



UNIVERSIDAD DE CÓRDOBA

## Máster en Zootecnia y Gestión Sostenible: Ganadería Ecológica e Integrada

**Trabajo de Fin de Máster:**

### **Suplementación de Glutamato y Función Reproductiva en Cabras Primalas Durante el Periodo de Transición al Anestro Estacional**

**Presenta:**

Ing. Héctor Paúl Vergara Hernández

**Director:**

Dr. Cesar Alberto Meza Herrera

**Tutores:**

Dr. Antón Rafael García Martínez

Dr. Juan Manuel Serradilla Manrique



Córdoba, España, Noviembre del 2013

El presente Trabajo de Fin de Máster **“SUPLEMENTACIÓN DE GLUTAMATO Y FUNCIÓN REPRODUCTIVA EN CABRAS PRIMALAS DURANTE EL PERIODO DE TRANSICION AL ANESTRO ESTACIONAL”** fue realizado por el Ing. Héctor Paúl Vergara Hernández, Dirigido por Ph. D. Cesar Alberto Meza Herrera y Asesorado por Dr. Antón Rafael García Martínez y Dr. Juan Manuel Serradilla Manrique.

Como requisito parcial para obtener el grado de:

**Máster en Zootecnia y Gestión Sostenible:  
Ganadería Ecológica e Integrada**

Córdoba, España, Noviembre de 2013

*Se hace patente un reconocimiento al apoyo recibido  
para el desarrollo de la presente investigación:*

*Al Programa de Becas Mixtas en el Extranjero, para Becarios CONACYT  
Nacionales 2012-2013.*

*Programa de Maestría en Ciencias en Recursos Naturales y Medio Ambiente en  
Zonas Áridas 2011-2012 (UACH-URUZA).*

*Dirección General de Investigación y Posgrado de la Universidad Autónoma  
Chapingo.*

*Instituto de Estudios de Posgrado de la Universidad de Córdoba España (IDEP-  
UCO).*

# ÍNDICE

RESUMEN .....	v
I. INTRODUCCIÓN .....	1
II. OBJETIVOS E HIPÓTESIS.....	4
2.1. Objetivos .....	4
2.2. Hipótesis.....	4
III. REVISIÓN DE LITERATURA .....	5
3.1. Importancia del ganado caprino .....	5
3.2. Factores ambientales y la respuesta animal .....	7
3.3. El papel del fotoperiodo en la modulación de la función reproductiva.....	10
3.4. Eventos en la reproducción caprina.....	14
3.4.1. Etapa reproductiva .....	16
3.4.1. Transición del estro al anestro .....	21
3.4.2. Anestro estacional.....	24
3.4.3. Transición del anestro al estro .....	30
3.5. Neurobiología de la reproducción.....	32
3.5.1. Aminoácidos inhibidores.....	34
3.5.1.1. Ácido gama-aminobutírico .....	34
3.5.1. Aminoácidos excitadores .....	36
3.5.1.1. Glutamato.....	36
IV. MATERIALES Y MÉTODOS.....	40
4.1. Localización del área experimental y condiciones ambientales .....	40
4.2. Los animales, su alimentación y duración del periodo experimental.....	40
4.3. Muestreo intermitente de sangre, colección y almacén de muestras .....	40
4.4. Diseño experimental y de tratamientos.....	41
4.5. Análisis estadísticos para determinar la función ovárica .....	41
4.6. Modelos estadísticos.....	42
V. RESULTADOS .....	45
5.1. Peso vivo y condición corporal.....	45
VI. DISCUSIÓN.....	49
VII. CONCLUSIONES .....	53
VIII. BIBLIOGRAFÍA .....	54

# ÍNDICE DE CUADROS, FIGURAS Y GRÁFICAS

## CUADROS

Número	Título	Página
1	Población total, producción de leche y producción de carne de caprino en las entidades/regiones mayor productoras de México	7
2	Medias de mínimos cuadrados para Peso Vivo y Condición Corporal de cabras primaras con actividad ovárica durante febrero-marzo	45

## FIGURAS

Número	Título	Página
1	Influencia del fotoperiodo en la reproducción caprina	11
2	Ritmo de secreción de melatonina pineal	13
3	Control neuroendocrino durante la época reproductiva	21
4	Control neuroendocrino del anestro estacional de la oveja	30
5	La sinapsis GABAérgica	35
6	Vías neuronales propuestas por las que los AAE influyen en la secreción hormonal	39

## GRÁFICAS

Número	Título	Página
1	Comportamiento del peso vivo a lo largo del experimento y porcentaje de la actividad ovárica en los dos grupos experimentales	46
2	Comportamiento de la condición corporal a lo largo del experimento y porcentaje de la actividad ovárica en los dos grupos experimentales	47
3	Concentraciones séricas de progesterona por cabra y por tratamiento a lo largo del experimento.	48

# Suplementación de glutamato y función reproductiva en cabras primaras durante el periodo de transición al anestro estacional

## Glutamate supplementation and reproductive function in yearling goats during the period of transition to the seasonal anestrus

Vergara-Hernández Héctor Paúl<sup>1</sup>, Meza-Herrera Cesar Alberto<sup>2</sup>

### RESUMEN

Se evaluó el posible efecto de la suplementación de aminoácidos excitadores sobre la activación de la función reproductiva durante la época de transición al anestro estacional en cabras primaras. La investigación se realizó en la Unidad de Investigación Caprina Sur, URUZA-UACH, localizada entre los 25° LN y 103 LO, a 1117 msnm, durante enero a abril. Las cabras (n=20; 7/8 Saanen-Alpina, 10 meses y PV promedio de 26 kg) fueron aleatoriamente distribuidas en dos grupos experimentales: 1) Aminoácidos Excitadores (AAE, n=10, PV=26 kg, con 7 mg de glutamato kg<sup>-1</sup> PV) y 2) Control (CONT, n=10 PV=26 kg), recibiendo una dieta base de heno de alfalfa (14% PC; 1.14 Mcal kg<sup>-1</sup> ENm) y maíz rolado (11.2% PC), con agua, sombra y sales minerales a libre acceso. Una vez distribuidas en los grupos experimentales, se les realizó un muestreo sanguíneo (2 x semana, 4 semanas), cuantificando el nivel sérico de progesterona (P4) mediante RIA. Ni el PV (P=0.94) ni la CC (P=0.88) difirieron entre tratamientos a lo largo del período experimental. En el mismo sentido, el porcentaje de cabritas mostrando actividad reproductiva determinada por los niveles séricos de P4, difirió (P<0.05) entre tratamientos observando una prolongación de la función ovárica en la etapa de transición al anestro en el grupo AAE con respecto a grupo CONT (55 vs. 12.5 %; P<0.05). La suplementación con glutamato en primaras durante el periodo de transición al anestro estacional afectó positivamente la función reproductiva, generando una oportunidad para alargar la época de empadre durante la época de transición al anestro en animales con alto encaste a razas estacionales; lo anterior es de potencial importancia en el diseño de estrategias reproductivas en ésta latitud y bajo un contexto de zonas áridas.

**Palabras Clave:** Caprinos, suplementación, glutamato, cabras primaras, función ovárica, anestro estacional.

### ABSTRACT

The possible effect of excitatory amino acid supplementation on the activation of reproductive function during the transition to seasonal anestrus in yearling goats was evaluated. This research was conducted at the Southern Goat Research Unit, URUZA-UACH, located between the 25° LN and 103° LO, at 1117 m.a.s.l, during January to April. The goats (n= 20, 7/8 Saanen-Alpine, 10 months, BW average of 26 kg) were randomly assigned to one of two experimental groups, 1) Excitatory Amino Acids (AAE, n=10, BW=26 Kg, with 7 mg glutamate/kg<sup>-1</sup> LW) and 2) Control (CONT n=10, BW=26 kg), receiving a basal diet of alfalfa hay (14% PC; 1.14 Mcal kg<sup>-1</sup> ENm) and rolled corn (11.2% PC), as well as free access to water, mineral salts and shades. Once distributed in experimental groups underwent blood sampling (2 x week, 4 weeks), quantifying the serum level of progesterone (P4) by RIA. Neither BW (P = 0.94) or BC (P = 0.88) differed between treatments throughout the experimental period. Similarly, the percentage of goats showing reproductive activity determined by serum levels of P4, differed (P <0.05) between treatments, observing a prolongation of ovarian function in the transition to anestrus in the AAE group relative to CONT group (55 vs. 12.5%, P <0.05). Glutamate supply in yearling goats during the transition to seasonal anestrus, positively affects reproductive function, generating an opportunity to extend the breeding season during the transition to anestrus in highly seasonal animals, this is of potential importance in the design of reproductive strategies in this latitude and in a context of arid zones.

**Key Words:** Goats, supplementation, glutamate, yearling goats, ovaric function, seasonal anestrus

<sup>1</sup>Tesista

<sup>2</sup>Director

## I. INTRODUCCIÓN

La cuarta parte del planeta está formada por tierras áridas y un sexto de la población mundial vive en ellas. Debido a la insuficiencia de sus recursos de agua dulce, la poca profundidad de sus tierras cultivables y la escasa productividad de su biomasa, son muy vulnerables a las prácticas nocivas de explotación, como lo son el pastoreo intensivo, la deforestación y los sistemas de regadío inadecuados que propician la salinidad del suelo (UNESCO, 2006).

En México, las zonas áridas y semiáridas ocupan cerca del 50% del territorio y se distribuyen, principalmente, en la parte norte del país (Aréchiga *et al.*, 2008). A pesar de ello, un número importante de familias que ahí habitan, participan en la actividad agropecuaria y representan una contribución muy importante para la economía (Escareño *et al.*, 2012). Sin embargo, los productores se enfrentan principalmente a la escasez de alimento para el ganado, dado que su ganadería es de tipo extensivo, de libre pastoreo, sin manejo y dependiente básicamente de la vegetación nativa, la cual muestra una marcada estacionalidad en la producción de forraje debido a la prolongada sequía (Murillo-Amador *et al.*, 2009).

A escala mundial, los pequeños rumiantes son especies que han mostrado un constante incremento de su producción en las últimas dos décadas, además de tener una importancia social y medioambiental (Amoah *et al.*, 1996; Escareño *et al.*, 2013). La cría de caprinos permite la utilización de los recursos naturales mediante el uso de los recursos pastoreables (González-Bulnes *et al.*, 2005). Las ventajas de rusticidad y aprovechamiento de recursos tienen su contrapartida en

una gran dependencia del medio y escasos rendimientos productivos, muy limitados genéticamente y muy condicionados por factores externos (López Sebastián *et al.*, 2005). Las opciones productivas son limitadas, dentro de las causas, por una baja eficiencia reproductiva, un retrasado inicio de pubertad, largos periodos de anestro y poca fertilidad y prolificidad, particularmente bajo contextos marginales y de alta aridez (González-Bulnes *et al.*, 2011).

Los pequeños rumiantes son animales poliéstricos estacionales, es decir, presentan varios ciclos estrales únicamente en una estación variada del año, con lo cual, la actividad reproductiva se relaciona íntimamente con el ritmo de producción de la carne, leche y sus derivados (Álvarez y Zarco, 2001). Cuando se manejan sin algún esquema de manipulación reproductiva, la *estacionalidad reproductiva* se convierte en una *estacionalidad productiva* lo que representa problemas serios de comercialización para los productores que por lo general están inmersos en un mercado que exige producto durante todo el año y, curiosamente, incrementa su demanda durante la estación que corresponde a la menor producción de éstas especies (Álvarez y Ducoing, 2006; Arechiga *et al.*, 2008).

Bajo condiciones naturales, la reproducción de las cabras es estacional desde fines del verano y durante todo el otoño, lo cual permite tener un parto al año, desde fines de invierno hasta fines del verano, y largo reposo sexual hasta la próxima temporada de empadre (Legan y Karsch, 1980; Russell y Soni, 1998; Meza-Herrera *et al.*, 2008). El patrón resultante de la productividad primaria sobre los diferentes ambientes, coincide estrechamente con la suplementación de luz,

calor y agua, en otras palabras, con patrones fotoperiódicos y meteorológicos, los cuales definen la disponibilidad de alimento a lo largo de las estaciones del año (González-Bulnes *et al.*, 2011). Por ello, el diseñar una estrategia de suplementación alimenticia que permita el éxito productivo y reproductivo en ecosistemas áridos brinda la oportunidad de llevar a cabo un manejo eficiente de los caprinos, mediante el establecimiento de la función reproductiva, particularmente en la época del año en la cual, por efectos del fotoperiodo, se genera un anestro estacional en la hembra caprina (Martín y Rimball, 1993; Meza-Herrera *et al.*, 2008; Urrutia-Morales *et al.*, 2009; De Santiago *et al.*, 2011).

Dentro de los posibles moduladores de la función reproductiva se tienen a los aminoácidos excitadores (AAE; glutamato y aspartato), los cuales están considerados como los principales neurotransmisores en el sistema nervioso central (SNC) de los mamíferos (Urbanski., *et al.*, 1996) y por lo tanto pueden estar involucrados en el control de la reproducción estacional, la pulsatilidad de gonadotropinas y la concentración de diversas hormonas metabólicas y metabolitos sanguíneos (Brann y Mahesh, 1997; Zamorano *et al.*, 1998; Meza-Herrera *et al.*, 2011). Debido a su amplia distribución en las diferentes sinapsis del SNC, tanto el glutamato como el aspartato han sido reconocidos como reguladores centrales de un creciente número de procesos fisiológicos en el organismo (Roth *et al.*, 2001; Tinajero, 2008).

## **II. OBJETIVOS E HIPÓTESIS**

### **2.1. Objetivos**

Evaluar el efecto de la suplementación de glutamato sobre la activación de la función reproductiva en la época de transición al anestro estacional en cabras anéstricas en un ambiente de zonas áridas.

Evaluar el porcentaje de cabras primaras que muestran o no una reactivación en la función reproductiva durante febrero y marzo, época considerada como de anestro estacional, a una latitud de 26° Norte.

### **2.2. Hipótesis**

La suplementación de aminoácidos excitadores, glutamato, generará una reactivación de la función reproductiva en cabras primaras en la época de transición al anestro estacional, en al menos un 50% de las cabras tratadas, con respecto al grupo control.

### III. REVISIÓN DE LITERATURA

#### 3.1. Importancia del ganado caprino

El ganado caprino tiene un papel importante en el uso de grandes áreas de pastoreo en el mundo; éstas áreas debido a sus condiciones de clima, suelo y topografía no son capaces de promover el desarrollo de una agricultura productiva y lucrativa; no obstante, permiten el desarrollo de una “agricultura pastoral” debido al uso de vegetación nativa por las cabras (Moritz, 2012).

A nivel mundial, la producción caprina está cercana a las 924 millones de cabezas con más del 90% en países en desarrollo, donde las cabras pertenecen a pequeños productores los cuales conforman el porcentaje más grande del total de ganaderos (FAO, 2011). En los países en desarrollo existen más de 30 razas autóctonas potencialmente “mejoradoras de razas”, 15 de las cuales están en Asia (Devendra, 2012). En todo el sector ganadero, las cabras ocupan el cuarto lugar a nivel mundial en cuanto a población total de animales, con valores de producción de 5,229,610.67 toneladas de carne y 17,091,225.4 millones de litros de leche, con producciones que fueron a la alza en los últimos 3 años (FAO, 2011).

En México, los caprinos fueron introducidos por los españoles, siendo en su mayoría embarcados en las Islas Canarias ya que los estudios genotípicos y fenotípicos indican una mayor influencia Navarra y Andaluza, habiéndose adaptado a gran parte del país y demostrando ser aptos para una producción pecuaria rentable (Mayén, 1989), pero particularmente siendo una especie muy resistente a la sequía y escasas de forrajes que se ha desarrollado como una

fuentes de ahorro de muchas familias marginadas ya que la especie ha demostrado capacidad empresarial con la producción y transformación de la leche, (Murillo-Amador *et al.*, 2009).

Aproximadamente un 45% del territorio está constituido por áreas no aptas para ser utilizadas con fines agrícolas y la mayor parte corresponde a agostaderos de zonas áridas y semiáridas donde las especies domésticas, a excepción de la cabra, no pueden sobrevivir y mucho menos producir (Ducoing, 2004). Por lo anterior, México cuenta con zonas que representan un potencial importante para el desarrollo de la producción caprina con el 64% concentrado en los sistemas de producción característicos de las zonas áridas y semiáridas y el 36% restante en la región templada del país (Cantú *et al.*, 1989).

Existen 9,004,377 cabras en la República Mexicana (SIAP, 2011), por lo cual se le considera el segundo rebaño más grande del continente, solo por debajo de Brasil que cuenta con un censo de 9,386,316 cabezas de caprinos (FAO, 2011). En México existen 494,000 unidades de producción caprina y aproximadamente 1.5 millones de mexicanos tienen como actividad productiva primaria o complementaria a la caprinocultura (Aréchiga *et al.*, 2008). En el Cuadro 1, se muestran las producciones de leche y de carne, así como la población total del ganado caprino en las entidades con mayor producción a nivel nacional y destacando, como región productora de ambos sistemas-producto, a la Comarca Lagunera.

**Cuadro 1. Población total, producción de leche y producción de carne de caprino en las entidades/regiones mayor productoras de México**

ESTADO/REGIÓN	POBLACIÓN CAPRINA (CABEZAS)*	PRODUCCIÓN DE LECHE (MILES DE LITROS)**	PRODUCCIÓN DE CANAL (TONELADAS)**
Puebla	1,345,728	1,780	3,651
Oaxaca	1,208,834	-	4,434
Guerrero	676,577	-	3,334
Coahuila	658,349	57,460	5,283
San Luis Potosí	616,995	3,518	2,771
Zacatecas	599,788	5,083	3,228
Guanajuato	573,068	24,517	2,081
Michoacán	466,388	3,808	2,500
Nuevo León	415,163	4,971	1,561
Durango	323,299	38,035	1,737
Comarca Lagunera	430,381	80,469	4,349

\*SIAP, 2011

\*\*SIAP, 2009

### 3.2. Factores ambientales y la respuesta animal

El Ambiente define el estilo de vida y la actividad de los animales mediante tres componentes importantes que interactúan entre sí: la intensidad básica de estrés, la magnitud de escala tiempo de las fluctuaciones y la disponibilidad de energía y recursos, haciendo que los organismos vivos desarrollen respuestas en diferentes escalas de tiempo: estrategias evolutivas y de comportamiento acumuladas por muchos años, estrategias adaptativas en bases circaanuales, lunares o solares y estrategias de periodos cortos circadianas y circahorales (Wilmer *et al.*, 2006; Bronson, 2009, González-Bulnes *et al.*, 2011).

Una variación en el clima por época caracteriza a la mayoría de los animales y, como consecuencia, los mamíferos al menos tienen una tendencia a la

estacionalidad (Fajersson, 1999). Una época reproductiva específica asegura que las crías vulnerables pudieran aparecer en periodos con abundancia de comida y condiciones ambientales razonables (González-Bulnes *et al.*, 2011). No todos los ambientes son amenazantes, existe evidencia de que un ambiente muy variado y estimulador puede ser benéfico y que ciertos cambios regulares en el ambiente son usados por los animales como señales diurnas y estacionales que influyen en el comportamiento y patrones metabólicos (López, 2009).

Las señales nutricionales también son reguladores directos de reproducción estacional y una señal principal que regula la fertilidad en animales ciclando (Meza-Herrera y Tena-Sempere, 2012). En las condiciones semiáridas del norte de México, las cabras satisfacen sus necesidades nutritivas principalmente a través del consumo de la vegetación disponible, sin embargo, gran parte del año los forrajes no cuentan con los nutrientes suficientes para cubrir dichas necesidades, y solamente en los meses de verano los animales consumen los nutrientes necesarios para poder cubrir o exceder sus requerimientos y cuando sus requerimientos básicos no logran ser cubiertos, comienzan a utilizar sus reservas corporales, con la consecuente pérdida de peso y condición corporal, lo cual podría reflejarse en el rendimiento productivo y reproductivo (Mellado *et al.*, 1991; Birkelo *et al.*, 1991; Ramírez *et al.*, 1996; Ramírez-Pérez *et al.*, 2000; Gómez-Pastén *et al.*, 2000; Rosales-Nieto *et al.*, 2006).

La severidad, esto es intensidad y duración de un cambio ambiental en relación con la capacidad de respuesta de los animales, determina el potencial de perturbación del equilibrio del animal y los recursos que deben ser invertidos para

recuperar la homeostasis, lo que es conocido regularmente como retroalimentación negativa, en la cual, un factor de amenaza debe trascender la interacción medioambiente-animal para que su efecto se detecte (López, 2009).

Es bien sabido que una variedad de vías internas y externas, como señales olfatorias, nutrición, estrés, fotoperiodo, termoperiodo y medios esteroidales, influyen en la liberación de GnRH y con ello, la función reproductiva, sin embargo, en gran medida es poco claro cómo se procesa tal información en el cerebro, especialmente en rumiantes domésticos (Okamura y Ohkura, 2007). Existen sensores especiales, como las orejas y los ojos que proporcionan una ventaja en la medida en que se detectan situaciones de peligro antes de que alcancen el cuerpo y, el animal es capaz de responder antes de que exista alguna interrupción en la homeostasis (Young, 1989).

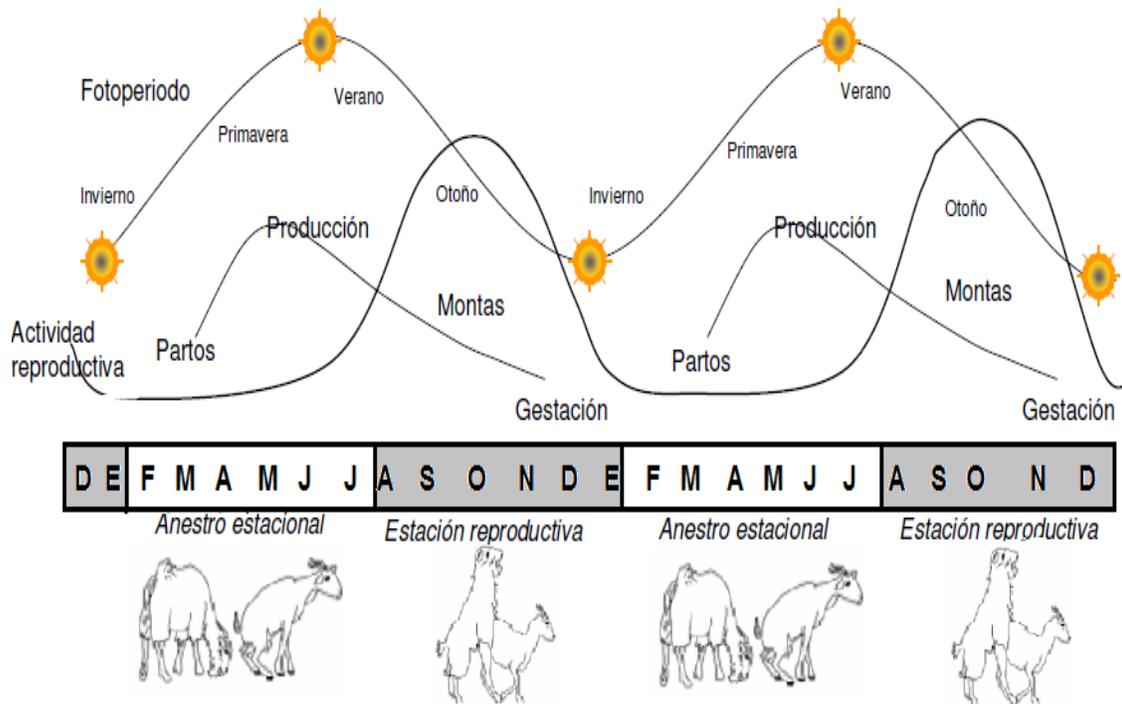
El sistema endócrino también es el mediador entre los mecanismos internos y los cambios en el ambiente externo; primeramente, con cambios en la anatomía y fisiología reproductiva y, después, en el comportamiento reproductivo (González-Bulnes *et al.*, 2011). La función estacional del eje HHG es modulada por una matriz de entradas neuronales fotoperiódicas o termoperiódicas, que modulan la actividad neuronal de las terminales de liberación de GnRH en el hipotálamo (Fernández-Fernández *et al.*, 2006) y que tienen un impacto en la homeostasis energética, lo cual proporciona la base para el control medioambiental de: a). el inicio de la función reproductiva en la pubertad, b). el recurrente ciclo reproductivo observado en la etapa de la hembra adulta en razas no estacionales y c). los

ciclos reproductivos intermitentes observados en especies reproductoras estacionales (Meza-Herrera y Tena-Sempere, 2012).

### **3.3.El papel del fotoperiodo en la modulación de la función reproductiva**

La rotación y traslación de la tierra dotan al medio que nos rodea de una ritmicidad en las condiciones de luz y temperatura con cambios que conllevan a una serie de comportamientos como las migraciones, la reproducción estacional o el ajuste del periodo de actividad al periodo óptimo del día (Márquez, 2004). Esta dependencia temporal de la conducta tienen detrás una compleja regulación fisiológica que lleva a una mejor adaptación de los organismos al medio en el que viven (Mora y Sanguinetti, 2004).

Los sistemas circadianos (Figura 1) en una amplia variedad de organismos parecen incluir tres componentes básicos a). Osciladores biológicos que mantienen una periodicidad circadiana auto-sostenida en la ausencia de señales de tiempo ambientales; b). Rutas de entrada que convergen en información ambiental, especialmente señales de luz, que pueden arrastrar las oscilaciones circadianas a la hora local y c). Rutas de salida que conducen a ritmos circadianos abiertos, tales como los ritmos de actividad locomotora y una variedad de ritmos endocrinos (González-Bulnes *et al.*, 2011).



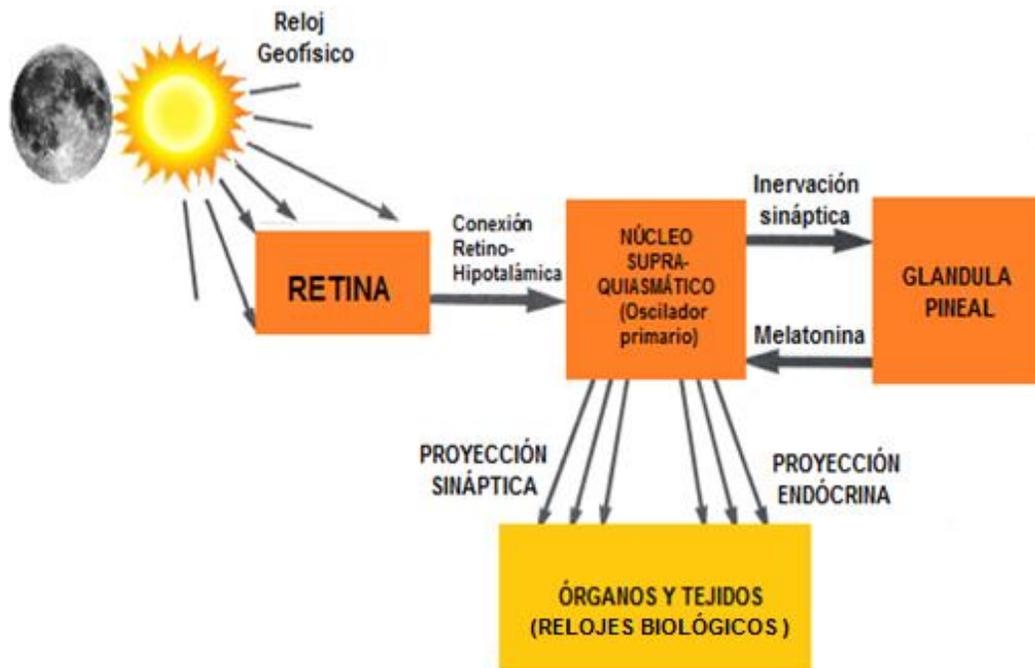
**Figura 1. Influencia del fotoperiodo en la reproducción caprina (Modificado de: Álvarez y Ducoing, 2006; Gatica et al., 2012)**

Dentro de un organismo, cada célula, cada tejido, cada órgano tiene su propia ritmicidad que debe estar coordinada para el buen funcionamiento del organismo (Brady, 1979). Existe una jerarquía entre los distintos ritmos, y el encargado de coordinarlos sería el marcapasos principal o reloj endógeno. En mamíferos, el reloj endógeno se localiza en el hipotálamo ventral más precisamente en el núcleo supraquiasmático (Márquez, 2004).

En mamíferos, el sistema circadiano es empleado en la regulación de la fisiología y comportamiento reproductivo en dos rutas muy importantes: a). existe un fuerte componente circadiano en la sincronización de la ovulación y el

comportamiento reproductivo y b). muchos mamíferos exhiben ritmos reproductivos estacionales que son en gran parte regulados por el fotoperiodo (Goldman, 1999; González-Bulnes *et al.*; 2011). El ritmo de la secreción de melatonina pineal está impulsado por una vía neural que incluye el oscilador circadiano en el núcleo supraquiasmático (Álvarez y Ducoing, 2006).

El núcleo supraquiasmático recibe 3 aferencias principales: a). Los fotorreceptores de la retina proyectan directamente al núcleo supraquiasmático a través del tracto retino hipotalámico. Esta vía nerviosa lleva la información lumínica y media la sincronización de su actividad con el medio externo. Los neurotransmisores que median la acción de las neuronas de tracto retino hipotalámico son el glutamato y aspartato (Miller *et al.*, 1996; García Fernández, 1998; Moore 1999); b). El tracto retino hipotalámico envía colaterales al núcleo intergeniculado lateral, que a su vez inerva el núcleo supraquiasmático a través del tracto genículohipotalámico. Las neuronas del núcleo geniculado lateral contienen principalmente neuropéptido Y. Se ha sugerido que el núcleo geniculado lateral integra información lumínica y no lumínica para el sistema de sincronización circadiana que modula la función del núcleo supraquiasmático (Moore, 1999) y c). Las neuronas serotoninérgicas provenientes de los núcleos mesencefálicos del rafe inervan el núcleo supraquiasmático. La actividad de estas neuronas depende del estado de vigilia del individuo, ya que disparan de forma regular durante la vigilia, lentamente durante el sueño lento y están silentes durante el sueño REM (Moore, 1999). Se ha sugerido que esta aferencia modularía la sincronización producida por la información lumínica (Albers *et al.*, 1992; Moore, 1999).



**Figura 2. Ritmo de secreción de melatonina pineal (Gatica et al., 2012)**

El sistema circadiano regula la secreción rítmica de la hormona pineal, melatonina. La melatonina se secreta en la noche y la duración de la secreción varía en relación inversa al largo del día; por lo tanto, la información fotoperiódica es “codificada” en la señal de melatonina (Meza-Herrera y Tena Sempere, 2012). Las variaciones en la respuesta fotoperiódica se observan entre especies, entre las poblaciones reproductoras de una misma especie o entre individuos dentro de poblaciones reproductoras individuales y pueden ser dependientes de diferencias en patrones de secreción de melatonina relacionada a la variación circadiana (González-Bulnes et al., 2011).

La importancia de la melatonina en el control de la reproducción ha sido demostrada por la posibilidad de producir efectos de días cortos en animales que eran expuestos a días largos (Chemineau et al., 1986). Varios autores han mostrado que es posible administrar melatonina de forma continua, a través de implantes subcutáneos o en medio del día para aumentar la duración de la presencia de elevadas concentraciones de melatonina (English et al., 1986). Estos tratamientos provocan una estimulación de la actividad reproductiva tanto en ovejas como cabras de la misma forma que los días cortos (Chemineau et al., 1992).

A nivel de explotación el control del largo del día, se podría simplificar provocando días largos durante los días cortos naturales, aportando luz artificial, y provocando días cortos durante los días largos naturales mediante la utilización de melatonina exógena. Igualmente, la utilización exclusiva de tratamientos fotoperiódicos (con no más de 4 h de luz artificial) tendría una gran utilidad en explotaciones en las que la utilización de sustancias sintéticas (hormonas) está prohibida, como es el caso de las explotaciones de tipo ecológico (Gatica *et al.*, 2012).

### **3.4.Eventos en la reproducción caprina**

La estacionalidad de la reproducción, como parte del proceso de selección natural, es un mecanismo de adaptación desarrollado por los mamíferos silvestres como estrategia para minimizar el impacto negativo de la temperatura y

disponibilidad de alimento en la supervivencia de sus crías (Lincoln y Short, 1980; Karsch *et al.*, 1984; Arroyo *et al.*, 2009).

El patrón reproductivo estacional en muchas especies se regula por el fotoperiodo (Yeates, 1949; Hafez, 1952; Karsch *et al.*, 1984, Malpaux *et al.*, 1999). En bovinos y porcinos, el proceso de domesticación condujo a la pérdida casi total de esta forma de reproducción; sin embargo, se mantiene en la mayoría de las razas de ovinos, caprinos y equinos originarios de latitudes mayores a los 35° (Malpaux *et al.*, 1996).

Los animales con reproducción estacional utilizan condiciones del medio ambiente para establecer una estrategia reproductiva bien definida: seleccionan la época del año más favorable para sus partos (alrededor de primavera), donde encuentran el clima y la disponibilidad de alimentos adecuada para el desarrollo de los recién nacidos y renuevan el pelaje en invierno (Escobar, 2003).

Los ovinos y los caprinos, de manera muy particular, presentan a través del año dos periodos fisiológicos bien definidos (Barrell *et al.*, 1992). Una etapa de anestro estacional que ocurre en el periodo de días largos y en la cual no se presentan ciclos estrales regulares, receptividad sexual ni ovulación y, en el caso del macho, no hay espermatogénesis ni libido. El otro periodo, conocido como época reproductiva, se observa ciclicidad estral, conducta de estro, ovulación y en los machos, espermatogénesis y libido; estos eventos ocurren durante la época de los días cortos (Hafez *et al.*, 1952; Legan y Karsch, 1979; Karsch *et al.*, 1984; Malpaux *et al.*, 1997). Por lo tanto es el fotoperiodo el principal factor

medioambiental que controla la estacionalidad reproductiva de los pequeños rumiantes (Yeates, 1949; Zarazaga, 2003). Esta señal fotoperiódica está traducida por la glándula pineal en una señal hormonal gracias a la secreción de melatonina que regula la secreción de otras hormonas implicadas en el comienzo y finalización de la actividad reproductiva (Karsch *et al.*, 1984).

### **3.4.1. Etapa reproductiva**

A partir de la pubertad se suceden en la hembra periodos de actividad cíclica ovulatoria, caracterizada por la presentación de ciclos regulares de progesterona, con una duración media de 17 días en la oveja y 21 en la cabra (López-Sebastián *et al.*, 2001). Los principales eventos fisiológicos involucrados en el proceso del ciclo estral incluyen el rompimiento folicular y la liberación del ovulo, seguida de la luteinización de las células foliculares con la subsecuente síntesis y liberación de Progesterona (Meza-Herrera, 2003). Estos procesos están determinados por la diferenciación del ciclo sexual de dos periodos, folicular y -lutéico.

La fase folicular dura 2 a 3 días y corresponde con las fechas anteriores a la ovulación, de las cuales aproximadamente 30-36 horas corresponden al periodo de receptibilidad sexual. La fase lútea se produce durante la etapa de formación y actividad progesterónica del cuerpo lúteo, aproximadamente 14-15 días en la oveja y 18-19 días en la cabra (López-Sebastián *et al.*, 1999).

En la época reproductiva, un aumento en los pulsos de GnRH/LH provoca la ovulación, lo cual se conoce como “pico preovulatorio” (Arroyo *et al.*, 2006). Las

variaciones cíclicas de las hormonas FSH y LH están a su vez, bajo el control de las hormonas esteroideas ováricas, Estradiol y Progesterona, así como otras peptídicas (inhibina). La intervención de las cascadas de señales de dichas hormonas esteroideas y peptídicas a nivel ovario, son críticas para que ocurra, en forma secuenciada, el desarrollo folicular, la ovulación, el proceso de luteinización, la síntesis y secreción de progesterona y el proceso de reconocimiento de la preñez (Bouffet & Bouchard, 2001; Richards *et al.*, 2002; Spencer y Brazer, 2002; Meza-Herrera, 2003).

Las fluctuaciones en las concentraciones circulantes de E<sub>2</sub> tienen su origen en los folículos ováricos, los cuales pueden desarrollarse o sufrir atresia durante el curso de cada ciclo (Legan y Karsch, 1979; McNatty *et al.*, 1984; Noel *et al.*, 1993; Ravindra y Rawlings, 1997; Souza *et al.*, 1997; Bartlewski *et al.*, 2000; Evans *et al.*, 2000; Arroyo *et al.*, 2006).

Se requiere el estímulo generado por la GnRH para que ocurra el pico preovulatorio de LH. La determinación directa de la concentración y perfil de secreción de GnRH en el sistema porta hipofisiario de ovejas mostraron que los picos preovulatorios de GnRH y LH ocurren paralelamente; sin embargo, el pico de GnRH se extiende por 36 a 48h, siendo éste el tiempo aproximado de la duración del estro (Caraty *et al.*, 2002; Arroyo *et al.*, 2006).

La utilización de animales ovariectomizados ha permitido estudiar el papel de los esteroides ováricos en el control de la ovulación durante el ciclo estral. La ovariectomía durante la fase lútea aumenta la frecuencia y la amplitud de los

pulsos de LH (Goodman y Karsch, 1980); en dichos animales, la administración de progesterona evita el incremento en la frecuencia sin alterar la amplitud de los pulsos (Martin *et al.*, 1983a, 1983b). La administración de estradiol durante la época reproductiva en los animales ovariectomizados bajo tratamiento con progesterona reduce la amplitud de los pulsos, posiblemente debido a un efecto directo sobre la respuesta de la hipófisis al GnRH (Goodman y Karsch, 1980). Así, durante la época reproductiva, la frecuencia de los pulsos de LH es modulada principalmente por la progesterona, que actúa a nivel cerebral para prolongar el intervalo entre las descargas de GnRH (Karsch *et al.*, 1992), mientras que el estradiol por una parte limita la amplitud de los pulsos de LH al reducir la respuesta hipofisaria al GnRH y por otra parte constituye la señal ovárica indispensable para inducir la descarga preovulatoria de LH una vez que ha iniciado la fase folicular del ciclo (Álvarez y Ducoing, 2006).

Estudios en varias especies han reportado que la actividad reproductiva es influenciada por la disponibilidad de los combustibles metabólicos, entre los cuales la glucosa tiene una función importante como regulador metabólico de la función reproductiva (Heisler *et al.*, 1994). La glucosa ha sido por mucho tiempo favorecida como un metabolito de enlace entre la nutrición y la reproducción. En la oveja es capaz de estimular LH en los machos castrados restringidos en su crecimiento y restablece la regulación del tiempo de la oleada preovulatoria de LH (Schillo, 1992; Branum *et al.*, 1997; Medina *et al.*, 1998; Blache, 1999)

La eficiencia reproductiva de las hembras depende de las respuestas ováricas a las secreciones hipofisarias promovidas por el hipotálamo. Esta comunicación

endocrina hipotálamo-hipofisaria puede ser favorecida por la acción de ciertos compuestos que actúan como neurotransmisores, cuya actividad puede incrementarse mediante la suplementación de aminoácidos excitadores (AAE; Chang *et al.*, 1993; Brann y Mahesh, 1995, Meza-Herrera *et al.*, 2005).

Los péptidos opioides endógenos son un grupo compuesto por endorfinas, encefalinas y dinorfinas que son los enlaces naturales para los receptores que también unen opioides (Arroyo *et al.*, 2009). La función de los péptidos opiáceos endógenos en general es suprimir la secreción de gonadotropinas; la administración intracerebroventricular de morfina disminuye la secreción de LH y la administración de naloxone (antagonista de opioides) restaura la condición (Rodríguez y Pro, 2005). Puesto que la administración de un antagonista de opioides incrementa la frecuencia en los pulsos de LH durante la fase lútea, el efecto inhibitorio de la progesterona sobre la frecuencia de los pulsos de GnRH podría estar mediado por neuronas productoras de opioides (Horton *et al.*, 1989; Currie *et al.*, 1991; Brooks *et al.*, 1986; Whisnant y Goodman, 1988; Álvarez y Ducoing, 2006).

La síntesis de GABA es regulada por la concentración de glutamato en los compartimientos celulares de la GAD (descarboxilaza ácido glutámico), aunque no es claro como la concentración del glutamato está ligada a la actividad neuronal para controlar la síntesis de GABA y mantener la reserva de neurotransmisores y como la disponibilidad de glutamato regula la síntesis fisiológica del GABA *in vivo* (Martín y Rimvall, 1993; Rimvall y Martín, 1994; Torres, 2009).

Las neuronas GnRH pueden ser excitadas por la activación de los receptores del ácido  $\gamma$  aminobutírico (GABA)<sub>A</sub> y las neuronas GABAérgicas proveen una entrada sináptica principal. Las señales metabólicas mediadas por leptina y las señales inhibitorias que convergen en el neuropéptido Y (NPY) y los opioides alteran rápidamente a los receptores GABA<sub>A</sub> hasta las neuronas GnRH (Rodríguez y Pro, 2005).

La función del GABA en el control de la liberación de GnRH parece ser tanto inhibitorio como estimulador. Por ejemplo, los primeros estudios indican que la administración sistémica o infusiones intracerebroventriculares de GABA y la aplicación de GABA dentro de los explantes hipotalámicos estimulaban la liberación de GnRH y LH (Ondo, 1974; Taleisnik y Haymal, 1997), mientras otros muestran efectos inhibitorios o bifásicos trifásicos. (Lamberts *et al.*, 1983; Donoso *et al.*, 1992). Es posible que GABA sea un neurotransmisor inhibitorio a través de receptores GABA<sub>A</sub>, mientras que es un neurotransmisor estimulador a través de receptores GABA<sub>B</sub> para la liberación pulsátil de GnRH/LH en animales hembras adultos. La liberación de GABA en el área preóptica media (MPOA) es pulsátil, y una reducción de la liberación de GABA precede un incremento en la liberación de LH en ratas ovariectomizadas (López. 2009).

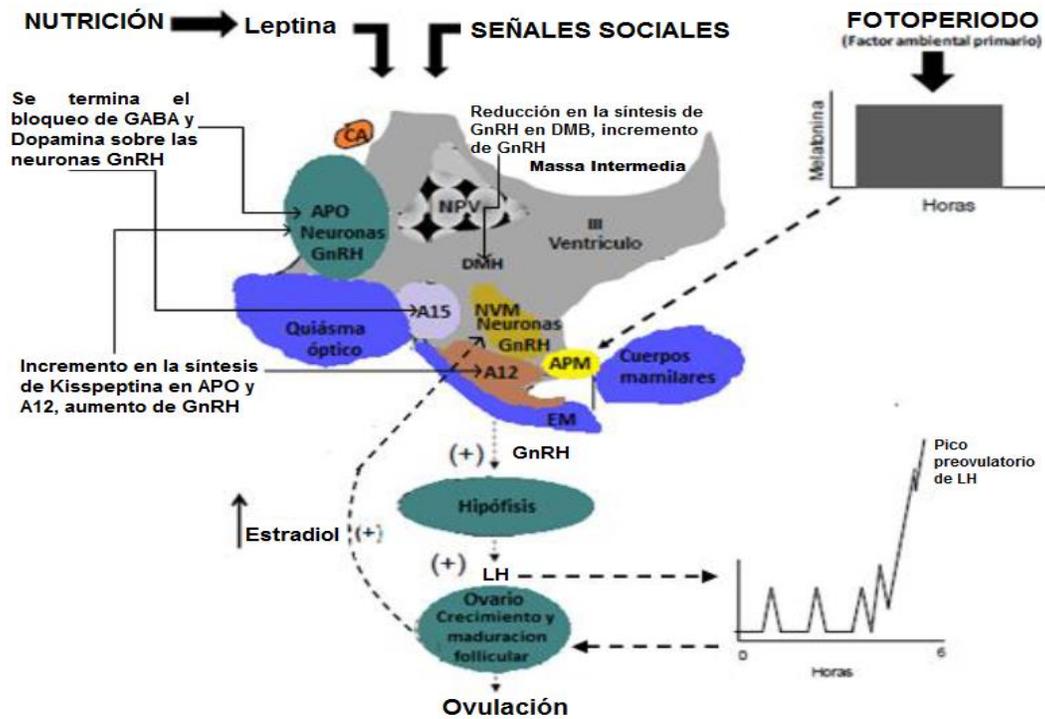


Figura 3. Control neuroendocrino durante la época reproductiva (Arroyo, 2011)

### 3.4.1. Transición del estro al anestro

La temporada reproductiva generalmente se extiende desde el verano / otoño a finales de invierno, con el periodo de anestro en los meses de primavera, lo que permite marcar la variación estacional en la disponibilidad de carne, leche y queso, así como las fluctuaciones en el precio de estos productos, un problema que afecta al bolsillo de los productores, a la industria de los alimentos y a los consumidores por igual (Gómez-Brunet *et al.*, 2012).

Las variaciones de la actividad sexual resultan de cambios en la secreción de hormonas gonadotropas, LH y FSH que conllevan a la ausencia de ovulación espontánea durante varios meses del año debido a la disminución en el

crecimiento folicular ovárico (Arroyo, 2011). De hecho, la importancia de la duración del día en el control estacional de la actividad reproductiva es reconocida desde hace mucho tiempo ya que se pensaba que la duración decreciente del día estimulaba los cambios endocrinos asociados con la ciclicidad, pero estudios posteriores han demostrado que la temporada reproductiva refleja la pérdida de una inhibición activa de la secreción tónica de LH (McDonald, 1991).

El inicio de la estación sexual, que en razas del trópico norte se produce a mediados de agosto, parece resultar de la acción estimulante de los días decrecientes tras el solsticio de verano, mientras que la parada de esta actividad reproductiva parece estar provocada por el aumento de la duración del día tras el solsticio de invierno (Gatica *et al.*, 2012). El papel del fotoperiodo como controlador de la actividad reproductiva, ha sido puesto en evidencia en una serie de experiencias mostrando que el periodo de actividad sexual puede ser desplazado en el tiempo modificando el régimen fotoperiódico sin cambiar otros factores medio ambientales como la inversión artificial del fotoperiodo natural anual (Yeates, 1949) y los ritmos fotoperiódicos semestrales (Mauleón y Rougeot, 1962). En ovejas, numerosos autores reportan que la refractariedad a fotoperiodos inhibitorios (días largos LD) y fotoperiodos estimulatorios (días cortos SD) juega un papel central en la regulación de las transiciones estacionales reproductivas (Robinson y Karsch 1984; Robinson *et al.*, 1985; Karsch *et al.*, 1986; Gómez-Brunet *et al.*, 2010). En el mismo sentido, se ha demostrado en diversas investigaciones que el largo del anestro estacional se puede reducir aproximadamente 2 meses, como en el caso de hembras maduras de la raza

Aragonesa que fueron mantenidas con una buena condición corporal (CC, 2.8, en lugar de 2.3; Gomez-Brunet *et al.*, 2012)

Está bien establecido que el ciclo reproductivo estacional es el producto de un ritmo circaanual endógeno (Karsch *et al.*, 1989) no manejado directamente por el fotoperiodo, pero sincronizado por éste a través de su control del ritmo circadiano de secreción de melatonina (Wayne *et al.*, 1990; Woodfill *et al.*, 1994; Gomez-Brunet *et al.*, 2010). Existe una terminación aparentemente prematura de la época reproductiva que resulta en fotorrefractoriedad, definida como una condición en la que las especies estacionales ya no responden a una longitud de días que una vez fue estimulante (Haniner, 1968; Robinson y Follett, 1982; Robinson y Karsch, 1984). La fotorrefractoriedad surge de una pérdida de la capacidad de respuesta a la melatonina por los tejidos neuronales después de 5-6 meses de la exposición a días cortos (Bittman, 1978; Freeman y Zucker, 2001; Prendergast *et al.*, 2006).

Se ha asumido, que el decremento en el largo del día en verano y otoño conduce a las ovejas a su etapa reproductiva anual y que el incremento en los largos de día de invierno y primavera provoca el inicio del anestro (Robinson *et al.*, 1985). Sin embargo, la evidencia reciente señala que los días cada vez más cortos entre el solsticio de verano y el equinoccio de otoño son la señal crítica implicada en sincronizar el final de la actividad reproductiva a mediados del invierno (Malpoux *et al.*, 1988).

La posibilidad de provocar la aparición de ovulaciones durante los periodos de anestro tiene un considerable valor comercial en la explotación de rebaños de

ovino y caprino (López-Sebastián *et al.*, 2001). Dado que la estacionalidad de la reproducción está controlada por el largo del día, fuera de la temporada, la reproducción puede ser lograda manipulando al ambiente, usando estrategias basadas en el cambio del largo del fotoperiodo o en la exposición a machos (efecto macho) aunque otras estrategias están basadas en la administración de hormonas exógenas (Gómez-Brunet *et al.*, 2012), suplementación alimenticia (uso de betacaroteno, Meza-Herrera *et al.*, 2011) o suplementación exógena de aminoácidos excitadores como el glutamato (Torres-Moreno *et al.*, 2009). Se pueden usar tratamientos basados en la alternación de días cortos y días largos en graneros abiertos o cerrados mediante la imposición de un régimen de luz artificial (Chemineau *et al.*, 2008; Gómez-Brunet *et al.*, 2012).

### **3.4.2. Anestro estacional**

La mayoría de las cabras, a diferencia de las ovejas, son animales fuertemente estacionales independientemente de su latitud de origen, de hecho, muestran una estacionalidad similar a la de las ovejas de latitudes altas (Gomez-Brunet *et al.*, 2010). En el norte de México, los caprinos explotados de manera extensiva, se caracterizan por poseer una reproducción estacional bien establecida (Mellado y Hernández, 1996; Duarte, 2000; Delgadillo *et al.*, 2003).

En el caso de la Comarca Lagunera, el periodo de anestro en las hembras y de reposo sexual en los machos coincide con el periodo de sequía de la región y, en consecuencia, con una dramática disminución de la cantidad y la calidad del forraje disponible para los animales, por lo que se sugirió que la ausencia de la

actividad sexual era provocada por la subalimentación (Sáenz-Escarcega, 1991). Sin embargo, la estacionalidad reproductiva también se ha observado en los animales mantenidos en estabulación y alimentados adecuadamente según sus necesidades fisiológicas (Delgadillo *et al.*, 2002). Los periodos de anestro pueden ser de origen fisiológico, como el periodo prepúber, la gestación o el post-parto, pero otros son la consecuencia de otro tipo de factores principalmente ambiental y de manejo (López-Sebastián, 1999).

En el contexto nutricional, existen indicios de que mejoras en la alimentación y un mejor estado de condición corporal en cabras y ovejas, pueden influenciar la duración de la estación reproductiva (Carrillo *et al.*, 2004; Zarazaga *et al.*, 2005; Estrada *et al.*, 2007). Los cambios en peso, edad y composición corporal, provocan cambios en la endocrinología reproductiva de los animales jóvenes que inician su actividad de cría (Martin y Banchemo, 1999).

La disponibilidad de alimento actúa como una señal a largo término en el control de la reproducción estacional, particularmente en razas que se han desarrollado cerca del Ecuador donde la amplitud del ciclo anual del largo del día es tan pequeña que puede ser eliminada como una señal perceptible, siendo el ejemplo más claro el ovino Merino, en el cual la respuesta al fotoperiodo está por encima de todo, a tal grado que los cambios en el tamaño testicular de los carneros en el campo están determinados mayoritariamente por el aporte del alimento (Martin y Banchemo, 1999).

Como fue abordado previamente, los tratamientos fóticos pueden cambiar el ritmo y la duración de la etapa reproductiva (Legan y Karsch, 1980; Mori *et al.*, 1984; Kennaway *et al.*, 1987) y la aplicación de melatonina puede imitar el largo del día (Kennaway y Seamark, 1980; English *et al.*, 1986; Mori *et al.*, 1987; Deveson *et al.*, 1992). La mayoría de estas investigaciones han sido mayormente realizadas con ovinos más que con caprinos (Bracker-Bodenhausen *et al.*, 1994).

Como los días cortos se caracterizan por una duración larga de secreción de melatonina más que los días largos, se han realizado diferentes intentos para imitar la duración de la presencia de melatonina en la sangre. La administración continua de melatonina vía alimentación (Luthman y Slyter, 1986), bolo ruminal (Poulton *et al.*, 1987) subcutánea (English *et al.*, 1986) o implantes intravaginales (Novak y Rodway, 1987) pueden estimular un temprano inicio de la actividad reproductiva imitando farmacológicamente la aparición de las condiciones de fotoperiodos cortos (Daramola *et al.*, 2006). En el anestro estacional, la menor duración de melatonina provoca un aumento en la sensibilidad hipotalámica al efecto de estradiol, inhibiendo la secreción pulsátil de GnRH/LH (Karsch *et al.*, 1984; Vigié *et al.*, 1997; Gallegos-Sánchez *et al.*, 1998; Malpoux *et al.*, 1999).

Otra característica que tienen los animales estacionales es la variación en la concentración de prolactina a lo largo del año, hormona que incrementa su concentración en la circulación sanguínea conforme se incrementan las horas luz del día y la temperatura ambiente (Escobar, 2003). La secreción de Prolactina esta inversamente relacionada al patrón de actividad reproductiva en ovinos y caprinos (Walton *et al.*, 1980; Kennaway *et al.*, 1983; Mori *et al.*, 1985). La supresión de

prolactina durante el anestro, no indujo una pronta reanudación de los ciclos estrales en ovinos (McNeilly y Land, 1979; Land *et al.*, 1980; Schanbacher, 1980).

Los componentes esenciales del eje hipotálamo-hipófisis-ovarios permanecen funcionales en las ovejas durante el anestro estacional. Los folículos ováricos se desarrollan, producen esteroides y son capaces de ovular; las hormonas gonadotrópicas son secretadas; sin embargo, los ciclos estrales cesan como consecuencia de la disminución en la frecuencia de la secreción de LH (Legan y Karsch, 1979).

Durante el anestro, el estradiol inhibe la secreción pulsátil de LH, provocando que su secreción sea insuficiente para el restablecimiento de la ciclicidad ovárica (Legan, 1982; McLeod *et al.*, 1982, McNeilly *et al.*, 1982, l'Anson y Legan, 1988). En las ovejas ovariectomizadas (OVX) implantadas subcutáneamente con estradiol  $17\beta$  ( $E_2$ ) durante la época de anestro, la frecuencia de pulsos de LH es reducida, de la misma manera que ambas "enteras" (con ovarios) en el mismo periodo o en días largos constantes (16 hL/8hO; Martin *et al.*, 1986).

La disminución en la secreción de LH durante el anestro es una consecuencia de la acción de retroalimentación negativa que ejerce el estradiol sobre el eje hipotálamo-hipofisario (Gallegos-Sánchez *et al.*, 1996). En consecuencia, la LH es insuficiente para inducir la madurez folicular y se establece el estado de anestro (Karsch *et al.*, 1984). De esta manera, las transiciones entre la estación reproductiva y el anestro son una consecuencia directa de los cambios en la

frecuencia del generador de pulsos de GnRH/LH (Karsch *et al.*, 1984; Álvarez y Ducoing, 2006).

Las interacciones socio-sexuales o bioestimulación (efecto macho, efecto hembra y efecto hembra-hembra) pueden ser una herramienta muy útil considerando sus costos, los cuales son insignificantes (Germán, 2008). En este mismo sentido, Boly *et al.*, (2010); Germán, (2008), reportaron que los resultados obtenidos para estimular el sistema reproductivo de pequeños rumiantes en anestro con el efecto macho en ovinos y caprinos son muy similares a aquellos que se obtuvieron con tratamientos hormonales.

La introducción de un macho en un grupo de hembras en anestro, de las que estuvo separado por lo menos durante tres semanas, puede inducir la actividad reproductiva unos días después de ponerlos en contacto (Martin *et al.*, 1986; Delgadillo *et al.*, 2003). El contacto con el macho induce a un rápido incremento en la secreción de LH, que culmina con un pico preovulatorio de ésta hormona, provocando la ovulación (Poidron *et al.*, 1980).

Los datos obtenidos en cabras locales del norte de México indican que las hembras en anestro estacional pueden ser estimuladas por el efecto macho si se utilizan machos sometidos previamente a un tratamiento fotoperiódico. En un estudio realizado por Delgadillo *et al.*, (2003), se midió este efecto con cuatro machos testigos, en reposo sexual y cuatro machos tratados, sexualmente activos, que fueron puestos en contacto con cabras anovulatorias por un periodo de 35 días en un fotoperiodo creciente del norte de México, lo que resultó en que 2/34 de

las cabras puestas en contacto con los machos testigo ovularon y ninguna de ellas mostró celo. En cambio 40/40 de las hembras puestas en contacto con los machos sexualmente activos ovularon y 11 días posteriores a la introducción de los machos, treinta y ocho hembras fueron detectadas gestantes.

El mecanismo de acción es principalmente andrógeno-dependiente, debido a las feromonas del macho producidas por glándulas sudoríparas repartidas por toda la piel aunque también tiene un componente social (Fulkerson *et al.*, 1981). Las feromonas actúan como señal sobre los bulbos olfatorios de la hembra, provocando una reacción neuroendocrina inmediata que se traduce en un incremento de la frecuencia en la secreción pulsátil de LH y por tanto, un mayor estímulo en el crecimiento de los folículos en el ovario hasta el estadio de preovulatorios (Martin *et al.*, 1980 y 1986). Después de la introducción de los machos, la descarga preovulatoria de LH en el ganado ovino puede aparecer entre las 3 y 30 horas, estableciéndose la ovulación entre las 24 y 60 horas (Oldham *et al.*, 1978; Atkinson y Williamson, 1985; López-Sebastián, 2001).

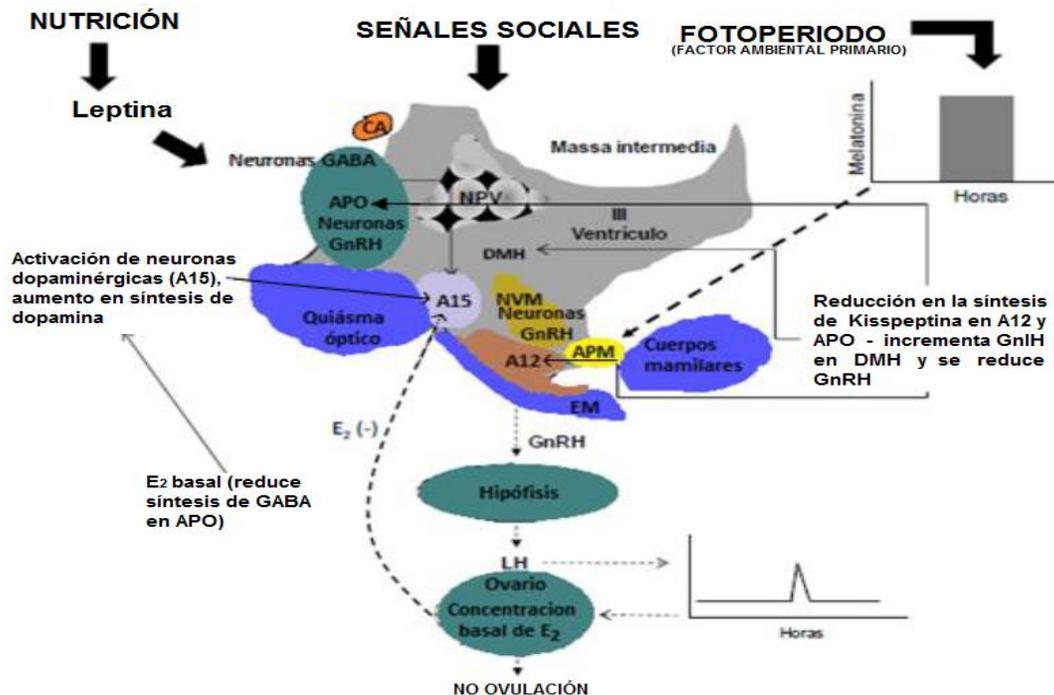


Figura 4. Control neuroendocrino del anestro estacional de la oveja (Arrollo, 2011)

### 3.4.3. Transición del anestro al estro

En las ovejas y cabras, durante el periodo de transición entre el anestro estacional y la estación reproductiva, el primer celo generalmente es silente; esto quiere decir que hay ovulación, pero no hay presencia de calor debido a la ausencia de cuerpo lúteo previo. La presencia del carnero, durante este periodo de transición, ejerce un estímulo sobre la actividad sexual de las hembras produciendo un incremento rápido y pronunciado de los pulsos de LH plasmática, lo que en definitiva hace la mayoría de las ovejas en su segundo ciclo, manifestando presencia de calor, entre los 17 a 22 días de introducido el macho (Pacheco, 2012).

En 1985, Knight encontró un mayor efecto de estimulación de la actividad ovárica de ovejas anéstricas cuando se integraron a ellas, además de los carneros, un grupo de ovejas en estro. En dicho trabajo, Knight concluye que el fenómeno, al que denomina "facilitación social", actúa vía el carnero, esto es, que las ovejas en estro estimulan al macho, lo cual provocaría una mayor efectividad en su función estimuladora sobre las ovejas anéstricas. Las feromonas producidas por el carnero serían las responsables de tal estimulación. El papel de las hembras en estro sería entonces estimular al carnero y favorecer en él una mayor producción o liberación de feromonas. En dicho trabajo no se habla aún de un efecto directo de las hembras en estro sobre la actividad ovárica de las que se encuentran en anestro estacional.

De igual forma, Walkden-Brown *et al.* (1993) observaron que el contacto previo de los machos con cabras en estro mejoraba significativamente la respuesta ovulatoria de las hembras anéstricas expuestas ante los machos. Sin embargo, en ese trabajo se le da mayor importancia al papel de las hembras en estro sobre la estimulación ovárica de las anéstricas, ya que mencionan dos componentes distintos en el efecto de las hembras en estro sobre las que no están ciclando. Por un lado se reconoce un efecto "mediado por la presencia del macho", mediante el cual el macho estimulado sufre cambios, tanto en su conducta como en la producción de señales químicas que pueden mejorar la respuesta ovulatoria de las hembras.

### 3.5. Neurobiología de la reproducción

La GnRH es el primer mensajero involucrado tanto en la maduración sexual, el inicio de la pubertad y la ciclicidad en animales adultos. La actividad de éste sistema neural es controlada por diferentes sistemas neurotransmisores. El inicio de la pubertad incluye cambios en una secreción prepuberal de gonadotropinas, caracterizada por una baja actividad de los neurones GnRH, para después promover un incremento en la amplitud y frecuencia de los pulsos de GnRH. En el inicio de la pubertad, diferentes sistemas neurotransmisores están involucrados en el cambio del patrón de secreción de GnRH (Ebling *et al.*, 1989; Dhandapani y Brann, 2000; Mahesh y Brann, 2005; Clarkson y Herbison, 2006; Ojeda *et al.*, 2006a,b; Meza-Herrera, 2012).

Los aminoácidos excitadores (AAE) son aquellos aminoácidos que actúan como neurotransmisores y que tienen efecto específico de activación en las neuronas postsinápticas del sistema nervioso (Lujan, 2004; González, 2009). Aquí tenemos que imaginar las posibilidades de un neurotransmisor. La sustancia es capaz de estimular o inhibir rápida o lentamente, desde milésimas de segundo hasta horas o días, puede liberarse hacia la sangre, en lugar de hacia otra neurona, glándula o músculo, para actuar sobre varias células y a distancia del sitio de liberación, como una *hormona*, y permite, facilita o antagoniza los efectos de otros neurotransmisores. O también puede activar otras sustancias del interior de la célula, los llamados *segundos mensajeros*, para producir efectos biológicos como la activación de las enzimas fosforilasas o cinasas). Además, una misma neurona puede tener efectos diferentes sobre las estructuras postsinápticas,

dependiendo del tipo de receptor postsináptico presente, ya que puede excitar en un sitio, inhibir en otro y/o inducir la secreción de una neurona en un tercero (Brailowsky, 1995).

La neurotransmisión es iniciada en las terminales presinápticas mediante la fusión de vesículas sinápticas con la membrana plasmática y una subsecuente liberación excitatoria de transmisores químicos. Los receptores postsinápticos solo reportan indirectamente la liberación del neurotransmisor en una forma modificada por las propiedades de los receptores por sí mismos, los cuales son frecuentemente detectores no lineales de sustancias liberadas (Khvotchev y Kavalali, 2008; Tinajero, 2008).

La mayoría de los neurotransmisores y neuromoduladores poseen tanto propiedades excitatorias como inhibitorias, dependiendo de varios factores, tales como composición del neurocircuito, estado de desarrollo, y ambiente hormonal. Por lo tanto, la clasificación de neurotransmisores inhibitorios y estimulatorios está basada sobre características generales del control de la liberación pulsátil de GnRH en el adulto (Terasawa y Fernández, 2001).

Dentro de esta clasificación, los aminoácidos neurotransmisores han sido clasificados en inhibitorios y excitatorios. Entre los inhibidores tenemos: el gamma amino butírico o GABA, la taurina, la glicina y la alanina. Estos actúan sobre receptores asociados a canales iónicos, abren canales de cloro, producen una hiperpolarización de la membrana post-sináptica y disminuyen la actividad neuronal. Por otra parte, entre los excitadores tenemos: el homocistéico, el

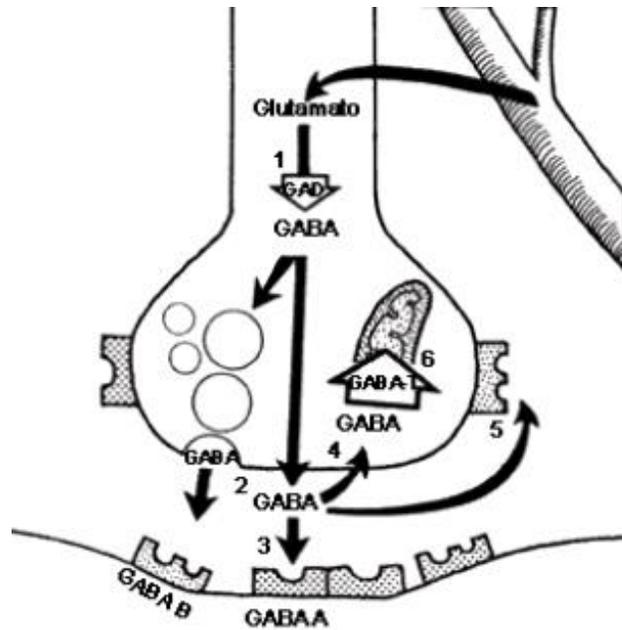
aspártico y el glutámico, los cuales actúan sobre receptores asociados a canales iónicos, abren los canales de sodio, producen una despolarización de la membrana postsináptica y aumentan la actividad neuronal (Tovar, 2007; Santillano, 2009).

### **3.5.1. Aminoácidos inhibidores**

#### **3.5.1.1. Ácido gama-aminobutírico**

El GABA es el neurotransmisor inhibitor predominante del SNC en su parte supraespinal (*grosso modo*, la porción intracraneal). En los años 50 y gracias a técnicas neuroquímicas más sensibles, se observó que el GABA (g- aminobutirato) no sólo estaba en el cerebro, sino que además era el órgano que más GABA contenía (Brailowsky, 1995).

El GABA es sintetizado del glutamato por descarboxilación en presencia de la descarboxilaza ácido glutámico (GAD) en neuronas presinápticas, almacenada en vesículas y liberada por exocitosis después de la despolarización en presencia de calcio extracelular (Rando *et al.*, 1981). Paradójicamente este precursor es un neurotransmisor pero esta vez, excitador. La enzima que hace esta conversión es la glutamato-descarboxilaza (GAD), de la que se han encontrado dos formas diferentes; ambas producen GABA y están codificadas en diferentes genes; sin embargo, no sabemos aún el porqué. La GAD necesita para su funcionamiento de vitamina B6 (Brailowsky, 1995).



**Figura 5. La sinapsis GABAérgica.**

El ácido y aminobutirato (GABA) se sintetiza a partir del glutamato a través de una descarboxilaza a). la glutamato-descarboxilaza (GAD). El GABA puede liberarse hacia el espacio sináptico directamente o desde almacenes vesiculares b). Una vez fuera de la terminal, el GABA puede ocupar receptores postsinápticos c). los cuales se han clasificado en tipo A (GABAA) o el tipo B (GABAB). El aminoácido puede recaptarse (4), ocupar autorreceptores (AR), que usualmente son tipo B (5), o metabolizarse por la transaminasa del GABA (GABA-T) (6).

Aunque el GABA también es sintetizado por otras vías, tales como putrescina y  $\gamma$ -hidroxibutirato, se considera que juegan un papel menor (Martín y Rimvall, 1993; Rimvall y Martín, 1994). La síntesis del GABA ocurre en dos compartimentos: a). Neuroterminales GABAérgicas y b). Pericaya y dendritas. En la Glía no se sintetiza GABA, pero juega un rol en el metabolismo del GABA proporcionando precursores y capturando o degradando los excesos del GABA de la sinapsis (Terasawa y Fernández, 2001).

Tres receptores GABA, GABAA, GABAB, y GABAC han sido identificados en el cerebro. El receptor GABAA está ligado a un canal de iones que permite que el  $Cl^-$

entre hacia la célula enlazado con el neurotransmisor GABA, mientras el receptor GABAB esta acoplado a canales de calcio y potasio, al igual que a una vía de señalización intracelular, a través de proteínas enlazadoras de GTP. El agonista específico para el primero es el muscimol, y el antagonista la bicuculina. Para el receptor GABAB, el agonista específico es el baclofén y el antagonista el flaclofén (o el saclofén). El receptor GABAC es un poro para  $\text{Cl}^-$ , encontrado predominantemente en la retina de vertebrados. (Terasawa y Fernández, 2001, López, 2009). La ocupación del receptor GABAA por un agonista produce aumento de la permeabilidad membranal al cloro. En cambio, la activación del receptor GABAB da lugar a la activación de segundos mensajeros de la familia de las proteínas G (Brailowsky, 1995).

### **3.5.1. Aminoácidos excitadores**

#### **3.5.1.1. Glutamato**

El glutamato es el neurotransmisor excitador más abundante en el sistema nervioso central de los mamíferos. Sus efectos excitadores fueron descritos en los años 50, al observar que su aplicación tópica sobre la corteza cerebral producía actividad convulsiva y que su aplicación iontoforética producía despolarización de neuronas e incremento de la frecuencia de potenciales de acción (Curtis et al., 1959). Actualmente, está bien establecido que el glutamato cumple el papel de neurotransmisor en la mayoría de las sinapsis excitadoras rápidas del sistema nervioso central (Nicholls, 1993; Márquez, 2004).

El glutamato es el ligando endógeno de los dos principales receptores de aminoácidos excitadores a). receptores inotrópicos acoplados a canales iónicos, los cuales son posteriormente divididos en los subtipos; en NMDA, kainato y α-ametil-3-hidroxi-5-metil-4-isosaxole ácido propiónico (AMPA) y b). receptores metabotrópicos acoplados a proteínas G. Todos estos receptores están presentes en el hipotálamo (Meeker *et al.*, 1994; Van den Pol *et al.*, 1994; Torres, 2009).

Dado que el glutamato existe como cuatro diferentes grupos (un grupo transmisor, un grupo metabólico, un grupo glial y un grupo precursor de GABA) el papel del glutamato en la pubertad es complejo. Las concentraciones de glutamato en el hipotálamo de la rata incrementan con la edad postnatal, alcanzando un máximo después del inicio de la pubertad, y en la corteza de la rata los niveles de glutamato también continúan incrementando hasta la edad adulta (López, 2009).

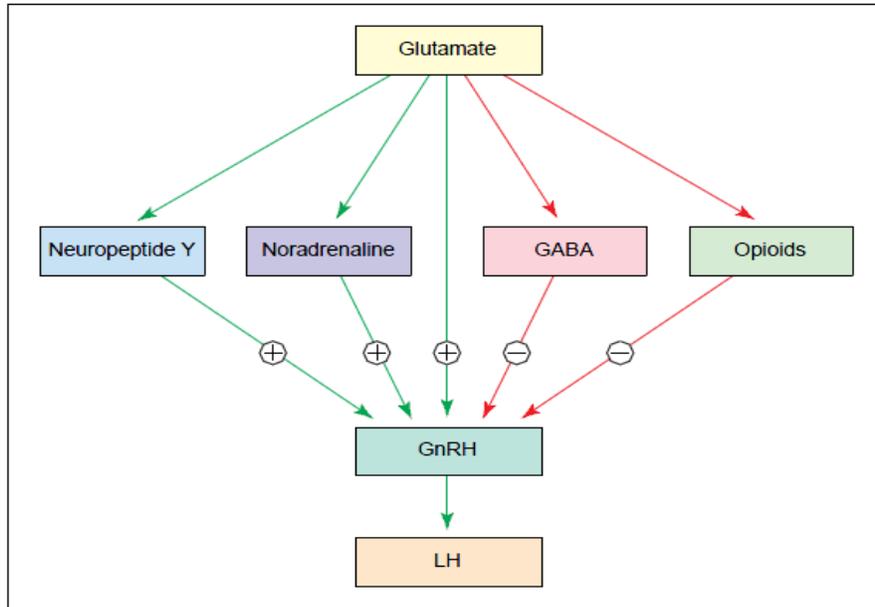
La sensibilidad a la estimulación de glutamato temporalmente incrementa durante el periodo puberal en ratas. Bourguignon *et al.*, (1995) proponen que el componente de entrada glutamatérgico a través de los receptores NMDA es el de inhibir la liberación de GnRH en ratas juveniles, e iniciase gradualmente la liberación de GnRH conforme el animal crece. Conforme la pubertad se acerca, la desaparición del sistema NMDA inhibitor incrementa un sistema NMDA estimulador, de manera que el resultado es un incremento en la liberación de GnRH inducido por NMDA.

Existe evidencia que sugiere que los AAE pueden estar involucrados en el control neural de circuitos asociados con la medida del tiempo, especialmente en

especies fotoperiódicas de reproducción estacional (Colwell *et al.*, 1995). Esta evidencia sugiere que a nivel del hipotálamo, la función excitatoria del glutamato implica la participación estimuladora o inhibitoria del pulso generador de GnRH, además de estimuladores secundarios tales como: Neuropeptido-Y, Noradrenalina, GABA, Opioides, Neurotensina y la especial participación de la hormona Melatonina. En el mismo sentido Smith y Jennes (2001) proponen que el estradiol, acoplado con signos neurales diarios originarios del SNC, dirige la actividad de un número de sistemas de neurotransmisores y neuropéptidos resultando en una activación cíclica de la red GnRH. Asimismo, Colwell *et al.*, (1991) sugieren que los AAE pueden estar involucrados en los eventos neuroquímicos que regulan la reproducción mediante el control pineal de la melatonina.

De manera general se asume que el neurotransmisor inhibitorio GABA y el neurotransmisor estimulador glutamato son liberados de diferentes neuronas, sin embargo, no se tiene claro el cómo las mismas señales aferentes pueden causar cambios opuestos en la liberación de GABA y del glutamato. La activación de las neuronas GnRH requieren de la supresión de GABA y estimulación de la secreción de glutamato, cada uno de los cuales ocurre en respuesta a señales del fotoperiodo, pero solamente en presencia de estradiol, por lo que se ha comunicado que todas las neuronas del núcleo periventricular anterolateral de la rata, expresan vesículas transportadoras de glutamato y vesículas transportadoras de GABA, por lo que se propone un nuevo modelo para la ovulación que incluye

una función dual de las neuronas GABA/glutamato como transductores central de las señales hormonales y neurales hacia las neuronas GnRH (Ottem *et al.*, 2004).



**Figura 6. Vías neuronales propuestas por las que los AAE influyen en la secreción hormonal**

El glutamato es el neurotransmisor estimulante principal en el sistema nervioso central de mamíferos y aunque puede ejercer algo de su influencia sobre la secreción de GnRH directamente, la mayoría de las veces es mediada indirectamente a través de estimuladores conocidos y circuitos inhibitorios. En consecuencia, la respuesta resultante de las neuronas GnRH de aminoácidos excitatorios es probable que sea en un contexto dependiente, que muestra cambios marcados durante la pubertad, durante el ciclo estral, durante el anestro lactacional y después de la gonadectomía. Urbanski *et al.*, 2006.

## **IV. MATERIALES Y MÉTODOS**

### **4.1. Localización del área experimental y condiciones ambientales**

El estudio se realizó en la Unidad Regional Universitaria de Zonas Áridas, Universidad Autónoma Chapingo, localizada en el municipio de Tlahualilo, Durango entre las coordenadas UTM (Universal Transversa de Mercator) 639935 E y 2864331 N, las cuales corresponden a las coordenadas geográficas 25°53' LN y 103°36'LO, a 1,117 msnm. El clima se clasifica como semidesértico extremo (García, 1987). La temperatura media anual es de 22.3°C; de abril a octubre, la temperatura media mensual es superior a 20°C y de noviembre a marzo, con rangos mensuales entre 13.6°C y 19.4°C; la precipitación promedio anual es de 217.1 mm (Santos, 1973).

### **4.2. Los animales, su alimentación y duración del periodo experimental**

Cabras primiparas (n=20), con un peso aproximado de 26 kg, 10 meses de edad y un encaste de 7/8 Saanen-Alpina, 1/8 Criollo, recibieron una dieta para cubrir el 110% de sus requerimientos nutricionales ajustados al PV (NRC, 1981). Tanto el peso vivo (PV) como la condición corporal (CC) fueron registrados cada dos semanas previa a su alimentación. La CC fue evaluada mediante palpación dorsal y costal utilizando una escala de 1 (muy flaca) a 5 (muy gorda). Las cabras fueron alimentadas dos veces al día: por la mañana (0700) ofreciendo heno de alfalfa (14% PC, 1.14 ENm Mcal kg<sup>-1</sup>) y ensilado de maíz (8.1% PC, 1.62 ENm Mcal kg<sup>-1</sup>) y por la tarde (1800) maíz rolo (11.2% PC, 2.38 ENm Mcal kg<sup>-1</sup>); el agua fue suministrada a libre acceso, bajo condiciones naturales de luz, en los meses de febrero y marzo.

### **4.3. Muestreo intermitente de sangre, colección y almacén de muestras**

A mediados del mes de febrero se realizó un muestreo intermitente de sangre (2 x semana, 4 semanas) al total de las cabritas del estudio. Las muestras

sanguíneas fueron colectadas por venopunción de la yugular utilizando agujas estériles de 0.8 x 38 mm (Becton Dickinson & Co., Franklin Lakes, USA) y tubos colectores Vacutainer de 10 ml (Corvac, Sherwood Medical, St Louis, MO, USA). Una vez centrifugadas las muestras (1500 x g, 15 min) cada muestra de suero con su réplica, fueron almacenadas en tubos de polipropileno MCT-150C (Axygen<sup>MR</sup> Scientific) de 1.5 ml a -4 °C; en total se colectaron 20 muestras por cabra, 200 muestras por tratamiento (AAE y CONT) y un total de 400 muestras de suero.

#### **4.4. Diseño experimental y de tratamientos**

A principio de marzo, las cabras que no mostraron actividad reproductiva, fueron aleatoriamente distribuidas en dos grupos experimentales: a). Grupo Aminoácidos Excitadores (AAE, n=10) y b). Grupo Control (CONT, n=10). El grupo AA recibió una infusión endovenosa, 7 mg kg<sup>-1</sup> PV de L-Glutamato (Merck, Germany) los lunes y los viernes durante todo el periodo experimental. Por su parte, las cabras primaras del grupo CONT recibieron una aplicación endovenosa de agua destilada los lunes y los viernes para homogenizar las condiciones a las que fueron expuestas las cabras del grupo AAE.

#### **4.5. Análisis estadísticos para determinar la función ovárica**

Una vez que las cabras se distribuyeron aleatoriamente en su respectivo tratamiento, se realizó, a principios de marzo un muestreo intermitente de sangre (2 veces por semana) por un periodo de 4 semanas al total de las cabritas del estudio. Las muestras del suero dentro del periodo experimental fueron evaluadas por duplicado por su contenido de progesterona (P4) (Diagnostic Products, Los Ángeles CA, USA) mediante radioinmunoanálisis (RIA). La prueba ha sido modificada y validada para su uso en suero de rumiantes (Schneider y Hallford, 1996). Los análisis endocrinos fueron realizados en el Departamento de Ciencia Animal de la Universidad Estatal de Nuevo México, EUA. Este análisis endocrino permitió definir el número de cabras mostrando o no actividad lútea en época de

transición al anestro (febrero-marzo) por un posible efecto de tratamientos; las cabras que mostraron niveles séricos de progesterona superiores a  $1 \text{ ng mL}^{-1}$  fueron consideradas como reproductivamente activas. Los PV y las CC fueron evaluados mediante ANOVA (Snedecor y Cochran, 1967). El porcentaje de cabritas mostrando o no actividad ovárica consideró un análisis de  $J_i^2$ . Todos los análisis consideraron los procedimientos del paquete estadístico SAS (SAS, 2008).

#### **4.6. Modelos estadísticos**

Los modelos estadísticos utilizados para el modelo experimental fueron los siguientes:

##### **Modelo 1) Modelo para peso vivo (PV) y condición corporal (CC)**

$$Y_{ij} = \mu + T_i + E_{ij}$$

Donde los componentes de la ecuación representan:

$Y_{ij}$  = Respuesta para peso vivo y condición corporal en la  $j$ -ésima cabra expuesta al  $i$ -ésimo tratamiento

$\mu$  = Media general, común a todas las unidades experimentales antes de aplicar los tratamientos

$T_i$  = Efecto del  $i$ -ésimo tratamiento  $i=1,2$  (AAE, CONT)

$E_{ij}$  = Error experimental en la  $j$ -ésima unidad experimental en el  $i$ -ésimo tratamiento.

**Modelo 2)  $\chi^2$  para la determinación del % de cabritas mostrando actividad ovárica**

$$\chi^2_0 = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^c \frac{(n_{ji} - E_{ij})^2}{E_{ij}}$$

Donde los componentes de la ecuación representan:

$\chi^2_0$  = Estadístico de prueba para probar  $H_0$

n = Tratamiento (AAE, CONT)

c = Tiempo de muestreo (1,.....,20)

$n_{ij}$  = Concentración de Progesterona de la i-ésima cabra en el j-ésimo tratamiento.

$E_{ij}$  =Valores esperados de concentración de progesterona bajo el supuesto de homogeneidad de poblaciones entre grupos de tratamiento para la i-ésima cabra dentro del j-ésimo tratamiento.

Calculados mediante:

$$E_{ij} = \frac{(n_i \cdot c_j)}{n}$$

Donde los componentes de la ecuación representan:

$n_i$ = Número de cabras por tratamiento

$c_j$ = Número de cabras muestreadas por tiempo

$n$ = Número total de cabras

Se plantearon las siguientes hipótesis:

$H_0$ : Los dos tratamientos muestran las mismas concentraciones de progesterona en dos muestras consecutivas, sin diferencias en el tiempo con respecto a la activación de la función ovárica durante la etapa de transición al anestro estacional.

$H_1$ : Los dos tratamientos muestran diferentes concentraciones de la progesterona en dos muestras consecutivas, con diferencias tanto porcentuales como en el tiempo con respecto a la activación de la función ovárica durante la etapa de transición al anestro estacional, favoreciendo al grupo suplementado con glutamato.

## V. RESULTADOS

### 5.1. Peso vivo y condición corporal

No existieron diferencias entre tratamientos para PV ( $P=0.94$ ) o condición corporal CC ( $P=0.88$ ) lo largo del período experimental, el porcentaje de cabritas mostrando el inicio de la actividad reproductiva determinada por los niveles séricos de  $P_4$ , difirió ( $P<0.05$ ) entre tratamientos observando un inicio más temprano en aquellas cabras primaras tratadas con glutamato (55 vs. 12.5 %, Cuadro 2).

**Cuadro 2.** Medias de mínimos cuadrados  $\pm$  error estándar para peso vivo (PV, Kg), condición corporal (CC, unidades) y promedios de porcentaje de cabras primaras con actividad ovárica (activas) durante febrero-marzo, suplementadas con Aminoácidos Excitadores (AAE) o Control (CONT) bajo fotoperiodo natural en la Comarca Lagunera ( $n=20$ , 25° LN)

Variable	AA	CONT	NSO <sup>2</sup>	EE <sup>3</sup>
PV	27.17 <sup>a</sup>	29.22 <sup>a</sup>	0.94	1.09
CC	3.50 <sup>a</sup>	3.53 <sup>a</sup>	0.88	0.18
Activas <sup>1</sup>	55.0 <sup>a</sup>	12.50 <sup>b</sup>	0.05	16.6

<sup>1</sup> Cabras Activas, aquellas mostrando dos o más muestras consecutivas de suero con niveles de  $P_4$  superiores a 1.0 ng mL.

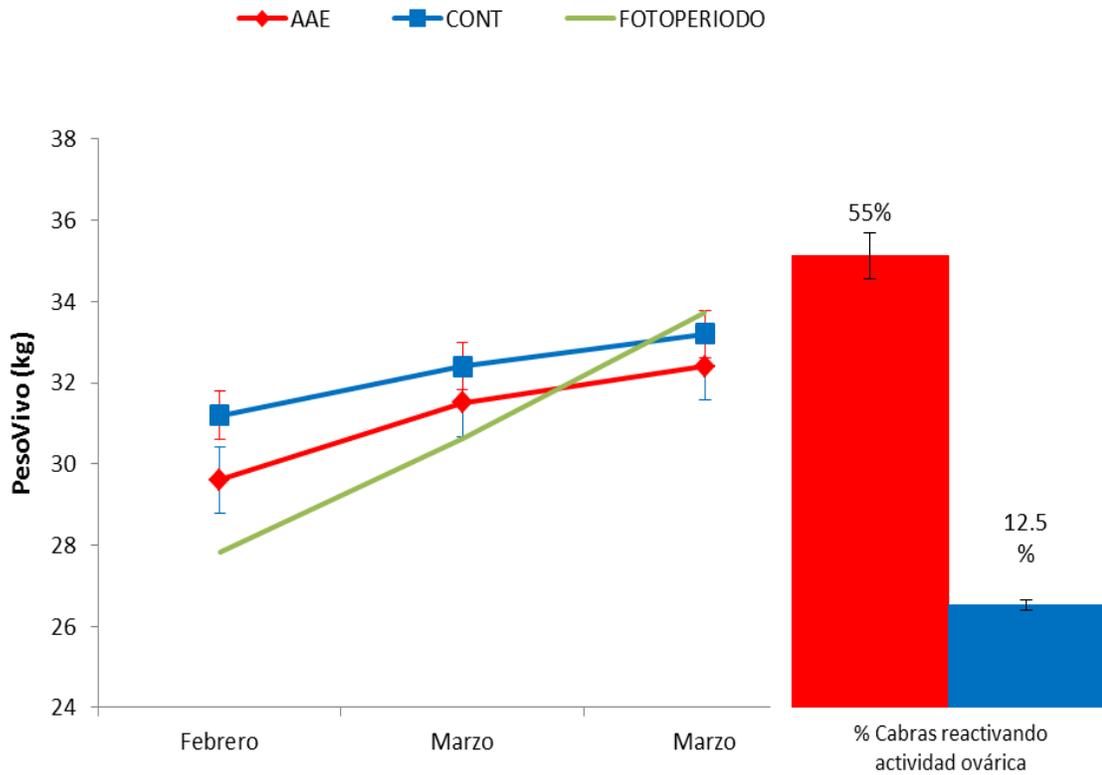
<sup>2</sup> NSO, nivel de significancia observado.

<sup>3</sup> EE, error estándar de medias de mínimos cuadrados más conservador.

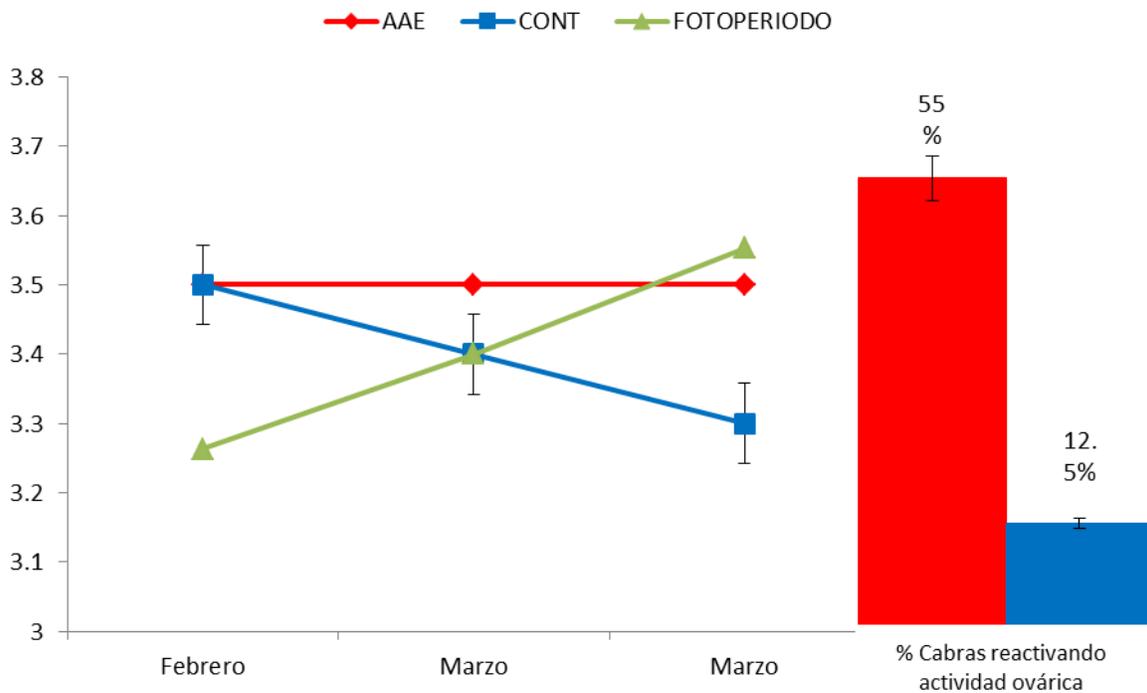
\* Diferentes literales en la misma línea indican diferencias estadísticas significativas.

En las gráficas 1 y 2 se observa el comportamiento del peso vivo y de la condición corporal a lo largo del experimento (febrero-marzo) en cabras primaras

(n=20), con un peso aproximado de 26 kg, 10 meses de edad y encaste mínimo de 7/8 Saanen-Alpina que estuvieron adaptadas a un ambiente de Zonas Áridas.



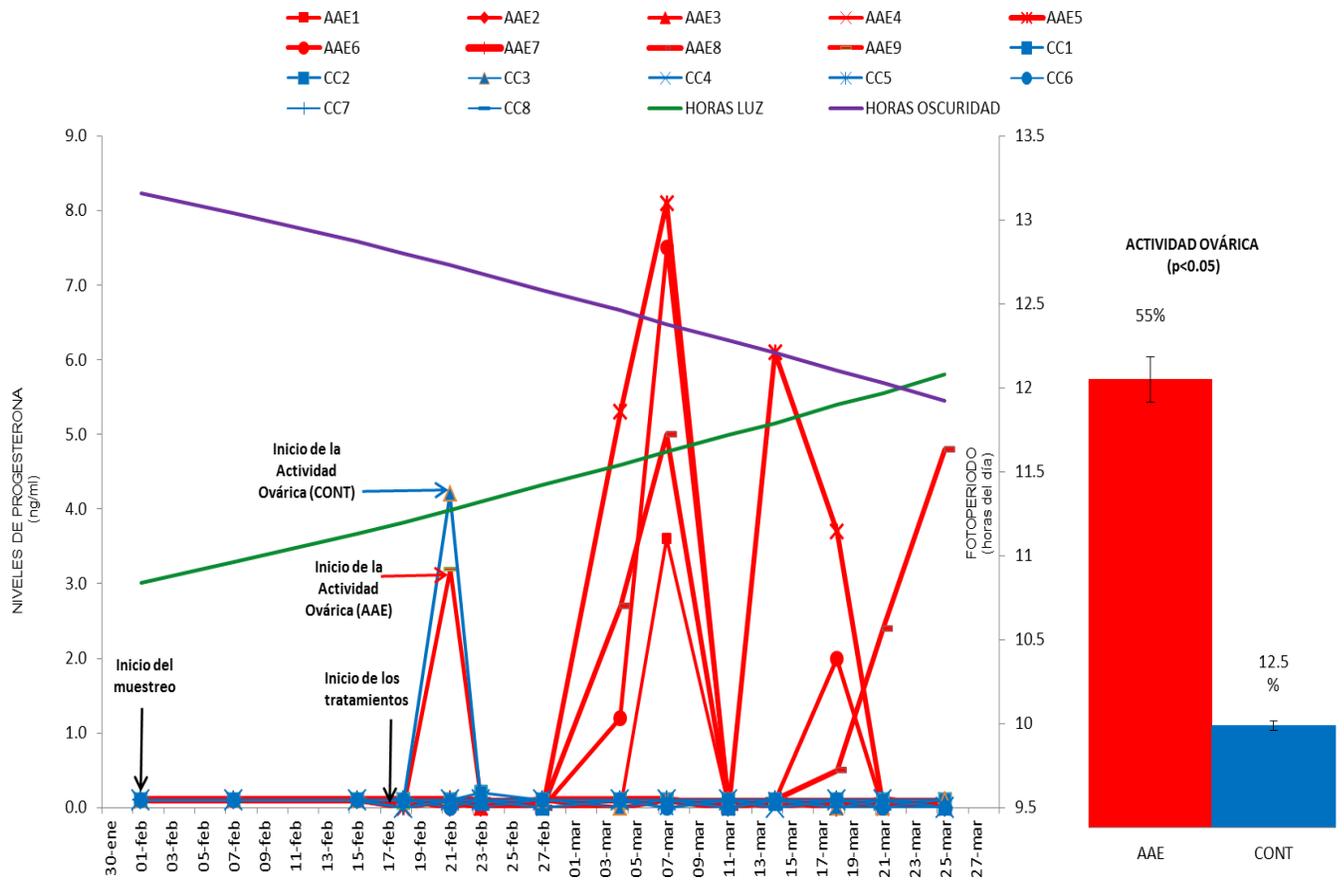
**Gráfica 1.** Pesos vivos (PV) registrados a lo largo del experimento de cabras suplementadas con glutamato (AAE) y grupo control (CONT) bajo un fotoperiodo natural creciente en la Comarca Lagunera. Se incluye la línea que denota el fotoperiodo prevaleciente durante el periodo experimental (febrero-marzo) en cabras primales. Las barras (derecha) muestran el porcentaje de cabras que entraron en actividad ovárica en ambos grupos durante el periodo experimental ( $p < 0.05$ ).



**Gráfica 2.** Condición corporal (CC) registrada a lo largo del experimento de cabras suplementadas con glutamato (AAE) y grupo control (CONT) bajo un fotoperiodo natural creciente en la Comarca Lagunera. Se incluye la línea que denota el fotoperiodo prevaleciente durante el periodo experimental (febrero-marzo) en cabras primales. Las barras (derecha) muestran el porcentaje de cabras que entraron en actividad ovárica en ambos grupos durante el periodo experimental ( $p < 0.05$ ).

En la gráfica 3 se muestran las concentraciones de progesterona ( $P_4$ , ng/ml) por cabra y por tratamiento a través del tiempo del muestreo. El experimento inició el 1 de febrero con tres muestreos previo al inicio de tratamientos para determinar el número de cabras que presentaron niveles inferiores a 0.1 ng/ml de  $P_4$  y con ellas iniciar la suplementación de tratamientos (AAE y CONT) el 17 de febrero. Se observó una activación de la actividad ovárica el 21 de febrero en ambos grupos pero, sin embargo, en el grupo AAE se observó un mayor porcentaje de cabras mostrando una re-activación en la actividad ovárica, con respecto al grupo CONT.

Dicha gráfica también muestra la tendencia que sigue el fotoperiodo a lo largo del periodo experimental.



**Gráfica 3.** Concentraciones séricas de progesterona ( $P_4$ ) a través del tiempo en cabras primaras suplementadas con glutamato (AAE) y grupo control (CONT) bajo fotoperiodo natural creciente en la Comarca Lagunera. Se incluye la línea que denota el fotoperiodo prevaleciente durante el periodo experimental febrero – marzo.

## VI. DISCUSIÓN

La hipótesis planteada al inicio del estudio proponía un efecto positivo de la suplementación con L-glutamato al promover una reactivación de la función reproductiva en cabras primaras en la época de transición al anestro estacional en al menos un 50% de las cabras tratadas con respecto al grupo control. Esta hipótesis es aceptada ya que los resultados demuestran una activación de la función reproductiva en un 55% de las primaras suplementadas con L-glutamato; por el contrario, solo el 12.5% de las primaras del grupo control lograron entrar en actividad ovárica en la época de transición al anestro estacional.

Tanto peso vivo como condición corporal son consecuencia de cambios metabólicos los cuales ocurren estrechamente al inicio de la pubertad y actividad ovárica (Suttie *et al.*, 1991; Urrutia-Morales *et al.*, 2009; Meza-Herrera *et al.*, 2011). Sin embargo, en este estudio, no se observaron diferencias en PV y CC entre tratamientos. Estudios precedentes de nuestro grupo han evaluado el efecto de la suplementación de glutamato sobre la función reproductiva en ganado caprino. Torres-Moreno *et al.*, (2009), evaluaron el efecto del suministro de glutamato sobre el inicio de la pubertad y los niveles séricos de insulina en cabras, demostrando que la administración de L-glutamato generó un inicio más temprano de la pubertad en cabras a través de una ruta no-dependiente de los niveles séricos de insulina con respecto a la función del eje hipotálamo-hipofisario-gonadal en cabras peripuberales. Urrutia-Morales *et al.*, (2009), evaluaron la influencia de los niveles de nutrición y su interacción con el fotoperiodo sobre la actividad ovárica de cabras criollas mantenidas bajo condiciones subtropicales en

México, donde estas cabras muestran un anestro estacional de marzo a mayo, observando que un efecto positivo de la suplementación nutricional sobre la actividad reproductiva de cabras criollas, superado el efecto inhibitorio del fotoperiodo para la mayor parte de la época de anestro. Por lo anterior tanto la administración de glutamato como la suplementación nutricional durante el anestro estacional promovieron un efecto positivo sobre la función reproductiva en cabras tanto criollas como en aquellas con alto encaste a razas Alpinas, conformándose en una herramienta reproductiva limpia, verde y ética para promover la función reproductiva durante la época natural de anestro en estas latitudes.

En otro estudio, Flores-Nájera *et al.*, (2010) evaluaron el efecto de las señales nutricionales y socio-sexuales sobre la eficiencia reproductiva de las cabras expuestas al efecto macho bajo condiciones de pastoreo (22° N), reportando que las señales nutricionales de la actividad reproductiva, tanto en hembras como en machos, superaron el efecto de un fotoperiodo inhibitorio en la función reproductiva, concluyendo que un incremento en el nivel de nutrición durante el anestro estacional puede ser usado para incrementar la función reproductiva tanto en hembras como en machos criados bajo condiciones nutricionales marginales. En otro estudio, Meza-Herrera *et al.*, (2011) evaluaron el efecto de la suplementación de glutamato sobre el inicio de la pubertad y el posible vínculo en los cambios en concentraciones séricas de insulina, glucosa y triyodotironina a través del tiempo en cabras. Los resultados mostraron que el glutamato actúa como una señal para la maduración sexual en una vía independiente de la glucosa, mientras que tanto la triyodotironina y la insulina

parecen actuar como moduladores metabólicos para el establecimiento de la pubertad en las cabras.

Posteriormente, se evaluó el posible efecto de una mejor dieta proteica y energética sobre las salidas reproductivas de cabras adultas bajo condiciones de pastoreo marginal expuestas al efecto macho durante la época de anestro-seco. Los resultados sugirieron que los suplementos nutricionales y el efecto macho fueron capaces de invocar satisfactoriamente vías neurofisiológicas para aumentar la actividad ovárica y para promover un entorno uterino propenso al establecimiento de la preñez durante la estación de anestro. Sin embargo, se observó un incremento en las tasas de aborto, independientemente del régimen nutricional ofrecido durante la etapa de previa al empadre (Urrutia-Morales *et al.*, 2012).

Los resultados del presente estudio establecen un papel importante del glutamato en la interpretación de la información ambiental y la subsecuente regulación del eje neuroendocrino reproductivo al demostrar que la suplementación de glutamato promovió un efecto positivo sobre la extensión de la función reproductiva en cabras primaras en una fecha y lugar en que de manera natural, se observa el inicio de un anestro estacional entre febrero y marzo.

Al suplementar glutamato, se observó un incremento en la función ovárica el grupo AAE vs. CONT bajo condiciones de fotoperiodo creciente; dichos resultados se destacan como una alternativa de manejo nutricional para disminuir la estacionalidad reproductiva, particularmente en genotipos altamente

estacionales como lo son los observados en la Comarca Lagunera. Lo anterior permitiría una mejor distribución de los empadres en el tiempo, generando la posibilidad de ofertar tanto leche como carne en un formato menos estacional lo cual puede ser en beneficio tanto del productor, del comercializador de los productos y de los consumidores.

Los resultados sugieren que en los animales suplementados con glutamato, se desactivó la inhibición de la retroacción negativa ejercida por estradiol sobre el eje hipotalámico-hipofisiario que inhibía la activación del pulso generador de LH. Bajo condiciones normales, en la época de transición al anestro estacional se observa una inhibición de la función reproductiva causada por la retroacción negativa de estradiol, el cual tiene un efecto positivo en días largos pero existe un efecto negativo de estradiol cuando se ocurre una refractariedad o desensibilización al efecto fotoinductivo de los días cortos. Dicho efecto de desensibilización ocurre cuando estradiol al ligarse con su receptor hipotalámico bloquea las neuronas de GnRH y, en consecuencia, el pulso generador de LH. Sin embargo, la suplementación de glutamato pudo haber generado dos posibilidades: a) generar una menor sensibilidad a la retroacción negativa de estradiol sobre sus receptores hipotalámicos, o b) posiblemente se disminuyó el RNAm a los receptores hipotalámicos de estradiol de tal forma que desaparece la inhibición y promovió la reactivación de la función reproductiva de las cabras en la presente investigación.

## VII. CONCLUSIONES

La suplementación endovenosa de glutamato permitió la reactivación de la función reproductiva en cabras con un alto encaste de genotipos con marcada estacionalidad reproductiva durante la época de transición al anestro. Lo anterior genera la posibilidad de inducir la concepción en periodos precisos del año, fuera de la estación reproductiva, para lograr el éxito reproductivo y productivo de cabras primaras bajo contextos de zonas áridas.

El efecto positivo del glutamato sobre la activación de la función reproductiva en la época de transición al anestro, no estuvo relacionado con incrementos ni en peso vivo ni en condición corporal. Este efecto de la suplementación de glutamato sobre la reactivación de la función reproductiva se torna en una potencial estrategia de manejo de gran utilidad, ya que las cabras tendrían la oportunidad de reactivar su función reproductiva sin requerir necesariamente de incrementos en peso vivo o condición corporal. Los resultados sugieren que en los animales suplementados con glutamato, se desactivó la inhibición de la retroacción negativa ejercida por estradiol sobre el eje hipotalámico-hipofisario que inhibía la activación del pulso generador de LH, desencadenando de ésta forma la reactivación de la función reproductiva en las cabras suplementadas con glutamato.

## VIII. BIBLIOGRAFÍA

- Albers, H.E.; Liou, S.-Y.; Stopa, R.T.; yand Zoellers R.T. 1992.** Neurotransmitters colocalization and circadian rhythms. *Prog. Brain Res.* 92, 298-307.
- Aldrete M.E. 1981.** Estudio ecológico de los agostaderos del noreste del estado de Zacatecas. Tesis profesional. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México. 285 p.
- Álvarez, L. y Ducoing A.E. 2006.** Aspectos Reproductivos en el ganado caprino. UNAM, México. 26 pp.
- Álvarez, L. y Zarco, L. 2001.** Los fenómenos de bioestimulación sexual en ovejas y cabras. *Veterinaria México*; 32:117-129.
- Amoah, E. A.; Gelaye, S.; Guthrie, P. and Rexroad Jr, C.E. 1996.** Breeding season and aspects of reproduction of female goats. *J ANIM SCI* 1996, 74:723-728.
- Aréchiga, C. F.; Aguilera, J. I.; Rincón, R. M.; Méndez de Lara, S.; Bañuelos, V. R. y Meza-Herrera, C. A. 2008.** Situación actual y perspectivas de la producción caprina ante el reto de la globalización. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 9 (2008): 1-14.
- Aréchiga-Flores, C.F.; Bañuelos-Valenzuela, R.; Rincon-Delgado, R.M. and Meza-Herrera, C.A., 2004.** Attainment of puberty in winter-born hair ewe lambs under natural photoperiod (22 NL): Preliminary results. *Wool Tech. Sheep Breed.* 52, 35–42.
- Arroyo J. 2011.** Estacionalidad reproductiva de la oveja en México. *Trop Subtrop Agroecosys*, 14: 829-845.
- Arroyo, J.; Camacho, M.A. y Gallegos, J. 2009.** Estacionalidad reproductiva en ovejas: Evidencias en México. *Innovaciones en reproducción animal. Colegio de Postgraduados, México.* Vol. 1. 20p
- Arroyo, J.; Gallegos-Sánchez J.; Villa, A. y Valencia, J. 2006.** Sistemas neurales de retroalimentación durante el ciclo reproductivo anual de la oveja: una revisión. *Interciencia*, Vol. 36 Núm. 1
- Arroyo-Ledezma, J.; Camacho-Escobar, M.A.; Magaña-Sevilla, H y Gallegos-Sánchez, J. 2009.** Participación de los péptidos opioides endógenos durante el anestro postparto en la oveja: Influencia del amamantamiento. In: *Innovaciones en reproducción animal. Colegio de Postgraduados, México.* Capítulo VIII. 11pp.
- Atkinson, S.; and Williamson P. 1985.** Ram-induced growth of ovarian follicles and gonadotrophin inhibition in anoestrous ewes. *J. Reprod. Fertil.*, 73: 185-189.
- Barrel, G.K.; Moenter, M.S.; Caraty, A. and Karsch, J.F. 1992.** Seasonal changes of gonadotropin – releasing hormone secretion in the ewe. *Biology of reproduction.* 46: 1130-1135.
- Bartlewski, M.P.; Vanderpol, J.; Beard, P.A.; Cook, J.S. and Rawlings, C.N. 2000.** Ovarian antral follicular dynamics and their associations with peripheral concentrations of gonadotropins and ovarian steroids in anoestrous Finnish Landrace ewes. *Anim. Reprod. Sci.* 58: 273-291.
- Birkelo, C.; Johnson, D. and Phetteplace, H. 1991.** Maintenance requirements of beef cattle as affected by season on different planes of nutrition. *J Anim Sci*; 69:1214-1222.
- Bittman, E.L.1978.** Hamster refractoriness: the role of insensitivity of pineal target tissues. *Science*; 202: 648–650.
- Blache, D. 2003.** Balance de energía y reproducción en rumiantes: procesos endocrinos y neuroendocrinos. *Fisiología de la reproducción en Rumiantes.* México. 151-167.

- Boly, H.; Miaro, III L.; Tamboura, H.; Sawadogo, L.; Sulon, J.; Beckers, J.F. and Leroy P. 2000.** Efficacité compare de deux méthodes en maîtrise de la reproduction de la brebis Djallonké, variété "Mossi". (Estrous synchronization in Djallonké var. "Mossi" ewes: comparison of hormonal treatment and ram effect). *Tropicultura* 18, 177-180.
- Bouffet, N.C. and P. Buchard. 2001.** The neuroendocrine regulation of the human ovarian cycle. *Chronobiol. Int.* 18: 893-919.
- Bourguignon, J-P.; Gérard, A.; Gonzalez, M-L.A; Purnelle, G. and Franchimont, P. 1995.** Endogenous glutamate involvement in pulsatile secretion of gonadotropin-releasing hormone: evidence from the effect of glutamine and developmental changes. *Endocrinology* 136: 911–916.
- Brackel-Dodenhuisen, A.; Wuttke, W. and Holtz, W. 1994.** Effects of photoperiod and slow-release preparations of Bromocryptine and Melatonin on reproductive activity and Prolactin secretion in female goats. *J. Anim Sci.* 72: 955-962.
- Brady, J. 2004.** Biological Clocks. Edward Arnold Publishers, London.
- Brailowsky, S. 1995.** Las sustancias de los sueños: Neuropsicofarmacología. Fondo de Cultura Económica. México. 178 pp.
- Brann, D.W., and Mahesh, V.B. 1995.** Glutamate: a major neuroendocrine excitatory signal mediating steroid effects on gonadotropin secretion. *J. Steroid Biochem. Mol. Biol.* 53: 325-329.
- Brann, DW. and Mahesh, VB. 1997.** Excitatory amino acids: evidence for a role in the control of reproduction and anterior pituitary hormone secretion. *Endocrine Reviews* 18 678–700.
- Branum, J.C.; Kline, R.S. and Whisnant, C.S. 1997.** The effects of neurotransmitter antagonists and glucose on luteinizing hormone secretion in growth-restricted wethers. *Animal Reproduction Science*, 45: 263-272.
- Bronson, F. H. 2009.** Climate change and seasonal reproduction in mammals. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, 364, 3331-3340
- Brooks, A.N., Lamming, G.E., Lees, P.D., Haynes, N.B. 1986.** Opioid modulation of LH secretion in the ewe. *J. Reprod. Fert.*, 76: 698-708.
- Cantú, R.E.; Colín, N.M.; Contreras, M. y García, J. 1989.** Estudios sobre la estacionalidad reproductiva de los machos caprinos de las razas Saanen y Alpina. En: Memorias de la V Reunión Nacional sobre Caprinocultura. Zacatecas, México. p.67.
- Caraty, A.; Delaleu, B.; Chesneau, D. and Fabre-Nys, C. 2002.** Sequential role of E2 and GnRH for the expression of estrous behavior in ewes. *Endocrinology* 143: 139-145.
- Carrillo, P.G.; Porras, A.A.; Heredia, A.M.; Velazquez M.P. y Vera A.H. 2004.** Efecto de la condición corporal en la actividad reproductiva de la oveja pelibuey en el trópico. XL Reunión Nacional de Investigación Pecuaria. México.
- Chang, W.J.; Barb, C.R.; Kraeling, R.R.; Rampacek, G.B. and Asanicvich, K.M. 1993.** N-Methyl-D,L-Aspartate modulation of pituitary hormone secretion in the pig: Role of opioid peptides. *Domest. Anim. Endocrinol.* 10: 305-313.
- Chemineau, P., Guillaume, D., Migaud, M., Thiéry, J.C., Pellicer-Rubio, M.T., Malpoux, B. 2008.** Seasonality of reproduction in mammals: intimate regulatory mechanism and practical implications. *Reproduction in Domestic Animals*. 43 (Supplement 2): 40-47.
- Chemineau, P.; Daveau, A.; Maurice, A. and Delgadillo, J.A. 1992.** Seasonality of oestrus and ovulation is not modified by subjecting female Alpine goats to a tropical photoperiod *Small Rumin. Res.*, 8.

- Chemineau, P.; Normant, E.; Ravault, J.P. and Thimonier, J. 1986.** Induction and persistence of pituitary and ovarian activity in the out-of-season lactating dairy goat after a treatment combining a skeleton photoperiod, melatonin and the male effect. *J. Reprod. Fert.*, 78: 497-504.
- Clarkson, J. and Herbison, A.E. 2006.** Development of GABA and glutamate signaling at the GnRH neuron in relation to puberty. *Moll. Cell. Endocrinol.*, 25, 32-38.
- Colwell, C. S.; Max M.; Hudson, D. and Menaker M. 1991.** Excitatory Amino Acid Receptors May Mediate the Effects of Light on the Reproductive System of the Golden Hamster. *Biology of Reproduction* 44, 604-608.
- Currie, W.D.; Cook, S.J. and Rawlings, N.C. 1991.** LH secretion in ovariectomized ewes: effects of morphine and ovarian steroid interaction with naloxone during the breeding season and anestrus. *Canadian Journal of Animal Science*; 71: 333-334.
- Curtis, D.R.; Phillis, J.W. y Watkins, J.C. 1959.** Chemical excitation of spinal neurones. *Nature* 183, 611.
- Daramola J.O., Adeloye A.A., Fayeye T.R., Fatoba T.A. and Soladoye A.O. 2006.** Influence of photoperiods with or without melatonin spermograms in West African Dwarf bucks. *World Journal of Zoology* 1 (2): 86-90.
- Delgadillo A., Flores J.A., Veliz F.G., Duarte G., Vielma J., Poindron P. and Malpoux B. 2003.** Control of reproduction in goats from subtropical México using photoperiodic treatments and the male effect. *Vet. Mex.*, 34 (1) 2003.
- De Santiago-Miramontes, M.A., J.R. Luna-Orozco, C.A. Meza-Herrera, R. Rivas-Muñoz, E. Carrillo, G. Veliz-Deras, M. Mellado. 2011.** The effect of flushing and stimulus of estrogenized does on reproductive performance of anovulatory-range goats. *Trop. Anim. Health Prod.* 43(8):1595-1600,
- Devendra, C. 2012.** Dairy goats in Asia: Multifunctional relevance and contribution fo food and nutrition security. In: Proceedings of the First Asia dairy goat conference. Abdullah, R.; Ariff Omar, M.; Makkar, H.; Otte, J.; Ali Rajion, M. Razak Alimon, A.; Juan Boo, L.; Ah Kam, H. y Wei Li, C. (eds.).Malasya. 1-6 pp.
- Deveson, S., I. A. Forsyth, and J. Arendt. 1992.** Induced out-of season breeding in British Saanen dairy goats: Use of artificial photoperiods and/or melatonin administration. *Anim. Reprod. Sci.* 29:1.
- Dhandapani, K.M. and Brann, D.W. 2000.** The role of glutamate and nitric oxide in the reproductive neuroendocrine system. *Biochem. Cell. Biol.*, 78, 165-179.
- Donoso AO, Lopez FJ, Negro-Vilar A 1992.** Cross-talk between excitatory and inhibitory amino acids in the regulation of luteinizing hormone-releasing hormone secretion. *Endocrinology* 131: 1559–1561.
- Duarte, G. 2000.** Estacionalidad reproductiva y efecto del fotoperiodo sobre la actividad ovulatoria de las hembras caprinas de la Comarca Lagunera. Tesis Doctoral, Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Medicina y Veterinaria y Zootecnia, UNAM.
- Ducoing Watty A.(2004).** Situación de la caprinocultura en México. Memorias del curso avances sobre la alimentación de la cabra lechera. Querétaro, México. 47-55pp.
- Ebling, F.J.; Schwarta, M.L.; Foster, D.L. 1989.** Endogenous opioid regulation of pulsatile hormone secretion during sexual maturation in the female sheep. *Endocrinology*, 126, 414-420.

- English, J., A. L. Poulton, J. Arendt, and A. M. Symons. 1986.** A comparison of the efficiency of melatonin treatments in advancing oestrus in ewes. *J. Reprod. Fertil.* 77:321.
- Erickson, G.F., and S. Shimasaki. 2001.** The physiology of folliculogenesis: the role of novel growth factors. *Fertil. Steril.* 76: 946-949.
- Escareño L., Salinas-Gonzalez H., Wurzinger M., Iñiguez L., Sölkner J., Meza-Herrera C. 2013.** Dairy goat production systems. Status quo, perspectives and challenges. *Trop Anim Health Prod.* DOI 10.1007/s11250-012-0246-6.
- Escobar, F.J. 2003.** Estacionalidad reproductiva en la cabra. Unidad Académica de Medicina Veterinaria y Zootecnia de la Universidad autónoma de Zacatecas, México. 27 pp.
- Estrada C.E., Vera A.H., Urrutia M.J., Villagomez-Amezcuca E., Jimenez S.H., Mejía G.C., Rivera L.T. y Gamez V.H. 2007.** Efecto del estado nutricional sobre la expresión de la transición reproductiva estacional en cabras criollas. INIFAP, México. 4pp.
- Evans, A.C.O.; Duffy, P.; Hynes, N. and Boland, M.P. 2000.** Waves of follicle development during the estrous cycle in sheep. *Theriogenology* 53: 699-715.
- Fajersson, P. 1999.** Influencias del ambiente en la reproducción de rumiantes. I Curso internacional de fisiología de la reproducción de rumiantes. Colegio de Posgraduados. México. 27 pp.
- FAO, 2011.** FAOSTAT retrieved from the website: faostat.fao.org.
- FAO. 2004.** The World's drylands. In: Carbon sequestration in dryland soils. Natural Resources Management and Environment Department (ed.). Rome, Italy. Chapter II. 11pp.
- Fernandez-Fernandez, R.; Martini, A.C.; Navarro, V.M.; Castellano, J.M.; Dieguez, C.; Aguilar, E.; Pinilla, L. and Tena-Sempere M. 2006.** Novel signals for the integration of energy balance and reproduction. *Moll Cell Endocrinol*, 25, 127-132.
- Freeman, D.A. and Zucker, I. 2001.** Refractoriness to melatonin occurs independently at multiple brain sites in Siberian hamsters. *Proc Natl Acad Sci USA*; 98: 6447–6452.
- Fulkerson W.J., Adams N.R., Gherardi P.B. 1981.** Ability of castrated male Sheep treated with oestrogen or testosterone to induce and detect oestrus in ewes. *Appl. Anim. Ethol.*, 7: 57-66.
- Gallegos-Sánchez J., Picard, S., Delaleu, B., Malpoux, B. & Thiéry, J.C. 1996.** Initiation of the oestradiol induced inhibition of pulsatile LH secretion in ewes under long days: Comparison of peripheral versus central treatment and neurochemical correlates. *Journal of Endocrinology.* 151: 19-28.
- Gallegos-Sanchez J.; Malpoux B. and Thiéry J.C. 1998.** Control of pulsatile LH secretion during seasonal anoestrous in the ewe. *Reprod. Nutr. Develop.*, 38: 3-15.
- García Fernández, J.M. 1998.** Los ritmos biológicos y sus fundamentos neurales. En: Manual de Neurociencia. Delgado-García, J.M., Ferrús, A., Mora, F. & Rubia, F. (eds.), Síntesis, Madrid. Pp. 778-799.
- Gatica, M.C., Celi, I., Guzmán, J.L. y Zarazaga, L.A. 2012.** Utilización de fotoperiodo e implantes de melatonina para el control de la reproducción en caprinos Mediterráneos. *REDVET*; 13:10; 1-15
- Germán C.G. 2008.** Efectos sociales y sexuales en la reproducción de pequeños rumiantes. VI Curso Internacional de Innovaciones en Reproducción Animal. Colegio de Postgraduados, México. Pp. 42-57.
- Goldman, B.D. 1999.** The circadian timing system and reproduction in mammals. *Steroids*, 64, 679-685

- Gómez-Brunet A., Santiago-Moreno J., Toledano-Díaz A., Lopez-Sebastian A. 2010.** Evidence that refractoriness to long and short daylengths regulates seasonal reproductive transitions in Mediterranean. *Reprod. Dom. Anim.*, 45, 338-343
- Gómez-Brunet, J.; Santiago-Moreno, J.; Toledano-Díaz, A. and López-Sebastián, A. 2012.** Reproductive seasonality and its control in spanish sheep and goats. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 15 SUP 1: S47 – S70
- Gómez-Pastén, M.; Mora-Izaguirre, O.; Vera-Avila, H.; Meléndez-Soto, R.M. and Shimada, A. 2000.** Fatty acid profiles in the adipose tissue of underfed goats. *Proc West Sec Am Soc Anim Sci*; 51:552-555.
- González, A. 2009.** Efecto agudo de la suplementación de L-Glutamato sobre el desarrollo de folículos antrales y niveles séricos de IGF-1 en cabras. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma Chapingo. México. 60pp
- González-Bulnes A., A. López Sebastián, M.A. Santiago, L.A. Veiga, D.A. Toledano, I. Contreras. 2005.** Métodos Alternativos en Biotecnologías Reproductivas en Ovinos y Caprinos. In: *Memorias IV Curso Internacional de Reproducción en Rumiantes*. Colegio de Postgraduados. Pag.18.
- González-Bulnes, A.; Meza-Herrera, C.A.; Rekik, M.; Ben Salem, H.; and Kridli. R.T. 2011.** Limiting Factors and Strategies for Improve Reproductive Outputs of Small Ruminants Reared in Semiarid Environments. In: *Semi-Arid Environments Agriculture, Water Supply and Vegetation*. Degenovine K.N. (ed.) Nova Science Publishers, Inc. USA. Chapter II, 22pp
- Goodman, R.L. and Karsch, F.J. 1980.** Pulsatile secretion of luteinizing hormone: Differential suppression by ovarian steroids. *Endocrinology*. 107: 1286-1290
- Hafez E.S.E. 1952.** Studies on the breeding season and reproduction of ewe. *Journal Agricultural Science*. 42:189-265.
- Haniner, W. M. 1968.** The photorefractory period of the house finch. *Ecology* 49:211-227.
- Heisler, L.E.; Tumber, A.J.; Reid, R.L.; van Vugt, D.A. 1994.** Vasopressin mediates hypoglycemia-induced inhibition of luteinizing hormone secretion in the ovariectomized Rhesus monkey. *Neuroendocrinology*. 60: 297-304.
- Hollaman, M. 1999.** Ionotrópic glutamate receptors in the CNS in handbook of experimental. *Pharmacology*. 141, 1-98
- Horton, R.J.E., Francis, H. Clarke, I.J. 1989.** Seasonal and steroid-dependent effects on the modulation of LH secretion in the ewe by intracerebroventricular administered  $\beta$ -endorphin or naloxone. *J. Endocr.*, 122:509-517.
- l'Anson, H. & Legan, S.J. 1988.** Changes in LH pulse frequency and serum progesterone concentration during the transition to breeding season in ewes. *Journal of Reproduction and Fertility*. 82:341-351.
- Karsch F.J., Bittman L.E., Foster L.D., Goodman L.R., Legan J.S. Robinson E.J. 1984.** Neuroendocrine basis of seasonal reproduction. *Recent Progress in Hormone Research*. 40:185-231.
- Karsch, F.J., Bittman, E.L., Robinson, J.E., Yellon, S.M., Wayne, N.L., Olster, D.H. and Kaynard, A.H. 1986.** Melatonin and photorefractoriness: loss of response to the melatonin signal leads to seasonal reproductive transitions in the ewe. *Biol Reprod* 34, 265–274.
- Karsch, F.J., Suzanne, M. Moente, Caraty A. 1992.** The neuroendocrine signal of ovulation. *Animal Reproduction science*. 28: 329-341.
- Kennaway, D. J., and R. F. Seamark. 1980.** Circulating levels of melatonin following its oral administration or subcutaneous injection in sheep and goats. *Aust. J. Biol. Sci.* 33:349.

- Kennaway, D. J., E. A. Dunstan, and L. D. Staples. 1987.** Photoperiodic control of the onset of breeding activity and fecundity in ewes. *J. Reprod. Fertil.* 34(Suppl.):187.
- Khvotchev, M. y Kavalali, E.T. 2008.** Pharmacology of neurotransmitter release: measuring exocytosis. *Handb Exp Pharmacol.* ;(184):23-43
- Lamberts R, Vijayan E, Graf M, Mansky T, Wuttke W 1983.** Involvement of preoptic-anterior hypothalamic GABA neurons in the regulation of pituitary LH and prolactin release. *Exp Brain Res* 52:356–362.
- Legan S. J., F.J. Karsch. 1980.** Photoperiodic control of seasonal breeding in ewes: modulation of the negative feedback action of estradiol. *Biol.Reprod.* 23:1061 – 1068.
- Legan S.J. 1982.** Induction of ovulation in anestrus ewes by modulation of synthetic GnRH pulse frequency. *Biology of Reproduction.* 45: 317-328
- Legan S.J., and Karsch F.J. 1993.** Do gonadotropin-releasing hormone, tyrosine hydroxylase and endorphin-immunoreactive neurons contain estrogen receptors? A double label immunocytochemical study in the Suffolk ewe. *Endocrinology.* 133:887-895.
- Legan S.J.; Karsch J.F. 1979.** Neuroendocrine regulation of the estrous cycle and seasonal breeding in the ewe. *Biol. Reprod.* 20:74-85.
- Lincoln G.A., Short R.V. 1980.** Seasonal breeding: Nature's contraceptive. *Recent Progress in Hormone Research.* 36:1333-1341.
- López, M. JI. 2009.** Suplementación de glutamato, inicio de la pubertad y niveles séricos de Triyodotironina en cabras. Tesis de Maestría en Ciencias. Universidad Autónoma Chapingo. México, 95 pp.
- López-Sebastián A. 1999.** Manejo reproductivo en pequeños rumiantes. I Curso Internacional de Fisiología de la Reproducción de Rumiantes. Colegio de Postgraduados, México. Pp. 95-105.
- López-Sebastián A., A. González-Bulnes, M.A. Santiago, L.A. Veiga, D.A. Toledano, I. Contreras. 2005.** Manejo Reproductivo en Pequeños Rumiantes. In: Memorias IV Curso Internacional de Reproducción en Rumiantes. Colegio de Postgraduados. 84pp.
- López-Sebastián A., González-Bulnes A. y Santiago J. 2001.** Manejo reproductivo en pequeños rumiantes. II Curso Internacional de Innovaciones en Reproducción Animal. Colegio de Postgraduados, México. Pp. 1-21.
- López-Sebastián, A.; González-Bulnes, A.; Santiago-Moreno, J.; Veiga-López, A.; Toledano-Díaz, A. y Contreras I. 1999.** Manejo reproductivo en pequeños rumiantes. I Curso Internacional de Fisiología de la Reproducción Animal. Colegio de Postgraduados, México. Pp. 83-104.
- Lujan R. 2004.** Bases moleculares de señalización neural. *Ciencia al Día Internacional.* Vol. 5, No. 2. ISSN 0717-3849.
- Luthman C.M. and Slyter A.L. 1986.** The effect of photoperiod and melatonin feeding on reproduction in ewe. *Theriogenol.* 26: 721-732
- Malpoux B, Thiéry JC, Chemineau P. 1999.** Melatonin and the seasonal control of reproduction. *Reprod. Nutr. Develop.* 39: 355-366.
- Malpoux B, Viguié C, Skinner DC, Thiéry JC, Pelletier J, Chemineau P. 1996.** Seasonal breeding in sheep: Mechanism of action of melatonin. *Anim. Reprod. Sci.* 42: 109-117.
- Malpoux B., Viguié C., Skinner D.C., Thiéry J.C. Chemineau P. 1997.** Control of the circannual rhythm of reproduction by melatonin in the ewe. *Brain Research Bulletin.* 44: 431-438.

- Malpaux, B.; Wayne, N.L. and Karsch, F.J. 1988.** Termination of the breeding season in the Suffolk ewe: involvement of an endogenous rhythm of reproduction. *Biol Reprod* 39, 254–263.
- Manasco PK, Umbach DM, Muly SM, Godwin DC, Negro-Vilar A, Culler MD, Underwood LE 1997.** Ontogeny of gonadotrophin and inhibin secretion in normal girls through puberty based on overnight serial sampling and a comparison with normal boys. *Hum Reprod* 12: 2108–2114.
- Manning J.M., C.G. Herbosa, R. Catherina, C.R. Friedman and D.L. Foster. 1993.** Pattern of GnRH secretion in the pituitary portal circulation on the growth-retarded female sheep during hypogonadotropism. In Twenty-Third Annual Meeting of the Society of Neuroscience; Washington, DC. Abstract 258.2.
- Marquez, B. 2004.** Ritmos circadianos y neurotransmisores: estudios en la corteza prefrontal de la rata. Memoria para obtener el grado de Doctor. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Complutense de Madrid. España. 194 pp.
- Martin D. L. and Rinvall, K. 1993.** Regulation of  $\gamma$ -aminobutyric acid synthesis in the brain. *Journal of Neurochemistry* 60:395–407.
- Martin G.B. y Banchemo G.H. 1999.** Nutrición y Reproducción en Rumiantes. I curso internacional de fisiología de la reproducción de Rumiantes. COLPOS, México. 32 pp.
- Martin G.B., Oldham C.M. and Linsay D.R. 1980.** Increased plasma levels in seasonally anovular Merino ewes to the introduction of rams; a review. *Livestock Prod. Sci.*, 19: 235-243.
- Martin G.B., Oldham C.M., Cognié Y. and Pearce D.T. 1986.** The physiological responses of anovulatory ewes to the introduction of rams- a review. *Livest Prod Sci.*, 15. 219-247.
- 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.* 96:181-193.
- Martin, G.B., Scaramuzzi R.J., Lindsay D.R. 1983b.** Effect of the introduction of rams during the anoestrous season on the pulsatile secretion of LH in ovariectomized ewes. *Journal of Reproduction and Fertility.* 67: 47-55.
- Mauléon, P. and Rougeot, J. 1962.** Régulation des saisons sexuelles chez brebis de races différentes au moyen de divers rythmes lumineux. *Annales de Biologie Animale, Biochimie, Biophysique* 2: 209-222.
- Mayen, M. (1989).** "Explotación Caprina". Ed. Trillas. México. 9 -15pp.
- McDonald, L.E. 1991.** Endocrinología Veterinaria y Reproducción. Cuarta edición. Ed. Interamericana - McGraw-Hill. México, D.F. Pp 416.
- McLeod, B.J., Haresign, W. & Jamming, G.E. 1982.** The induction of ovulation and luteal function in seasonally anoestrous ewes treated with small-dose multiple injections of GnRH. *Journal of Reproduction and Fertility.* 65: 215-221.
- McNatty, K.P.; Hudson, N.L.; Henderson, K.M.; Lun, S.; Heath, D.A.; Gibb, M.; Ball, K.; McDiarmid, J.M. and Thurley, D.C. 1984.** Changes in gonadotropin secretion and ovarian antral follicular activity in seasonally breeding sheep throughout the year. *J. Reprod. Fert.* 70: 309-321.
- McNeilly, A.S., O'Connell, M. & Baird, D.T. 1982.** Induction of ovulation and normal luteal function by pulsed injections of luteinizing hormone in anestrus ewes. *Endocrinology.* 110: 1292-199.
- Medina, C.L., Nagatani, S., Darling, T.A., Bucholtz, D.C., Tsukamura, H., Maeda, K. and Foster, D.L. 1998.** Glucose availability modulates the timing of the luteinizing hormone surge in the ewe. *J. Neuroendocrinol.* 10:785-792.

- Meeker RB, Greenwood RS, Hayward JN 1994.** Glutamate receptors in the rat hypothalamus and pituitary. *Endocrinology* 134: 621–629.
- Mellado M, Foote RH, Rodriguez A, Zarate P. 1991.** Botanical composition and nutrient content of diets selected by goats grazing on desert grassland in northern Mexico. *Small Rumin Res*; 6:141-150.
- Mellado, M., Hernández, J.R. 1996.** Ability of androogenized goat wethers and does to induce estrus in goats under extensive conditions during anestrus and breeding seasons. *Small Rumin Res.* 2: 37-42.
- Meza-Herrera C.A. 2003.** Desarrollo folicular, luteogénesis y esteroidogénesis. Arquitectura y función del cuerpo lúteo. Fisiología de la reproducción en rumiantes. Colegio de Postgraduados, México. Pp. 189-202.
- Meza.Herrera, C.A., H. Salinas, and M. Mellado. 2005.** Aminoácidos neuroexcitadores y función ovárica en cabras: efecto en el perfil de hormonas gonadotrópicas y metabólicas. *In: Memoria del XVII Aniversario del programa en Ganadería. III curso Internacional: Fisiología de la Reproducción en Rumiantes.* Colegio de Postgraduados. Montecillo, México. Pp. 189-202.
- Meza-Herrera, C. A., M. Valle, H. Salinas. 2008.** Suplementación de aminoácidos excitadores, actividad ovárica y niveles séricos del factor de crecimiento análogo a insulina-1 (IGF-1) en cabras bajo fotoperiodos crecientes. *Revista Chapingo Serie Zonas Áridas.* 2008. Vol. 7 Núm 1: 107-113
- Meza-Herrera, C.A. 2008.** Mecanismos reguladores de la pubertad en la cabra: Actualización de algunos conceptos. *Tropical and Subtropical Agroecosystems,* 9 29-38.
- Meza-Herrera, C.A., M. Torres-Moreno, J.I. Lopez-Medrano, A. Gonzalez-Bulnes, F.G. Veliz, M. Mellado, M. Wurzinger, M.J. Soto-Sanchez, M.G. Calderon-Leyva. 2011.** Glutamate supply positively affects serum release of triiodothyronine and insulin across time without increases of glucose during the onset of puberty in the female goat. *Anim. Reprod. Sci.* 125(1-4):74-80.
- Meza-Herrera, C.A., Gonzalez-Bulnes, A., Kridli, R., Mellado, M., Arechiga-Flores, C.F., Salinas, H., Luginbhul, J.M., 2011.** Neuroendocrine, metabolic and genomic cues signaling the onset of puberty in females. *Reprod. Dom. Anims.,* doi:10.1111/j.1439-0531.2009. 01355.x.
- Meza-Herrera, C.A.; Torres-Moreno M.; Lopez-Medrano J.I.; Gonzalez-Bulnes A.; Veliz F.G.; Mellado M.; Wurzinger M.; Soto-Sanchez M.J.; Calderon-Leyva M.G. 2011.** Glutamate supply positively affects serum release of triiodothyronine and insulin across time without increases of glucose during the onset of puberty in female goats. *Anim Rep Sci.* 125: 74-80.
- Meza-Herrera, C.A. 2012.** Puberty, kisspeptin and glutamate: A ceaseless golden braid. *In: Advances in Medicine and Biology,* Ed: Benhardt, L.V., Vol. 52 Chapter 3. Nova Science Publishers NY, USA. p. 97-124.
- Meza-Herrera, C.A., Tena-Sempere, M. 2012.** Interface between nutrition and reproduction: the very basis of production. *In: Animal Reproduction in Livestock.* [eds. S. Astiz, A. Gonzalez-Bulnes], in *Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS),* under the auspices of the UNESCO, Eolss Publishers, Oxford, UK, [<http://www.eolss.net>].
- Miller, J.D., Morin, L.P., Schwartz, W.J. y Moore, R.Y. 1996.** New insight into the mammalian circadian clock. *Sleep.* 19, 641-667.
- Moore, R.Y. 1999.** Circadian timing. *En: Fundamental Neuroscience.* Zigmond, M.J., Bloom, F.E., Landis, S.C., Roberts, J.L. y Squire, L.R. (eds.), pp. 1189-1206. Academic Press, San Diego.
- Mora, F. y Sanguinetti, A.M. 2004.** Diccionario de neurociencias. Alianza editorial. Madrid, España. 334 pp.
- Mori, Y., K. Maeda, T. Sawasaki, and Y. Kano. 1984.** Effects of long days and short days on estrous cyclicity in two breeds of goats with different seasonality. *Jpn. J. h i m . Reprod.* 30:239.

- Mori, Y., K. Shimizu, and K. Hoshino. 1987.** A rise in peripheral melatonin levels induces ovarian activity in anestrous sheep. *Jpn. J. Anim. Reprod.* 33:155
- Moritz, M. 2012.** Pastoral Intensification in West Africa: implications for sustainability. *Journal of the Royal Anthropological Institute* (N.S.) 18, 418-438
- Murillo-Amador, B.; López-Aguilar, R.; García-Hernández, J.L.; Nieto-Garibay, A.; Troyo-Diéguéz, E.; Ávila-Serrano, N.; Espinoza-Villavicencio, J.L.; Ortega-Pérez, R.; Palacios-Espinosa, A. y Plascencia-Jorquera, A. 2009.** Cultivos forrajeros alternativos para zonas áridas. Foro consultivo, Científico y Tecnológico; 1: 21. 1 pp.
- Nicholls, D.G. 1993.** The glutamatergic nerve terminal. *Eur. J. Biochem.* 212, 613-631.
- Noel, B.; Bister, J.L. and Paquay, R. 1993.** Ovarian follicular dynamics in Suffolk ewes at different periods of the year. *J. Reprod. Fert.* 99: 695-700.
- Novak A. and Roadway J.R. 1987.** Length of melatonin exposure and onset of ovarian activity in anoestrus ewes. *J. Reprod. Fert.*, 80: 343-347
- Ojeda, S.R.; Lomniczi, A. and Jung, H. 2006a.** Neuroendocrine mechanisms controlling female puberty: new approaches, new concepts. *Int. J. Androl.*, 29, 286-290.
- Ojeda, S.R.; Lomniczi, A.; Mastronardi, C.; Heger, S.; Roth, C.; Parent, A.S.; Matagne, V. and Mungenast, A.E. 2006b.** The neuroendocrine regulation of puberty: Is the time ripe for a system biology approach? *Endocrinology*, 147, 1136-1142.
- Ojeda, S.R.; Roth, C.; Mungenast, A.; Heger, S.; Mastronardi, C.; Parent, A.S.; Nagatani, S.; Buchlotz, D.C.; Murahashi, K.; Estacio, M.A.; Tsukamura, H.; Foster, D.L.; Maeda, K.I. 1996.** Reduction of glucose availability suppresses pulsatile luteinizing hormone release in female and male rats. *Endocrinology*. 137:v1166-1170.
- Okamura, H. and Ohkura, S. 2007.** Neuroendocrine control of reproductive function in ruminants. *Animal Science Journal* (2007) 78, 105–111
- Oldham C.M.; Martn G.B. and Knigth T.W. 1978.** Stimulation of seasonally anovular ewes by rams. I. Time from the introduction of the rams to the preovulatory LH surge and ovulation. *Anim. Reprod. Sci.*, 1:283-290.
- Ondo JG 1974.**  $\gamma$ -Aminobutyric acid effects on pituitary gonadotropin secretion. *Science* 186: 738–739.
- Ottom EN, Godwin JG, Krishnan S, Petersen SL. 2004.** Dual-phenotype GABA/glutamate neurons in adult preoptic area: sexual dimorphism and function. *J. Neuroscience*. 15:8097-8105.
- Pacheco, P. 2012.** Efecto de la suplementación de betacaroteno sobre el inicio de la pubertad en cabras: Niveles séricos de glucosa y colesterol. Tesis de Maestría en Ciencias. Universidad Autónoma Chapingo. México, 105 pp.
- Pleasse, D., A.C. Warnick and M. Koger. 1968.** Reproductive behavior of *Bos indicus* females in a subtropical environment II. Puberty and ovulation frequency in Brahman and Brahman x British cross-bred heifers. *J. Anim. Sci.* 27:94
- Poidron P., Cognié Y., Gayerie F., Orgeur P., Oldman C.M. and Ravault L.P. 1980.** Changes in gonadotrophins and prolactin levels in insolated (seasonally or lactationally) anovular ewes associated with ovulation caused by the introductions of rams. *Physiol Behav* 25: 227-237.

- Poulton A.L., English J. Symons A.M. and Arenft J. 1987.** Changes in plasma concentrations of LH, FSH and prolactin in ewes receiving melatonin and short photoperiod treatments to induce early onset of breeding activity. *J. Endocrinol.*, 112: 103-111.
- Prendergast, B.J; Hotchkiss, A.K.; Wen, J. Horton, T.H. and Nelson, R.J. 2006.** Refractoriness to short day lengths augments tonic and Gonadotrophin-Releasing Hormone-Stimulated Lutenising Hormone secretion. *Journal of Neuroendocrinology*, Vol. 18, 339–348
- Price M, Olney J, Cicero T, 1978.** Acute elevations of serum luteinizing hormone induced by kainic acid, N-methyl aspartic acid or homocysteic acid. *Neuroendocrinology* 26: 352–358.
- Ramírez, R.G; Alonso, D.S; Hernández, G. and Ramírez, B. 1996.** Nutrient intake of range sheep on a buffelgrass (*Cenchrus ciliaris*) pasture. *Appl Anim Behav Sci*; 48:215-224.
- Ramírez-Pérez, A.H.; Buntinx, S.E.; Tapia-Rodríguez, C. and Rosiles, R. 2000.** Effect of breed and age on the voluntary intake and the micromineral status of non-pregnant sheep. 1. Estimation of voluntary intake. *Small Rumin Res*; 36:49-55.
- Rando RR, Bangerter FW, Farb DH. 1981.** .The inactivation of g-aminobutyric acid transaminase in dissociated neuronal cultures from spinal cord. *J Neurochem* 36:985–990.
- Ravindra, J.P. and Rawlings, N.C. 1997.** Ovarian follicular dynamics in ewes during the transition from anoestrus to the breeding season. *J. Reprod. Fert.* 110: 279-289.
- Redolar, R., Moreno, A., Robles, N., Soriano, C., Torras, M. y Vale A.M. 2010.** Fundamentos de Psicobiología. Ed. UOC. España. 654 pp.
- Richards, J.S., D.L. Russell, S. Ochsner, M. Hsieh, K.H. Doyle, A.E. Falender, Y.K. Lo, and S.C. Sharma. 2002.** Novel signaling pathways that control ovarian follicular development ovulation and luteinization. *Recent. Prog. Horm. Res.* 57: 195-220.
- Rimvall K, Martin DL 1994.** The level of GAD67 protein is highly sensitive to small increases in intraneuronal g-aminobutyric acid levels. *J Neurochem* 62:1375–1381.
- Robinson, J.E. and Follett, B.K. 1982.** Photoperiodism in Japanese quail: the termination of seasonal breeding by photorefractoriness. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 215B:95-116.
- Robinson, J.E. and Karsch, F.J. 1984.** Refractoriness to inductive day lengths terminates the breeding season of the Suffolk ewe. *Biol Reprod* 31, 656–663.
- Robinson, J.E.; Wayne, N.L. and Karsch, F.J. 1985.** Refractoriness to inhibitory day lengths initiates the breeding season of the Suffolk ewe. *Biol Reprod* 32, 1024–1030.
- Rodríguez J. del C. y A Pro. 2005.** Factores metabólicos que intervienen en la secreción de GnRH. Colegio de Postgraduados, México. Vol. 1, 11pp
- Rosales-Nieto, C.A.; Urrutia-Morales, J.; Gámez-Vázquez, H.; Díaz-Gómez, M.O.; Ramírez-Andrade, B.M. 2006.** The influence of feeding level on the reproductive activity of Mexican native goats during the reproductive season. *Téc. Pecu. Méx.* 44 (3):399-406.
- Roth, C., Schricker, M., Lakomek, M., Strege, A., Heiden, I., Luft, H., Munzel, U., Wuttke, W., Jarry, H. 2001.** Autoregulation of the gonadotropin-releasing hormone (GnRH) system during puberty: effects of antagonistic versus agonistic GnRH analogs in a female rat model. *J. Endocrinol.* 169: 361-371.
- Russell, G.F. y Soni, B.G. 1998.** Extraretinal photoreceptors and their regulation of temporal physiology UK. *Reviews of Reproduction* 3, 145–150.

- Saenz-Escarcega, P. Hoyos G., Salinas G., Martínez M., Espinoza j.J., Guerrero A. y Contreras E. 1991.** Establecimiento de módulos caprinos con productores cooperantes en la Comarca Lagunera. INIFAP, Méx, 1991:124-34.
- Santillano, F.J. 2009.** Aminoácidos excitadores, folículos antrales y hormona del crecimiento en cabras bajo fotoperiodos decrecientes. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma Chapingo. México. 68pp
- Schneider, J.E.; Friedenson, D.G.; Hall, A.J.; Wade, G.N. 1993.** Glucoprivation induces anestrus and lipoprivation may induce hibernation in Syrian hamsters. *American Journal of Physiology*. 24: R573-R577.
- Schillo K.M. 1992.** Effects of dietary energy on control of luteinizing hormone secretion in cattle and Sheep. *Journal of Animal Science*, 70: 1271-1282.
- Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera (SIAP), 2011.** Ganado caprino, tabla de datos de Producción, Precio, Valor y Peso de Ganado en Pie 2011. Consultado el día 6 de diciembre de 2012 de: [http://www.siap.gob.mx/index.php?option=com\\_wrapper&view=wrapper&Itemid=371](http://www.siap.gob.mx/index.php?option=com_wrapper&view=wrapper&Itemid=371)
- Smith M.J. and Jennes L. 2001.** Neural signals that regulate GnRH neurons directly during the oestrous cycle. *Reproduction* (2001) 122, 1–10.
- Souza, J.H.C.; Campbell, K.B. and Baird, T.D. 1997.** Follicular dynamics and ovarian steroid secretion in sheep during the follicular and early luteal phases of the estrous cycle. *Biol. Reprod.* 56: 483-488.
- Taleisnik S, Haymal B 1997.** Dual effect of electrochemical stimulation of the medial preoptic area on the release of LH: possible neurotransmitter involvement. *Neuroendocrinology* 66: 114–121.
- Terasawa E and DL Fernandez 2001.** Neurobiological Mechanisms of the Onset of Puberty in Primates. *Endocrine Rev* 22: 111-151.
- Tinajero K, 2008.** L-Glutamato y activación del eje Hipotalámico-Hipofisiario-Gonadal en cabras. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma Chapingo. México. 55pp.
- Torres M, M. 2009.** Efecto de la suplementación de Glutamato sobre la Pubertad y los Niveles Séricos de Insulina en Cabras del Norte de México. Tesis de Maestría en Ciencias. URUZA-UACH. México. 95 pp.
- Torres-Moreno, M.; Meza-Herrera, C.A.; González-Bulnes, A.; Lopez-Medrano J.I.; Mellado-Bosque, M.; Wurzinger, M. and Trejo-Calzada, R. 2009.** Effect of exogenous glutamate supply on the onset of puberty in goats: I. Serum levels of insulin. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 11: 193 - 196
- Tovar, J. 2007.** Neurotransmisor. Pagina web consultada el día 15 de Junio de 2012, disponible en: <http://www.javeriana.edu.co/Facultades/Ciencias/neurobioquimica/libros/neurobioquimica/neurotrasmision.htm>
- UNEP. 1992.** World atlas of desertification. Nairobi
- UNEP. 1997.** World atlas of desertification. 2nd Edition. Nairobi.
- Urbanski, H. F., G. K, Steven and T.G. Vasilios. 1996.** Mechanisms mediating the response of GnRH neurons to excitatory amino acids. *Reviews of Reproduction* 1, 173–181
- Urrutia-Morales, J., Meza-Herrera, C.A., Escobar-Medina, F.J., Gamez- Vazquez, H.G., Ramirez-Andrade, B.M., Diaz-Gomez, M.O., Gonzalez- Bulnes, A., 2009.** Relative roles of photoperiodic and nutritional cues in modulating ovarian activity in goats. *Reprod. Biol.* 9, 283–294.
- Van den Pol A.N. 1991.** Glutamate and aspartate immunoreactivity in hypothalamic presynaptic axons. *J Neurosci.* 11: 2087–2101.

- Van den Pol AN, Kogelman L, Ghost P, Liljelund P, Blackstone C 1994.** Developmental regulation of the hypothalamic metatropic glutamate receptor mGluR1. *J Neurosci* 14: 3816–3834.
- Veliz, F.G., Meza-Herrera, C.A., de Santiago-Miramontes, M.A., Arellano- Rodriguez, G., Leyva, C., Rivas-Muñoz, R., Mellado, M., 2009.** Effect of parity and progesterone priming on induction of reproductive function in Saanen goats by buck exposure. *Livest. Sci.* 125, 261–265.
- Viguié C.; Thibault J.; Thiéry J.C. Tillet Y. and Malpaux B. 1997.** Characterization of the short day-induced decrease in median eminence tyrosine hydroxylase activity in the ewe; temporal relationship to the changes in luteinizing hormone and prolactin secretion and short day-like effect of melatonin. *Endocrinology* 138:499-506.
- Wade, G.N. and J.E. Jones. 2004.** Neuroendocrinology of nutritional infertility. *American Journal of Physiology – Regulatory, Integrative and Comparative Physiology.* 287:R1277-R1296
- Wayne, N.L., Malpaux, B. and Karsch F.J. 1990** Photoperiod requirements for timing onset and duration of the breeding season of the ewe: synchronization of an endogenous rhythm. *J Comp Physiol* 166, 835–842.
- Wennick JMB, Delemarre Van-Der Waal HA, Schoemaker R, Schoemaker H, Schoemaker J 1989.** Luteinizing hormone and follicle stimulating hormone secretion patterns in boys throughout puberty measured using highly sensitive immunoradiometric assays. *Clin Endocrinol (Oxf)* 31:551–564.
- Wennick JMB, Delemarre Van-Der Waal HA, Schoemaker R, Schoemaker H, Schoemaker J 1990.** Luteinizing hormone and follicle stimulating hormone secretion patterns in girls throughout puberty measured using highly sensitive immunoradiometric assays. *Clin Endocrinol (Oxf)* 33:333–344.
- Whisnat, C.S. and Goodman, R.L. 1988.** Effects of an opioid antagonist on pulsatile luteinizing hormone secretion in the ewe vary with changes in steroid negative feedback. *Biology of Reproduction* 39: 1032-1038.
- Wilmer, P., Stone, G. and Johnson, I. 2006.** *Environmental physiology of animals.* Second Edition, Blackwell Publishing. 754
- Woodfill, C.J.I., Wayne, N.L., Moenter, S.M. and Karsch F.J. 1994.** Photoperiodic synchronization of a circannual reproductive rhythm in sheep: identification of season-specific time cues. *Biol Reprod* 50, 965–976.
- Yeates NTM. 1949.** The breeding season of the sheep with particular reference to its modification by artificial means using light. *J. Agric. Sci.* 39: 1-43.
- Zamorano L. P., Mahesh V, De Sevilla L, Brann D. 1998.** Excitatory amino acid receptors and puberty. *Steroids* 63:268–270.
- Zarazaga L.A., Guzman J.L., Domínguez C., Pérez M.C. and Prieto R. 2005.** Effect of plane of nutrition on seasonality of reproduction in Spanish Payoya goats. *Anim. Reprod. Sci.* 87(3-4): 253-257.
- Zarazaga, L, J.L. Guzmán, C. Domínguez, M. Pérez, R. Prieto and J. Sánchez. 2009.** Nutrition level and season of birth do not modify puberty in Payoya goat kids. *Departamento de Ciencias Agroforestales . University of Huelva. Spain. Animal (2011), 3:1, pp 79–86 & The Animal Consortium 2008*