo.....	41
<b>Gráfico No.</b>	
1. Dinámica folicular en ondas y principales hormonas involucradas durante el ciclo estral de ovejas en muy buena condición corporal.....	17
2. Variación de la eficiencia ovulatoria durante el verano-otoño.....	24
3. Efecto del peso vivo sobre la fecundidad.....	29
4. Efecto del consumo de energía digestible (Mj/día) y proteína digestible (g/d) sobre el porcentaje de ovejas con ovulaciones múltiples.....	32
5. Scatter plot de experimentos.....	49
6. Efecto conjunto de la condición corporal y tipo de tratamiento sobre la tasa ovulatoria.....	50
7. Influencia de la edad sobre la tasa ovulatoria, según tratamiento.....	50

8. Scatter plot de edades.....	51
--------------------------------	----

Tabla No.

1. Característica del mercado internacional de productos ovinos.....	4
2. Duración promedio en días de las etapas del ciclo estral ovino.....	10
3. Duración de la estación de cría y anestro en las principales razas laneras en el Uruguay.....	20
4. Efecto año en el porcentaje de ovejas en celo a los primeros 17 días de encarnerada en la raza Corriedale.....	23
5. Efecto de las altas temperaturas en la eficiencia reproductiva.....	27
6. Características nutritivas del grano de lupino.....	33
7. Datos en común a todos los experimentos de los experimentos realizados.....	42
8. Variables independientes presentes (si) o ausentes (no) para cada uno de los experimentos realizados.....	42
9. Variables independientes estimadas a partir de la base de datos.....	43
10. Estadísticos LR para análisis tipo 3.....	46
11. Estadísticos LR para análisis tipo 3.....	47
12. Estimadores de los parámetros incluidos en el modelo.....	48
13. Coeficientes de correlación respecto a la variable de respuesta.....	52

## 1. INTRODUCCIÓN

La producción ovina mundial ha sufrido cambios sustanciales en los últimos años. La reducción en el stock mundial de ovinos, se ha asociado con un aumento en el porcentaje y toneladas de lana fina producida en Australia y con un mantenimiento en la producción de carne en Nueva Zelanda<sup>1</sup>. Esta situación se explica por una especialización en la producción de lana y carne de calidad, por los principales países exportadores de éstos productos. Los elevados índices de productividad y eficiencia se asocian con la selección del biotipo adecuado para cada sistema productivo, con un importante aumento en la eficiencia reproductiva y el uso de índices de selección<sup>2</sup>.

En Uruguay se están realizando esfuerzos por demostrar el impacto económico que tiene la especialización en la producción de lana y carne de calidad<sup>2</sup>. Sin embargo, el biotipo predominante en nuestros sistemas productivos es doble propósito, con una baja tasa ovulatoria (Fernández Abella, 1993) y bajos porcentajes de señalada, que limitan la eficiencia reproductiva de nuestras majadas. Además, la mayoría de los sistemas de producción ovina son extensivos, donde las fluctuaciones estacionales en la producción de forraje del campo nativo limitan el potencial genético de los animales (Casco et al., 2007).

Para revertir los bajos índices reproductivos, se han generado algunas estrategias nutricionales costo efectivas como el uso de mejoramientos forrajeros y/o la suplementación energética y proteica de corta duración antes de la encarnerada. La suplementación de corta duración fue descrita por primera vez en Australia, utilizando granos de lupino, que tienen un alto contenido energético y proteico (Oldham y Lindsay, 1984). Sin embargo, este efecto no es específico del grano de lupino, y puede lograrse con diferentes alternativas nutricionales siempre y cuando aumenten el contenido energético y proteico de la dieta. Estas herramientas han permitido aumentar la baja tasa ovulatoria utilizando diferentes razas y tipos de suplemento en un rango de 11 a 21 % (Banchero y Quintans 2005, Viñoles et al. 2009).

Se ha sugerido que ovejas en baja condición corporal (2 unidades en una escala de 1 a 5) responden mejor a una alimentación de 3 semanas de

---

<sup>1</sup> Blair, H. 2010. Com. personal.

<sup>2</sup> Montossi, F. 2009. Com. personal.

duración (efecto flushing que implica cambios dinámicos en el peso vivo; Morley et al., 1978). Sin embargo, desconocemos cual es la condición corporal recomendada para promover aumentos en la tasa ovulatoria cuando se aplica el efecto inmediato de la nutrición, que se logra con períodos cortos (4 a 7 días) de suplementación energética, y no involucra cambios en el peso vivo, ni en la condición corporal. Adicionalmente, desconocemos el impacto de los cambios dinámicos promovidos para alcanzar esa condición corporal óptima antes de administrar el suplemento, sobre la respuesta ovulatoria.

Otro factor importante es que para ser efectivos, estos tratamientos de suplementación cortos deben asociarse con protocolos de sincronización de celos, ya que el estímulo debe aplicarse en un momento específico durante la fase de crecimiento folicular. Recientemente, se ha desarrollado un modelo experimental que permite sincronizar el desarrollo folicular, y aplicar el tratamiento nutricional al momento de emergencia de la onda ovulatoria (Viñoles et al., 2010a). Esto permite sincronizar el crecimiento folicular con los mayores niveles de hormonas metabólicas que se logran al tercer día de comenzar la suplementación, para permitir la selección y ovulación de más de un folículo.

Los estudios de tasa ovulatoria tienen un inconveniente importante, y es que se necesitan grupos numerosos de animales ( $n=50$ ) para evaluar ésta variable de respuesta categórica. Esta limitante explica en parte la falta de información mencionada anteriormente. Para resolver esta falta de información, utilizamos la información generada en cinco experimentos realizados en Australia con ovejas Merino, en que se aplicó el mismo modelo experimental para evaluar la respuesta en la tasa ovulatoria a una suplementación con granos de lupino. La metodología de trabajo se basó en la realización de un meta-análisis, que es un procedimiento utilizado para mejorar los métodos tradicionales de revisión narrativa mediante acumulación sistemática de información y cuantificación de los efectos. La combinación de datos de varios estudios mediante metanálisis permite incrementar la potencia estadística, y estudiar la relación entre variables para hacer generalizables los resultados con mayor rigor que los métodos de revisión no cuantitativa.

## 2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

### 2.1 SITUACIÓN ACTUAL Y PERSPECTIVAS DE LA OVINOCULTURA INTERNACIONAL Y NACIONAL

#### 2.1.1 Evolución del stock internacional y nacional

El 60% de las existencias ovinas se concentra en 14 países, donde se destacan China, Australia y Nueva Zelanda, con 12%, 7% y 3%, respectivamente. Mientras que el stock nacional representa únicamente el 0,7% de la majada mundial (FAOSTAT 2009<sup>a</sup>, Allen 2010).

A partir de los 90`, tanto el stock nacional como el internacional han venido experimentando una liquidación casi continua, hasta el presente. La misma fue producto de sucesivas crisis económicas llevando a depreciar el valor de los productos ovinos y a un tipo de cambio desfavorable para las exportaciones de productos nacionales (Bianchi, 2007). Es a partir del año 2003 que la producción ovina se ha tornado más atractiva, al mejorar tanto los precios de la lana (Cardellino, s.f.) como de la carne (Gira, 2009) producto de una demanda retenida por baja oferta. Estas señales han tenido repercusiones en el stock, tanto de los principales productores ovinos como a nivel nacional. Es así que Australia y Nueva Zelanda experimentaron a partir del 2010, un leve aumento de las existencias ovinas, producto de una baja faena y una mayor retención de vientres jóvenes (Rees 2010, Rees 2011, White y Staines 2012). Por su parte Uruguay acompaña esta tendencia, al registrarse una reducción del 34,5% en la faena de ovinos, siendo esta más acentuada en categorías jóvenes. Cabe destacar que esta retención de vientres jóvenes a nivel nacional, no está acompañada de un incremento en la eficiencia reproductiva, explicado esto por un menor número de ovejas encarneradas en el 2010, con similares porcentajes de preñez al 2009 pero con una menor tasa mellicera (Bonino, 2010).

### 2.1.2 Característica de los mercados internacionales

Tabla No.1 Característica del mercado internacional de productos ovinos.

	<b>LANAS</b>		<b>CARNE</b>	
<b>Oferta</b>	Oligopólico		Oligopólico	
	Australia	61%	Nueva Zelanda	41%
	Unión Europea	12%	Australia	34%
	Uruguay	2,70%	Uruguay	2,40%
<b>Demanda</b>	Oligopsónico		Oligopsónico a más diversificado*	
	China	60%	Unión Europea	29%
			Medio Oriente	19%
			Estados Unidos	18%
			China	14%
			Otros	20%

\*Teniendo como base a Nueva Zelanda y Australia, los cuales abarcan conjuntamente el 75% de las exportaciones.

Fuente: elaborado en base a FAOSTAT (2009b), Red Meat Market Exports (2010), Rees (2011).

Como se observa en la tabla 1, el mercado de productos ovinos se encuentra concentrado en pocos orígenes y destinos, respectivamente.

De este se destaca:

- La fuerte participación de Australia y Nueva Zelanda en el rubro.
- La baja participación de Uruguay en los mercados de oferta.
- La elevada participación de China y la Unión Europea en la demanda de lana y carne, respectivamente.

### 2.1.3 Estrategias frente a una fase de liquidación por baja rentabilidad en el rubro

Partiendo de la fase de liquidación que atravesó la majada internacional, tanto Australia como Nueva Zelanda siguieron el camino de la especialización como medida para aumentar la rentabilidad del sector, el cual se estaba viendo amenazado por los bajos precios.

Australia, si bien experimentó una disminución del 41,5% en la producción lanera (período 1991-2010), llevo adelante un incremento en la producción de lanas finas, aumentando un 22,3% la producción de estas (AWTA, 2011).

Nueva Zelanda, si bien experimentó una caída del 35% en su stock, la exportación de carne ovina aumentó un 15% (período 1995-2009), debido a un aumento en la producción por animal y su eficiencia reproductiva.<sup>1</sup>

Por su parte, la ovinocultura nacional, se encuentra mostrando esbozos de especialización, a pesar de que la raza Corriedale (doble propósito) representa el 60% de la majada nacional y la raza Merino Australiano, únicamente el 20% (Cardelino y Mueller, 2008). A pesar de lo comentado anteriormente, se observa una orientación hacia un incremento en la producción de carne ovina, ya que casi la mitad de la faena ovina está compuesta por corderos pesados, mostrando cierto nivel de intensivismo. Por su parte, respecto a lanas se destacan la creación del Club Merino Fino y el Consorcio Regional de Innovación de Lanas Ultrafinas del Uruguay como ejemplos de especialización (Cardellino s.f., De Barbieri et al. 2007). La raza Merino Dohne, que es introducida al país en el año 2001, surge como una excelente alternativa doble propósito de lana fina (Montossi et al., 2009).

El escenario actual de la ovinocultura enfrenta diversos desafíos, como ser la recomposición del stock nacional que posibilite capitalizar los buenos valores que se han venido registrando. La oveja tiene que competir y además complementarse con otros rubros alternativos como la ganadería vacuna, forestación y agricultura. Pensamos que la ovinocultura nacional tendría que transformarse en una ovinocultura de precisión, haciendo énfasis en la eficiencia reproductiva y en la asignación de recursos alimenticios.

El desafío planteado es muy grande frente a las limitantes que enfrenta el rubro en la actualidad. Ya que tiene como base pastoril al campo natural, en suelos de baja productividad, poca protección del estado frente al abigeato, invasión de perros y ataques de jabalí. Unido a esto los altos costos para realizar mejoramientos y reservas que enfrentan los productores rurales, limitan la posibilidad de que muchos productores apuesten a intensificar la cría ovina.

## 2.2 EFICIENCIA REPRODUCTIVA

La tasa reproductiva definida como el número de descendientes viables producidos en un año por cada hembra destinada a la reproducción, puede representarse a través de la función multiplicativa (Azzarini, 1992):

TR: Fecundidad [Fertilidad x Prolificidad] x Supervivencia de los corderos.

Como se puede observar, la fecundidad (porcentaje de parición) está determinada por la fertilidad (proporción de ovejas que paren) y la prolificidad (tamaño de la camada) (Fernández Abella, 1993).

De la ecuación, el componente que presenta la mayor posibilidad de mejora es la prolificidad, ya que los componentes fertilidad y supervivencia de los corderos, tienen como límite el 100%.

### 2.2.1 Prolificidad

La prolificidad se define como el número de corderos nacidos por oveja parida. Según Azzarini (1992) esta depende de:

- el número de óvulos producidos por oveja (tasa ovulatoria).
- el número de estos óvulos que son fertilizados.
- el número de embriones y fetos que sobreviven hasta el parto.

#### 2.2.1.1 Tasa ovulatoria

Es uno de los principales componentes que determinan a la eficiencia reproductiva ya que la misma influye tanto en la prolificidad como en la fertilidad. Es definida como el número de ovocitos liberados en cada ciclo estral y determina el número potencial de corderos a nacer por oveja (Banchero et al., 2006).

### 2.3 CARACTERÍSTICAS DE LA REPRODUCCIÓN OVINA

La oveja es una especie poliestrica estacional, lo que implica la recurrencia de ciclos estrales con un intervalo de 16 a 17 días, en un determinado período del año (Bernabel et al., 2006).

### 2.4 ESTACIONALIDAD REPRODUCTIVA

La selección natural ha permitido la adaptación de los mamíferos a diferentes hábitats permitiendo que su reproducción ocurra armónicamente con las variaciones ambientales (Bronso y Heideman, 1994). Las especies de climas fríos o templados registran sus partos hacia primavera - verano con el fin de optimizar la supervivencia de sus crías (Lincoln y Short 1980, García et al. 1995a).

El principio fisiológico de esta estacionalidad está ligado íntimamente con la duración del día (fotoperíodo) que conlleva a que si el mismo no es el adecuado, la oveja se encuentra en un anestro estacional, ocurriendo una inhibición de la ovulación y la no receptividad sexual o anestro (López et al., 1993). Existen otros factores que se adicionan a la respuesta fotoperiódica y condicionan el comienzo de la ciclicidad ovárica. Dentro de los cuales podemos mencionar a la latitud geográfica, temperatura, raza, edad, nutrición y condición corporal y factores sociales como ser el efecto macho (López et al., 1993).

## 2.5 CICLO ESTRAL

La finalidad del ciclo estral es posibilitar la fecundación del óvulo, por lo que existe una sincronización entre el estro (período de receptividad sexual al macho) y la ovulación posibilitando la fecundación, de lo contrario no sería posible la misma ya que la vida del óvulo y del espermatozoide dentro del aparato reproductor de la hembra es de pocas horas (Hafez, 1993).

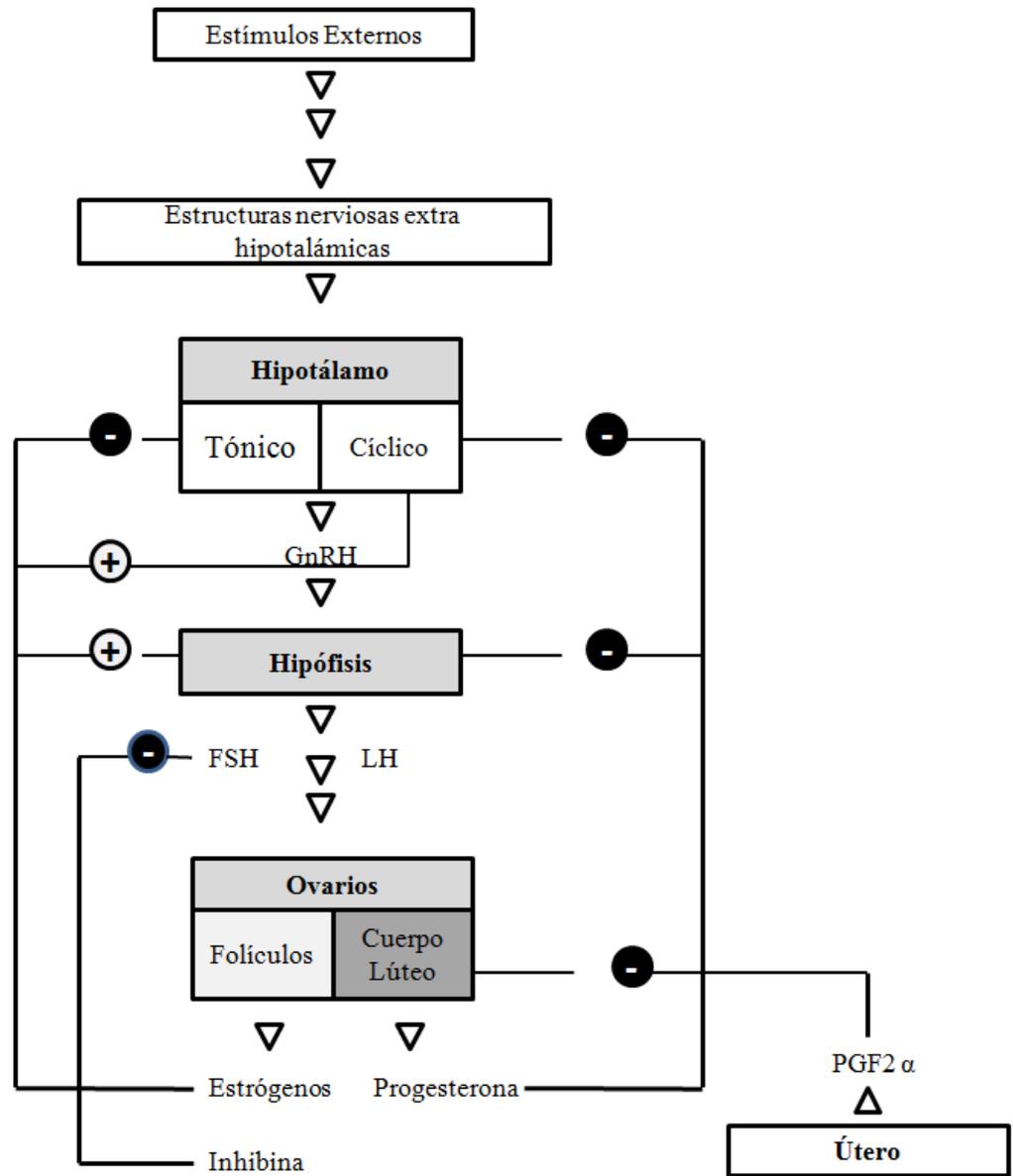
El ciclo estral es una secuencia de eventos hormonales regulado por el hipotálamo, con sus neuronas productoras de la hormona liberadora de gonadotrofinas (GnRH). La hormona GnRH es liberada en forma pulsátil a la circulación portal y de ahí a las células gonadotrofas situadas en la adenohipófisis (García et al. 1995a, Callejas 2001).

La adenohipófisis secreta gonadotrofinas hipofisarias, siendo éstas las hormonas folículo estimulante (FSH) y hormona luteinizante (LH) (Callejas, 2001). A cada pulso de GnRH le sigue un pulso de LH. Sin embargo, la liberación de FSH no sigue un patrón de secreción pulsátil (García 1995b, Schalleberger et al. 1998).

La FSH es la responsable de los procesos de crecimiento y maduración folicular, y junto a la LH estimulan la esteroidogénesis en la células granulosas y de la teca, respectivamente; mientras que la LH actúa en la maduración folicular final, y tiene como funciones producir la ovulación, formación y mantenimiento del cuerpo lúteo (Hafez, 1993).

Los ovarios son glándulas con funciones exócrinas (liberan ovocitos) y funciones endócrinas, los folículos (secretan esteroides e inhibina), el cuerpo lúteo (secreta progesterona y oxitocina) y el útero es responsable de la producción de  $F2\alpha$ .

Figura No. 1 Esquema simplificado de las interrelaciones hormonales del eje hipotálamo-hipófisis-ovario-útero.



Fuente: elaborado en base a Callejas (2001).

La GnRH de origen hipotalámico estimula la secreción de LH de la pituitaria anterior, quien induce la ovulación del folículo más grande y estimula la luteinización de los remanentes foliculares.

La inhibina es producida por las células de la granulosa del folículo e interviene en el mecanismo de regulación de la secreción de FSH, promoviendo un feed back negativo a nivel hipofisario (Callejas, 2001).

A medida que el cuerpo lúteo (CL) se desarrolla, la concentración de progesterona comienza a aumentar y permanece elevada durante la fase luteal.

Entre el día 11 a 13 del ciclo el soporte luteotrófico mínimo permite un aumento en los niveles de prostaglandina que induce la luteólisis, y consecuentemente, las concentraciones de progesterona caen (Goodman, 1994)

La luteólisis marca el inicio de la fase folicular. La disminución en los niveles de progesterona permite un aumento en la frecuencia de pulsos de LH y estimula la secreción de estradiol por el folículo ovulatorio para producir la manifestación estral y la descarga de LH (Baird y Scaramuzzi 1976, Karsch 1980).

La descarga de LH, por lo tanto, pone fin a la secreción de estradiol al inducir la ovulación y la luteinización, por lo que comienza un nuevo ciclo. Por lo tanto, los productos secretados por el CL y el folículo ovulatorio inician eventos que llevan a la destrucción de cada estructura (Viñoles, 2003).

### 2.5.1 Etapas y fases del ciclo estral

El ciclo estral se divide en cuatro etapas y dos fases; denominándose a sus etapas: proestro, estro, metaestro y diestro; mientras que sus fases son la folicular y la luteal.

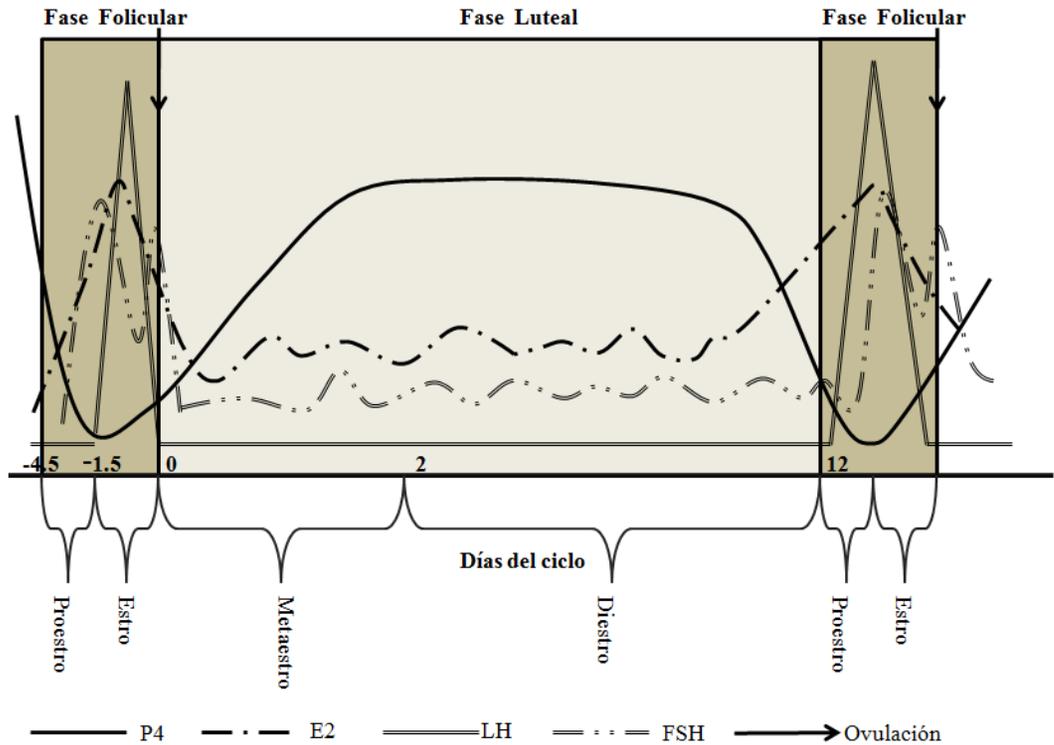
Como se observa en la tabla 2 y en la figura 2, la fase folicular comprende el proestro y el estro, mientras que la fase luteal comprende las etapas de metaestro y diestro.

Tabla No. 2 Duración promedio en días de las etapas del ciclo estral ovino.

<b>Etapas del ciclo</b>	<b>Fase Folicular</b>		<b>Fase Luteal</b>	
	Proestro	Estro	Metaestro	Diestro
<b>Duración promedio (días)</b>	2	1-1.5	2	12

Fuente: van Lier (2008).

Figura No.2 Etapas y fases del ciclo estral ovino.



Fuente: compilado de Fernández Abella (1993), García et al. (1995), Callejas (2001).

El proestro es el período de preparación para el estro, presentando una duración aproximada de 2 días (Fernández Abella, 1993). El comienzo del mismo está marcado por la regresión del cuerpo lúteo, registrándose por lo tanto una caída en los niveles de progesterona. Esto trae como consecuencia la desaparición del feed back negativo que ejercía esta hormona, registrándose mayores niveles de LH e iniciándose el crecimiento terminal de los folículos, registrándose un aumento en el tamaño folicular y en su capacidad esteroidogénicas (Salisbury y Vandemark 1964, Fernández Abella 1993).

El estro es el período en el cual la hembra es receptiva al macho. Su duración varía entre 30 a 36 horas (Fernández Abella, 1993). El estrógeno es la hormona dominante en esta etapa y al final de la misma se produce generalmente la ovulación (Salisbury y Vandemark 1964, Fernández Abella 1993, Hafez 1993). Generalmente se denomina al estro como el día cero del

ciclo, ya que es una etapa en que se manifiestan signos claros y reconocibles de comportamiento sexual.

El metaestro es el período post ovulación, presentando una duración aproximada de 2 días. Esta etapa está caracterizada por la formación del cuerpo lúteo y el incremento en la síntesis y secreción de progesterona (Fernández Abella, 1993).

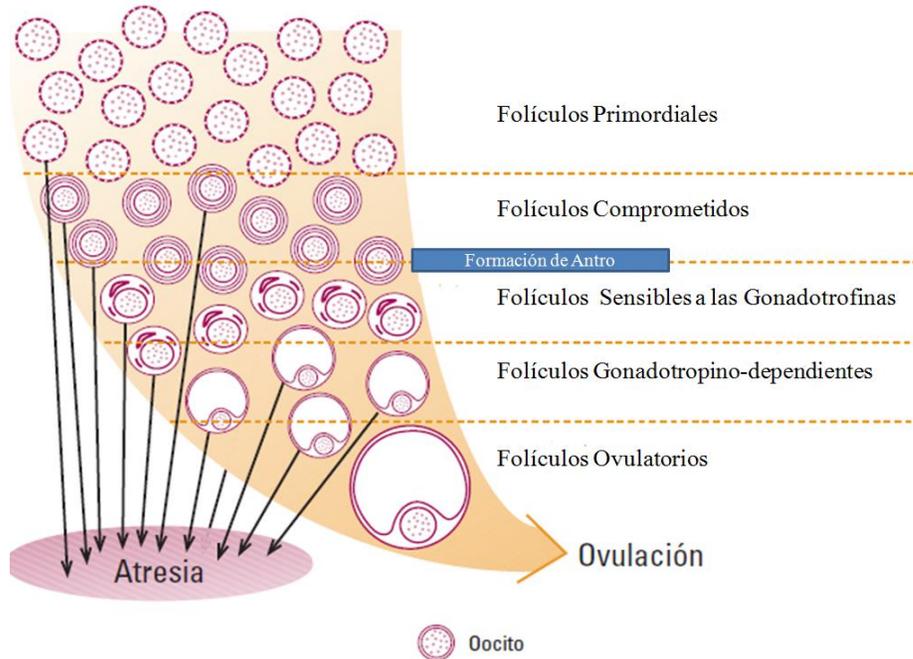
El diestro es el período de máxima función luteal siendo la etapa más larga del ciclo. La duración de la misma es de 12 días si no existe fecundación, dado que la presencia de un embrión viable induce al reconocimiento materno de la preñez y prolongará la fase luteal durante toda la gestación.

## 2.6 FOLICULOGÉNESIS

Al nacimiento todas las hembras mamíferas nacen con un stock de folículos primordiales que contienen los ovocitos primarios. Del stock inicial ocurre una pérdida a medida que las hembras se acercan a la pubertad (Callejas, 2001).

La foliculogénesis es un proceso continuo de crecimiento y desarrollo de los folículos, desde el pool de folículos primordiales hasta el estadio pre-antral y antral, culminando con la atresia y rara vez con la ovulación. Según Cahill y Mauleon (1980), la duración de este proceso es de 6 meses siendo más prolongado el período desde folículo primordial hasta la formación del antro (López et al., 1993). Para describir el crecimiento folicular (Scaramuzzi et al., 1993) desarrollaron un modelo que comprende 5 clases funcionales de folículos, basados en su dependencia y sensibilidad a las gonadotropinas como se puede observar en la figura 3.

Figura No.3 Representación esquemática de las fases de desarrollo folicular.



Fuente: modificado de Driancourt (1985).

### 2.6.1 Fases de desarrollo folicular

#### I-Folículos primordiales

Los folículos primordiales representan el stock de folículos que se irán agotando a lo largo de la vida reproductiva del animal. Sin embargo, éstos folículos no están quiescentes, sino que expresan cientos de genes que aseguran la viabilidad y capacidad de los folículos de progresar a los siguientes estadios de desarrollo (Scaramuzzi et al., 2011).

La cordera al nacer presenta un número promedio de folículos primordiales de 100.000 por ovario, pudiendo ser su cantidad superior o inferior según diversos factores esencialmente la alimentación fetal (Fernández Abella, 1993).

Aunque se desconoce exactamente qué factores estimulan el crecimiento de los folículos primordiales, se sabe que en ésta fase los folículos son independientes de las gonadotropinas hipofisarias, y que los factores de

crecimiento producidos por el ovocito (BMP15, GDF9, BMP6) regulan las funciones de las células granulosa (Reddoch et al. 1986, Eppig et al. 2002, Scaramuzzi et al. 2011).

## II- Folículos comprometidos

Los folículos que comienzan a crecer se encuentran en el punto de no retorno, lo que significa que están irreversiblemente obligados a crecer, y tendrán dos destinos: atresia u ovulación como se puede observar en la figura 3.

Los folículos comprometidos también crecen a una tasa muy lenta, teniendo esta etapa una duración de 130 días (Cahill y Mauleon, 1980).

Es en esta etapa que comienzan a aparecer receptores de FSH a nivel de la granulosa y receptores de LH a nivel de la teca (Erickson y Magoffin, 1983, Peluso et al. 1991, McNeilly et al. 1991, McNaty et al. 1992, Findlay et al. 2000).

## III-Folículos sensibles a las gonadotropinas

En esta fase se distinguen dos etapas de crecimiento. La primera o de baja tasa, con una duración aproximadamente de 30 días para crecer de 0.2 mm a 0.7 mm y la segunda con una mayor tasa de crecimiento donde los folículos crecen de 0.8 mm a 2.5 mm en tan sólo 5 días (Viñoles, 2003). Este crecimiento violento se debe a la acumulación de líquido folicular en el antro, el cual comenzó a formarse cuando el folículo presentaba un diámetro de 0.2 mm (Cahill y Mauleon, 1980). En este sentido (Scaramuzzi et al., 1999) sostienen que se comienzan a apreciar cantidades significativas de estradiol a partir que el folículo alcanza unos 0.5 mm de diámetro. Según Monget y Monniaux (1995), Poretsky et al. (1999), el factor de crecimiento insulino-símil I (IGF-I) estimula la proliferación de las células de la granulosa y actúa sinérgicamente con la hormona FSH en la diferenciación de células de la granulosa.

## IV-Folículos gonadotropino-dependientes

Para progresar a esta etapa, el folículo tiene un requerimiento absoluto en FSH y es en ésta etapa que se desarrollan los receptores de la hormona LH en las células de la granulosa (Viñoles, 2003). Si esta demanda en FSH no es cubierta el proceso de esteroidogénesis se detiene, acumulándose andrógenos dentro de los folículos y conduciendo a que éstos se atresien (Scaramuzzi y Campbell, 1990).

## V-Folículos ovulatorios

Bartlewski et al. (1999), Evans et al. (2000), sostienen que el folículo desde que es reclutado hasta que se transforma en preovulatorio, experimenta una fase muy rápida de crecimiento, aproximadamente 1 mm/día.

Para que un folículo dependiente a las gonadotrofinas pueda transformarse a uno pre-ovulatorio, no necesita de altas concentraciones de FSH pero las bajas concentraciones requeridas son críticas para asegurar la supervivencia (Campbell et al., 1999).

El número de folículos que pasan de un estadio a otro de desarrollo disminuye en cada fase, y la mayoría de los folículos se pierden en el proceso de atresia. De esta manera, el número de folículos destinados a ovular y la cuota ovulatoria son estrictamente regulados. Durante todo el proceso de desarrollo, los folículos se vuelven cada vez más sensibles a las gonadotrofinas. Los estadios de desarrollo que pueden ser modulados por las gonadotrofinas ocurren de una forma organizada y cíclica, fenómeno que se describe como 'ondas de desarrollo folicular' (Viñoles, 2003)

### 2.6.2 Ondas de desarrollo folicular

Según Driancourt et al. (2001), una onda folicular involucra el reclutamiento inicial de un grupo de folículos sensibles a las gonadotrofinas donde uno, en especies mono-ovulatorias, es seleccionado para continuar su desarrollo y transformarse en folículo dominante promoviendo durante su crecimiento la atresia de los folículos restantes del mismo grupo. Dependiendo de si ocurre o no la luteólisis, este folículo dominante ovula o se atresia, denominándose en este último caso como folículo dominante anovulatorio (Sirois y Fortune, 1988).

#### 2.6.2.1 Mecanismo de reclutamiento y selección

Cada onda de desarrollo folicular es precedida por un aumento en las concentraciones de FSH. Esto estimula el crecimiento de un grupo de folículos sensibles a las gonadotrofinas, es decir, aquellos que hayan desarrollado receptores de FSH (Buxadé, 1994) y que además presenten un tamaño mínimo de 2 mm (Tsonis et al. 1983, Buxadé 1994).

La selección consiste en que uno o varios de los folículos reclutados continúan creciendo a una mayor tasa que el resto, determinando la atresia de

los restantes. El tamaño del folículo al momento de la selección se corresponde con el grado de desarrollo en el cual aparecen receptores de LH (Buxadé, 1994). En este estadio los folículos seleccionados segregan inhibina y estradiol, lo que promueve una reducción en las concentraciones de FSH (Buxadé 1994, Souza 1998). Es así que la caída en los niveles de FSH facilita la selección y aquellos folículos seleccionados dejan de depender de la FSH y pasan a depender de la LH para alcanzar las etapas finales de la madurez (Viñoles, 2003). Este cambio en la dependencia del tipo de gonadotrofina posibilita de que el folículo seleccionado pueda sobrevivir y continuar creciendo en un ambiente con escasa cantidad de FSH (McNeilly, 1991). Es así que se ha comprobado el logro de la multiovlación gracias a aportes exógenos de FSH con la finalidad de eliminar el proceso de selección (Buxadé, 1994).

Por lo tanto, la tasa ovulatoria refleja los procesos de reclutamiento y selección. A mayor tasa de reclutamiento y menor presión de selección ocurrirá el fenómeno de co-dominancia, asociado a una mayor tasa ovulatoria (Azzarini, 1985). La FSH es la hormona reguladora del número de folículos destinados a ovular. Si bien el número de folículos reclutados es propio de cada animal y de su sensibilidad a las gonadotrofinas (Gibbson, 2000), aquellas ovejas que presenten una mayor secreción de FSH serán las que mayor tasa ovulatoria registren (Avdi, 1997).

#### 2.6.2.2. Dominancia en relación con niveles hormonales

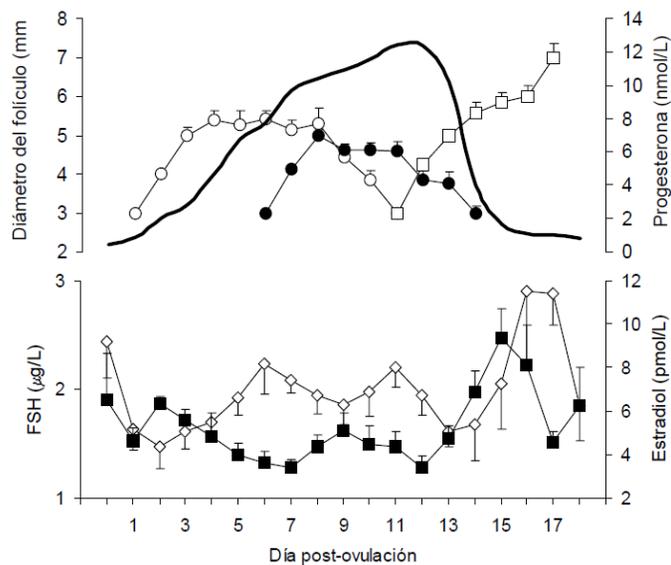
El fenómeno de dominancia es particularmente evidente durante la primera y última onda del ciclo. En ovejas mono-ovulatorias, existe un folículo que alcanza un mayor tamaño que el siguiente folículo más grande y ese folículo contiene más estradiol y una relación estradiol: progesterona más alta que los restantes folículos de la misma onda (Evans et al., 2000). Cuando el folículo más grande alcanza 4 mm de diámetro continúa creciendo a una tasa mayor y se vuelve dominante, determinando que el siguiente folículo más grande regrese. Este proceso es denominado desvío (Ginther et al., 1996).

Antes de que se inicie la desviación algunos eventos bioquímicos en el interior del folículo aseguran la futura dominancia de la estructura seleccionada (Beg y Ginther, 2006). Como se mencionó anteriormente los niveles de FSH disminuyen y el o los folículos dominantes persisten debido a que los requerimientos de FSH se reducen, lo que les permite sobrevivir a ésta situación (Buxadé, 1994). Esta adaptación a las bajas concentraciones de FSH podría explicarse por la acción del sistema IGF-I, dado que el aumento de su biodisponibilidad en el fluido folicular amplifica la acción de las gonadotrofinas (Monget y Monniaux, 1995).

### 2.6.2.3. Número de ondas

El número de ondas foliculares que se desarrollan en un ciclo de 17 días, varía de 2 a 4 (Rubianes, 2000). Esta variación ha sido asociada a las concentraciones de progesterona durante el ciclo, ya que altas concentraciones aumentan la velocidad de recambio folicular y promueven el desarrollo de un mayor número de ondas; mientras que bajas concentraciones de progesterona lo entretocen, promoviendo el desarrollo de un menor número de ondas (Rubianes et al. 1996, Viñoles et al. 2001). La condición corporal también afecta el desarrollo folicular, efecto que es independiente de los niveles de progesterona. Ovejas en baja condición corporal (2 unidades en una escala de 1 a 5) desarrollan un patrón de 2 o 3 ondas foliculares, mientras que ovejas en alta condición corporal (4 unidades) desarrollan un patrón constante de 3 ondas foliculares, lo cual se puede observar en el gráfico 1.

Gráfico No. 1 Dinámica folicular en ondas y principales hormonas involucradas durante el ciclo estral de ovejas en muy buena condición corporal.



Folículo mayor de la onda 1 ○ Folículo mayor de la onda 2 ●  
 Folículo ovulatorio □ Progesterona —  
 FSH ◇ Estradiol ■

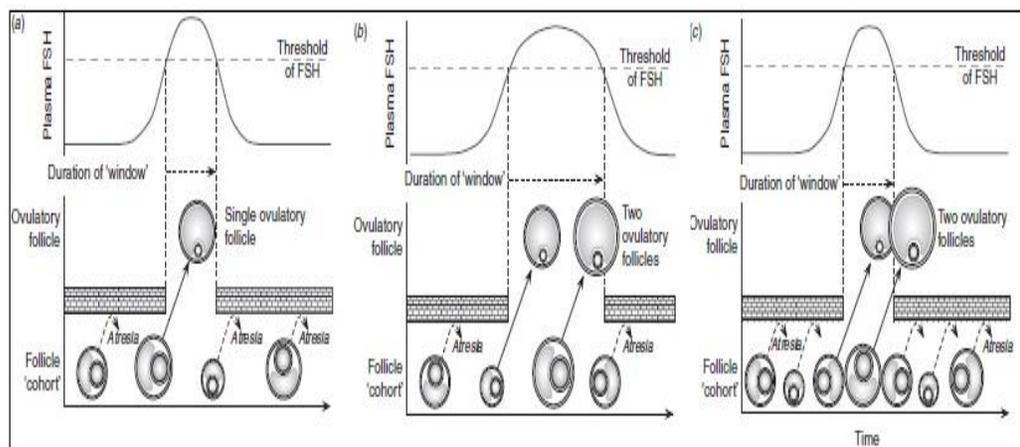
Fuente: Viñoles et al. (2002).

### 2.6.3 Regulación de la cuota ovulatoria

#### 2.6.3.1 Ovulaciones múltiples

Scaramuzzi et al. (1993) propusieron dos mecanismos para explicar la ovulación múltiple en ovinos. Uno de ellos consiste en un aumento en la disponibilidad de folículos sensibles a las gonadotrofinas, y el otro consiste en un período o ventana de reclutamiento más prolongado para que la FSH estimule esos folículos. Como se observa en la figura 4, se han descrito varios modelos que presentan los mecanismos por los cuales se explica la mayor tasa ovulatoria.

Figura No. 4 Modelo para explicar la ovulación múltiple en ovinos.



Fuente: Scaramuzzi et al. (2011).

El fenómeno de co-dominancia no solamente implica el reclutamiento de dos folículos de la última onda del ciclo, sino que es posible que ocurra la ovulación del folículo mayor de la penúltima onda en conjunto con el de la última onda del ciclo (Bartlewski et al. 1999, Viñoles et al. 2002)

## 2.7 PRINCIPALES FACTORES QUE AFECTAN LA FECUNDIDAD

La fecundidad (Fertilidad x Prolificidad) es afectada por muchos factores. Algunos intervienen en la decisión de ovular, o sea pasar de 0 a 1 ovulación, como ocurre con el fotoperíodo y el efecto macho, mientras que otros afectan la tasa ovulatoria, o sea pasar de 1 a  $> 2$ . Existe una fuerte interacción entre muchos de los factores que afectan la fecundidad, como la

combinación del genotipo con el fotoperíodo, que determinan el mejor momento para realizar la encarnerada. Dentro de los factores que afectan la tasa ovulatoria, la nutrición es uno de los más importantes.

### 2.7.1 Fotoperíodo

El fotoperíodo es el principal factor regulador de la actividad reproductiva (Thimonier et al., 1986). De esta manera, a través del monitoreo del fotoperíodo la hembra ovina recibe información del medio ambiente posibilitándole que el parto se produzca en la estación más favorable.

El ovino es un reproductor de día corto, por lo cual comienzan la estación reproductiva a medida que se acortan los días. El efecto del fotoperíodo no es debido a un valor absoluto en el mismo (sólo cualitativo), sino que el animal para responder al mismo debió verse sometido a un aumento o decrecimiento en las horas luz (Fernández Abella, 1993).

Como ya fuese mencionado, la latitud de origen de la raza como la ubicación geográfica donde se encuentre en explotación, interactúan con el fotoperíodo para definir la estación reproductiva. De este modo las razas con origen cercano al ecuador presentan una estación de cría más prolongada que aquellas de origen más nórdico. Un claro ejemplo de la primera es la raza Merino, cuyo origen se remonta a la región meridional de la Península Ibérica. A su vez, aquellos ovinos que se encuentren en regiones más cercanas al ecuador presentarán menores posibilidades de responder al fotoperíodo por la sencilla razón de que el mismo es menos marcado (Fernández Abella, 1993).

Según Legan et al. (1977), Webster y Haresign (1983), Martin y Thomas (1990), los mecanismos que están alterados a nivel racial para modificar el largo de la estación reproductiva radican en reducciones en la sensibilidad del feed back negativo de los estrógenos. Asimismo Carr et al. (1976), Wkeeler y Land (1977), sostienen que la mayor estación de cría se debe a una sensibilidad superior del estradiol para inducir el estro (menor porcentaje de celos silentes) y una elevada sensibilidad a la GnRH para lograr un prematuro inicio de la actividad ovárica.

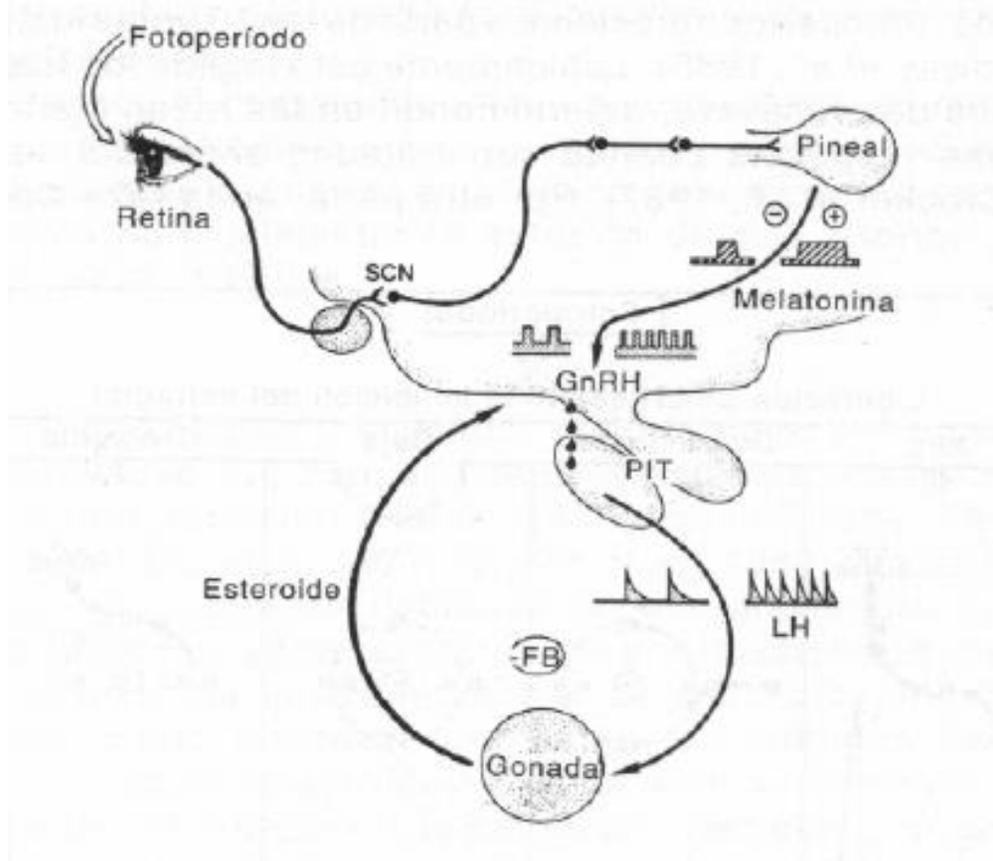
Tabla No. 3 Duración de la estación de cría y anestro en las principales razas laneras en el Uruguay.

<b>RAZA</b>	<b>Estación de cría</b>	<b>Anestro superficial</b>	<b>Anestro profundo</b>
<b>Merino - Ideal</b>	fin de nov – dic hasta junio	octubre-noviembre	agosto-septiembre
<b>Merilín</b>	fin de dic- ene hasta junio	noviembre-enero	julio-octubre
<b>Corriedale</b>	febrero hasta junio	fin de dic-enero	julio-noviembre
<b>BORREGAS</b>			
<b>Merino - Ideal</b>	fin de dic- ene hasta junio	noviembre- diciembre	julio-octubre
<b>Merilín</b>	febrero hasta junio	fin noviembre-enero	julio-noviembre
<b>Corriedale</b>	fin de febrero hasta junio	diciembre-febrero	julio-diciembre

Fuente: Fernández Abella (1993).

El modelo más aceptado acerca del control que ejerce el fotoperíodo sobre la reproducción es el propuesto por Karsh et al. (1978, figura 5).

Figura No.5 Modelo foto-neuroendocrino de la regulación de la LH.



Fuente: Karsh et al. (1984).

La información lumínica (duración del día/duración de la noche) es captada por foto-receptores a nivel de la retina. Esta señal es transmitida vía nerviosa al núcleo supraquiasmático, luego al ganglio cervical superior para finalmente alcanzar la glándula pineal (Fernández Abella, 1993). La glándula pineal se comporta como un transductor neuroendocrino transformando el estímulo neural en una respuesta endócrina, secretando melatonina durante los períodos de oscuridad (García et al., 1995) y modificando de esta manera el ritmo circadiano en la secreción de melatonina (Fernández Abella, 1993). Este incremento en los niveles de melatonina provocados por un fotoperíodo favorable lleva a estimular el centro tónico de GnRH (Fernández Abella, 1993), disminuyendo la sensibilidad negativa del estradiol a nivel hipotalámico (Fernández Abella, 1993), lo que trae como consecuencia un aumento en la frecuencia de LH e inicio de la ciclicidad estacional (Duran del Campo 1980, Fernández Abella 1993).

### 2.7.2 Bioestimulación

Al papel estimulante de la presencia del macho sobre la actividad sexual de las hembras en anestro se la conoce como “efecto macho” (Martín et al., 1986). Cuando dicha estimulación obedece a la presencia de hembras activas sexualmente al fenómeno se le conoce como “efecto hembra” (Álvarez et al. 1990, Zarco et al. 1995). Se le denomina bioestimulación sexual a uno o ambos efectos (Álvarez et al., 1990).

De este modo, el efecto macho consiste en la introducción masiva de machos (4-6%) a hembras que han tenido un período de aislamiento de 30 días a distancias mayores a 1500 metros sin exposición a las feromonas del macho. La misma permite adelantar la estación de cría al inducir la ovulación en hembras en anestro superficial. (Fernández Abella, 1993).

Trabajos recientes que se han realizado en ausencia de carneros han mostrado la existencia del fenómeno efecto hembra como un efecto directo de la hembra en estro sobre hembras en anestro (Álvarez et al. 1990, Walkden et al. 1993, Zarco et al. 1995). A su vez, se ha observado la existencia de un efecto hembra indirecto, el cual consiste en someter a los machos (que se utilizarán en la majada objeto de bioestimulación) a hembras en estro de 1 a 2 días previos a la introducción de los mismos en la majada (Knight y Lynuch 1980, Walkden et al. 1993). Según Knight et al. (1985) se obtuvieron resultados similares cuando se introdujeron conjuntamente las hembras en celo y los machos a la majada objeto de ser bioestimulada sexualmente.

La señal del macho y probablemente de la hembra, es principalmente feromonal, y desencadena un incremento en la frecuencia y amplitud de pulsos de LH, lo que conlleva al inicio de la actividad cíclica y por ende de la estación reproductiva de 48 a 50 hs luego de la introducción de los mismos (Fernández Abella 1993, Álvarez y Zarco 2001). Por lo general la primera ovulación de estas hembras es silenciosa, sin acompañamiento de estro, y además puede hacerse evidente un ciclo estral corto. La razón del mismo es que previamente no existía un cuerpo lúteo productor de progesterona o el cuerpo lúteo generado (luego de la primera ovulación) presenta una duración y secreción de progesterona disminuida. De este modo, Fernández Abella (1993) sugiere el uso de progestágenos previamente a la bioestimulación sexual, con el objetivo de minimizar la ocurrencia de estos fenómenos indeseables.

La respuesta a la bioestimulación sexual es afectada por diversos factores como ser la condición corporal de la oveja, la edad, la actividad ovárica (anestro superficial, semi profundo o profundo), la raza y el grado de bioestimulación. En este sentido Signoret et al. (1984) sostienen que la utilización de machos al 1% induce a tan sólo un 25% de las hembras, mientras

que el uso de machos al 5% induce al 75% de las hembras (Martín et al., 1983). Según Fernández Abella (1993) las principales limitantes a la hora de utilizar la bioestimulación sexual radican en un efecto año muy importante. Si se quiere lograr estos efectos en ovejas que se encuentren en anestro semi profundo, las mismas retornarán a un anestro profundo, afectando marcadamente la fecundidad de la majada.

### 2.7.3 Época de encarnerada

Existe abundante información que evidencian cambios en la tasa ovulatoria a lo largo de la estación reproductiva mediados por el fotoperíodo. Experimentos llevados a cabo en el país, con diversas razas concluyen que las ovejas presentan una mayor fecundidad en el otoño, descendiendo luego a medida que se acercan al anestro estacional (Fernández Abella, 1993).

Como se desglosa de la tabla 4, la mayor fecundidad estaría asociada a una mayor tasa ovulatoria, registrándose una alta variabilidad entre años en el porcentaje de hembras que manifiestan celo en los primeros 17 días de encarnerada, alcanzándose mayores porcentajes en el otoño (Azzarini y Ponzoni, citados por Fernández Abella, 1993).

Tabla No.4 Efecto año en el porcentaje de ovejas en celo a los primeros 17 días de encarnerada en la raza Corriedale.

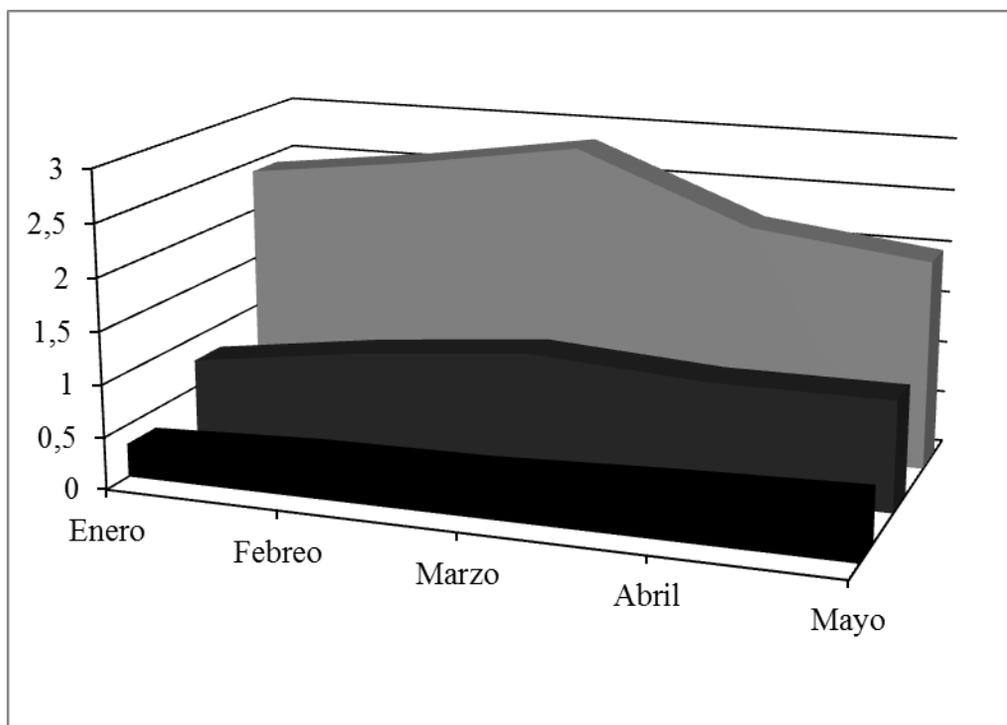
<b>Mes</b>	<b>1968</b>	<b>1969</b>	<b>Promedio</b>
enero	3.2	16.5	9.8
febrero	4.9	64.6	34.6
marzo	75.7	90.6	83.2
abril	96.6	100	98.3

Fuente: Azzarini y Ponzoni, citados por Fernández Abella (1993).

En el gráfico 2, se observa que el máximo reclutamiento folicular es alcanzado en los meses de febrero y marzo, mientras que el fenómeno de selección folicular se minimiza a medida que avanza el otoño, haciéndose máxima en el mes de mayo. Por otra parte, la máxima eficiencia (porcentaje de folículos que ovulan) se manifiesta en mayo (53%) haciéndose menor en verano (32-39%), determinando que un número importante de ovejas no ovulen en el verano y principios de otoño. En abril y mayo, como la mitad de los folículos reclutados ovulan, la mayoría de las ovejas manifiestan celo (Fernández Abella

y Formoso, 2007). En concordancia a lo expresado anteriormente, se observa que la máxima tasa ovulatoria se registra en otoño.

Gráfico No.2 Variación de la eficiencia ovulatoria durante el verano-otoño.



Parámetro	enero	febrero	marzo	abril	mayo
Eficiencia <span style="display: inline-block; width: 10px; height: 10px; background-color: black;"></span>	0,32	0,39	0,41	0,48	0,53
Nivel Ovulatorio <span style="display: inline-block; width: 10px; height: 10px; background-color: gray;"></span>	0,77	1	1,16	1,05	1,05
Reclutamiento <span style="display: inline-block; width: 10px; height: 10px; background-color: lightgray;"></span>	2,4	2,6	2,85	2,2	2

Fuente: Fernández Abella et al. (1993)

A nivel predial la época de servicio o de partos tiene una relación directa con la disponibilidad de pasturas durante todo el proceso de reproducción, y por consiguiente, un efecto directo sobre la nutrición de la majada. Además está relacionado con las condiciones climáticas en el momento del parto. La época de encarnerada o inseminación no sólo influye en la tasa

ovulatoria sino que también interviene directamente en la sobrevivencia de corderos.

En nuestro país utilizando la época de servicio junto con esquilas preparto, se han logrado buenos porcentajes de sobrevivencia de corderos. Los mejores resultados en este indicador se han logrado con pariciones de octubre (Azzarini, 1996).

#### 2.7.4 Genética

El biotipo es el factor que mayor influencia tiene sobre la tasa ovulatoria (Banchero et al., 2004). Por lo general la heredabilidad del carácter comportamiento reproductivo es baja, por lo que la selección para incrementar significativamente la tasa ovulatoria llevaría muchos años (Turner, 1969). No obstante, mediante el uso de cruzamientos con razas de alta prolificidad (Frisona, Milchscaf, Finnish Landrace, Romanov, D`man, entre otras) es posible obtener en forma relativamente rápida una descendencia con mayor prolificidad que las observadas en razas poco prolíficas (Fogarty et al., 1984).

Cualquier factor que modifique la producción de inhibina y/o estradiol estaría provocando un mayor impacto sobre la liberación de FSH y por consiguiente sobre la tasa ovulatoria, modificando el reclutamiento de folículos. Esto se pone en evidencia en la raza Finnish Landrace que posee una menor sensibilidad de la unidad hipotalámica-pituitaria al feedback de las hormonas ováricas (inhibina y/o estradiol) que normalmente suprimen a la FSH (Baird et al., 1976).

Las principales razas utilizadas en Uruguay (Corriedale, Ideal, Merilín, Merino, Romney Marsh) son consideradas de baja prolificidad debido a que el promedio no supera 1,4 (Fernández Abella, 1987). Fernández Abella (1993) sugiere que La raza Merino Australiano presenta una tasa ovulatoria promedio de 1,1-1,2, lo que limita su eficiencia reproductiva.

Dentro de razas citadas anteriormente existen desviaciones genéticas con mayor tasa ovulatoria, lo que ha permitido al hombre por medio de la selección crear poblaciones que mantienen las características de la raza pero con mayor tasa ovulatoria, por ejemplo la línea ALFERSUR dentro de la Corriedale.

La diversidad de razas es un recurso genético valioso para la producción ya que son la base de los sistemas de cruzamiento. Los cruzamientos hacen posible el uso de estas variaciones con el objetivo de obtener un incremento productivo en relación a las majadas puras, pudiendo

aumentar la tasa ovulatoria mediante la utilización de esta herramienta (Gimeno, 2007).

### 2.7.5 Edad

Si bien aún no se conoce claramente los mecanismos fisiológicos que intervienen en la tasa ovulatoria asociada a este factor, Cahill (1984) sostiene que existiría una mayor sensibilidad al feedback negativo producido por la inhibina, repercutiendo en un menor crecimiento folicular. Existen evidencias de la baja tasa ovulatoria de las corderas al inicio de su vida reproductiva, con un aumento posterior hasta alcanzar entre los 3 y 5 años de edad un máximo que se mantiene hasta los 10 o más años (Bindon et al., citados por Azzarini, 1992).

Cardellino et al., citados por Azzarini (1992) midieron el efecto de la edad en ovejas de las razas Corriedale, Merino e Ideal sobre su desempeño reproductivo. Los resultados obtenidos concuerdan con experimentos anteriores donde la fertilidad y porcentaje de parición aumentaron entre los 2 y los 6 - 7 años de edad en las tres razas estudiadas, mientras que la prolificidad mostró un aumento constante hasta los 6 años (Azzarini, 1992).

### 2.7.6 Clima

#### 2.7.6.1 Temperatura

Existen estudios que han evaluado tanto el efecto de las altas temperaturas como de las bajas sobre la tasa ovulatoria. Es clara la interacción que existe con el genotipo particularmente con el origen geográfico de la raza. A su vez, resulta difícil evaluar el efecto de la temperatura actuando como único factor dado que muchas veces intervienen otros factores como la cobertura de lana, el estado nutricional, así como factores ambientales, viento y humedad relativa. De este modo, la humedad relativa ambiente juega un papel regulador del efecto de la temperatura. Cuando la misma es elevada (mayor a 70%) tiene una incidencia potencializadora de los efectos negativos de altas temperaturas (Ingraham, 1974).

Normalmente se consideran bajas temperaturas aquellas cercanas a cero grado y altas cuando superan los 30 ° C. Sin embargo, este criterio es variable ya que temperaturas de 32° C pueden no tener un efecto negativo sobre la reproducción, ya que depende de la relación de la misma con otros factores climáticos (Dutt et al., 1964). Las temperaturas extremas provocan diferentes

grados de estrés en los individuos (Lees, 1966), que pueden llegar a bloquear el celo y la ovulación (Mackenzie et al. 1975, Sawyer 1979).

Tabla No. 5 Efecto de las altas temperaturas en la eficiencia reproductiva.

<b>Grupo</b>	<b>Ovejas en celo (%)</b>	<b>Ciclo estral (días)</b>	<b>Duración del celo (horas)</b>
<b>Control</b>	100	16.9	24.5
<b>Altas Temperaturas</b>			
<b>10-15 días (#)</b>	75 (**)	18.2 (*)	16.1 (**)
<b>8-11 días</b>	95	16.6	21.2
<b>12-15 días</b>	100	17.1	15.4(**)

(#) Días del ciclo previo (\*) : P < 0.05 (\*\*): P < 0.01

Fuente: Sawyer (1979).

Las altas temperaturas bloquean el estro, reducen la duración del mismo y produce pérdidas de fertilidad (Hill y Allison, 1981). También producen un retraso en el comienzo del estro, lo cual puede explicarse posiblemente por una alteración de la pulsatilidad de LH y un decrecimiento en la liberación de estrógenos. Esto puede estar relacionado a que la normal liberación de GnRH se ve reducida por la exposición a las altas temperaturas (Donney et al., 1973).

Una vez ocurrida la fertilización, se ha demostrado que en los estadios precoces del desarrollo embrionario antes de la implantación del embrión, este es sensible a aumentos en la temperatura uterina inducidos por el estrés térmico. Una vez implantado el embrión, el mismo se vuelve más resistente a variaciones de temperatura en el tracto genital. Esta mayor resistencia se mantiene hasta la mitad de la gestación, momento a partir del cual el desarrollo fetal puede ser afectado nuevamente por las altas temperaturas. Del mismo modo, ovejas expuestas en cámaras calientes durante la segunda mitad de la gestación, paren corderos con la mitad del peso que las ovejas control, incluso la exposición a un estrés térmico durante el último mes de la gestación ya es suficiente para producir corderos más livianos y una menor producción de leche materna, reflejándose estas reducciones en el porcentaje de señalada (Ortavant y Loir, 1978).

### 2.7.6.2 Precipitaciones

Las precipitaciones juegan un rol importante en la eficiencia reproductiva (fenómenos extremos) impidiendo la manifestación del celo, reduciendo la tasa ovulatoria e incrementando la mortalidad embrionaria (Gunn y Donney, 1973). Si estos fenómenos van acompañados de bajas temperaturas incrementan el estrés provocado lo que conlleva a un aumento de las pérdidas reproductivas (Braden y Moule, 1964).

Donney et al. (1973) sostienen que el efecto del estrés podría ser de una importancia crítica hacia el final del ciclo estral donde se estaría dando la maduración de la onda final de crecimiento folicular, así como cambios preovulatorios a nivel de ovario. Sostiene que un ambiente estresante durante este período tendría dos efectos: en primer lugar un retraso o supresión del estro y en segundo lugar una reducción en la tasa ovulatoria.

### 2.7.7 Sanidad

Los problemas sanitarios afectan indirectamente a la tasa ovulatoria a través de la pérdida de peso o condición corporal, así como también inciden sobre el consumo voluntario en el caso de los parásitos internos (Nari y Cardozo, 1987).

El aspecto sanitario comprende el control y prevención de las enfermedades, tanto de etiología infecciosa como parasitaria, mediante la aplicación de las medidas apropiadas en momentos estratégicos.

La aplicación de estas medidas depende fundamentalmente de la epidemiología de la enfermedad, contemplada además en una región o incluso en concreto en un establecimiento.

Otro de los factores que influyen en la fecundidad es la nutrición, ítem que será tratado con mayor jerarquía, debido a la importancia que tiene el mismo en el presente trabajo.

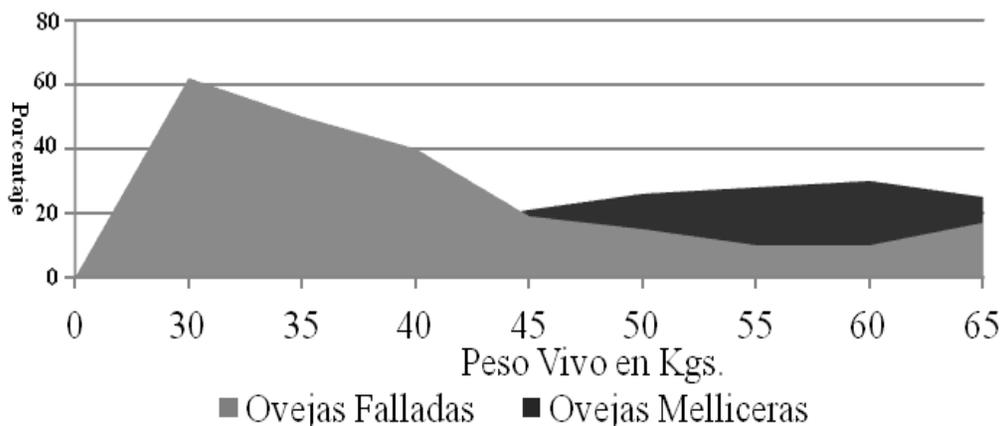
## 2.8 EFECTOS DE LA NUTRICIÓN

Es uno de los factores que tiene mayor impacto en la tasa ovulatoria, y cuyo manejo tiene un alto impacto en diferentes razas y con diferentes fuente nutricionales, suministradas por diferentes períodos de tiempo (Banchemo y Quintans 2008, Viñoles et al. 2009).

En nuestros sistemas de producción, donde la principal fuente de nutrientes es el campo natural, el efecto de la nutrición sobre la eficiencia reproductiva, queda sujeta a la calidad y cantidad de materia seca producida, que depende de las condiciones climáticas (efecto año) y del manejo realizado por el productor (Berretta y Bemhaja, 1998).

A través de los años se han formulado varias definiciones del efecto de la nutrición. Estas definiciones incluyen el denominado ‘efecto estático’, ‘efecto dinámico’ y ‘efecto inmediato’ de la nutrición. El término estático refiere a la mayor tasa ovulatoria observada en ovejas pesadas respecto a las más livianas, y refiere al peso mínimo o crítico necesario para alcanzar una alta tasa ovulatoria (en el entorno a 40 kg para la raza Merino). Michels et al. (2000) trabajando con ovejas Merino observaron que la tasa ovulatoria se mantuvo constante cuando el peso de la misma en la encarnerada estuvo por debajo de 35-37,5 kg. A partir de 37,5 y hasta 53,5 kg, un incremento de 2,5 kg se relacionó a un aumento promedio de 5% en la tasa ovulatoria.

Gráfico No.3 Efecto del peso vivo sobre la fecundidad.



Fuente: Coop, citado por Fernández Abella (1993).

El efecto dinámico refiere a aumentos en la tasa ovulatoria debido a aumentos en el peso vivo y la condición corporal durante períodos cortos (3 semanas) antes de la encarnerada. Se ha demostrado que períodos de 4 a 6 días de suplementación con granos de lupino (un suplemento con elevado contenido de energía y proteína), aumenta la tasa ovulatoria, sin inducir cambios en el peso vivo y la condición corporal. A éste efecto se le ha denominado ‘efecto

inmediato' de la nutrición (Knight et al. 1975, Lindsay 1976, Oldham y Lindsay 1984, Stewart y Oldham 1986, Downing et al. 1995).

Los diferentes efectos son parte del mismo mecanismo, medido en diferentes momentos luego de iniciado el aumento en el plano nutricional (Smith y Stewart, 1990). El efecto de la nutrición en el proceso reproductivo va a depender del estado nutricional neto, un término que considera la fuente de nutrientes endógeno (reservas nutricionales) y exógeno (dieta) disponibles para la oveja.

Según Orcasberro (1985) la mejor forma de determinar el estado nutricional endógeno es a través de la condición corporal de los animales, la cual está dada por un determinado nivel de reservas energéticas que garantizaran un buen desempeño reproductivo a la encarnerada. La importancia de este indicador radica en el hecho de que entre animales puede haber importantes variaciones de su peso, según sea el origen racial, lo que no se ve reflejado al medir la condición corporal.

La condición corporal afecta la foliculogénesis y la tasa ovulatoria. El mayor número de ondas en ovejas gordas se asoció con mayores niveles de FSH, un mayor pool de folículos totales, y menores concentraciones de estradiol (Viñoles et al., 2002). Existe una interacción entre el nivel de reservas corporales y el efecto dinámico de la nutrición. Las reservas energéticas establecen el número potencial de folículos disponible para ser reclutados, mientras que el plano nutricional previo a la encarnerada (flushing) permite la selección de más de un folículo ovulatorio (Rhind y Mc Neilly, 1986). Normalmente una oveja en buena condición corporal (3 - 3,5 en una escala de 1 a 5) (Russel et al., 1969) tiene un alto número de folículos disponibles, motivo por el cual un aumento en el plano nutricional tendría un bajo impacto sobre la tasa ovulatoria. En cambio, ovejas con condiciones corporales regulares (2,5-2,75) lograrían mayores respuestas al efecto flushing, que implica un período de 3 semanas de aumento en el plano nutricional (Fernández Abella, 1993). Por este motivo, se ha sugerido que ovejas en condición corporal baja (2, escala de 1 a 5), son las que mejor responden a la suplementación. Sin embargo, desconocemos cual es la condición corporal que permite optimizar la respuesta ovulatoria cuando se aplican tratamientos de suplementación de 6 días de duración. Recientemente observamos que ovejas gordas (condición corporal de 4 unidades) responden mejor a una suplementación de 6 días de duración con granos de lupino, que ovejas flacas (condición corporal 2 unidades; Viñoles et al., 2010a). Sin embargo, este experimento se realizó en condiciones controladas, con un número reducido de animales, por lo que es necesario confirmar éste resultado a campo, utilizando un número adecuado de animales (> 50 ovejas/grupo).

Otro aspecto importante son los cambios dinámicos que ocurren para alcanzar el peso vivo o condición corporal al momento de iniciar la suplementación. En el visón, los tratamientos de suplementación son rutinariamente asociados con un período previo de subnutrición, lo que sugiere que la movilización de reservas previo al aumento del plano nutricional es un manejo clave (Tauson, 1993). En la oveja, la alimentación a mitad de mantenimiento reduce el número de folículos  $> 4$  mm, mientras que la suplementación posterior permite restablecer la población folicular y la tasa ovulatoria (Viñoles et al., 2008). En éste experimento, no pudimos observar un efecto benéfico de sub-nutrición sobre la respuesta a la suplementación de corta duración. Una limitante de éste experimento fue el número de animales utilizados para analizar una variable categórica, como lo es la tasa ovulatoria.

### 2.8.1 Composición de la dieta

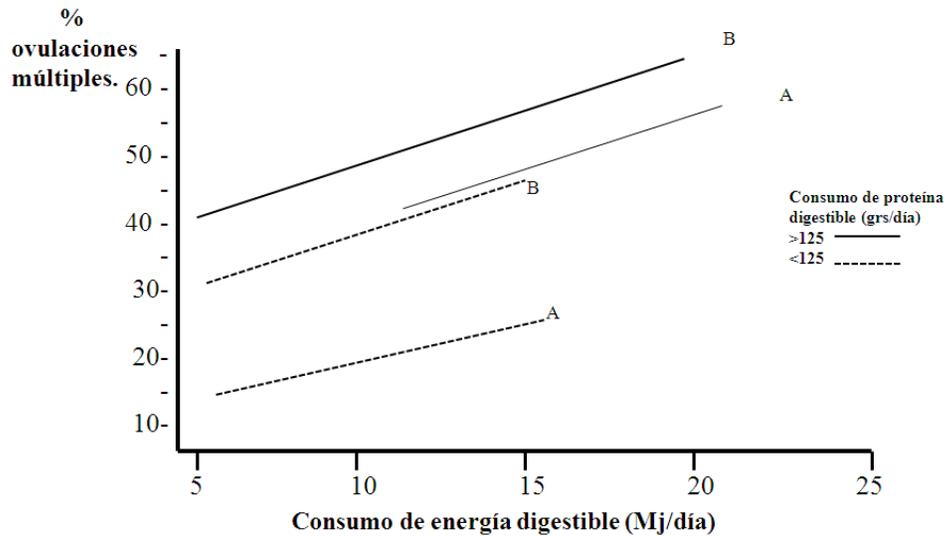
La composición de la dieta ha sido objeto de numerosos estudios. Knight et al. (1975) informan en 1975 que la suplementación con granos de lupino aumenta la tasa ovulatoria, sin mostrar evidencias de si esa respuesta a la suplementación estaba asociada al contenido de energía, proteína o algún componente específico de la dieta.

Según Teneli et al. (1989) la energía presenta un peso relativo mayor en determinar incrementos en la tasa ovulatoria.

Fernández Abella et al. (2007) sostienen que el nivel de uno de estos componentes (energía y proteína) puede afectar la respuesta del otro y para lograr un efecto máximo, sería necesario un incremento en ambos. Para un mismo nivel de proteína existe un incremento lineal en la tasa ovulatoria a medida que aumenta la energía, lo cual se puede observar en el gráfico 4.

A su vez Bancho et al. (2006) sostienen que a un mismo nivel de energía existe un incremento lineal en la tasa ovulatoria a medida que la proteína aumenta. Para que esto suceda la hembra debe cubrir ciertos niveles basales diarios de energía y proteína digeribles (1.5 Mcal y 125 grs, respectivamente). A su vez Downing et al. (1990), Waghorn y Smith (1990), sugieren que las necesidades de aminoácidos esenciales de radical libre (leucina, vanina e isoleucina) deben ser cubiertos.

Gráfico No. 4 Efecto del consumo de energía digestible (Mj/día) y proteína digestible (g/d) sobre el porcentaje de ovejas con ovulaciones múltiples.



Fuente: Smith (1985).

En lo que respecta al grano de lupino blanco (*Lupinus albus L.*) utilizado rutinariamente en Australia, es una de las leguminosas con mayor potencial para ser utilizado en la alimentación, siendo su calidad nutricional superior al de la soja y otras legumbres (Catrileo, 1995). Otra ventaja es que no produce acidosis, por lo cual no requiere de un período de acostumbamiento por su bajo contenido de almidón (Viñoles et al., 2009).

El contenido proteico varía de un 29% a un 45% según la variedad, la presencia de cáscara y otros factores. Se hacen referencias a valores de un 38% de proteína para semillas sin cáscara y un 38%-52% para harinas sin cáscara (Catrileo, 1995).

El mayor componente proteico en las tres especies de lupino (*Lupinus albus L.*, *Lupinus angustifolius L.* y *Lupinus luteus L.*) lo componen las globulinas, la g-conglutina, b-conglutina y la g-conglutina. Estas tres proteínas muestran idéntica estructura, composición y propiedades físicas para las especies anteriores. Contienen bajas cantidades de aminoácidos sulfurados (metionina y cistina) en sus proteínas pero superior a la soja, aunque en relación a la misma especie presenta valores más bajos en lisina y triptófano. Sin embargo es rico en arginina y presenta un adecuado balance de aminoácidos

esenciales con alto grado de digestibilidad (Catrileo, 1995). El lupino presenta valores bajos para factores anti-nutricionales como ácido fítico, saponinas, lecitina e inhibidores de tripsina, presentes en la harina de soja.

El nivel energético del lupino es similar al del maíz y sorgo, por lo cual no es una característica destacable de éste grano (Catrileo, 1995).

Como se puede observar en la tabla 6, la composición del lupino no se ajusta a ningún grano disponible en el mercado nacional. Para lograr dietas similares es necesaria la mezcla de grano (ej. maíz con harina de soja, Viñoles et al., 2009), o bien incluir otras fuentes de proteína como lotus maku o draco y cultivo de soja en régimen de pastoreo (Banchero y Quintans, 2006).

Tabla No. 6 Características nutritivas del grano de *Lupinus angustifolius* (Australian Sweet Lupin), (expresado en base seca).

	<b>MS (%)</b>	<b>PC (%)</b>	<b>EE (%)</b>	<b>EM (Mcal/Kg)</b>	<b>FC (%)</b>	<b>Almidón (%)</b>
<i>L.angustifolius</i>	91.1	35.1	6,5	3,178	16,8	10,1*

Fuente: White et al. (2007), PISAŘIKOVÁ y Zdeněk Zralý (2009).

\*Valores promedio de la especie *Lupinus angustifolius*.

Estudios realizados por Banchero y Quintans (2006), Viñoles et al. (2009) muestran valores similares en tasa ovulatoria a los obtenidos en suplementaciones con lupino, utilizando sustitutos más económicos y disponibles en el mercado nacional.

### 2.8.2 Sincronización del celo como herramienta para efectivizar la suplementación de corto plazo

Para que este tipo de suplementación sea efectivo es necesario sincronizar el ciclo de la oveja. La necesidad de controlar el ciclo de las ovejas se basa en que el efecto de la suplementación es positivo, si se administra 5 a 8 días antes de la ovulación en la fase luteal tardía, pero si se administra 1 a 4 días antes de la ovulación, es decir, durante la fase folicular del ciclo, el efecto sobre la tasa ovulatoria es negativo (Stewart y Oldham, 1986).

Las estrategias más utilizadas para sincronizar el celo en ovinos se basan en promover la caída sincrónica de los niveles de progesterona, para inducir la fase final de crecimiento folicular, el celo y la ovulación. Estos tratamientos pueden dividirse en luteolíticos (prostaglandinas) y en sustitutos de la acción del cuerpo lúteo (pesarios intravaginales o implantes subcutáneos de progesterona) (Azzarini 1992, Duran del Campo 1993).

La sincronización de celos basados en la utilización de progestágenos tiene mayor flexibilidad, ya que pueden ser utilizados en hembras en la estación reproductiva o en anestro estacional. Originalmente, los tratamientos con progestágenos se aplicaban por períodos de 12-14 días, para mimetizar la duración de una fase luteal normal. Sin embargo, la ocurrencia de niveles sub-luteales de progestágenos a los 5-6 días de iniciado el tratamiento, prolongaban la vida del folículo ovulatorio resultando en baja fertilidad (Viñoles et al., 2001). El desarrollo de tratamientos cortos con progestágenos permitieron mejorar la fertilidad del celo, pero durante la estación reproductiva deben asociarse con una dosis de prostaglandina al retiro de la esponja (Menchaca et al., 2004). El uso de progestágenos ha sido cuestionado por los consumidores de carne, por el potencial riesgo de contaminación ambiental (Martin et al., 2004). Asimismo, el uso de eCG y antibióticos asociados a éstos tratamientos requieren de un período de espera voluntario de 30 días antes de consumir carne o leche de los animales tratados (Fierro, 2010). Otra desventaja de los tratamientos con progestágenos, es que no permite sincronizar el desarrollo folicular, que es clave para aplicar el tratamiento nutricional al inicio de la emergencia de la onda, y aumentar la tasa ovulatoria (Viñoles et al., 2010a).

Los métodos luteolíticos se basan en la administración de PGF<sub>2</sub>- $\alpha$  o sus análogos sintéticos durante la fase luteal del ciclo estral, pero su uso se restringe a la estación reproductiva. Antiguamente se creía que el cuerpo lúteo de la oveja era sensible a la PG a partir del día 5 del ciclo, pero estudios recientes permitieron demostrar que es posible inducir la regresión luteal a partir del día 2 pos-celo (Rubianes et al., 2003). Este conocimiento permitió desarrollar un protocolo de sincronización de celos, en que se aplican dos dosis de prostaglandina a intervalo de 7 días, que promueve la ovulación sincronizada del folículo dominante de la primera onda del ciclo luego de la segunda dosis de PG (Menchaca et al., 2004). Este protocolo dio origen al modelo de “la primera onda folicular”, basado en la administración de tres inyecciones de PG a intervalos de 7 días. Este modelo fue desarrollando para sincronizar las fases de crecimiento folicular, con los perfiles hormonales inducidos por la suplementación, y favorecer el desarrollo de la co-dominancia (Viñoles et al., 2010a).

## 2.9 INTERACCIÓN NUTRICIÓN EJE HIPOTÁLAMO-HIÓFISIS-OVARIOS

Resulta claro que la subnutrición afecta al eje hipotálamo-hipófisis-ovárico, principalmente a través de la secreción de hormonas gonadotropinas. En hembras sub-nutridas, se bloquea el eje hipotálamo-hipófisis resultando en el bloqueo de pulsos de LH y la ovulación (Viñoles, 2003). Por lo tanto, la decisión de ovular es determinada a nivel central.

Respecto a la sobre nutrición, los efectos de la misma sobre el eje y sus consecuencias en la tasa ovulatoria no están tan claras. A pesar de que la FSH y la LH juegan un rol clave en las etapas finales de maduración folicular, y que altos niveles de FSH estimulan un mayor reclutamiento folicular y aumento en la tasa ovulatoria, el efecto de la nutrición sobre éstas hormonas es contradictorio (Viñoles, 2003).

Esta contradicción parece estar asociada a la duración del efecto nutricional. El efecto estático de la nutrición promueve un aumento en la tasa ovulatoria, asociada con mayores niveles de FSH y menores concentraciones de estradiol (Viñoles et al., 2002). Por lo tanto, el efecto estático de la nutrición afecta el feed back FSH-estradiol, y paradójicamente un mayor desarrollo folicular no se relaciona con mayores concentraciones de estradiol.

Sin embargo, el efecto inmediato de la nutrición, no se asocia con cambios en los niveles de FSH ni estradiol, aunque el folículo mayor de la onda estimulada alcanza un mayor tamaño y se prolonga su vida media (Viñoles et al., 2005).

Según Radoford et al. (1980) el incremento en la tasa ovulatoria debido a una suplementación con lupino desde enero hasta mayo, estaría explicada por cambios en la sensibilidad a las gonadotropinas circulantes y no por un incremento en sus niveles. De este mismo modo, Ritar y Adams (1988), realizando suplementación con lupino durante 10 días llegan a las mismas conclusiones. Este aumento en la sensibilidad de los folículos a las gonadotropinas estaría provocado por un aumento en las concentraciones de hormonas metabólicas, actuando directamente a nivel ovárico.

Según Viñoles (2003) los esfuerzos por encontrar correlaciones entre secreción de gonadotropinas, esteroides y el nivel ovulatorio han producido resultados contradictorios, ya que en la experimentación no se considera el estatus de desarrollo folicular al momento de aplicar los tratamientos nutricionales. Considerando que el número de ondas que se desarrollan durante el ciclo es variable entre animales de una misma majada, cuando se aplica el tratamiento nutricional en la mitad del ciclo estral, éste coincidirá con diferentes

fases de desarrollo folicular en los diferentes animales, y provocará diferentes respuestas. Estas diferentes fases de crecimiento folicular, coinciden con diferentes patrones de FSH y estradiol, haciendo muy difícil el estudio del feedback entre ambas hormonas. Sin embargo, la primera onda del ciclo emerge en forma muy sincronizada entre animales, independientemente del número de ondas que se desarrollan en el ciclo, y ocurre alrededor de la ovulación. La creación del modelo de “la primera onda folicular”, nos permitió dilucidar que tratamientos de 6 días de duración con granos de lupinos se asocian con un aumento en el número de folículos, que producen más estradiol y reducen las concentraciones de FSH (Viñoles et al., 2010a). Sin embargo, esta onda folicular se desarrolla durante la fase luteal temprana, con niveles de progesterona creciente y de LH decrecientes, estimula el desarrollo de un folículo más dominante, que reduce la cuota ovulatoria y la fertilidad (Fierro et al. 2011, Viñoles et al. 2011). Por lo tanto, el modelo de la primera onda folicular es una excelente herramienta para estudiar el impacto de la nutrición sobre el desarrollo folicular y los perfiles hormonales, pero su utilización en condiciones de campo está asociada a una baja fertilidad.

#### 2.9.1 Hormonas metabólicas y metabolitos asociados a la suplementación y regulación de la reproducción

Los cambios en los niveles circulantes de hormonas metabólicas son importantes señales del estado metabólico de los animales (Lindsay et al., 1993). Las hormonas metabólicas como la insulina, hormona de crecimiento, IGF-I y leptina y metabolitos como la glucosa, juegan importantes roles en el control del crecimiento folicular y median los efectos de la nutrición en la tasa ovulatoria (Muñoz-Gutiérrez et al., 2002). La presencia de receptores para éstas hormonas a nivel folicular, y de transportadores de glucosa, confirman que juegan un rol importante en el metabolismo folicular (Muñoz-Gutiérrez, 2005).

La insulina es una hormona secretada por el páncreas. El nivel de secreción de la misma es dependiente de la cantidad de glucosa absorbida. En rumiantes también depende de la absorción de ácidos grasos volátiles (principalmente butirato y palmítico). Esta hormona estimula los procesos catabólicos e inhibe los anabólicos. De este modo, la hormona aumenta el transporte de glucosa a través de la membrana plasmática, utilizando la misma como combustible, en función del nivel de demanda metabólica. Puede transformarse en glucógeno y tiene acción a nivel del metabolismo lipídico, favoreciendo la lipogénesis e inhibiendo la lipólisis y en el largo plazo influye en el metabolismo proteico (García et al., 1995).

Teleni et al. (1989<sup>a</sup>) observaron en ovejas suplementadas con lupino durante 8 días un incremento en los niveles plasmáticos de insulina, registrándose el pico máximo al tercer día de iniciado el tratamiento, para luego del quinto y sexto día alcanzar los niveles basales. Estos autores sostienen que este aumento dramático y transitorio podría ser la señal que el organismo recibe para iniciar procesos anabólicos, incrementándose los depósitos de grasa y proteína. Según Viñoles (2003) este incremento en los niveles de nutrientes endógenos, aumentaría el estado nutricional neto del animal incrementando la cantidad de ovejas con ovulaciones dobles. Downing et al. (1995) experimentando los efectos de una infusión intravenosa de glucosa durante la fase luteal del ciclo estral en ovejas, concluyen que el incremento observado en la tasa ovulatoria no estuvo mediado por cambios en los niveles de gonadotrofinas, sino que este aumento estuvo explicado por cambios en los niveles de insulina como consecuencia de aumentos de glucosa.

La leptina es una hormona proteica, sintetizada principalmente por el tejido adiposo (Dyer, Chemineau, citados por Jimeno et al., 2001). La concentración de la leptina está positivamente correlacionada con el nivel de reservas adiposas corporales (Considine et al., 1996) y por lo tanto con la condición corporal. El nivel de leptina en sangre depende de dos factores, el valor basal que es producto de las reservas grasas del animal y un valor variable, asociado a los niveles de ingesta diarios (Marie et al., 2001).

Otra de las hormonas metabólicas que tiene influencia en la reproducción es la GH. Esta hormona presenta naturaleza polipéptica y es sintetizada, almacenada y secretada principalmente por la hipófisis anterior (Yen et al., 2001). Las acciones de la GH son la estimulación del crecimiento esquelético y muscular, regulación de la lipólisis. La mayor parte de los efectos de la GH sobre el crecimiento están mediados por el factor de crecimiento similar a la insulina tipo I (IGF-I), secretado a nivel hepático en respuesta a la acción de la GH (Yen et al., citados por Guerra et al., 2009). En la foliculogénesis, el IGF-I estimula la proliferación de las células de la granulosa, en conjunto con un aumento en la síntesis de estradiol, inhibina y receptores de LH además de provocar un incremento en la sensibilidad a las gonadotrofinas (Blanche et al., Monget y Martin, Poretsky et al., Viñoles, Monget et al., Monget y Monniaux, Monniaux et al., Peterson et al., Spicer y Chamberlain, Spicer y Echternkamps, citados por Lenz et al., 2007). El IGF-I reduce la tasa de atresia y aumenta el número de folículos que se desarrollan hasta el estado ovulatorio (Poretsky et al. 1999, Scaramuzzi et al. 1999, Kobayashi et al., Monget y Monniaux, citados por Lenz et al. 2007). Scaramuzzi et al. (2006) encontraron que ovejas en condición corporal alta presentaban mayores concentraciones de IGF-1, resultados que coinciden con los de Viñoles et al. (2010a). A su vez, Williams et al. (2001) encontraron que cabras con baja

condición corporal presentaban menores contenidos séricos de IGF-1. Por lo tanto las concentraciones de IGF-I se relacionan con el grado de reservas corporales.

La leptina inhibe el efecto estimulador de la IGF-I sobre la esteroidogénesis, por lo que disminuye las concentraciones de estradiol circulante (Ovies 1999, Muñoz- Gutiérrez et al. 2005). Este efecto de la leptina podría en parte explicar la coexistencia de mayor desarrollo folicular con menores niveles de estradiol en ovejas en alta condición corporal, y explicar la aparente paradoja de la tasa ovulatoria (Viñoles et al., 2002).

Scaramuzzi et al. (2006) aplicando un tratamiento nutricional corto, observaron que la suplementación disminuyó el feed back negativo del estradiol (particularmente en la fase folicular) explicado por una menor producción de estradiol, mediado por alteraciones intra-foliculares en las concentraciones de glucosa, insulina, IGF-I y leptina; traducándose en incrementos en la acción de la FSH a nivel folicular.

Kosior-Korzecka y Bobowiec (2003) concluyeron que la suplementación con grano de lupino desde el día 2 al 13 del ciclo estral, produce un incremento en la tasa ovulatoria mediante un incremento en los niveles de leptina, FSH y glucosa, registrando a su vez, un significativo decrecimiento en los niveles de estrógenos.

A su vez Viñoles et al. (2005) realizando una suplementación corta entre los días 9 y 14 del ciclo estral, sugieren que el mecanismo mediante el cual este corto período de suplementación tiene efecto sobre el desarrollo folicular, no involucra el incremento en las concentraciones de FSH, y posiblemente esté explicado por incrementos en las concentraciones de glucosa, insulina y leptina actuando directamente a nivel del ovario. Estos resultados concuerdan con experimentos realizados por Muñoz-Gutiérrez et al. (2002), Viñoles et al. (2005).

Del mismo modo Viñoles et al. (2005), realizando suplementaciones cortas con lupino en ovejas con baja condición corporal, si bien no obtuvo un incremento significativo en el nivel ovulatorio, registró cambios en la dinámica folicular. El grupo suplementado desarrolló menos ondas de desarrollo folicular, presentando el último folículo no ovulatorio una vida media más larga y más ovejas del grupo tuvieron folículos ovulatorios  $\geq 6$  mm, en comparación a las del grupo control. Estos cambios estuvieron mediados por aumentos en los niveles de leptina, insulina y glucosa en el grupo suplementado, mientras que las concentraciones de FSH, progesterona, IGF-I, estradiol y androstenediona fueron similares entre los grupos.

Somchit et al. (2007) realizando un experimento basado en una suplementación corta de 5 días con grano de lupino, observaron que el incremento en la tasa ovulatoria no se debió a variaciones en las concentraciones sanguíneas de FSH ni de estradiol, pero si se incrementaron los niveles de glucosa y se redujeron los niveles de progesterona. A nivel folicular los niveles de estradiol, androstenediona e inhibina no fueron diferentes entre los grupos control y suplementados; las concentraciones intrafoliculares de estradiol se correlacionaron positivamente con las de androstenediona e inhibina, mientras que esta última estuvo inversamente correlacionada con las concentraciones de glucosa, pero no así con las de estradiol o androstenediona.

Por lo tanto, existe consenso en que el aumento en la tasa ovulatoria es producto de aumentos en los niveles de glucosa, insulina y/o leptina, además de cambios en las concentraciones de IGF-I y GH, que aumentan la sensibilidad de los folículos a la FSH (Muñoz-Gutiérrez et al., 2005). El nivel basal de hormonas metabólicas, está determinado por la condición corporal de los animales, a lo que se asocian cambios dinámicos inducidos por cambios en la ingesta de nutrientes. Para ser efectivo, el aumento dinámico de ésta hormonas debe ocurrir al momento de la emergencia de la onda folicular, para permitir que un mayor número de folículos sean reclutados en la onda ovulatoria, y aumentar la tasa ovulatoria.

Hipótesis: una suplementación de 6 días de duración con una dieta alta en energía y proteína, aplicada en un momento específico del desarrollo folicular, incrementa la tasa ovulatoria en ovejas Merino Australiano con condición corporal moderada.

Objetivo: comparar los efectos estático y dinámico de la condición corporal sobre la tasa ovulatoria de ovejas Merino Australiano, y su impacto sobre la respuesta a una suplementación de 6 días de duración, iniciada al momento de la emergencia de la primera onda folicular del ciclo.

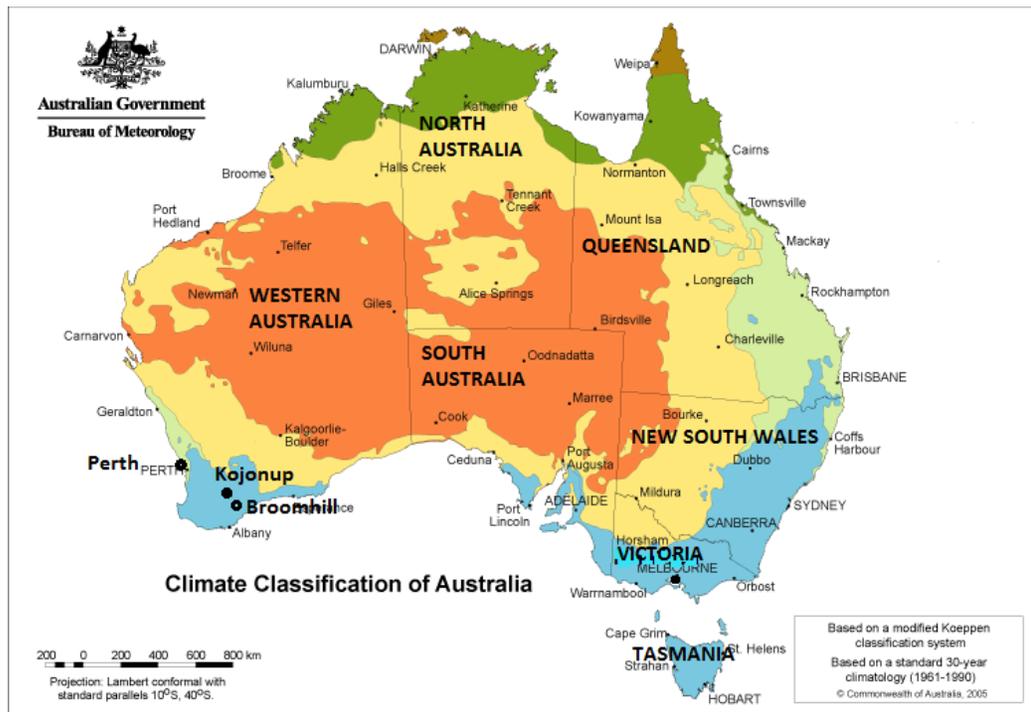
### 3. MATERIALES Y MÉTODOS

#### 3.1 BASE DE DATOS

La base de datos estuvo conformada por 1315 unidades experimentales, tomadas de cinco experimentos, llevados a cabo en Australia, de los cuales, 4 se realizaron en la zona oeste (Perth, Kojonup y Broomhill) y 1 en la zona este (Hamilton, Victoria), como se muestra en la figura 6.

Australia presenta gran diversidad de climas, pero se caracteriza por regiones desérticas, áridas y semiáridas. Los experimentos fueron llevados a cabo en predios comerciales, ubicados dentro de las regiones templadas del continente, indicados con color celeste en la figura 6.

Figura No. 6 Ubicación de las zonas experimentales.



Ecuatorial ■ Tropical ■ Subtropical ■ Desértico ■  
Árido y Semiárido ■ Templado ■

Fuente: modificado de Harvey et al. (s.f.).

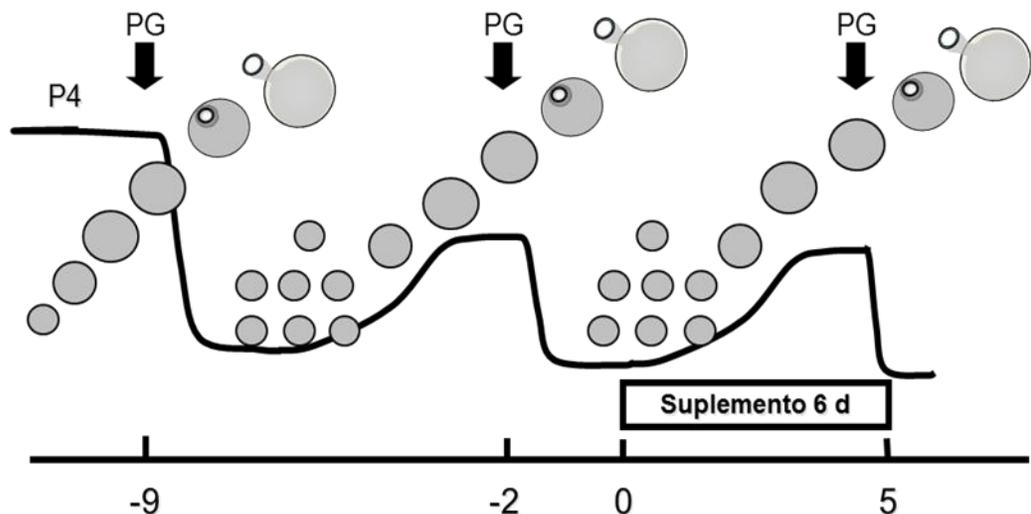
Los experimentos compartían un mismo modelo de sincronización de celos, igual momento, como duración del período de suplementación y tipo de suplemento, utilizando grano de *Lupinus angustifolius* (White et al., 2007).

La diferencia entre estos experimentos radica en su diseño experimental, al ser los experimentos 1, 2 y 3 completamente al azar, mientras que el 4 y 5, son de tipo factorial de 2x2 y en bloques completamente al azar, respectivamente.

El modelo de sincronización utilizado fue el de “la primera onda folicular”, que consiste en la aplicación de tres inyecciones de prostaglandina a un intervalo de siete días, iniciándose el tratamiento nutricional, dos días luego de la segunda inyección, hasta la administración de la tercera (figura 7, Viñoles et al., 2010a).

El grupo suplementado fue comparado en todos los casos con un grupo control sin suplementar.

Figura No. 7 Representación esquemática del modelo de la primera onda folicular.



Fuente: Viñoles et al. (2010<sup>a</sup>).

La variable de respuesta se evaluó a los 8-10 días de aplicada la tercer prostaglandina, mediante ultrasonografía transrectal (Viñoles et al., 2010b). Agrupándose la tasa ovulatoria en tres niveles: ovejas que no ovularon (0), ovejas con ovulaciones simples (1) y ovejas con ovulaciones múltiples ( $\geq 2$ ).

Las unidades experimentales están representadas por ovejas de la raza Merino Australiano, de 3, 4, 5, 6 y 7 años; las mismas se encontraban en estación reproductiva al inicio del tratamiento.

Tabla No. 7 Datos en común a todos los experimentos.

Clase	Niveles	Valores
Experimentos	5	1, 2, 3, 4, 5
Tratamientos	2	Control, Suplementado
Edad	5	3, 4, 5, 6, 7
Tasa ovulatoria	3	0, 1, 2

Fuente: elaborado a partir de la base de datos.

Como se observa en la tabla 8, además de las variables en común, existieron otras que estaban presentes en algunos experimentos y ausentes en otros.

Tabla No. 8 Variables independientes presentes (si) o ausentes (no) para cada uno de los experimentos realizados.

Sitio	Exp <sub>1</sub>	Obs Total <sub>2</sub>	Trat <sub>3</sub>	Osob/ Trat <sub>4</sub>	CC in exp <sub>5</sub>	PV in exp <sub>6</sub>	CC in trat <sub>7</sub>	PV in trat <sub>8</sub>	CC fin trat <sub>9</sub>	PV fin trat <sub>10</sub>
Kojonup (WA)	1	110	Control	55	Si	Si	Si	Si	Si	Si
			lupino	55	Si	Si	Si	Si	Si	Si
Perth (WA)	2	160	Control	80	Si	Si	Si *	Si *	Si	Si
			lupino	80	Si	Si	Si *	Si *	Si	Si
Kojonup (WA)	3	234	Control	117	Si	No	Si	No	Si	No
			lupino	117	Si	No	Si	No	Si	No
Hamilton (V)	4	330	Control	175	No	No	Si	Si	No	No
			lupino	155	No	No	Si	Si	No	No
Broomhill	5	481	Control	247	Si	Si	Si	Si	Si	No

(WA)			lupino	246	Si	Si	Si	Si	Si	No
------	--	--	--------	-----	----	----	----	----	----	----

Fuente: elaborada a partir de la base de datos.

\*Se asumió que estas variables permanecieron constantes en el período citado.

<sup>1</sup>Corresponde al código de cada experimento.

<sup>2</sup>Corresponde a las observaciones totales de su correspondiente experimento.

<sup>3</sup>Corresponde a los tratamientos llevados a cabo en su correspondiente experimento.

<sup>4</sup>Corresponde a la cantidad de observaciones por cada tratamiento.

<sup>5</sup>Condición corporal al inicio del experimento.

<sup>6</sup>Peso vivo al inicio del experimento.

<sup>7</sup>Condición corporal al inicio del tratamiento.

<sup>8</sup>Peso vivo al inicio del tratamiento.

<sup>9</sup>Condición corporal al fin del tratamiento.

<sup>10</sup>Peso vivo al fin del tratamiento.

A partir de las variables presentes en la base de datos, se construyeron la serie de variables independientes que serían tomadas en cuenta a la hora de realizar el análisis estadístico, lo cual se puede observar en la tabla 9.

Tabla No. 9 Variables independientes estimadas a partir de la base de datos.

Experimento	CC 1 <sup>1</sup>	Pv 1 <sup>2</sup>	CC 2 <sup>3</sup>	Pv 2 <sup>4</sup>	CC 3 <sup>5</sup>	Pv 3 <sup>6</sup>
1	Si	Si	Si	Si	Si	Si
2	Si	Si	No	No	Si	Si
3	Si	No	Si	No	Si	No
4	No	No	No	No	No	No
5	Si	Si	Si	No	Si	No

Fuente: elaborada a partir de la base de datos.

<sup>1</sup>Corresponde a la variación de condición corporal en el período comprendido entre la primera medición de la variable y el inicio del tratamiento.

<sup>2</sup> Corresponde a la variación de peso vivo en el período comprendido entre la primera medición de la variable y el inicio del tratamiento

<sup>3</sup> Corresponde a la variación de condición corporal en el período comprendido entre el inicio y fin del tratamiento.

<sup>4</sup>Corresponde a la variación de peso vivo comprendido en el período comprendido entre el inicio y fin del tratamiento.

<sup>5</sup>Corresponde a la variación en condición corporal entre el período comprendido entre la primer medición de esta variable y la finalización del tratamiento.

<sup>6</sup> Corresponde a la variación de peso vivo en el período comprendido entra la primer medición de esta variable y la finalización del tratamiento.

### 3.1.1 Datos extraídos

De la tabla 9, se incluyeron:

- las variables comunes a todos los experimentos y que no presentaban ausencia de observaciones
- las variables que estaban totalmente ausentes en alguno de los experimentos, siempre y cuando el número de observaciones incluidas en el análisis fuese suficiente.

Las variables: experimento, grupo, edad condición corporal al inicio del tratamiento, corresponden al primer grupo citado y variación de la condición corporal entre la primera medición registrada y el inicio del tratamiento, corresponde al segundo grupo, al estar ausente únicamente el experimento 4.

### 3.2 ANÁLISIS ESTADÍSTICO

El análisis de los datos fue realizado usando el programa estadístico SAS Systems (SAS Institute, 2002). Los datos de tasa ovulatoria (0, 1,  $\geq 2$ ) se analizaron mediante un modelo lineal generalizado a través del procedimiento GENMOD, el cual nos permitió analizar los datos de los experimentos con diferente diseño.

El modelo incluyó el experimento, los grupos y la edad como efectos fijos, la CC al inicio del tratamiento, la evolución de la CC previo al tratamiento y la evolución de la CC previo al inicio del tratamiento por día como covariables y la interacción entre estas covariables y los efectos fijos experimento y tratamiento. Los efectos no significativos ( $P > 0.37$ ) fueron eliminados del modelo.

#### 4. RESULTADOS

Como se observa en las tablas 10 y 11, se realizaron dos análisis estadísticos, a modo de eliminar aquellas variables que no resultaran significativas en el primer análisis, e incrementar con esta medida el número de observaciones involucradas en el segundo análisis.

Tabla No. 10 Estadísticos LR para análisis tipo 3.

<b>Variable</b>	<b>Grados de libertad</b>	<b>Chi-cuadrado</b>	<b>Pr&gt;Chi<sup>2</sup></b>
Número de observaciones incluidas (974)			
Experimento	3	35,44	<b>&lt;0,001</b>
Grupo	1	6,61	<b>0,010</b>
Edad	4	13,11	<b>0,011</b>
Condición corporal al inicio del tratamiento	1	3,82	<b>0,051</b>
Variación de la condición corporal entre la primer medida registrada y el inicio del tratamiento (absoluta)	1	0,8	0,371
Variación de la condición corporal entre la primer medida registrada y el inicio del tratamiento (ponderada por día) =(CC1)	1	0,05	0,824
CC1*Grupo	1	0,05	0,817
CC1*Experimento	3	1,28	0,734
Condición corporal al inicio del tratamiento*CC1	1	0,55	0,460
Condición corporal al inicio del tratamiento*Grupo	1	4,05	<b>0,044</b>

Fuente: elaborado a partir de la base de datos y S.A.S 9.0.

Tabla No. 11 Estadísticos LR para análisis tipo 3.

Variable	Grados de libertad	Chi-cuadrado	Pr>Chi <sup>2</sup>
Número de observaciones incluidas (1310)			
Experimento	4	20,73	<b>0,004</b>
Grupo	1	7,54	<b>0,006</b>
Edad	4	12,72	<b>0,013</b>
Condición corporal al inicio del tratamiento	1	23,38	<b>&lt;0,001</b>
Condición corporal al inicio del tratamiento*Experimento	4	7,17	0,127
Condición corporal al inicio del tratamiento*Grupo	1	5,03	<b>0,025</b>

Fuente: elaborado a partir de la base de datos y S.A.S 9.0.

Modelo estadístico seleccionado.

$$Y_{ijk} = \mu + \text{Exp}_i + \text{Trat}_j + \beta_1 \text{Edad} + \beta_2 \text{CC} + \beta_3 \text{CC} * \text{Trat} + \varepsilon_{ijk}$$

Dónde: i: 1, 2, 3, 4, 5 (Experimentos).

j: 0, 1 (Tratamientos).

k: 3, 4, 5, 6, 7 (Edad).

$\beta_{1, 2, 3}$ : Estimador de efectos covariables

$\varepsilon$ : Error experimental.

Tabla No.12 Estimadores de los parámetros incluidos en el modelo.

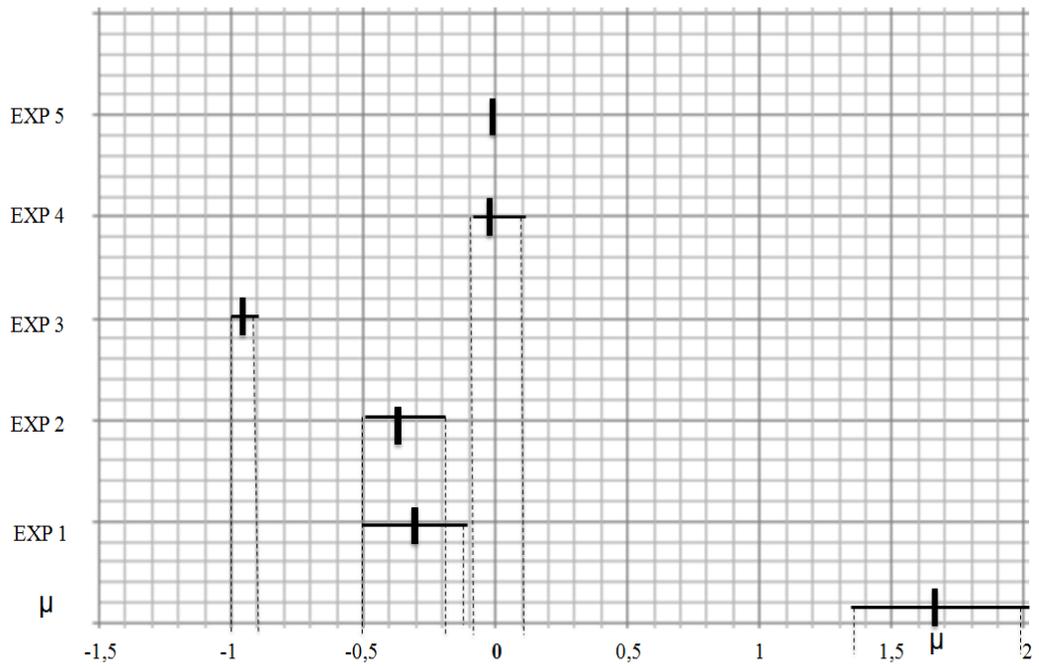
Parámetro	Estimadores	Error Estándar	Intervalos de confianza (95%)		P>Chi 2
Intercepto ( $\mu$ )	1,664	0,17	1,324	2,004	<0,001
Experimento 1	-0,3	0,091	-0,482	-0,118	0,001
Experimento 2	-0,363	0,081	-0,525	-0,201	<0,001
Experimento 3	-0,951	0,047	-1,045	-0,857	<0,001
Experimento 4	0,015	0,049	-0,083	0,113	0,757
Experimento 5	0	0	0	0	.
Grupo suplementado	0	0	0	0	.
Grupo control	-0,382	0,134	-0,65	-0,114	0,006
Edad 3	-0,112	0,141	-0,394	0,17	0,403
Edad 4	-0,407	0,146	-0,699	-0,115	0,006
Edad 5	-0,304	0,149	-0,602	-0,006	0,041
Edad 6	-0,244	0,135	-0,514	0,026	0,071
Edad 7	0	0	0	0	.
Condición corporal	0,087	0,033	0,021	0,153	0,009
Condición corporal* Grupo Control	0,099	0,044	0,011	0,187	0,025
Condición corporal*Grupo Suplementado	0	0	0	0	.

Fuente: elaborado a partir de la base de datos y S.A.S 9.0.

La suplementación con granos de lupino promovió un aumento del 30% de la tasa ovulatoria respecto al grupo no suplementado.

Como se puede observar en el gráfico 5, todos los experimentos presentan diferencias estadísticas respecto al intercepto del modelo ( $\mu$ ), siendo el mismo superior a todas las medias de los experimentos; a su vez los experimentos 1 y 2 y 4 y 5 son estadísticamente similares entre ellos al compartir valores del intervalos de confianza, por lo que el único experimento que presenta diferencias es el 3 respecto, comparado con el 1 (o 2) y el 4 (o 5).

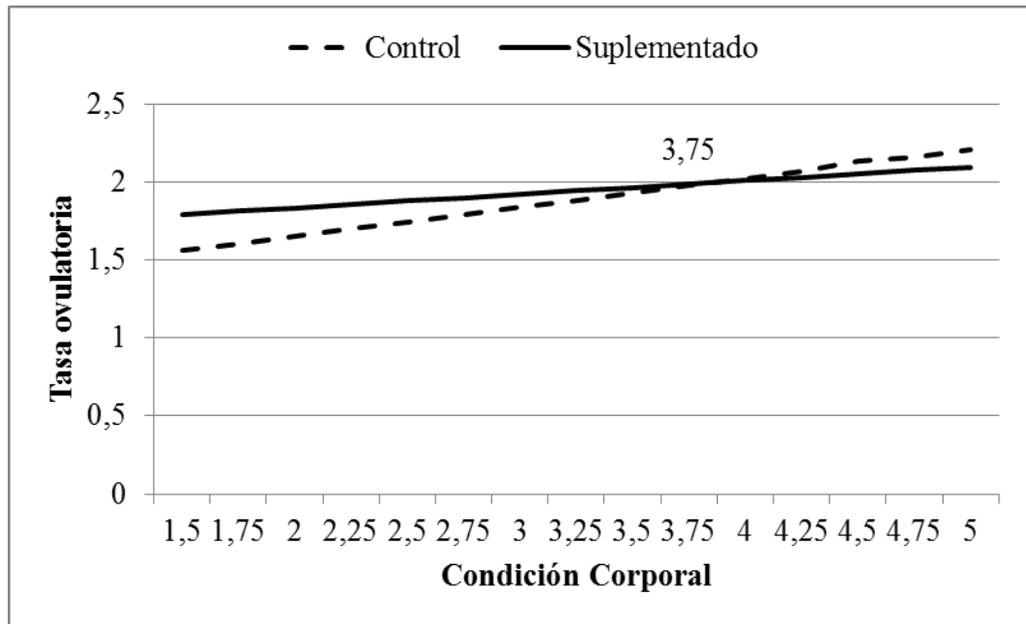
Gráfico No. 5 Scatter plot de experimentos, representando la media e IC al 95% para esta variable.



Fuente: elaborado en base a la tabla 12.

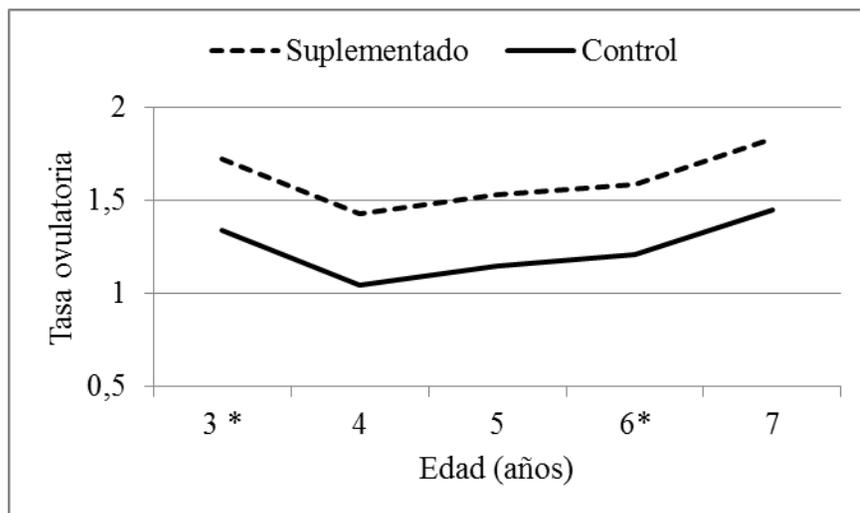
El estimador de la covariable condición corporal, indica que por cada punto de incremento en ésta, la tasa ovulatoria aumentaría 0,087 unidades, presentando diferentes efectos, dependiendo del tratamiento. El incremento de la tasa ovulatoria, mediado por un aumento en la condición corporal es superior para aquellos animales que recibieron el tratamiento suplementado, siempre y cuando su condición corporal sea igual o inferior a 3,75; siendo mayor la amplitud de respuesta entre los tratamientos, cuanto menor sea la condición corporal, como se muestra en el gráfico 6.

Gráfico No. 6 Efecto conjunto de la condición corporal y tipo de tratamiento sobre la tasa ovulatoria.



Fuente: elaboración a partir de la tabla 12.

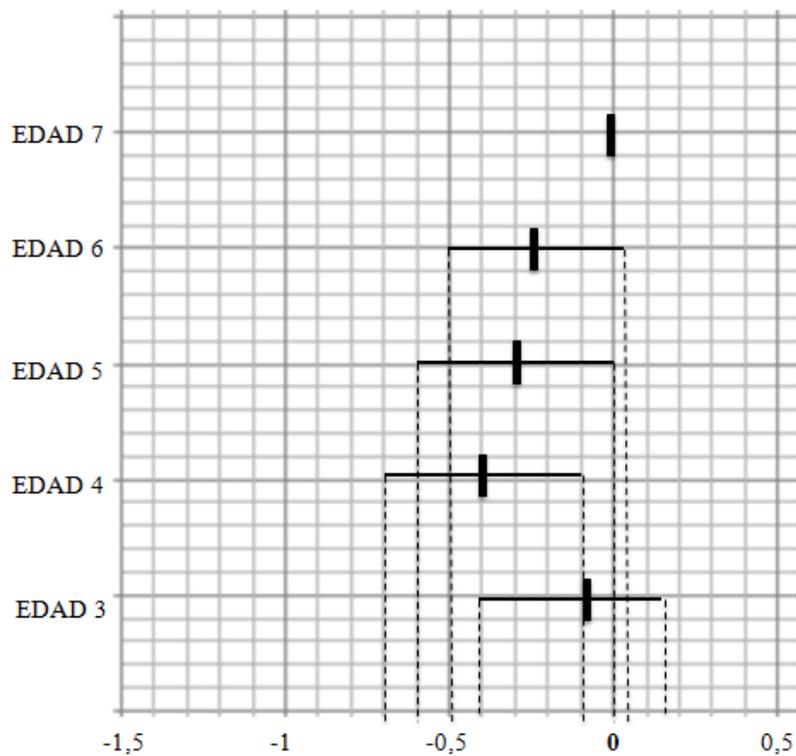
Gráfico No. 7 Influencia de la edad sobre la tasa ovulatoria, según tratamiento.



Fuente: elaboración a partir de la tabla 12.

La variable edad, presenta un efecto diferente según el nivel que se trate, de esta manera, los únicos niveles de edad que presentan diferencias estadísticas respecto al nivel tomado de referencia (7), son las observaciones de 4 y 5 años que se muestran en el gráfico 7.

Gráfico No. 8 Scatter plot de edades representando la media e IC al 95% para esta variable.



Fuente: elaborado en base a la tabla 12.

Tabla No. 13 Coeficientes de correlación respecto a la variable de respuesta.

Modelo	0,451
Experimento	0,175
Tratamiento	0,057
Edad	0,05
Condición corporal al inicio del tratamiento	0,25

Fuente: elaboración a partir de la base de datos y S.A.S 9.0.

El modelo explicaría el 45% de la tasa ovulatoria, representando las variables condición corporal al inicio del tratamiento y los experimentos, la mayoría de esta correlación; mientras que la edad y los tratamientos explicarían la menor proporción.

## 5. DISCUSIÓN

La hipótesis planteada, de que una suplementación de 6 días de duración con granos de lupino, aplicada en un momento específico del desarrollo folicular, incrementa la tasa ovulatoria en ovejas Merino Australiano con condición corporal moderada fue aceptada.

Previo a la presentación de las conclusiones, consideramos pertinente detenernos un minuto en el estudio del grupo control, que si bien muchas veces pasa desapercibido, el mismo nos puede estar dando señales a priori del grado de respuesta que obtendremos en la variable de salida (tasa ovulatoria). En este metanálisis resultó de especial importancia, por lo que estaremos citando conclusiones a lo largo del desarrollo de este ítem.

Observando el Scatter plot de la variable experimentos, mostrado en el gráfico 5, podemos concluir que en los experimentos 4 y 5 (que representa un peso relativo de 40%), las ovejas registraron un alto nivel de tasa ovulatoria, pero sin grandes diferencias entre los grupos control y suplementado, indicando de que este primer grupo presentaba un nivel de reservas endógenas elevado. Caso contrario al experimento 3 (que representa un peso relativo de 32%), en el cual si bien se registró mayor respuesta al tratamiento suplementado; los bajos valores de tasa ovulatoria en ambos grupos nos estaría indicando de que el principal efecto del tratamiento fue el de levantar un anestro nutricional (al encontrarse en la estación reproductiva, para Australia). Mientras que en los tratamientos 1 y 2 (que representan un peso relativo de 28%), presentan (para la raza en cuestión) una diferencia considerable en la variable de respuesta, entre ambos grupos.

Con los datos analizados, en nuestro modelo, la suplementación con granos de lupino durante 6 días promovió un incremento del 30% en la tasa ovulatoria. A pesar de que el efecto inmediato de la nutrición fue descrito por primera vez por Odham y Lindsay (1984), existe gran variabilidad en los resultados obtenidos al aplicar esta tecnología, que va desde respuestas negativas a aumentos de 54% en la tasa ovulatoria (Teleni 1989, Nottle et al. 1990, Stewart 1990, Downing et al. 1995). Esta variabilidad es en parte explicada por la duración y momento de la aplicación de la suplementación. Tratamientos aplicados durante la fase folicular del ciclo (e.g 3 días antes del celo) promueven un efecto negativo sobre la tasa ovulatoria, mientras que tratamientos aplicados 5 a 3 días antes del celo, durante la fase luteal tardía, promueven un efecto positivo sobre la tasa ovulatoria (Stewart, 1990). Este

efecto negativo se debe a que el folículo recibe el estímulo provocado por el incremento de hormonas metabólicas y metabolitos en un grado muy adelantado de desarrollo favoreciendo aún más la dominancia e incrementando el desvío de otro/s folículo/s. Los experimentos analizados en este meta-análisis, fueron aplicados durante la emergencia de la primer onda folicular del ciclo, para hacer coincidir los máximos requerimientos de FSH de los folículos, con el aumento en los niveles de glucosa y hormonas metabólicas, y de esa manera aumentar el número de folículos seleccionados para ovular (Viñoles et al., 2010a). La sincronía del desarrollo folicular con los perfiles hormonales probablemente explique la consistencia en los resultados obtenidos en este trabajo. Ya que se logró capitalizar el pico de hormonas metabólicas y metabolitos con el momento de mayor demanda de FSH. Lo expresado anteriormente, esta evidenciado en la interacción condición corporal al inicio del tratamiento con la variable grupo, la cual fue significativa; sugiriendo que ovejas en una misma condición corporal, presentaran diferencias en su nivel ovulatorio, dependiendo de si el grupo fue control o suplementado. Sin embargo, debemos destacar que la utilidad de este protocolo de sincronización asociado a una suplementación de corta duración es limitada en condiciones de campo, ya que redundando en una baja fertilidad del celo inducido por la tercer prostaglandina (Viñoles et al., 2011). Permitiendo esta, la regresión del cuerpo lúteo y la ovulación del/los folículo/s. La baja fertilidad, posiblemente, estaría explicada en que el o los folículos ovulatorios culminarían su desarrollo con niveles altos de progesterona y bajos en LH, resultando en un ovocito de menor calidad<sup>3</sup>.

En este trabajo, observamos que la suplementación aumentó la tasa ovulatoria hasta una condición corporal de 3,75, siendo mayor el impacto a menores condiciones corporales. El efecto de la condición corporal sobre la respuesta a la suplementación nutricional es un tema controvertido. Se ha sugerido que ovejas en condición corporal 2 responden mejor al efecto flushing que ovejas en mejor condición corporal (Morley et al., 1978). Por otra parte, se ha descrito que animales en alta condición responden mejor a la suplementación nutricional comparado con animales en baja condición corporal (Leury et al., 1990). Los trabajos realizados por Banchemo y Quintans (2006), Banchemo et al. (2009b) utilizando ovejas en condición corporal 2.5 a 3.5 unidades coinciden con lo observado por Leury et al. (1990). En un esfuerzo por estudiar la asociación entre los efectos estático (condición corporal) e inmediato (suplementación de corta duración) de la nutrición, se observó que ovejas en alta condición corporal (4 unidades), responden mejor a la suplementación que

---

<sup>3</sup> Viñoles, C. 2012. Com. personal.

ovejas en baja condición corporal (2 unidades, Viñoles et al., 2010a). Sin embargo, utilizando un elevado número de animales, observamos que la respuesta es mayor a menor condición corporal, y que la misma decrece a medida que las reservas adiposas aumentan. A su vez, como ya fuese citado en el segundo párrafo de este ítem, deducimos de que, una suplementación de corta duración permite adelantar el inicio de la ciclicidad en ovejas en baja condición corporal, y aumentar el número de folículos que ovulan en animales en condición corporal moderada (2.5-3 unidades).

La condición corporal al inicio del tratamiento explicó un 25% de la variación en la tasa ovulatoria. El efecto estático de la nutrición sobre la tasa ovulatoria es un efecto consistente, e implica que ovejas con mayor condición corporal tendrán una mayor tasa ovulatoria comparadas con ovejas en una condición corporal más baja (Lindsay et al., 1993). En nuestro modelo estadístico, la variación de la condición corporal previo al inicio del tratamiento no provocó diferencias significativas en la tasa ovulatoria. Es decir, que fue similar el efecto para ovejas que partieron de condición corporal 4 y bajaron una unidad, que para ovejas que partieron de condición corporal 2 y que subieron una unidad de condición corporal. Estos resultados contradicen hallazgos previos, que reportan una disminución en la tasa ovulatoria, en ovejas que pierden condición corporal en el período previo al tratamiento de suplementación corto, y se sustenta en que los cambios en las concentraciones de metabolitos y hormonas metabólicas que ocurren en períodos de balance energético negativo disminuyen el crecimiento folicular (Sosa et al. 2006, Viñoles et al. 2012). En ovejas Merino, la alimentación a mitad de mantenimiento reduce el número de folículos > 4 mm, mientras que la suplementación posterior permite restablecer la población folicular y la tasa ovulatoria (Viñoles et al., 2008). Nuestros resultados coinciden con los de Ferguson et al. (2012), quienes utilizando 1500 ovejas Merino Australiano, concluyen que es el peso estático al momento de la encarnera el que define la respuesta reproductiva, siendo menos relevantes los cambios que ocurren para llegar a ese peso vivo. No quisiéramos abandonar la discusión de este tema sin mencionar que los experimentos involucrados en el metanálisis no fueron diseñados con el objetivo de evaluar el efecto dinámico de la nutrición, lo que se observó en los experimentos 4 y 5 (los cuales reúnen un alto número de observaciones), en los mismos se trabajó con animales en buena condición corporal >3, reflejado esto en el gráfico 5, donde se evidencia que la elevada condición corporal no permitió manifestar diferencias elevadas entre el grupo

control y suplementado. Por lo que (con la estructura de nuestros datos) no estaríamos aptos para descartar el fenómeno de “memoria metabólica”.

El efecto significativo del experimento sobre la tasa ovulatoria observado en éste trabajo podría ser explicado por el plano nutricional y por lo tanto la condición corporal de las diferentes majadas al inicio del experimento, como fue discutido anteriormente (Ferguson et al. 2011, Viñoles et al. 2012). Nuestro modelo confirma que la edad es otra de las variables que interaccionan en la respuesta a la suplementación, ya que ovejas de 4 y 5 años de edad registraron menores niveles de tasa ovulatoria que aquellas de 7 años. Según Bindon et al., citados por Azzarini (1992) las corderas al inicio de su vida reproductiva tendrían menores niveles de tasa ovulatoria que animales adultos, alcanzado su máximo entre los 3 y 5 años de edad la cual se mantiene hasta los 10 o más años. La respuesta observada en nuestro análisis podría relacionarse con la presencia de animales en ese grupo etario en el experimento 3, donde la condición corporal fue más pobre y el suplemento, levantando las restricciones nutricionales indujo la respuesta ovulatoria. Nuestros resultados sugieren que niveles nutritivos que retrasen el desarrollo de los animales, determinarían retrasos en la expresión del máximo potencial reproductivo en la edad adulta de las hembras (Gunn et al., 1995).

El modelo estadístico seleccionado explicó el 45% de los cambios en la tasa ovulatoria, siendo las variables más importantes, la condición corporal al inicio del tratamiento y los experimentos, explicando un 25% y 17,5%, respectivamente. La elevada influencia de los experimentos en el modelo, sería explicado por una alta varianza de condición corporal entre experimentos, asociados al nivel nutricional base de cada predio.

## 6. CONCLUSIONES

La respuesta a una suplementación de 6 días de duración con grano de lupino, administrado en un momento específico del crecimiento folicular, permitió incrementar en un 30% la tasa ovulatoria. La mayor respuesta al tratamiento nutricional fue observada en ovejas > 5 años de edad con una condición corporal  $\leq 3,75$  unidades.

## 7. RESUMEN

El efecto de la condición corporal (CC) estática y dinámica sobre el aumento en la tasa ovulatoria inducido por un tratamiento nutricional de corta duración no está aún aclarado. El objetivo de este trabajo fue estudiar el impacto de la CC estática y dinámica sobre la respuesta a un tratamiento nutricional de 6 días con lupinos. Mediante la metodología de meta-análisis se utilizaron 1315 datos de cinco experimentos donde se evaluó un tratamiento control y otro suplementado con lupinos. Las ovejas Merino fueron sincronizadas con 3 dosis de prostaglandina (PG) cada 7 días, y el suplemento se suministró desde el día 2 al 7 de aplicada la segunda PG. Los datos de tasa ovulatoria (0, 1,  $\geq 2$ ) se analizaron mediante un modelo lineal generalizado utilizando el procedimiento GENMOD en SAS. El modelo incluyó el experimento, el tratamiento y la edad como efectos fijos, la CC al inicio del tratamiento y la evolución de la CC previo al tratamiento (total y por día) como covariables y la interacción entre estas covariables y los efectos fijos experimento y tratamiento. Los efectos fueron considerados significativos si  $P < 0.05$ . El suplemento aumentó en un 30% la tasa ovulatoria. Por cada punto de incremento en la CC estática, la tasa ovulatoria aumentó 0,087 unidades. El incremento de la tasa ovulatoria fue superior para los animales suplementados, si la CC fue  $\leq 3,75$  unidades. La variación en la CC no afectó la respuesta. La CC estática alcanzada al inicio de la suplementación afecta la respuesta ovulatoria, pero no los cambios dinámicos para alcanzar la misma.

Palabras clave: Condición corporal; Suplementación corta; Tasa ovulatoria;

## 8. SUMMARY

The static and dynamic effects of body condition (BC) on the increase in ovulation rate stimulated by a short period of supplementation are still unknown. The aim of this study was to evaluate the impact of the static and dynamic changes in body condition on the response to a 6 days supplementation with lupins in Merino ewes. The meta-analysis evaluated 1315 records from 5 experiments that had a control non-supplemented group and a supplemented group. The ewes were synchronised with 3 prostaglandin injections administered every 7 days, and the supplement administered from day 2 to 7 after the second prostaglandin injection. Ovulation rate (0, 1,  $\geq 2$ ) was analysed using a general lineal model using the GENMOD procedure in SAS. The model included the experiment, treatment, and age as fixed effects, the BC at the beginning of the experiment and the changes in BC before the beginning of the nutritional treatment (total and daily changes) as covariates and the interaction between covariates, and the fixed effects experiment and treatment. The effects were considered significant if  $P < 0.05$ . The supplement increased ovulation rate by 30%. For every unit of increase in the static BC, the ovulation rate increased 0,087 units. The increment in ovulation rate was greater in ewes with a BC score  $\leq 3,75$  units. The dynamic changes in BC had not effect on the ovulatory response. The static BC reached at the beginning of the supplementation affected the ovulatory response, but not the dynamic changes that occurred to reach that specific BC.

Key words: Body condition; Short-term supplementation; Ovulation rate.

## 9. BIBLIOGRAFÍA

1. ALLEN, N. 2010. The outlook and opportunities for english sheep industry 2010 and beyond. (en línea). In: Club Annual Fellowship in Beef and Sheep (100<sup>th</sup>, 2010, Cirencester). The world lamb market. Report no. 6: 17-26. Consultado 22 feb. 2011. Disponible en [http://www.eblex.org.uk/documents/content/publications/p\\_cp\\_rac\\_sheep\\_report\\_281010.pdf](http://www.eblex.org.uk/documents/content/publications/p_cp_rac_sheep_report_281010.pdf).
2. ÁLVAREZ, R. L.; DUCOING, W. A.; ZARCO, Q. L.; TRUJILLO, G. A. 1990. Conducta estral, concentraciones de LH y función lútea en cabras en anestro estacional inducidas a ciclar mediante el contacto con cabras en estro. Veterinaria México. 30: 25 - 31.
3. \_\_\_\_\_.; ZARCO, A. 2001. Los fenómenos de bioestimulación sexual en ovejas y cabras. (en línea). Veterinaria México. 32 (2): 117-129. Consultado 20 dic. 2010. Disponible en <http://new.medigraphic.com/cgi-bin/resumen.cgi?IDREVISTA=39&IDARTICULO=5979&IDPUBLICACION=719>
4. AUSTRALIAN WOOL TESTING AUTHORITY (AWTA). 2011. Key test data summary for the month of October. Kensington. 7 p.
5. AVDI, M.; CHE.; DRIANCOURT, M.A. 1997. Alterations in follicular maturation associates with within-breed variation in ovulation rate in Chios sheep. Animal Production Science. 46: 223-235.
6. AZZARINI, M.1985. Vías no genéticas para modificar la prolificidad ovina. In: Seminario Técnico de Producción Ovina (2º, 1985, Salto). Trabajos presentados. Montevideo, SUL. pp. 111-130.
7. \_\_\_\_\_. 1992. Reproducción en ovinos en América Latina. Algunos resultados de la investigación sobre factores que determinantes del desempeño y su empleo en condiciones de pastoreo. Producción Ovina. no. 5: 7-56.
8. \_\_\_\_\_. 1996. Época de encarnerada. Producción Ovina. no. 9: 95.
9. BAIRD, D.T.; LAND R.B.; SCARAMUZZI, R.J.; WHEELER, A.G.; 1976a. Endocrine changes associated with luteal regression in the ewe, the secretion of ovarian oestradiol progesterone and androstedione and

uterine prostaglandin F2 alpha throughout the oestrus cycle. *Journal of Endocrinology*. 69: 275-286.

10. \_\_\_\_\_.; SCARAMUZZI, R.J. 1976b. The source of ovarian oestradiol and androstenedione in the sheep during the luteal phase. *Acta Endocrinologica (Copenhagen)*. 83: 402-409.
11. BANCHERO, G.; MILTON, J.; LINDSAY, D.; LA MANNA, A.; VÁZQUEZ, A. I.; QUINTANS, G. 2003. Como aumentar la tasa ovulatoria/mellicera en ovejas Corriedale. *In: Jornada Anual de Producción Animal (2003, Treinta y Tres). Resultados experimentales*. Montevideo, INIA. pp. 53-57 (Actividades de Difusión no. 332).
12. \_\_\_\_\_.; VERA, M.; QUINTANS, G. 2011. Utilización de taninos condensados para incrementar la tasa ovulatoria en ovejas. *In: Jornadas Uruguayas de Buiatría (39as., 2011, Paysandú). Trabajos presentados*. Paysandú, CMVP. pp. 252-254.
13. \_\_\_\_\_.; FERNÁNDEZ, M.; GANZÁBAL, A.; VÁZQUEZ, A.; QUINTANS, G. 2006a. Manejo genético y nutricional para aumentar la tasa mellicera de nuestras majadas. *In: Jornadas Uruguayas de Buiatría (34as., 2006, Paysandú). Trabajos presentados*. Paysandú, CMVP. pp. 71-75.
14. \_\_\_\_\_.; QUINTANS, G. 2006b. A short grazing period on *Lotus uliginosus* cv. Maku can increase ovulation rate in Corriedale ewes. *In: Ruminant Reproduction Symposium (7<sup>th</sup>., 2006, New Zealand). Proceedings*. Wellington, s.e. p. 44.
15. \_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_. 2008. "Flushing corto" una herramienta para aumentar el porcentaje de mellizos en ovejas de baja a moderada prolificidad. *Revista INIA*. no. 14: 8-12.
16. BARTLEWSKI, Y. P.M.; BEARD, A.P.; COOK, S.J.; CHANDOLIA, R.K.; HONARAMOOZ, A.; RAWLINGS, N.C. 1999. Ovarian antral follicular dynamics and their relationships with endocrine variable throughout the oestrus cycle in breeds of sheep differing in prolificacy. *Journal of Reproduction and Fertility*. 115: 111- 126.
17. BEEF + LAMB NEW ZELAND. 2011, Sheep and beed mid season update 2010-11. (en línea). Wellington, Rob Davison. 23 p. Consultado 26 feb. 2011.

Disponible en <http://www.beeflambnz.com/Documents/About%20us/Annual%20report%202010-2011.pdf>

18. BEG, M. A.; GINTHER, O. J. 2006. Follicle selection in cattle and horses: role of intrafollicular factors (en línea). *Reproduction*. 132: 365 – 377. Consultado 15 ene. 2011. Disponible en <http://www.reproduction-online.org/content/132/3/365.full.pdf>.
19. BERNABEL, L.; BURLA, A.; PESSANHA, M. 2006. Aspectos gerais da reprodução de caprinos e ovinos. Campos dos Goytacazes. Universidade Estatal de Norte Fluminense Darcy Ribeiro. 54 p.
20. BERRETTA, E. J.; BEMHAJA, M. 1998. Producción estacional de comunidades naturales sobre suelos de Basalto en la Unidad Queguay chico. *In*: Seminario de Actualización en Tecnologías para Basalto (1998, Tacuarembó). Trabajos presentados. Montevideo, INIA. pp. 9-20 (Serie Técnica no. 102).
21. BIANCHI, G. 2007. Alternativas tecnológicas para la producción de carne ovina de calidad en sistemas pastoriles. Caracterización ovina en el Uruguay y algunas alternativas productivas para el rubro. Montevideo, Hemisferio Sur. pp. 17-36.
22. BONINO, M. 2010. Ecografías 2010. (en línea). *Sul Informa*. 18: 1-3. Consultado 7 dic. 2010. Disponible en [https://docs.google.com/viewer?a=v&q=cache:ULf0D6ay4rEJ:www.sul.org.uy/descargas/83198e6368/ECOGRAF%25CDAS\\_2010.PDF+bonino+2010+sul&hl=es&gl=uy&pid=bl&srcid=ADGEEShpN9xcTE2HCTfaKssp9ddoSdILKebzVYFYr63JvgB16C37vsbAxCv0qfkk1WXgHNIjYaoIvgRL6i5ggw7fw2naHg4DMqZP0QgAc0EgWoeu50hxydKOMQFessy5lPvIVF8allB&sig=AHIEtbTCXpYn\\_Yw2JBM8FZ\\_DKTX6HtDlzQ](https://docs.google.com/viewer?a=v&q=cache:ULf0D6ay4rEJ:www.sul.org.uy/descargas/83198e6368/ECOGRAF%25CDAS_2010.PDF+bonino+2010+sul&hl=es&gl=uy&pid=bl&srcid=ADGEEShpN9xcTE2HCTfaKssp9ddoSdILKebzVYFYr63JvgB16C37vsbAxCv0qfkk1WXgHNIjYaoIvgRL6i5ggw7fw2naHg4DMqZP0QgAc0EgWoeu50hxydKOMQFessy5lPvIVF8allB&sig=AHIEtbTCXpYn_Yw2JBM8FZ_DKTX6HtDlzQ)
23. BRADEN, A.W.H.; MOULE, G.R. 1964. Effects of stress on ovarian morphology and oestrus cycles in ewe. *Australian Journal of Agricultural Research*. 15: 937-949.
24. BRONSO, F. H.; HEIDEMAN, P. D. 1994. Physiology of reproduction; seasonal reproduction in mammals. 2<sup>nd</sup>. ed. New York, Raven. pp. 541-583.
25. BUXADÉ, C. 1994. Estructura, etnología, anatomía y fisiología. Madrid, España, Mundi-Prensa. 329 p.

26. CAHILL, L. P.; MAULEON, P. 1980. Influences of season, cycle and breed on follicular growth rates in sheep. *Journal of Reproduction and Fertility*. 58: 321-328.
27. \_\_\_\_\_. 1984. Folliculogenesis and ovulation rate in sheep. *In*: Lindsay, D. R.; Pearce, D. T. eds. *Sheep reproduction*. Canberra, Australian Academy of Science and Technology. pp. 92-98.
28. CALLEJAS, S. 2001. *Biología de la reproducción; fisiología del ciclo estral bovino*. Buenos Aires, Argentina. INTA. 695 p.
29. CAMPBELL, B. K.; DOBSON, H.; BAIRD, D. T.; SCARAMUZZI, R. J. 1999. Examination of the relative role of FSH and LH in the mechanism of ovulatory follicle selection in sheep. *Journal of Reproduction and Fertility*. 117: 355-367.
30. CARDELLINO, R. s.f. La producción de lana Merino Fina y Súper Fina en el Uruguay (<19.5 micras). Una ilusión o un “buen negocio”. (en línea). Montevideo, FUCREA. pp. 1-8. Consultado 8 dic. 2010. Disponible en <http://www.fucrea.org/userfiles/informacion/items/286.pdf>
31. \_\_\_\_\_.; MUELLER, J. 2008. Wool and other animals fibres in South America. (en línea). *In*: Symposium on Natural Fibers (1<sup>st</sup>., 2009, Roma). Common fund for commodities; proceedings. Report no. 56: 43-53. Consultado 9 dic. 2011. Disponible en <ftp://ftp.fao.org/docrep/fao/011/i0709e/i0709e.pdf>
32. CASCO, O.; DELGADO, M.; GARCÍA, M. 2007. Efecto de la nutrición proteica y energética sobre la tasa ovulatoria de ovejas Corriedale y ALFERSUL. Tesis Ing. Agr. Montevideo, Uruguay. Facultad de Agronomía. 156 p.
33. CATRILEO, A.; ROJAS, C. 1995. Uso del lupino en producción animal. *Tierra Adentro*. no. 4: 48-49.
34. CARR, W. R.; LAND, R. B.; SALES, D. I. 1976. The effect of gonadotrophin releasing hormone (GnRH) plasma levels of luteinizing hormone (LH) in lamb breeds with high and low ovulation rates. *Annales de Biologie Animale, Biochimie, Biophysique*. 16 (2): 167-167.
35. CONSIDINE, R.V.; SINHA, M.K.; HEIMAN, M.L.; KRIAUCIUNAS, A.; STEPHENS, T.W.; NYCE, M.R.; OHANNESIAN, J.P.; MARCO, C.C.; McKEE, L.J.; BAUR, T.L.; CARO, J.F. 1996. Serum immunoreactive-

leptin concentrations in normal-weight and obese humans. (en línea). The New England Journal of Medicine. 5 (334): 292-295. Consultado 20 abr. 2011. Disponible en <http://www.nejm.org/doi/pdf/10.1056/NEJM199602013340503>

36. DE BARBIERI, I.; MONTOSI, F.; MEDEROS, A.; CIAPPESONI, G.; FRUGONI, J.; MARTINEZ, H.; LUZARDO, S.; BENTANCURT, M.; SILVEIRA, C.; RODRÍGUEZ, A.; GRATTAROLA, M.; PEREZ JONES, J.; FROS, A. 2007. Núcleo fundacional del Proyecto Merino Fino del Uruguay Unidad Experimental Glencoe; resultados obtenidos (1999-2007). In: Avances Obtenidos en el Proyecto Merino Fino del Uruguay; Nucleo Fundacional U.E Glencoe 1997-2007 (8ª., 2007, Tacuarembó). Trabajos presentados. Montevideo, INIA. pp. 32-36 (Actividades de Difusión no. 523).
37. DONNEY, J.M.; GUNN, R.G.; GRIFFITHS, J.G. 1973. The effect of pre-mating stress on the onset of oestrus and ovulation rate in Scottish Blackface ewes. *Journal of Reproduction and Fertility*. 35: 1085 – 1097.
38. DOWNING, J.A.; SCARAMUZZI, R.J.; JOSS, J. 1990. Infusion of branched chain amino acids will increase ovulation rate in ewe. *Proceedings of the Australian Society of Animal Production*. 18: 472.
39. \_\_\_\_\_; JOSS, J.; CONNELL, P.; SCARAMUZZI, R.J. 1995a. Ovulation rate and the concentrations of gonadotrophic and metabolic hormones in ewes fed lupin grain. *Journal of Reproduction and Fertility*. 103: 137-145.
40. \_\_\_\_\_; \_\_\_\_\_; SCARAMUZZI, R. J. 1995b. Ovulation rate and the concentration of gonadotrophins and metabolic hormones in ewes infused with glucose during the late luteal phase of the oestrus cycle. *Journal of Endocrinology*. 146: 403-410.
41. DRIANCOURT, M. A.; GIBSON, W. R.; CAHILL, L. P. 1985. Follicular dynamics throughout the oestrous cycle in sheep. A review. *Reproduction Nutrition and Development*. 25: 1-15.
42. \_\_\_\_\_. 2001. Regulation of ovarian follicular dynamics in farm animals. Implications for manipulation of reproduction. *Theriogenology*. 55: 1211-39.
43. DURÁN DEL CAMPO, A. 1980. Anatomía, fisiología de la reproducción e inseminación artificial en ovinos. Montevideo, Uruguay, Hemisferio Sur. 200 p.

44. DUTT, R.H. 1964. Detrimental effects of high ambient temperatura on Fertility and early embryo survival in sheep. *International Journal of Biometeorology*. 8: 43-56.
45. EPPIG, J.J.; WIGGLESWORTH, K.; PENDOLA, F.L. 2002. The mammalian oocyte orchestrates the rate of ovarian follicular development. *Proceedings of The National Academy of Science of the United States of America*. 99: 2890 - 2894.
46. ERIKSON, G.F.; MAGOFFIN, D.A. 1983. The endocrine control of the follicle androgen biosynthesis. *Journal of Steroid Biochemistry*. 19: 113 – 117.
47. EVANS, A.C.; DUFFY, P.; HYNES, N.; BOLAND, M.P. 2000. Waves of follicle development during the estrous cycle in sheep. *Theriogenology*. 53: 699-715.
48. FAOSTAT. 2009a. Base de datos. (en línea). Roma, FAO. Consultado 8 dic. 2011. Disponible en <http://faostat.fao.org/site/573/DesktopDefault.aspx?PageID=573#ancor>
49. \_\_\_\_\_. 2009b. Base de datos. (en línea). Roma, FAO. Consultado 8 dic. 2011. Disponible en <http://faostat.fao.org/site/342/default.aspx>
50. FERGUSON, M.B.; THOMPSON, A. N.; GORDON, D.J.; HYDER, M. W.; KEARNEY, G. A.; OLDHAM, C. M.; PAGANONI, B. L. 2012 The wool production and reproduction of Merino ewes can be predicted from changes in live weight during pregnancy and lactation. *Animal Production Science*. 51: 763-775.
51. FERNÁNDEZ ABELLA, D. 1987. Temas de reproducción ovina. Montevideo, Universidad de la Republica. División Publicaciones y Ediciones. pp. 101-127.
52. \_\_\_\_\_. 1993. Principios de la fisiología reproductiva ovina. Montevideo, Hemisferio Sur. 247 p.
53. \_\_\_\_\_.; FORMOSO, D.; CASCO, O.; DELGADO, M. A.; GARCÍA, A. P.; IBÁÑEZ, W. 2007a. Efecto de un flushing focalizado utilizando Lotus uliginosus cv Maku, bloques proteicos y expeler de soja sobre la tasa ovulatoria y fecundidad de ovejas Corriedale. *Produccion Ovina*. no. 19: 33-42.

54. \_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_. 2007b. Producción ovina. Estudio de la mortalidad embrionaria y fetal en ovinos. Producción Ovina. no. 19: 5-15.
55. \_\_\_\_\_. 2009a. Época de apareamientos. Paysandú, Facultad de Agronomía. 49 p.
56. \_\_\_\_\_. 2009b. Fertilidad de la oveja I. Paysandú, Facultad de Agronomía. 62 p.
57. \_\_\_\_\_. 2009c. Fertilidad de la oveja II. Paysandú, Facultad de Agronomía. 51 p.
58. \_\_\_\_\_. 2009d. Fertilidad de la oveja III. Paysandú, Facultad de Agronomía. 54 p.
59. FIERRO, S. 2010. Pérdidas reproductivas en ovejas sincronizadas con prostaglandina. Tesis de Maestría en Reproducción Animal. Montevideo, Uruguay. Facultad de Veterinaria. 33 p.
60. \_\_\_\_\_.; OLIVERA-MUZANTE, J.; GIL, J.; VIÑOLES, C. 2011 Effects of prostaglandin administration on ovarian follicular dynamics, conception, prolificacy, and fecundity in sheep. Theriogenology. 76 (4): 630-639.
61. FINDLAY, J.K.; DRUMMOND, A.E.; BRITT, K.L.; DYSON, M.; WREFORD, N.G.; ROBERTSON, D.M.; GROOME, N.P.; JONES, M.E.; SIMPSON, E.R. 2000. The roles of activins, inhibins and estrogen in early committed follicles. Molecular and Cellular Endocrinology. 163: 81-87.
62. FOGARTY, N.M.; HALL, D.G.; DONNELLY, J.R.; JELBART, R.A.; DAWE, S.T. 1984. Increased ewe reproduction; 200% lambs. Animal Production in Australia. 15: 66-79.
63. GARCÍA, S.; CASTEJÓN, F.; DE LA CRUZ, F.; GONZÁLEZ, J.; MURILLO, D.; SALIDO, G. 1995. Fisiología veterinaria. Madrid, Mc Graw-Hill. 1074 p.
64. GIBBSON, A. 2000. Aspectos fisiológicos de la reproducción en las ovejas. In: Mueller, J.P.; Taddeo, H.R.; Uzal, F.A. eds. Actualización en producción ovina. Bariloche, Argentina, INTA. pp. 55-62.
65. GIMENO, D. 2007. Diferencias raciales. Una experiencia de cruzamientos con las razas Poll Dorset e Ile de France. SUL. Lana Noticias. no.145: 22-24.

66. GINTHER, O.J.; WILTBANK, M.C.; FRICKE, P.M.; GIBBONS, J.R.; KOT, K. 1996. Selection of the dominant follicle in cattle. *Biology of Reproduction*. 55: 1187-1194.
67. GIRA. 2009, Global meat market background. Voltaire, Francia, s.e. 46 p.
68. GOODMAN, R. 1994. The physiology of reproduction; neuroendocrine control of the ovine estrous cycle. New York, Raven. 709 p.
69. GUERRA, M.; MEZA, C.; SÁNCHEZ, M.; GALLEGOS, J.; TORRES, G.; PRO, A. 2009. IGF-1 y actividad ovárica de cabras en condición corporal divergente y con un suplemento de proteína no degradable en el rumen. (en línea). *Agrociencia*. 43 (3): 241-247. Consultado 9 dic. 2010. Disponible en <http://redalyc.uaemex.mx/pdf/302/30211225003.pdf>
70. GUNN, R.G.; DONEY, J.M. 1973. The effects of nutrition and rainfall at the time of mating on the reproductive performance of ewes. *Journal of Reproduction and Fertility*. 19: 253-258.
71. \_\_\_\_\_.; SIMDA.; HUNTER EA. 1995. Effects of nutrition in utero and in early life on the subsequent lifetime reproductive performance of Scottish Blackface ewes in two management systems. *Animal Science*. 60: 223-230.
72. HAFEZ, E.S.E. 1993. Reproduction in farm animals; folliculogenesis, egg maturation, and ovulation. Philadelphia, Lea and Febiger. 509 p.
73. HILL, A.; ALLISTON, C.W. 1981. Effects of thermal stress on plasma concentrations of luteinizing hormone, progesterone, prolactin and testosterone in the cycling ewe. *Theriogenology*. 15: 201. 209.
74. INGRAHAM, R.H. 1974. Discussion on the influence of environmental factor on Reproduction of livestock. *In*: International Livestock Environment Symposium (1<sup>st</sup>., 1974, Nebraska). Proceedings. Nebraska, ASAE. pp. 55-61.
75. JIMENO, V. CASTRO, T. REBOLLAR, P. 2001. Interacción Nutrición - Reproducción en ovinos de leche. (en línea). *In*: Curso de Especialización FEDNA (17º, 2001, Madrid). Avances en Nutrición y Alimentación Animal. Report no. 9: 131-160. Consultado 8 dic. 2010. Disponible en <http://www.acorex.es/ES/pienso/Interaccionnutricion-reproduccionenovinodeleche.pdf>

76. KARSH, F.J.; LEGAN, S.J.; RYAN, K.D.; FOSTER, D.L. 1978. The feed back effects of ovarian steroids on gonadotrophin secretin. *In:* Crighton, G.; Foxcroft, N.; Haynes, G. eds. Control of ovulation. London, Butterworths. pp. 29-48.
77. \_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_. 1980. Importance of estradiol and progesterone in regulating LH secretion and estrous behavior during the sheep estrous cycle. *Biology of Reproduction*. 23: 404 - 413.
78. KNIGHT, T.W.; OLDHAM, C.M.; LINDSAY, D.R. 1975. Studies in ovine infertility in agricultural regions in Western Australia; the influence of a supplement of lupins (*Lupinus angustifolius* cv. Uniwhite) at joining on the reproductive performance of ewes. *Australian Journal of Agricultural Research*. 26: 567-575.
79. \_\_\_\_\_.;LYNUCH, P.R. 1980. Source or ram pheromones that stimulate ovulation rate in the ewe. *Animal Reproduction Science*. 3: 133 – 136.
80. \_\_\_\_\_.; HALL, D.R.; LYNCH, P.R. 1985. Use of rams and social facilitation to stimulate early oestrus. Wellington, New Zealand. Ministry of Agriculture and Fisheries. Agricultural Research Division. 135 p.
81. KOSIOR-KORZECKA, U.; BOBOWIEC, R. 2003. Change in the level of endogenous leptin, FSH, 17beta-oestrediol and metabolites during lupin induced increase in ovulation rate in ewes. *Journal of Veterinary Medicine*. 50: 343 349.
82. LEES, J.L. 1966. Variation in the time or onset of the breeding season in Clun ewes. *Journal of Agricultural Science*. 67: 173-180.
83. LEGAN,S.J., KARSH, F.J., FORTER,D.L. 1977. The endocrine control of seasonal reproductive function in the ewe; a marked in response to the negative feedback action of estradiol on Luteinizing hormone secretion. *Endocrinology*. 101 (3): 818-824.
84. LENZ, M.; RAMÍREZ, G.; URIBE, L. 2007. Papel del factor de crecimiento semejante a la insulina (IGF-1) en la regulación de la función ovárica. *Biosalud*. 6 (1): 149-159.
85. LEURY, B. J.; MURRAY, P. J.; ROWE, J. B. 1990 Effect of nutrition on the response in ovulation rate in Merino ewes following short-term lupin supplementation and insulin administration. *Australian Journal of Agricultural Research*. 41: 751-759.

86. LINCOLN, G.A.; SHORT, R.V. 1980. Seasonal breedings nature's contraceptives. *Endocrine Society*. 36: 1- 43.
87. LINDSAY, D. 1976. The usefulness to the animal producer of research findings in nutrition on reproduction. *Proceedings of the Australian Society of Animal Production* . 9: 217-224.
88. \_\_\_\_\_.; MARTIN, G.; WILLIAMS, I. 1993. Nutrition and reproduction. In: King, G. J. ed. *Reproduction in domesticated animals*. Amsterdam, Elsevier. pp. 459-491.
89. LÓPEZ, S.; MORENO, J.; BULNES, A.; LÓPEZ, M. 1993. Aspectos característicos de la fisiología reproductiva de la oveja. *Revista Científica FCV-LUZ*. 3 (2): 123-131.
90. MACKENZIE, A.J.; THWAITES, C.J.; EDEY, T.N. 1975. Oestrus, ovarían and adrenal response of the ewe to fasting and cold stress. *Australian Journal of Agricultural Research*. 26: 545-551.
91. Mc NATTY, K.P.; SMITH, P.; HUDSON, N.L.; HEATH, D.A.; LUN, S. 1992. Follicular development and steroidogenesis. In: Sjoberg, N.O.; Hamberger, L.; Jansen, P.O.; Owman, C.; Coelingh, J. eds. *Local Regulation of ovarian function*. Lancashire, Parthenon Publishing Group. 21 – 28.
92. McNEILLY, A.S.; PICTON, H.M.; CAMPBELL, B.K.; BAIRD, D.T. 1991. Gonadotrophic control of follicle growth in the ewe. *Journal of Reproduction and Fertility Supplement*. 43: 177-186.
93. MARIE, M.; FINDLAY, P.A.; THOMAS, L.; ADAM, C.L. 2001. Daily patterns of plasma leptin in sheep: Effects of photoperiod and food intake. *Journal of Endocrinology*. 170: 277-286.
94. MARTIN, G.B.; SCARAMUZZI, R.J.; HENSTRIDGE, J.D. 1983. Effects of oestradiol, progesterone and androstenedione on the pulsatile secretion of luteinizing hormone in ovariectomized ewes during spring and autumn. *Journal of Endocrinology*. 18: 65-71.
95. \_\_\_\_\_.; OLDHAM, C.M.; COGNIE, Y.; PEARSE D,T. 1986. The physiological responses of anovulatory ewes to the introduction of rams; a review. *Livestock Production Science*. 15: 219 – 247.

96. \_\_\_\_\_.; THOMAS, G.B. 1990. Roles of communication between the hypothalamus, pituitary gland and ovarian in the breeding activity of ewes. *In*: Oldham, C.M.; Martin, G.B.; Purvis, I.W. eds. Reproductive physiology of Merino sheep; concepts and consequences. Perth, University of Western Australia School of Agriculture. pp. 23-40.
97. \_\_\_\_\_.; MILTON, J. T.; DAVIDSON, R. H.; BANCHERO, G.E.; LINDSAY, D. R.; BLACHE, D. 2004 Natural methods for increasing reproductive efficiency in small ruminants. *Animal Reproduction Science*. 83: 231-245.
98. MENCHACA, A.; MILLER, V.; GIL, J.; PINCZAK, A.; LACA, M.; RUBIANES, E. 2004 Prostaglandin F<sub>2</sub>alpha treatment associated with timed artificial insemination in ewes. *Reproduction in Domestic Animals*. 39: 352-355.
99. MICHELS, H.; DECUYPERE, E.; ONAGIBESAN, O. 2000. Litter size, ovulation rate and prenatal survival in relation to ewe body weight; genetics review. *Small Ruminant Research*. 38 (3): 199-209.
100. MONGET, P.; MONNIAUX, D. 1995. Growth factors and the control of folliculogenesis. *Journal of Reproduction and Fertility Supplement*. 49: 321-333.
101. MONTOSI, F.; DE BARBIERI, I.; SILVEIRA, C.; SAN JULIÁN, R.; BRITO, G. 2009. Engorde de corderos pesados; una alternativa productiva rentable y segura en momentos difíciles. *Revista INIA*. no. 17: 37-40.
102. MORLEY, F.W.H.; WHITE, D.H.; KENNEY, P.A.; DAVIS, I. F. 1978 Predicting ovulation rate from live weight in ewes. *Agricultural Systems*. 3: 27-45.
103. \_\_\_\_\_.; FINDLAY, P.A.; ADAM, C. L.; WAX, G.; CAMPBELL, B. K.; KENDALL, N. R.; KHALID, M.; FORSBER, G. M.; SCARAMUZZI, R. J. 2005. THE ovarian expression of mRNAs for aromatase, IGF-I receptor, IGF-binding protein-2, -4 and -5, leptin and leptin receptor in cycling ewes after three days of leptin infusion. *Reproduction*. 130: 869-881.
104. MUÑOZ-GUTIÉRREZ, M.; BLACHE, D.; MARTIN, G.B.; SCARAMUZZI, R.J. 2002. Folliculogenesis and ovarian expression of mRNA encoding aromatase in anoestrous sheep after 5 days of glucose or glucosamine infusion or supplementary lupin feeding. *Reproduction*. 124: 721-731.

105. NARI, A.; CARDOZO, H. 1987. Enfermedades causadas por parásitos internos. Nematodos gastrointestinales. In: Bonino Morlan, J.; Duran del Campo, A.; Mari, J.J. eds. Enfermedades de los lanares. Montevideo, Hemisferio Sur. pp. 1-55.
106. NOTTLE, M.B.; SEAMARK, R.F.; SETCHELL, B.P. 1990. Feeding lupin grain for six days prior to a cloprostenol-induced luteolysis can increase ovulation rate in sheep irrespective of when in the oestrous cycle supplementation commences. *Reproduction Fertility and Development*. 2: 189-192.
107. OLDHAM, C.; LINDSAY, D. 1984. The minimum period of intake of lupin grain required by ewes to increase their ovulation rate when grazing dry summer pasture. In: Lindsay, D.R.; Pearse, D.T. eds. *Reproduction in sheep*. Australia, Australian Wool Corporation Technical Publication. pp. 274-276.
108. ORCASBERRO, R. 1985. Nutrición de la oveja de cría. In: Seminario Técnico de Producción Ovina (2º, 1985, Salto). Trabajos Presentados. Montevideo, SUL. pp. 89-109.
109. ORTAVANT, R.; LOIR, M. 1978. The environment as a factor in Reproduction in farm animals. In: World Congress of Animal Production (4<sup>th</sup>, 1978, Buenos Aires). Proceedings, Ciudad, AAPA. pp: 423 – 451.
110. OVIES, G.; VERDEJA, O.; SANTANA, F. 1999. Leptina y reproducción. (en línea). *Revista Cubana de Endocrinología*. 10 (3): 191-197. Consultado 5 ene. 2011. Disponible en [http://www.bvs.sld.cu/revistas/end/vol10\\_3\\_99/end05399.pdf](http://www.bvs.sld.cu/revistas/end/vol10_3_99/end05399.pdf) .
111. PELUSO, J.; DELIDOW, B.C.; LYNCH, J.; WHITE, B.A.; 1991. Follicle-stimulating hormone and insulin regulation of 17 $\beta$ - estradiol secretion and granulosa cell proliferation within immature rat ovaries maintained in perfusion culture. *Endocrinology*. 128: 191 – 196.
112. PÍSAŘÍKOVÁ, B.; ZRALÝ, Z. 2009. Nutritional value of lupine in the diet for pigs; a review. (en línea). *Acta Veterinaria BRNO*. 78: 399-409. Consultado 20 jun. 2012. Disponible en <http://actavet.vfu.cz/pdf/200978030399.pdf>

113. PORETSKY, L.; CATALDO, N.A.; ROSENWAKS, Z.; GIUDICE, L.C. 1999. The insulin-related ovarian regulatory system in health and disease. *Endocrinology Review*. 20: 535-582.
114. QUINTANS, G.; BANCHERO, G. 2006. A short grazing period on *Lotus uliginosus* cv Maku can increase ovulation rate in Corriedale ewes. *In*: International Ruminant Reproduction Symposium (7<sup>th</sup>, 2006, Wellington). Proceedings. Wellington, IRSC. p. 494.
115. RADOFORD, H. M.; DONEGAN, S.; SACARAMUZZI, R. J. 1980. The effect of supplementation with lupin grain on ovulation rate and plasma gonadotrophin levels in adult Merino ewes. *Animal Production in Australia*. 13: 457.
116. REDDOCH, R.B.; PELLETIER, R.M.; BARVE, G.J.; ARMSTRONG, D.T. 1986. Lack of ovarian responsiveness to gonadotropic hormones in infantile rats sterilized with busulfan. *Endocrinology*. 119: 879-886.
117. REES, G. 2010. Sheep meat. *Australian Commodities*. 17 (2): 331-338.
118. \_\_\_\_\_. 2011a. Sheep meat outlook to 2015-16. (en línea). *Australian Commodities*. mar.: 66-72. Consultado 7 dic. 2010. Disponible en [http://adl.brs.gov.au/data/warehouse/pe\\_abares99001790/AC11.1\\_March\\_part\\_1\\_REPORT.pdf](http://adl.brs.gov.au/data/warehouse/pe_abares99001790/AC11.1_March_part_1_REPORT.pdf)
119. \_\_\_\_\_. 2011b. Wool Outlook to 2015-16. (en línea). *Australian Commodities*. 18 (1): 77-82. Consultado jul. 2011. Disponible en [http://adl.brs.gov.au/data/warehouse/pe\\_abares99001790/AC11.1\\_March\\_part\\_1\\_REPORT.pdf](http://adl.brs.gov.au/data/warehouse/pe_abares99001790/AC11.1_March_part_1_REPORT.pdf)
120. \_\_\_\_\_.; HAYLEN, A. 2011c. Wool Outlook to 2015-16. (en línea). *Australian Commodities*. 18 (1): 75 – 80. Consultado jul. 2011. Disponible en <http://ebookbrowse.com/pages-from-abares-ac11-1-march-part-1-report-pdf-d88679825>.
121. RHIND, S.M.; Mc NEILLY, A.S. 1986. Follicle populations, ovulation rates plasma profiles of LH, FSH and prolactin in Scottish Blackface ewes in high and low levels of body condition. *Animal Reproduction Science*. 10: 105-115.
122. RITAR, A.J.; ADAMS, N.R. 1988. Increased ovulation rate, but not FSH or LH concentrations in ewes supplemented with lupin grain. *Proceedings of the Australian Society of Animal Production*. 17:310-313.

123. RUBIANES, E.; DE CASTRO, T.; CARBAJAL, B. 1996. Effect of high progesterone levels during the growing phase of the dominant follicle of wave 1 in monitored ewes. *Canadian Journal of Animal Science*. 76: 473-475.
124. \_\_\_\_\_. 2000. Avances en el conocimiento de la fisiología ovárica de los pequeños rumiantes y sus aplicaciones para el manejo reproductivo. *Fisiología ovárica y manejo reproductivo*. Acta Fisiológica. 6:93-103
125. \_\_\_\_\_.; MENCHACA, A.; CARBAJAL, B. 2003. Response of the 1-5 day-aged ovine corpus luteum to prostaglandin F<sub>2</sub> $\alpha$ . *Animal Reproduction Science*. 78: 47-55.
126. RUSSEL, A. J. F.; DONEY, J. M.; GUNN, R. G. 1969 Subjective assesment of body fat in live sheep. *Journal of Agricultural Science (Cambridge)*. 72: 451-454.
127. SALISBURY, G. W.; VANDERMARK, N. L. 1964. Fisiología de la reproducción e inseminación artificial de los bóvidos. Zaragoza, España, Acibia. 706 p.
128. SAWYER, G.J. 1979. The influence of radiant heat load on reproduction in the Merino ewe. The effect of timing and duration of heating. *Australian Journal of Agricultural Research*. 30: 1133-1141.
129. SCHALLEMBERGER, E.; KNOPF, N.; VEH, F.; TENHUMBERGER, H.; AUMULLER, R. 1998. The growth and differentiation of ovarian follicles during the bovine estrous cycle. *Theriogenology*. 29: 95-109.
130. SCARAMUZZI, R.J.; CAMPBELL, B.K. 1990. Physiological regulation of ovulation rate in the ewe: A new look at an old problem. In: Oldham, C.M.; Martin, G.B.; Purvis, I.W. eds. *Reproductive physiology of Merino sheep concepts and consequences*. Blacktown, CSIRO. pp. 71-84.
131. \_\_\_\_\_.; ADAMS, N.R.; BAIRD, D.T.; CAMPBELL, B.K.; DOWNING, J.A.; FINDLAY, J.K.; HENDERSON, K.M.; MARTIN, G.B.; MCNATTY, K.P.; MCNEILLY, A.S.; TSONIS, C.G. 1993. A model for follicle selection and the determination of ovulation rate in the ewe. *Reproduction Fertility and Development*. 5: 459-478.
132. \_\_\_\_\_.; MURRAY, J.F.; DOWNING, J.A.; CAMPBELL, B.K. 1999. The effects of exogenous growth hormone on follicular steroid secretion and ovulation rate in sheep. *Domestic Animal Endocrinology* . 17: 269-277.

133. \_\_\_\_\_.; CAMPBELL, B. K.; DOWNING, J. A.; KENDALL, N. R.; KHALID, M.; MUÑOZ-GUTIÉRREZ, M.; SOMCHIT, A. 2006. A review of the effects of supplementary nutrition in the ewe on the concentrations of reproductive and metabolic hormones and the mechanisms that regulate folliculogenesis and ovulation rate. *Reproduction Nutrition and Development*. 46: 339-354.
134. \_\_\_\_\_.; BAIRD, D. T.; CAMPBELL, B. K.; DRIANCOURT, M. A.; DUPONT, J.; FORTUNE, J. E.; GILCHRIST, R. B.; MARTIN, G. B.; MCNATTY, K. P.; MCNEILLY, A. S.; MONGET, P.; MONNIAUX, D.; VIÑOLES, C.; WEBB, R. 2011 Regulation of folliculogenesis and the determination of ovulation rate in ruminants. *Reproduction Fertility and Development*. 23: 444-467.
135. SIGNORET, J.P.; COGNIE, Y.; MARTIN, G.B. 1984. The effect of males on females reproductive physiology. *In*: Courot, M. ed. *The male in farm animal reproduction*. Dordrecht, Martinus Wijnhoff. pp. 290-303.
136. SIROIS, J.; FORTUNE, J.E. 1988. Ovarian follicular dynamics during the estrous cycle in heifers monitored by real-time ultrasonography. *Biology of Reproduction*. 39: 308-317.
137. SMITH, J. F. 1985. Protein energy and ovulation rate. *In*: Land, R.B.; Robinson, D.W. eds. *Genetics of reproduction in sheep*. London, Butterworths. pp. 349-359.
138. SOMCHIT, A.; CAMPBELL, B.; KHALID, M.; KENDALL, N.; SCARAMUZZI, R. 2007. The effect of short-term nutritional supplementation of ewes with lupin grain (*Lupinus luteus*), during the luteal phase of the estrous cycle on the number of ovarian follicles and the concentrations of hormones and glucose in plasma and follicular fluid. *Theriogenology*. 68 (7): 1037-1046.
139. SOSA, C.; ABECIA, J. A.; FORCADA, F.; VIÑOLES, C.; TASENDE, C.; VALARES, J. A.; PALACIN, I.; MARTIN, G. B.; MEIKLE, A. 2006 Effect of under nutrition on uterine progesterone and estrogen receptors and on endocrine profiles during the ovine estrous cycle. *Reproduction Fertility and Development*. 18: 447-458.
140. SOUZA, C.J.; CAMPBELL, B.K.; BAIRD, D.T. 1998. Follicular waves and concentrations of steroids and inhibin a in ovarian venous blood during

the luteal phase of the oestrous cycle in ewes with an ovarian autotransplant. *Journal of Endocrinology*. 156: 563-572.

141. STEWART, R.; OLDHAM, C.M. 1986. Feeding lupins to ewes for four days during the luteal phase can increase ovulation rate. *Proceedings of the Australian Society of Animal Production*. 16: 367-370.
142. \_\_\_\_\_. 1990. The effect of nutrition on the ovulation rate of the ewe. Doctoral thesis. Perth, Australia. University of Western Australia. Department of Animal Science. 206 p.
143. TAUSON, A. H. 1993. Effects of body condition and dietary energy supply on reproductive processes in the female mink (*Mustela vison*). *Journal on Reproduction and Fertility*. 47: 37-45.
144. TELENI, E.; KING, W.R.; ROWE, J.B.; MCDOWELL, G.H. 1989. Lupins and energy-yielding nutrients in ewes. I. Glucose and acetate biokinetics and metabolic hormones in sheep fed a supplement of lupin grain. *Australian Journal of Agricultural Research*. 40: 913-924.
145. THIMONIER, J.; TERQUL, M.; CHEMINEAR, P. 1986. Conduite de la reproduction des petits ruminants dans les différentes parties du monde. In: International Symposium on the Use of Nuclear Techniques in Studies of Animal Production and Health in Different Environments (1986, Vienna). Nuclear and related techniques in animal production and health; proceedings. Vienna, International Atomic Energy Agency. pp. 135 – 147.
146. TSONIS, C.G.; QUIGG, H.; TROUNSON, A.O.; FINDLAY, J.K. 1983. The relationship between inhibin activity in follicular fluid and atresia in individual ovine follicles. In: Greenwald, G.S.; Terranova, P.S. eds. Factors regulating ovarian functions. New York, Raven Press. pp. 163-167.
147. TURNER, H.N. 1969. Genetic improvement of reproduction rate in sheep. *Animal Breeding Abstract*. 37: 545-563.
148. VIÑOLES, C.; BANCHERO, G.; RUBIANES, E. 1999. Follicular wave pattern and progesterone concentrations in cycling ewes with high and low body condition score. *Theriogenology*. 51: 437.

149. \_\_\_\_\_.; FORSBERG, M.; BANCHERO, G.; RUBIANES, E. 2001. Effect of long-term and short-term progestagen treatment on follicular development and pregnancy rate in cyclic ewes. *Theriogenology*. 55: 993-1004.
150. \_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_. 2002. Ovarian follicular dynamics and endocrine profiles in Polwarth ewes with high and low body condition. *Animal Science*. 74: 539-545.
151. \_\_\_\_\_. 2003. Effect of nutrition on follicle development and ovulation rate in the ewe. Doctoral thesis. Uppsala, Sweden. Swedish University of Agricultural Sciences. 56 p.
152. \_\_\_\_\_.; FORSBERG, G. M.; MARTIN, G. B.; CAJARVILLE, C.; REPETTO, J.; MEIKLE, A. 2005 Short-term nutritional supplementation of ewes in low body condition affects follicle development due to an increase in glucose and metabolic hormones. *Reproduction*. 129: 299-309.
153. \_\_\_\_\_.; VAN LIER, E.; GLOVER, K. M. M.; PAGANONI, B.; MILTON, J. T. B.; MARTIN, G. B. 2008. El nivel de ingesta previo a la suplementación afecta el desarrollo folicular y los perfiles hormonales en ovejas Merino. *In: Jornadas Uruguayas de Buiatría (36as, 2008, Paysandú)*. Trabajos presentados. Paysandú, CMVP. pp. 192-193.
154. \_\_\_\_\_.; MEIKLE, A.; MARTIN, G. B. 2009. Short-term nutritional treatments grazing legumes or feeding concentrates increase prolificacy in Corriedale ewes. *Animal Reproduction Science*. 113: 82-92.
155. \_\_\_\_\_.; GONZÁLEZ DE BULNES, A.; MARTIN, G. B.; SALES, F.; SALE, S. 2010a. Practical atlas of ruminant and camelid reproductive ultrasonography; endocrine and ovarian processes that comprise the normal estrous cycle and pregnancy. Ames, Iowa, Wiley/Blackwell. 225p.
156. \_\_\_\_\_.; PAGANONI, B.; GLOVER, K. M. M.; MILTON, J. T. B.; BLACHE, D.; BLACKBERRY, M. A.; MARTIN, G. B. 2010b. The use of a 'first wave' model to study the effect of nutrition on ovarian follicular dynamics and ovulation rate in the female sheep. *Reproduction*. 140: 865-874.
157. \_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_.; MILTON, J. T. B.; DRIANCOURT, M. A.; MARTIN, G. B. 2011 Pregnancy rate and prolificacy after artificial insemination in ewes following synchronisation with prostaglandin, sponges, or sponges with bactericide. *Animal Production Science*. 51: 565-569.

158. WAGHORN, G.C.; SMITH, J.F. 1990. The effect of protein and energy intake on physiological parameters and ovulation rate in ewes. Proceedings of the Australian Society of Animal Production. 18: 560-563.
159. WALKDEN, S.W.; RESTALL, B.J.; HENNIAWATI. 1993. The male effect in the Australian Cashmere goat. Animal Reproduction Science. 32: 41-53.
160. WEBSTER, G.M.; HARESING, W. 1983. Seasonal changes in LH and prolactin concentrations in ewes of two breeds. Journal of Reproduction and Fertility. 67: 465-471.
161. WHEELER, G.M.; LAND, R.B. 1977. Seasonal variation in oestrus and ovarian activity of Finnish Landrace, Tasmanian Merino and Scottish Blackface ewes. Animal Production. 24 (3): 363-376.
162. WHITE, C. L.; STAINES, V. E.; STAINES, M. V. 2007. A review of the nutritional value of lupins for dairy cows. Australian Journal of Agricultural Research. 58: 185-202.
163. \_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_. 2010. Composition of Australian red meat exports. (en línea). Red Meat Market Exports. may. 2010: 2-24. Consultado 9 dic. 2011. Disponible en <http://www.google.com.uy/url?sa=t&rct=j&q=red+meat+market+exports+m+september+2010+filetype:pdf&source=web&cd=1&ved=0CEkQFjAA&url=http%3A%2F%2Fwww.mla.com.au%2Ffiles%2F7d136769-5eb5-4d86-a54a-9e3700cb406d%2FComposition-of-Australian-red-meat-exports-Nov2010.pdf&ei=vIPfT5uMEYPm9AST07zPCg&usg=AFQjCNFwufRN NNIRpNEyWjl7zNnvIbGwRQ>
164. WILLIAMS, S.A.; BLACHE, G.; MARTIN, B.R.; FOOT, A.; BLACKBERRY, M.; SCARAMUZZI, R. 2001. Effect of nutritional supplementation on quantities of glucose transporters 1 and 4 in sheep granulosa and theca cells. Reproduction. 122: 947 – 956.
165. ZARCO, Q.L.; RODRÍGUEZ, E.F.; ANGULO M.R.; VALENCIA, M.J. 1995. Female to female stimulation of ovarian activity in the ewe. Animal Reproduction Science. 39: 251 – 258.