

REACTIVACIÓN OVÁRICA POSTPARTO EN BOVINOS. REVISIÓN

Guillermo Henao Restrepo¹

RESUMEN

Durante las últimas semanas de la gestación, la placenta bovina aumenta la síntesis de estradiol a un nivel que supera centenas de veces la cantidad que produce durante el estro. Ese alto nivel de estradiol produce una retroalimentación negativa prolongada sobre el hipotálamo, que inhibe la síntesis y liberación de hormona liberadora de gonadotropinas (GnRH) y por lo tanto en la sangre no circulan las hormonas hipofisarias que estimulan el crecimiento folicular. Bajo esta condición hormonal, los folículos ováricos se pueden desarrollar hasta formar antro, pero debido a la ausencia de estímulo gonadotrópico, su crecimiento es limitado y no alcanza a formar ondas foliculares. Con la expulsión de la placenta durante el parto, se termina la producción de estradiol y el hipotálamo inicia la recuperación de la capacidad de sintetizar GnRH y de restablecer paulatinamente la sensibilidad a los estrógenos ováricos para restaurar el mecanismo de retroalimentación positivo que controla la liberación de las hormonas folículoestimulante (FSH) y luteinizante (LH) para estimular el crecimiento y la maduración final del folículo, la síntesis de estradiol, la expresión del estro y la ovulación.

Después del parto las altas demandas de nutrientes requeridos para la síntesis de grandes volúmenes de leche, la limitada capacidad de consumo de alimentos y las inadecuadas concentraciones de nutrientes en los alimentos consumidos, producen un balance energético negativo (BEN). Esta situación induce una respuesta compensatoria (homeorresis) que compromete el tejido adiposo, el hígado, los músculos y los huesos. El desbalance energético retarda la reanudación de los ciclos estrales postparto y dependiendo de su intensidad, puede limitar el crecimiento de los folículos ováricos. Paulatinamente, en tiempo variable con la genética, la producción de leche, la

¹ Profesor Asociado. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias Agropecuarias. e-mail: ghenao@yahoo.com

adaptación al ambiente, la salud y la disponibilidad de nutrientes, se restablece el equilibrio energético requerido para que el hipotálamo reanude la síntesis y liberación de pulsos altos y frecuentes de GnRH, los cuales estimulan en la hipófisis la liberación de un pico preovulatorio de LH para que se produzca la primera ovulación postparto. No se conoce con precisión el mecanismo a través del cual las sustancias energéticas participan en la respuesta hipotalámica para la reanudación del ciclo estral postparto. En los últimos años se han propuesto a las leptinas como el "eslabón perdido" entre la energía metabólica y la reproducción.

Palabras clave: Bovino, foliculogénesis, gonadotropinas, nutrición, ovarios, postparto.

SUMMARY

POSTPARTUM OVARIAN REACTIVATION IN BOVINE. A REVIEW

During the last weeks of gestation, the bovine placenta increases the synthesis of estradiol at a level that overcomes several hundreds the quantity produced during the estrus. That high level of estradiol produces an extended negative feedback on the hypothalamus, that inhibits the synthesis and release of gonadotrophin releasing hormone (GnRH) and therefore there will not be pituitary hormones to stimulate follicular growth. Under this hormonal condition, the ovarian follicles can be developed until forming antrum, but due to the absence of gonadotrophic stimulus, its growth is limited and it doesn't reach to form follicular waves. With the expulsion of the placenta during the calving, ends the estradiol production and the hypothalamus begins to recover the capacity of synthesizing GnRH and of reestablishing the sensibility gradually to the ovarian estrogens to restore the positive feedback mechanism that controls the liberation of follicle stimulating hormone (FSH) and luteinizing (LH) to stimulate the growth and final maturation of the follicle, the estradiol synthesis, the expression of estrus and ovulation.

After calving the high demands of nutriments required for the synthesis of large volumes of milk, the limited capacity of foods consumption and the improper concentration of nutriments in the consumed foods, produce a negative energetic balance (NEB). This situation induces a compensatory response (homeohresis) that commits the adipose tissue, the liver, the muscles and the bones. The energetic unbalance stops the resumption of the postpartum cycles and depending on its intensity, it can limit the growth of the ovarian follicles. Gradually, in variable time with the genetics, the production of milk, the adaptation to the environment, the health and the readiness of nutritious, recovers the required energy balance so that the hypothalamus renews the synthesis and liberation of high and frequent pulses of GnRH, which stimulate in the pituitary the liberation of a preovulatory pick of LH so that the first postpartum ovulation takes place. It's not known

accurately the mechanism through which the energy substances participate in the hypothalamic answer for the renewal of the postpartum estral cycle. During the last years the leptines have been proposed as the "lost link" between the metabolic energy and reproduction.

Key words: Bovine, folliculogenesis, gonadotrophines, nutrition, ovaries, postpartum.

INTRODUCCIÓN

La eficiencia de la reproducción del ganado es muy dependiente del comportamiento reproductivo de las hembras (Webb *et al.*, 1999), las cuales tienen una constitución orgánica adecuada para parir cada año. Para que las vacas puedan manifestar este potencial reproductivo deben quedar preñadas dentro de los primeros 85 días postparto y sostener una gestación normal (Lishman and Inskeep, 1991; Short *et al.*, 1990; Peters, 1984). Es difícil lograr este ideal fisiológico debido a los múltiples factores que afectan el crecimiento folicular postparto (Webb *et al.*, 1999; Greenwald y Roy, 1994;), la ovulación (Karsch *et al.*, 1997; Lucy *et al.*, 1992) y la gestación (Moncada, 2000). No hay duda de que el factor que más influye sobre la eficiencia reproductiva del ganado es la nutrición (Thatcher *et al.*, 1996; Butler y Smith, 1989), sin embargo se desconocen muchos mecanismos a través de los cuales los componentes de la dieta afectan la síntesis y secreción de las hormonas de la reproducción y la eficiencia reproductiva (Gwazdauskas *et al.*, 2000).

Muchas investigaciones recientes en reproducción de ganado se han enfocado hacia el estudio del crecimiento y

En las vacas lecheras el pico de producción se presenta entre seis y diez semanas después del parto. El tiempo de máxima producción de leche no coincide con la capacidad máxima para consumir alimentos (Senatore, 1996) y ese tiempo es la época en la cual los ovarios se están preparando para producir la primera ovulación postparto (Bean y Butler, 1997). La actividad ovárica postparto de las vacas parece estar relacionada directamente con el consumo de nutrientes y con la producción de leche (Beam y Butler, 1997; Lucy *et al.*, 1992), aunque algunos estudios no encuentran esta relación (Lammoglia *et al.*, 1996; Harrison *et al.*, 1990). La dinámica folicular postparto se relaciona con el balance energético. El número de folículos en cada onda folicular, el diámetro máximo alcanzado por el folículo dominante, el período parto-primera ovulación y la cantidad de progesterona producida por el primer cuerpo lúteo, parecen depender de la cantidad de nutrientes ingeridos y de la capacidad homeorrética de las vacas (Staples *et al.*, 1998; Bean y Butler, 1997; Senatore *et al.*, 1996; Lucy *et al.*, 1992)

desarrollo de los folículos en los ovarios por medio de ultrasonografía y medición de niveles hormonales con el propósito de

mejorar la comprensión de la función ovárica durante el postparto. Una mayor cantidad de investigaciones en nutrición se han desarrollado con el objetivo de valorar el consumo, la digestibilidad y la producción y calidad de la leche, pero pocas evalúan el crecimiento folicular, el retorno al estro o la eficiencia de la fertilidad (Senatore *et al.*, 1996). A pesar de la intensa actividad investigativa sobre la fisiología del anestro postparto, la ovulación, la gestación y la nutrición de vacas lecheras, aún falta aclarar aspectos fundamentales que permitan reducir significativamente el período abierto y mejorar la tasa de preñez.

En esta revisión se hará una descripción sobre el desarrollo de los folículos ováricos antes y después del parto de las vacas, teniendo en cuenta factores nutricionales que pueden alterar la dinámica folicular.

ACTIVIDAD OVÁRICA DURANTE LA GESTACIÓN Y EL POSTPARTO TEMPRANO

Durante la gestación y después del parto las vacas tienen cambios fisiológicos que desfavorecen el reinicio temprano de la actividad ovárica necesaria para la manifestación de estro, la ovulación y la nueva concepción y deben restablecer su equilibrio neuroendocrino antes de que esto suceda (Nett, 1987). Durante los primeros tres meses de la gestación bovina, los ovarios continúan. Después del parto las vacas tienen

desarrollando ondas foliculares sucesivas con atresia del folículo dominante (Figura 1). En la primera onda folicular formada después de la concepción se forma un folículo dominante de diámetro similar a un folículo ovulatorio, pero los folículos dominantes de ondas sucesivas disminuyen su diámetro, acercándose cada vez más al diámetro de los folículos subordinados (Henao y Trujillo, 2000; Ginther; Knopf y Kastelic, 1989).

Durante el último tercio de la gestación continúa el crecimiento de folículos antrales, pero estos no alcanzan el estado de madurez (Rexroad y Casida, 1975). Los niveles altos de progesterona y el gran aumento en la concentración sérica de estrógenos placentarios actúan sobre el hipotálamo mediante una retroalimentación negativa prolongada que disminuye la síntesis de hormona liberadora de gonadotropinas (GnRH) y sus reservas hipotalámicas a niveles tan bajos, que la cantidad disponible para ser liberada es insuficiente para estimular normalmente la función gonadotrópica hipofisiaria. Como consecuencia de esta insuficiencia y carencia de estímulo se reduce la actividad y el volumen de los gonadotropos y se disminuye el nivel basal de hormona folículoestimulante (FSH) y de hormona luteinizante (LH), hasta hacerlas insuficientes para estimular el crecimiento y la maduración folicular (Rexroad y Casida, 1975).

cambios fisiológicos importantes que

conducen a la involución uterina, la reanudación de la secreción pulsátil de gonadotropinas hipofisarias, el restablecimiento del desarrollo de ondas foliculares, la manifestación del estro y la ovulación (Nett, 1987). La remoción de la unidad fetoplacentaria es acompañada de un descenso dramático en la concentración de progesterona y de estradiol en la circulación, de manera que se termina el efecto de retroalimentación negativa prolongada y como consecuencia el eje hipotálamo-hipófisis-gónadas inicia su recuperación (Short *et al.*, 1990).

Figura 1. Dinámica folicular y lútea durante los primeros 74 días de gestación de una vaca Cebú, construida mediante 33 ecografías transrectales y evaluaciones hormonales seriadas efectuadas en el Centro Cotové, Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín. Se observa el folículo ovulatorio (cuyo oocito fue fecundado), la formación de nueve ondas foliculares secuenciales con establecimiento de dominancia y atresia del folículo dominante y la formación de un cuerpo lúteo que persiste y produce niveles normales de progesterona (Henao y Trujillo, 2000).

La primera fase de recuperación se puede iniciar desde la primera semana

postparto en vacas que han tenido parto normal, se nutren equilibradamente y poseen una buena condición corporal, pero se retarda en las que han presentado distocia, retención de placenta, enfermedades metabólicas peripartales y desbalances nutricionales. Esta fase se caracteriza por la liberación de pulsos de baja frecuencia (un pulso cada 4 a 8 horas) de GnRH a la circulación

Durante las primeras semanas del período postparto no parecen existir limitaciones del desarrollo folicular a causa de una deficiencia de FSH, pero sí de LH, especialmente en vacas tipo carne que amamantan permanentemente (Williams, 1990) y en vacas lecheras con BEN (Bean y Buttler, 1997). La liberación de pulsos de GnRH con baja frecuencia estimula la síntesis y liberación de FSH desde la primera semana postparto (Vizcarra *et al.*, 1997; Karsch *et al.*, 1997; Bean y Buttler, 1997; Braden *et al.*, 1983) para favorecer el reclutamiento temprano de

porta-hipofisiaria (Nett, 1987). La frecuencia de liberación de GnRH cambia bajo varias condiciones fisiológicas y las variaciones en la frecuencia de liberación de pulsos de GnRH regula diferencialmente la secreción de FSH y de LH y la expresión de genes para las subunidades α , β (LH) y β (FSH) in vivo (Vizcarra *et al.*, 1997).

la primera cohorte de folículos (Figura 2).

En algunas vacas que han tenido parto normal y se encuentran en excelente estado nutricional y sanitario se puede producir la maduración final y la ovulación del folículo dominante de la primera cohorte (Bean y Buttler, 1997) y por eso muestran signos de estro a la segunda o tercera semana postparto; sin embargo esta no es la norma y, al contrario, es mucho más frecuente encontrar vacas que no presentan estro durante el postparto temprano, llegando a permanecer varios meses en anestro (Williams y Griffith, 1995).

Figura 2. Representación esquemática de la dinámica folicular postparto de un bovino. Se representa la emergencia temprana de la primera onda folicular, conformada por una cohorte de ocho folículos antrales en los que se establece divergencia, dominancia y atresia, seguida por la emergencia de nuevas ondas con atresia del folículo dominante y primera ovulación a partir del folículo dominante de la cuarta onda postparto el día 45.

El aumento paulatino de la frecuencia de liberación de pulsos de GnRH estimula lentamente la maquinaria sintetizadora de las subunidades α y β (LH en los gonadotropos) y así la LH se va acumulando progresivamente en forma de gránulos intracitoplasmáticos. Puesto que durante el postparto temprano la velocidad de síntesis de LH es baja, los primeros pulsos liberados no tienen la suficiente magnitud para inducir la maduración folicular y la ovulación (Nett, 1987). Cuando la cantidad de LH almacenada llegue al nivel normal y el hipotálamo libere pulsos altos y frecuentes de GnRH, la hipófisis pondrá en circulación una alta cantidad (en forma de pico) de LH que estimula la maduración final del folículo y la ovulación (Vizcarra *et al.*, 1997).

ACTIVIDAD OVÁRICA DURANTE EL ANESTRO POSTPARTO

El anestro postparto es el tiempo que transcurre entre el parto y el primer calor postparto (Short *et al.*, 1990). Su duración es el factor más determinante en la eficiencia reproductiva (García *et al.*, 1990; Edgerton, 1980). Durante el período

postparto de los bovinos, la actividad reproductiva frecuentemente es afectada por factores externos e internos, los cuales por diversos mecanismos y con diferente intensidad perturban el equilibrio neuroendocrino, prolongando el anestro postparto y disminuyendo la eficiencia reproductiva (Short *et al.*, 1990).

Desde tiempo atrás, varios investigadores (Mezzadra *et al.*, 1993; Lamothe-Zavaleta, Fredricsson y Kindal, 1991; Galina y Arthur, 1989) han informado la presentación de períodos de anestro prolongado prepuberal o en el postparto del ganado bovino, que conducen al retraso de la pubertad o a la presentación de períodos prolongados entre el parto y el servicio fértil (días abiertos). Esta situación se encuentra afectada por la nutrición, el amamantamiento, la salud, la raza, la producción de leche, la presencia del macho y factores climatológicos, los cuales actúan sinérgica o independientemente para alterar la función ovárica postparto (Rhodes, De Ath, y Entwistle, 1995; Lucy *et al.*, 1992; Short *et al.*, 1990).

Durante el anestro postparto el nivel de progesterona sérica se encuentra por debajo del límite de sensibilidad de las pruebas (Henao, Olivera-Angel y Maldonado-Estrada, 2000; Henao, Trujillo y Vásquez, 2000; Murphy, Boland y Roche, 1990) y el examen ovárico efectuado por tacto rectal revela la presencia de ovarios pequeños o planos, carentes de cuerpo lúteo, lo cual denota ausencia de ciclicidad ovárica. Esta condición es designada por los médicos veterinarios como "ovarios lisos" (Gómez, 1881), función ovárica anormal postparto (Archbald *et al.*, 1990) u ovarios estáticos (Moncada, 1994). Contrario a la designación basada en el tacto rectal, los estudios ultrasonográficos seriados de los ovarios de vacas anéstricas (Figura 3), revelan que a partir de la primera o segunda semana postparto se desarrolla una secuencia de ondas foliculares, con presencia de folículos dominantes que pueden ovular o desarrollar atresia para dar paso a la emergencia de una nueva onda folicular (Henao *et al.*, 2001; Perea *et al.*, 1998; Toribio *et al.*, 1995; Kamimura *et al.*, 1990; Murphy *et al.*, 1990). De lo anterior se deduce que el anestro prolongado no se debe a ausencia de folículos dominantes sino a una falla para ovular.

Un alto porcentaje de hembras *Bos taurus* y *Bos indicus* presenta la primera ovulación postparto no precedida por signos de estro (ovulación silenciosa), seguida de un intervalo interovulatorio corto, formación de un cuerpo lúteo

(CL) pequeño, lisis temprana del CL y producción de niveles reducidos de progesterona (Henao *et al.*, 2001; Henao, Olivera-Angel y Maldonado-Estrada, 2000; Toribio *et al.*, 1995; Kamimura *et al.*, 1990). Al respecto Lishman e Inskeep (1991) informaron que el primer cuerpo lúteo postparto cursa con disfunción, a la que clasificaron en tres categorías:

- a) deficiencias en el proceso de maduración del folículo que lo originó,
- b) deficiente soporte luteotrópico y
- c) activación prematura del proceso luteolítico.

Figura 3. Dinámica folicular durante el anestro postparto y primer ciclo estral de una vaca Cebú. Centro Cotové, Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín. Se observa el surgimiento temprano de actividad folicular con formación de un folículo dominante a partir de la segunda semana postparto; formación de ondas secuenciales con atresia del folículo dominante; primera ovulación silenciosa; primer cuerpo lúteo de vida media corta; primer aumento de progesterona con bajo nivel; segunda ovulación acompañada de estro; segundo cuerpo lúteo normal, productor de niveles normales de progesterona, tercera ovulación acompañada de estro (Henaó *et al.*, 2001).

Quizás la baja fertilidad que se obtiene al primer servicio, cuando éste se realiza antes de los 45 días postparto, tenga relación con una deficiencia lútea. primer CL del postparto parecen tener una función de sensibilización orgánica a los estrógenos para la manifestación de los signos de estro (Pratt *et al.*, 1982).

Los niveles bajos de progesterona secretados por el primer CL del postparto parecen tener una función de sensibilización orgánica a los estrógenos para la manifestación de los signos de estro (Pratt *et al.*, 1982). La segunda ovulación generalmente es precedida por

signos normales de estro y marca el final del anestro postparto (Henao, Olivera-Angel y Maldonado-Estrada, 2000; Henao *et al.*, 2001).

EFFECTOS DEL BALANCE ENERGÉTICO SOBRE LA ACTIVIDAD FOLICULAR

En varios estudios se ha reconocido la importancia del balance energético sobre la reanudación del ciclo ovárico postparto en vacas lecheras de alta producción (Gwazdauskas *et al.*, 2000; Staples *et al.*, 1998; Beam y Butler, 1997; Lucy *et al.*, 1991; García-Bojalil, 1988) y en vacas de carne (Stagg *et al.*, 1995; Browning *et al.*, 1994; Gómez, 1981). El balance energético se define como la diferencia entre el consumo de energía de un animal y la energía requerida para el mantenimiento y la secreción de leche. Las vacas

El tiempo transcurrido entre el parto y el restablecimiento del balance energético positivo se afecta por la cantidad de reservas de tejido graso y la eficiencia con la cual se movilizan; las vacas con mejor condición corporal reanudan más temprano el ciclo

lecheras desarrollan un balance energético negativo (BEN) durante la lactancia temprana debido a que la máxima producción se alcanza antes del desarrollo de la máxima capacidad de consumo. El pico de producción se alcanza varias semanas antes que el pico de consumo y como resultado se produce un BEN que persiste durante 4 a 12 semanas (Senatore, 1996). Esta situación induce una respuesta compensatoria reconocida como homeorresis, la cual induce un incremento de la lipólisis, glucogenesis, gluconeogénesis y movilización ósea de minerales. Cerca de 50 días postparto las vacas adquieren la máxima capacidad de consumo de alimento, tienden a incrementar el consumo de energía y entran en un balance energético positivo (Lucy *et al.*, 1991).

estral postparto (Gallo *et al.*, 1996; Bishop *et al.*, 1994). El tiempo y la magnitud del balance energético pueden ser reguladores importantes de la reanudación del ciclo estral postparto; en este sentido, Beam y Butler (1997) encontraron una correlación

positiva entre el número de días desde el parto a la primera ovulación y los días que se demoran las vacas para alcanzar el nadir del balance energético y mostraron que mientras más corto sea el nadir, más temprano ocurrirá la primera ovulación. La transición entre el uso de reservas corporales y su depósito en el organismo animal se cree que es causada por cambios en la habilidad de los tejidos para responder a la insulina y a otras hormonas (Rose *et al.*, 1996).

Durante la lactancia la función mamaria tiene prioridad metabólica sobre la función ovárica, sin embargo, el comienzo de la actividad cíclica ovárica ocurre mientras las vacas están en BEN. Durante el período de déficit energético el eje hipotálamo-hipófisis-ovarios se recupera de la influencia de la gestación anterior y desarrolla cambios activos que conducen a la reanudación de los ciclos estrales (Nett, 1987). Los ovarios de las vacas inician la formación de ondas foliculares a partir de la primera o segunda semanas postparto y aún con déficit energético no parecen presentar

deficiencias de FSH (Henao, Trujillo y Maldonado, 2000; Vizcarra *et al.*, 1997). Durante las primeras semanas postparto la mayoría de las vacas incrementan paulatinamente la síntesis y liberación de LH en forma de pulsos. La habilidad de un animal para sostener una liberación de LH en forma de pulsos de alta frecuencia está relacionada con el estado metabólico (Schillo, 1992).

En algunas vacas se produce liberación de un pico preovulatorio de LH durante el primer mes y pueden manifestar esto; los intervalos prolongados entre el parto y la primera ovulación se han asociado con alta producción y con un BEN pronunciado (Senatore *et al.*, 1996; Lucy *et al.*, 1991). Un balance energético extremadamente negativo disminuye la frecuencia de liberación de pulsos de LH, disminuye el diámetro de los folículos dominantes y retarda la ovulación, lo cual está asociado directamente con el anestro postparto prolongado (Bean y Butler, 1997).

En un estudio realizado por Lucy *et al.* (1991) las vacas que consumieron dietas con un mejor balance energético basadas en jabones de calcio de ácidos grasos de cadena larga (Ca-LCFA) durante los primeros 25 días postparto desarrollaron folículos dominantes de mayor diámetro y presentaron menor período de anestro. El incremento del diámetro folicular y la disminución del período parto a primera ovulación también se obtuvo en un segundo experimento en el cual las vacas consumieron dietas con 2.2% de Ca-LCFA en la materia seca. Las vacas que consumieron una dieta con igual balance energético pero

Staples *et al.* (1998) proponen varias hipótesis para explicar el mecanismo a través del cual las grasas de la dieta mejoran la eficiencia reproductiva. 1) un mejoramiento del balance energético que conduce al retorno temprano al estro y por eso se mejora la fertilidad. 2) Un incremento en la esteroidogénesis que favorece la fertilidad. 3) Un estímulo de la insulina sobre los folículos ováricos. 4) Una estimulación o una inhibición de la liberación de prostaglandinas,

basado en fuentes diferentes a Ca-LCFA desarrollaron folículos dominantes de menor diámetro y retardaron el tiempo de ovulación (Lucy *et al.*, 1993). Resultado similares fueron obtenidos por Bean y Butler (1997). Estos hallazgos hacen pensar en un efecto directo de la grasa, independiente del balance energético, sobre el desarrollo folicular y la ovulación, pero es poco probable que la grasa por sí misma regule la secreción hipotalámica de GnRH y quizás esta liberación está mediada por metabolitos u hormonas que reflejan el estado nutricional (Schillo, 1992).

lo cual influencia la persistencia del cuerpo lúteo.

Con respecto a la primera hipótesis, se puede afirmar que no siempre que se aumenta la disponibilidad de grasas en la dieta se mejora el balance energético debido a una disminución del consumo voluntario ocasionado por la secreción de colecistoquinina (Choi *et al.*, 1996) y a un mayor gasto energético ocasionado por una mayor secreción láctea

cuando se administran dietas con grasas (Romo *et al.*, 1996).

Con respecto a un mejoramiento de la esteroidogénesis, se ha demostrado que el consumo de grasas aumenta los niveles de lipoproteínas de alta densidad (HDL), que son precursores de la síntesis de colesterol y este, de los esteroides gonadales. La suplementación de la dieta con grasas induce la síntesis de mayores cantidades de progesterona y mejora la tasa de concepción al primer servicio (Staples *et al.*, 1998).

La hipótesis 3) se basa en el efecto estimulador de la insulina sobre el crecimiento de los folículos ováricos. La secreción de insulina puede aumentar, disminuir o no cambiar cuando se administran dietas ricas en grasa. No existe una respuesta homogénea de la secreción de insulina al estímulo de una dieta

No obstante la factibilidad de las anteriores hipótesis, otro mecanismo por el cual las grasas puede mejorar el comportamiento reproductivo postparto es a través de las leptinas. Las leptinas (del griego leptos = delgado) son

rica en grasas (Staples *et al.*, 1998).

Con respecto a la hipótesis 4) Staples *et al.* (1998) afirman que las prostaglandinas juegan un papel importante en la fisiología y el metabolismo de los mamíferos. Las prostaglandinas tienen una función importante en la fertilidad tanto después del parto, para favorecer la involución uterina, como durante el ciclo estral, regulando la vida media del CI. Los ácidos grasos son precursores de la síntesis de prostaglandinas y las dietas ricas en grasas son una excelente fuente de estos precursores, sin embargo, las dietas altas en ácidos grasos poliinsaturados inhiben la síntesis de prostaglandinas y producen un CI de mayor vida media. La inclusión de ácidos grasos poliinsaturados en la dieta puede mejorar la tasa de concepción.

hormonas producidas por los adipocitos, que juegan un papel importante como señal neuroendocrina de la reproducción y controlan el consumo y el metabolismo energético (Ramsay, 2001; Auex

y Stael, 1998). Existen efectos claros de las leptinas sobre la reproducción y se han sugerido como "el eslabón perdido" entre la grasa y la reproducción (Conway y Jacobs, 1997). Los ratones obesos (ob/ob) con una mutación en el gen de leptina son infértiles, presentan hipogonadismo y secretan menores cantidades de gonadotropinas; la pérdida de peso por restricción del alimento no revierte su fertilidad (Zhang *et al.* 1994). La administración de leptinas a hembras ob/ob les hace recuperar prontamente su fertilidad. Barash *et al.* (1997) mostraron que en los ratones ob/ob tratados con leptinas se aumentan los niveles de LH en comparación con los mutantes tratados con solución salina; esta acción se produce presumiblemente a través de una cascada neural que hace aumentar los niveles de GnRH al inhibir el neuropéptido Y [(NPY) Houseknecht *et al.*, 1998].

EFFECTOS DEL BALANCE ENERGÉTICO SOBRE LA ACTIVIDAD HORMONAL

El estradiol folicular es la

principal hormona estimulante del comportamiento estral en las vacas. Después del parto los niveles de estradiol disminuyen dramáticamente, pero con el reclutamiento de la primera cohorte de folículos (primera o segunda semana postparto) se reanuda la síntesis de estradiol folicular. Las pequeñas cantidades de estradiol producidas por los folículos de las primeras ondas foliculares postparto tienen un efecto de recuperación de la sensibilidad hipotalámica a este esteroide, perdida durante la gestación a causa de los niveles sobreabundantes de estradiol placentario (Nett, 1987).

La dinámica folicular se altera con el BEN de la lactancia. El número de folículos grandes y la concentración de estradiol durante el periodo de anestro son menores en vacas alimentadas con dietas deficientes en energía que en las que reciben alimento balanceado (Gwazdauskas *et al.*, 2000; Lucy *et al.*, 1992). En las vacas subnutridas el nivel de estradiol producido por los folículos de cada onda folicular es menor que el de las vacas que

reciben dietas balanceadas. El factor de crecimiento insulinoide tipo I (IGF-I) es una hormona folicular que estimula los receptores de FSH en las células de la granulosa para aumentar la síntesis de estradiol y contribuir con el proceso de selección folicular (McGee y Hsueh, 2000), su concentración se incrementa

Durante el período de BEN puede ocurrir la primera ovulación postparto, seguida de formación de un CL. Los niveles de progesterona sérica después de la ovulación son indicadores de la funcionalidad del CL. Los niveles bajos de progesterona producen un soporte uterino deficiente que causa un decrecimiento en la tasa de preñez (Nebel y McGilliard, 1993). El primer CL postparto alcanza un diámetro menor, tiene menor vida media que los CL subsecuentes y produce niveles subnormales de progesterona (Henaó, Olivera-Angel y Maldonado-Estrada, 2000), esto también sucede en las vacas que reciben un plan nutricional alto, pero después de la segunda ovulación estas alcanzan niveles normales de progesterona, mientras que las vacas con un plan nutricional deficiente en

con el crecimiento folicular (Henaó y Trujillo 2000), sus niveles se encuentran disminuidos en vacas subnutridas, contribuyendo a una menor síntesis de estradiol folicular y a la prolongación del tiempo parto a primera ovulación (Spicer, Tucker y Adamas, 1990).

energía, después de la segunda ovulación continúan desarrollando un CL de menor diámetro que sigue produciendo niveles bajos de progesterona (Senatore *et al.*, 1996; Villa-Godoy *et al.*, 1988).

EFFECTOS DE LAS PROTEÍNAS SOBRE LA ACTIVIDAD FOLICULAR

El incremento del potencial genético para producir leche se ha asociado con una disminución de la fertilidad. Para llenar los requerimientos nutricionales durante la lactancia, las dietas de las vacas lecheras son complementadas con alimentos concentrados cuyo contenido proteico es alto, llegando a consumirlas en exceso. Las dietas altas en proteínas estimulan la producción de leche en la

lactancia temprana (Butler, 1997). El consumo de proteína por encima de las necesidades para la producción genera un efecto negativo sobre el comportamiento reproductivo de vacas lecheras (Canfield *et al.*, 1990). Un mecanismo por el cual el exceso de proteína en la dieta afecta negativamente el comportamiento reproductivo es por el incremento del gasto energético para desintoxicar al hígado del exceso de NH₃ (Staples *et al.*, 1998).

García-Bojalil *et al.* (1998) alimentaron vacas Holstein con dietas altas (15.7%) o bajas (11.1%) en proteína y encontraron en las primeras un menor número de folículos en las ondas foliculares, un menor diámetro del folículo dominante, un mayor período

parto a primera ovulación y un cuerpo lúteo de menor volumen productor de menor cantidad de progesterona.

La concentración de úrea sérica es un reflejo del consumo y utilización de proteína. Las concentraciones superiores a 19 mg/dl se asocian directamente con la producción de prostaglandinas e inversamente con la cantidad de progesterona producida por el cuerpo lúteo y con alteración del pH uterino, lo cual cambia adversamente el medio uterino y desfavorece la vida del embrión (Butler, 1997). La lisis del cuerpo lúteo ocasionada por el aumento de las prostaglandinas produce disminución de la producción de progestágenos. Este evento estimula al eje hipotálamo-hipófisis-adrenal de la madre para el desencadenamiento del parto. Esto, sumado a la hipoxia que está experimentando el feto, como consecuencia de la acidosis, resultará en un incremento en los niveles de ACTH materna y de cortisol fetal, para la continuación de la cascada endocrina y metabólica

que terminará en el aborto (Moncada 2000).

CONCLUSIONES

Durante la gestación temprana las vacas continúan produciendo las hormonas que permiten el desarrollo de ondas foliculares.

Después del parto el hipotálamo queda libre de la retroalimentación negativa prolongada que le imponían los esteroides placentarios y reinicia la recuperación hipotalámica e hipofisiaria para estimular el crecimiento folicular en forma de ondas y el desencadenamiento de la ovulación.

El proceso de foliculogénesis postparto es afectado por factores nutricionales que limitan el crecimiento folicular y la producción de estrógenos, retardan la primera ovulación postparto e inducen la formación de un cuerpo lúteo de menor diámetro y vida media, productor de niveles subnormales de progesterona.

Se desconoce el mecanismo a través del cual los factores nutricionales se relacionan con el

Durante la gestación tardía los esteroides placentarios inhiben en el hipotálamo la síntesis y secreción de GnRH y se detiene la síntesis y liberación de gonadotropinas, afectando el desarrollo de ondas foliculares.

eje hipotálamo- hipófisi-gónadas para alterar el comportamiento reproductivo de las vacas. Se sugiere a las leptinas como el eslabón que une la nutrición con la reproducción.

BIBLIOGRAFÍA

ARCHBALD, L.F. *et al.* Incidence and treatment of abnormal postpartum ovarian function in dairy cows. *En: Theriogenology*. Vol. 34, No 2 (1990); p. 283-290

AUEX, J. and STAEL, B. Leptin. *En: Lancet*. Vol. 351 (1998); p. 737-742

BARASH, I.A. *et al.* Leptin is a metabolic signal to the reproductive system. *En: Endocrinology*. Vol. 134 (1997); p. 3144-3147.

BEAM, S.W. and BUTLER, W.R. Energy balance and ovarian follicular development prior to the first ovulation postpartum in dairy cows receiving three levels of dietary fat. *En: Biology of Reproduction*. Vol. 56 (1997); p.133-142.

BISHOP, D.K.; WETTERMANN, R.P. and

- SPICER, L.J. Body energy reserves influence the onset of luteal activity after early weaning of beef cows. *Enr. Journal of Animal Science*. Vol. 72 (1994); p. 2703-2708.
- BRADEN, T.D. *et al.* Hypothalamic GnRH, pituitary FSH and LH and pituitary receptors for GnRH and estradiol in cycling beef cows. *Enr. Proc. West. Sect. American Society of Animal Science*. Vol.34 (1983); p.215-218.
- BROWING Junior, R. Effects of postpartum nutrition and once-daily suckling on reproductive efficiency and preweaning calf performance in fall-calving Brahman (*Bos indicus*) cows. *Enr. Journal of Animal Science*; Vol. 72 (1994); p.984-989
- BUTLER, W.R. Review: Effect of protein
CHOI, B.R.; PALMQUIST, D.L. and ALLEN. M.S. Effect of endogenous cholecystokinin (CCK) on feed intake, plasma insulin, pancreatic polypeptide (PP) and metabolite levels in heifers fed fat. *Enr. Journal of Dairy Science* Vol. 79, Suppl. 1 (1996); p. 169.
- EDGERTON, L.A. Effect of lactation upon the postpartum interval. *Enr. Journal of Animal Science* Vol. 51, Suppl. 2 (1980); p. 40.
- GALINA, C.S. and ARTHUR, G.H. Reproduction in the tropic. Part tree: Puerperium. *Enr. Animal Breeding Abstracts* Vol. 57 N11 (1989);
- GALLO, L.P. *et al.* Changes in body condition score of Holstein cows as affected by parity and mature equivalent milk yield. *Enr. Journal of Dairy Science*. Vol. 79 (1996); p. 1009-1015.
- GARCÍA-BOJALIL, C.M. *et al.* Protein degradability and calcium salts of long-chain nutrition on ovarian and uterine physiology in dairy cattle. *Enr. Journal of Dairy Science*. Vol. 81 (1997); p. 2533-2539.
- BUTLER, W.R and SMITH, R.D. Interrelationship between energy balance and postpartum reproductive function. *Enr. Journal of Dairy Science*. Vol. 72 (1989); p. 767-783.
- CANFIEL, D.J. Effect of excess degradable protein on postpartum reproduction and energy balance in dairy cattle. *Enr. Journal of Dairy Science*. Vol. 73 (1990); p. 2342-2349.
- CONWAY, G.S. and JACOBS, H.S. Leptin: a hormone of reproduction. *Enr. Human Reproduction*. Vol. 12 (1997); p.633-635.
- fatty acids in the diets of lacting dairy cows: Reproductive responses. *Enr. Journal of Dairy Science* Vol. 81 (1998); p. 1385-1395.
- GARCÍA, M; HUANCA, W. and ECHEVARRIA, L. Reproductive performance of purebred and crossbred zebu cattle under artificial insemination in the Amazon tropics. *Enr. Animal Production*. Vol. 50 (1990); p. 41-49.
- GINTHER, O.J. *et al.* Selection of the dominant follicle in cattle. *Enr. Biology of Reproduction*. Vol. 55 (1996); p.1187-1194.
- _____. ; KNOPF, L.; and KASTELIC, P. Ovarian follicular dynamics in heifers during early pregnancy. *Enr. Biology of Reproduction*. 1989; 41: 247.
- GÓMEZ, L.J. Trastornos reproductivos y su manejo en el ganado de carne. *Enr. CURSO PANAMERICANO SOBRE PRODUCCIÓN DE GANADO DE CARNE EN ZONAS*

- TROPICALES (1: 1881: Medellín). Memorias Primer Curso Panamericano sobre Producción de Ganado de Carne en Zonas Tropicales. Medellín : El Curso, 1981. p. 245-269.
- GREENWALD, G.S. and ROY, S. Follicular development and its control. *Err*: KNOBIL, E. and NEIL, J.D., ed. The physiology of reproduction. New York Raven Press, 1994. p. 629-723.
- GWAZDAUSKAS, F.C. *et al.* Impact of Follicular Aspiration on Folliculogenesis as Influenced by Dietary Energy and Stage of Lactation Symposium. Folliculogenesis in the bovine ovary. Impact of follicular aspiration on folliculogenesis as influenced by dietary and stage of lactation. *Err*: Journal of Dairy Science Vol. 83 (2000); p. 1625-1634.
- HARRISON, R.O. *et al.* Increased milk production versus reproductive and energy status of high producing dairy cows. *Err*: Journal of Dairy Science Vol. 73 (1990); p. 2749-2758.
- HENAO, G. *et al.* Actividad ovárica durante el postparto temprano de vacas Cebú en amamantamiento. *Err*: Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias Vol. 14 N°1 (2001); En prensa.
- _____.; OLIVERA-ANGEL, M and MALDONADO-ESTRADA, J.G. Follicular dynamics during postpartum anestrus and the first estrous cycle in suckled or non suckled Brahman (*Bos indicus*) cows. *Err*: Animal Reproduction Science. Vol. 63 (Nov. 2000); p.127-136.
- HENAO, G. y TRUJILLO, L.E. Dinámica folicular y función lútea durante la preñez temprana de una vaca Cebú. (2000a). Medellín : Los Autores, s.f.
- _____ y _____. Establecimiento y desarrollo de la dominancia folicular bovina. *Err*: Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias. Vol. 13, No. 2 (2000b); p. 108-120.
- _____.; _____ y MALDONADO, J.G. Liberación de gonadotropinas hipofisarias y factores que la afectan durante el postparto bovino. *Err*: Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias. Vol. 13, N0 1 (2000); p. 46-57.
- _____.; _____ y VÁSQUEZ, J.F. Cambios en la dinámica folicular en vacas Cebú anéstricas sometidas a supresión temporal de la lactancia. *Err*: Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias. Vol. 13 N°2 (2000); p. 121-129.
- HOUSEKNECHT, K. *et al.* The biology of leptin: a review. *Err*: Journal of Animal Science. Vol. 76 (1998); p. 1405-1420.
- KAMIMURA, S. *et al.* Turnover of dominant follicles prior to first ovulation and subsequent fertility in postpartum dairy cows. *Err*: Reproduction in Domestic Animals. Vol. 28 (1992); p.85-90.
- KARSCH, F.J. *et al.* Gonadotropin-releasing hormone requirements for ovulation. *Err*: Biology of Reproduction. Vol. 56 (1997); p.303-309.
- LAMMOGLIA, M.A. *et al.* Effects of dietary fat and season on steroid hormonal profiles before parturition and on hormonal, cholesterol, triglycerides, follicular patterns, and postpartum reproduction in Brahman

cows. *En: Journal of Animal Science.* Vol. 74 (1996); p. 2253-2262.

LAMOTHE-ZAVALA, C.; FREDRICSSON, G. and KINDAL, H. Reproductive performance of Zebu cattle in Mexico. Part 1: Sexual behavior and seasonal influence on estrous cyclicity. *En: Theriogenology.* Vol. 36 (1991); p.887-896.

LISHMAN, A.W. and INSKEEP, E.K. Deficiencies in luteal function during re-initiation of cyclic breeding activity in beef cows and heifers. *En: South African Journal of Animal Science.* Vol. 21, N° 2 (1991); p. 59-76.

LUCY, M.C. *et al.* Energy Balance and size and number of ovarian follicles detected by ultrasonography in early postpartum dairy cows. *En: Journal of Dairy Science.* Vol. 74 (1991) p. 473-482.

MONCADA ANGEL, H. Aborto bovino de origen metabólico. *En: CURSO DE ACTUALIZACIÓN EN REPRODUCCIÓN* (1: 2000: Medellín). Memorias Primer Curso de Actualización en Reproducción Medellín: Politécnico Colombiano Jaime Isaza Cadavid, 2000; 18p.

_____. El clima, la nutrición y la reproducción de bovinos en regiones cálidas colombianas. *En: SEMINARIO INTERNACIONAL MANEJO DE LA REPRODUCCIÓN BOVINA EN CONDICIONES TROPICALES* (1994: Cartagena). Seminario Internacional Manejo de la Reproducción Bovina en Condiciones Tropicales. Cartagena: CIPEC-CEGA, 994. p. 11-9

MURPHY, M.G.; Boland, M.P and Roche; J.F. Pattern of follicular growth and resumption of

LUCY, M.C. *et al.* Factors that affect ovarian follicular dynamics in cattle. *En: Journal of Animal Science.* Vol. 70 (1992); p. 3615-3626.

_____. Ovarian follicular population in lactating dairy cows treated with recombinant bovine somatotropin (somatotribone) or saline and fed diets differing in fat content and energy. *En: Journal of Dairy Science.* Vol. 76 (1993); p. 1014-1027.

McGEE, E.A. and HSUEH, A.J.W. Initial and cyclic recruitment of ovarian follicles. *En: Endocrine Review.* Vol. 21, No 2 (2000); p. 200-214.

MEZZADRA, C. *et al.* Pubertal traits and seasonal variation of the sexual activity in Brahman, Hereford and crossbred heifers. *En: Theriogenology* Vol. 40 (1993); p.987-996.

ovarian activity in post-partum beef suckled cows. *En: Journal of Reproduction and Fertility.* Vol. 90 (1990); p. 523-533.

NEBEL, R.L and McGILLIARD, M.L. Interaction of high milk yield and reproductive performance in dairy cows. *EN: Journal of Dairy Science.* Vol.76 (1993), p.3257-3268.

NETT, T.M. Function of the hypothalamic-hypophysial axis during the post-partum period in ewes and cows. *En: Journal of Reproduction and Fertility.* Vol. 34, Suppl. (1987); p. 201-213.

PEREA, F. *et al.* Evaluación ultraso-nográfica de la dinámica folicular en vacas y en novillas mestizas. *En: Revista Científica FCV-LUZ.* Vol. 8, No. 1 (1998); p.14-24.

PETERS, A.R. Reproductive activity of the cow in the post-partum period: Length of the post-partum acyclic period. *Err: British Veterinary Journal*. Vol. 140 (1984); p. 76-84

PRATT, B.R. et al. Induced corpora lutea in the postpartum beef cow. I. Comparison of gonadotropin releasing hormone and human chorionic gonadotropin and effects of progesterone and estrogen. *Err: Journal of Animal Science*. Vol. 54 (1982); p. 822-831.

RAMSAY, T.G. Porcine leptin alters insulin inhibition of lipolysis in porcine adipocytes in vitro. *Err: Journal of Animal Science*. Vol. 79 (2001); p. 653-657.

REXROAD, C.E. and CASIDA, L.E. Ovarian follicular development in cows, sows and ewes in different stages of pregnancy as affected by number of corpora lutea in the same ovary. *Err: Journal of Animal Science*. Vol. 41, No. 4 (1975); p. 1090-1097.

SCHILLO, K.K. Effect of dietary energy on control of luteinizing hormone secretion in cattle and sheep. *Err: Journal of Animal Science*. Vol. 70 (1992), p. 1271-1282.

SENATORE, E.M; BUTLER, W.R. and Oltenacu, P.A. Relationship between energy balance and post-partum ovarian activity and fertility in first lactation dairy cows. *Err: Animal Science*. Vol. 62 (1996); p. 17-23.

SHORT, R.E. *et al.* Physiological mechanisms controlling anestrus and infertility in postpartum beef cattle. *Err: Journal of Animal Science*. Vol. 68 (1990); p. 799-816.

SPICER, L.J.; TUCKER, W.B. and ADAMS, G.D. Insulin-like growth factor-I in dairy cows: Relationship between energy balance, body condition, ovarian activity, and estrus behavior.

RHODES, F.M; De ATH, G and ENTWISTLE, K.W. Animal and temporal effects on ovarian follicular dynamics in Brahman heifers. *Err: Animal Reproduction Science*. Vol. 38 (1995); p. 265-277.

ROMO, G.A. *et al.* Abomasal infusion of *cis* or *trans* fatty acid isomers and energy metabolism of lacting dairy cows. *Err: Journal of Dairy Science*. Vol. 79 (1996); p.2005-2015.

ROSE, M.T. et a. Effect of growth hormone-releasing factor on response to insulin of cows during the early and late lactation. *Err: Journal of Dairy Science*. Vol. 79 (1996); p. 1734-1745.

Err: Journal of Dairy Science. Vol. 73 (1990); p. 929-937.

STAGG, K. *et al.* Follicular development in long-term anestrous suckled beef cows fed two levels of energy postpartum. *Err: Animal Reproduction Science*. Vol. 38 (1995); p. 49-61

STAPLES, G.R.; BURKE, J.M. and THATCHER, W.W. Influence of supplemental fats on reproductive tissue and performance of lacting cows. *Err: Journal of Animal Science*, Vol. 81 (1998); p. 856-871.

THATCHER, W.W. *et al.* Control and management of ovarian follicles in cattle to optimize fertility. *Err: Reproduction Fertility and Development*. Vol. 8 (1996); p. 203-217.

TORIBIO, R.E. *et al.* Effects of calf removal at parturition on postpartum ovarian activity in zebu (*Bos indicus*) cows in the humid tropics. *Err. Acta Veterinaria Scandinava* Vol. 36, No.3 (1995); p. 343-352.

VILLA-GODOY, A. *et al.* Association between energy balance and luteal function in lactating dairy cows. *Err. Journal of Dairy Science*. Vol. 71 (1988); p.1063-1072.

VIZCARRA, A.J. *et al.* Effect of gonadotropin-releasing hormone (GnRH) pulse frequency on serum and pituitary concentrations of luteinizing hormone and follicle-stimulating hormone, GnRH receptors, and messenger ribonucleic acid for gonadotropin subunits in cows. *Err. Endocrinology*. Vol. 138, No. 2 (1997); p. 594-601.

WEBB, R. *et al.* Factors affecting folliculogenesis in ruminants. *Err. Animal Science*. Vol. 68 (1999); p. 257-28

WILLIAMS, G.L. Suckling as a regulator of postpartum rebreeding in cattle: a review. *Err. Journal of Animal Science*. Vol. 68 (1990); p. 831-852.

_____ and GRIFFITH, M.K. Sensory and behavioral control of gonadotrophin secretion during suckling-mediated anovulation in cows. *Err. Journal of Reproduction and Fertility*. Vol. 49. Suppl. (1995); p.463-475

ZAHNG, Y. *et al.* Positional cloning of the mouse obese gene and its human homologue. *Err. Nature*. Vol. 372 (1994); p. 425-432.

Aprobado para su publicación:
Octubre 4 de 2001