



Neuroendocrinologia de la reproduccion en el caprino

Philippe Chemineau, J.A. Delgadillo

► To cite this version:

Philippe Chemineau, J.A. Delgadillo. Neuroendocrinologia de la reproduccion en el caprino. Revista Cientifica- Universidad Del Zulia Facultad de Ciencias Veterinarias Division de Investigacion, 1994, 1 (2), pp.85-101. hal-02706435

HAL Id: hal-02706435

<https://hal.inrae.fr/hal-02706435>

Submitted on 1 Jun 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

NEUROENDOCRINOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN EN EL CAPRINO

Reproductive neuroendocrinology in goats

P. Chemineau*
J. A. Delgadillo**

* I.N.R.A. Physiologie de la Reproduction,
France

** Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro
Torreón, Coahuila, México.

RESUMEN

La actividad hipotalámica dirige la descarga episódica de las gonadotropinas en la circulación periférica. Los pulsos de LH secretados por la hipófisis y definidos con su frecuencia y amplitud, estimulan la descarga de testosterona por los testículos en el macho y del estradiol y progesterona por los ovarios en la hembra. La FSH parece ser secretada más continuamente, en una forma no episódica. En la cabra, la modulación de la retroalimentación negativa y positiva de la progesterona y del estradiol sobre el eje hipotálamo-hipofisiario desempeña un papel clave en la regulación de los diferentes eventos del ciclo estrual. En la cabra, la impresión de progesterona no es necesaria para la inducción del comportamiento estrual por el estradiol. En ambos sexos, la estacionalidad de la actividad neuroendocrina es responsable de las grandes variaciones estacionales en la actividad sexual. El incremento del efecto de la retroalimentación negativa del estradiol sobre el eje hipotálamo-hipofisiario es responsable por la baja actividad gonadotrópica durante el anestrus. Este efecto es mediado por el fotoperíodo, el cual actúa sobre el sistema nervioso central a través de la modificación de la duración de la secreción nocturna de la melatonina. La presencia del macho causa un inmediato aumento de la frecuencia de pulsos de LH.

Palabras claves: Cabras, neuroendocrinología reproductiva, estacionalidad, fotoperíodo, efecto macho.

ABSTRACT

Hypothalamic activity commands the episodic discharge of gonadotropins in the peripheral circulation. Pulses of LH, secreted by the pituitary and defined with their frequency and amplitude, stimulate the release of testosterone by the testis in the male and of estradiol and progesterone by the ovary in the female. FSH appears to be secreted more continuously in a non episodic

manner. In the she goat, modulation of the negative and positive feed-back of progesterone and estradiol on the hypothalamo-pituitary axis plays a key role in the regulation of the different events of the oestrous cycle. In the she goat progesterone priming is not necessary for the induction of estrous behaviour by estradiol. In both sexes, seasonality of neuroendocrine activity is responsible for the large seasonal variations in sexual activity. Enhancement of the negative feed-back of estradiol on the hypothalamo-pituitary axis is responsible for the low gonadotropin activity during anestrus. This effect is mediated by the photoperiod which acts on the central nervous system by the modification of the duration of night-time melatonin secretion. Presence of males causes an immediate increase in the frequency of LH pulses.

Key words: Goats, reproductive neuroendocrinology, seasonality, photoperiod, male effect.

INTRODUCCIÓN

En los dos sexos, el sistema nervioso central, por medio de la LH-RH (LH-Releasing Hormone), estimula la hipófisis anterior que, a su vez, secreta las hormonas gonadotropinas LH (Luteinizing Hormone) y FSH (Follicle Stimulating Hormone), las cuales son directamente responsables de la estimulación de las gónadas (testículos en el macho, ovarios en la hembra). Estas últimas son el lugar de síntesis y secreción de las hormonas esteroides que poseen múltiples funciones. Los esteroides son principalmente responsables de la espermatogénesis y de la folículo-genesis, de la aparición del comportamiento sexual y del desarrollo de los caracteres sexuales secundarios. También ejercen una retroacción negativa o positiva sobre el eje hipotálamo-hipofisiario, impidiendo un "desbloqueo" del sistema (Figura 1). Los equilibrios y las relaciones que existen entre estas diferentes hormonas, condicionan el desarrollo temporal de la actividad sexual de los machos (espermatogénesis y comportamiento sexual) y de las hembras (ciclos estruales y ováricos).

Recibido: 10 / 10 / 93 Aceptado: 15 / 11 / 93

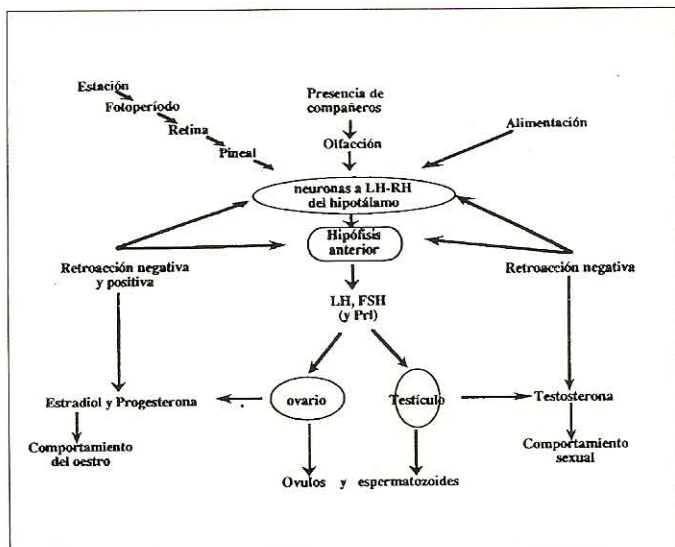


FIGURA 1. REPRESENTACIÓN ESQUEMÁTICA DE LAS RELACIONES ENTRE LOS FACTORES DEL MEDIO AMBIENTE, EL SISTEMA NERVIOSO CENTRAL, LA HIPÓFISIS Y LAS GONADAS EN LA ESPECIE CAPRINA

Existen factores capaces de modificar este equilibrio: el fotoperíodo que por la vía sensorial ocular modula la intensidad de la actividad sexual, la presencia de parejas sexuales a través de la vía sensorial olfativa y el nivel alimentario, el cual no será tratado en este artículo pero que tiene una gran importancia.

La totalidad de estos mecanismos es conocida en diferentes especies de mamíferos domésticos, particularmente en los ovinos. Describiremos estos fenómenos que son conocidos en la especie caprina, pero también, destacaremos las particularidades de esta especie cuando existen.

I. ACTIVIDAD NEUROENDOCRINA DEL MACHO

En el macho cabrío, la actividad espermatogénica (=totalidad de los procesos que conducen a la fabricación de los espermatozoides) depende de la LH y FSH. Estas hormonas inducen la diferenciación y la multiplicación de las células germinales, así como la síntesis y la secreción de la testosterona por las células de Leydig del testículo. La testosterona participa en el mantenimiento de la espermatogénesis y también induce el comportamiento sexual y ejerce una retroacción sobre la secreción de las gonadotropinas.

El papel de la prolactina en la reproducción es menos claro. Sin embargo, puede ser considerado como un buen indicador de la percepción de la duración del día.

1. Secreción de LH, FSH, testosterona y prolactina

La LH no es liberada de manera continua por la hipófisis. Esta hormona es secretada de manera pulsátil, es decir, períodos breves de secreción, provocados por la actividad de las neuronas

de LH-RH del hipotálamo, se alternan con períodos de reposo en los que se registra un nivel basal [22]. Los pulsos se caracterizan por su amplitud, que está ligada a la cantidad de LH liberada en la circulación general (Figura 2). Después del fin de esta liberación, su decrecimiento progresivo en la sangre representa el tiempo necesario para la desaparición de la hormona en la circulación sanguínea (aproximadamente diez minutos). El estudio de la secreción rápida de LH en diferentes razas (Alpinas Criollas) y diferentes situaciones fisiológicas (estación o contra estación sexual), parece indicar que la frecuencia de descarga de los pulsos (número de pulsos en un cierto tiempo) es, tan importante como su amplitud [11, 22].

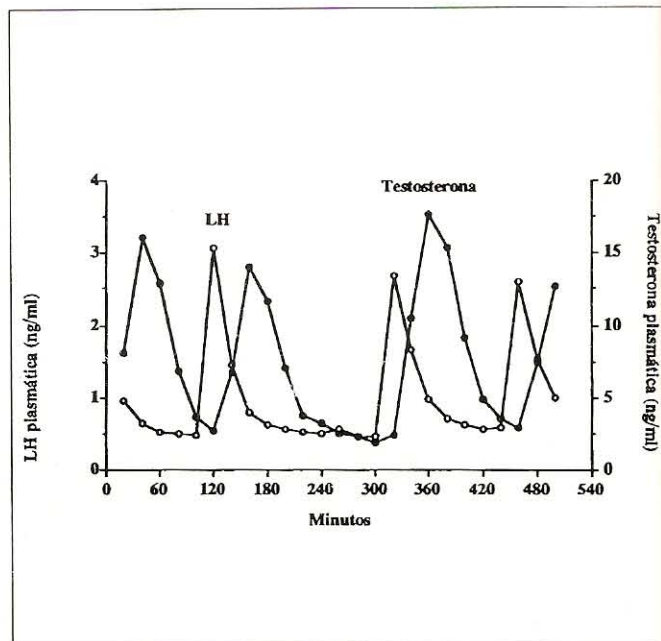


FIGURA 2. VARIACIONES RÁPIDAS DE LA LH Y DE LA TESTOSTERONA PLASMÁTICAS, EN UN MACHO CABRÍO CRIOLLO MUESTREADO CADA 20 MINUTOS.

Estos cambios bruscos de la concentración plasmática de LH provocan una estimulación rápida de las células de Leydig del testículo, las cuales responden liberando la testosterona en la sangre (Figura 2). Cada pulso de LH es, seguido de un pulso de testosterona, cuya amplitud varía según la situación fisiológica del macho. La velocidad de desaparición de la testosterona en la sangre es más lenta que la de la LH. Cuando la frecuencia no es muy elevada, la testosterona vuelve a su nivel basal entre dos pulsos.

La FSH es secretada de una manera más compleja que la LH. Aunque sea posible identificar algunos pulsos en una serie cronológica, la FSH es secretada de manera más continua que pulsátil [22].

2. Variaciones estacionales de la actividad neuroendocrina

En las razas estacionales, la alternancia entre períodos de actividad e inactividad sexual es de origen central. Los cambios

de la actividad gonadotrópica son responsables de la baja actividad en primavera y verano y de la intensa actividad en otoño e invierno.

En el macho cabrío alpino (Figura 3), de enero a mayo, el nivel basal (0,3 ng/ml de plasma), la frecuencia de los pulsos (alrededor de 1 en 8 horas), la amplitud de estos (menos de 0,2 ng/ml) y, como consecuencia, la concentración media de LH (0,4 ng/ml de plasma), son bajas. En junio y julio, la amplitud aumenta progresivamente para alcanzar 1,0 ng/ml en agosto. Después,

en septiembre, la frecuencia de los pulsos aumenta bruscamente (3,5 pulsos en 8 horas), mientras que su amplitud disminuye probablemente debido a la existencia de una correlación negativa entre frecuencia y amplitud y a los altos niveles de testosterona (4 ng/ml de plasma en agosto, 13 ng/ml en septiembre). Después de los niveles altos de LH y testosterona en agosto y septiembre, una disminución progresiva se mantiene hasta enero; después el ciclo anual empieza nuevamente [11].

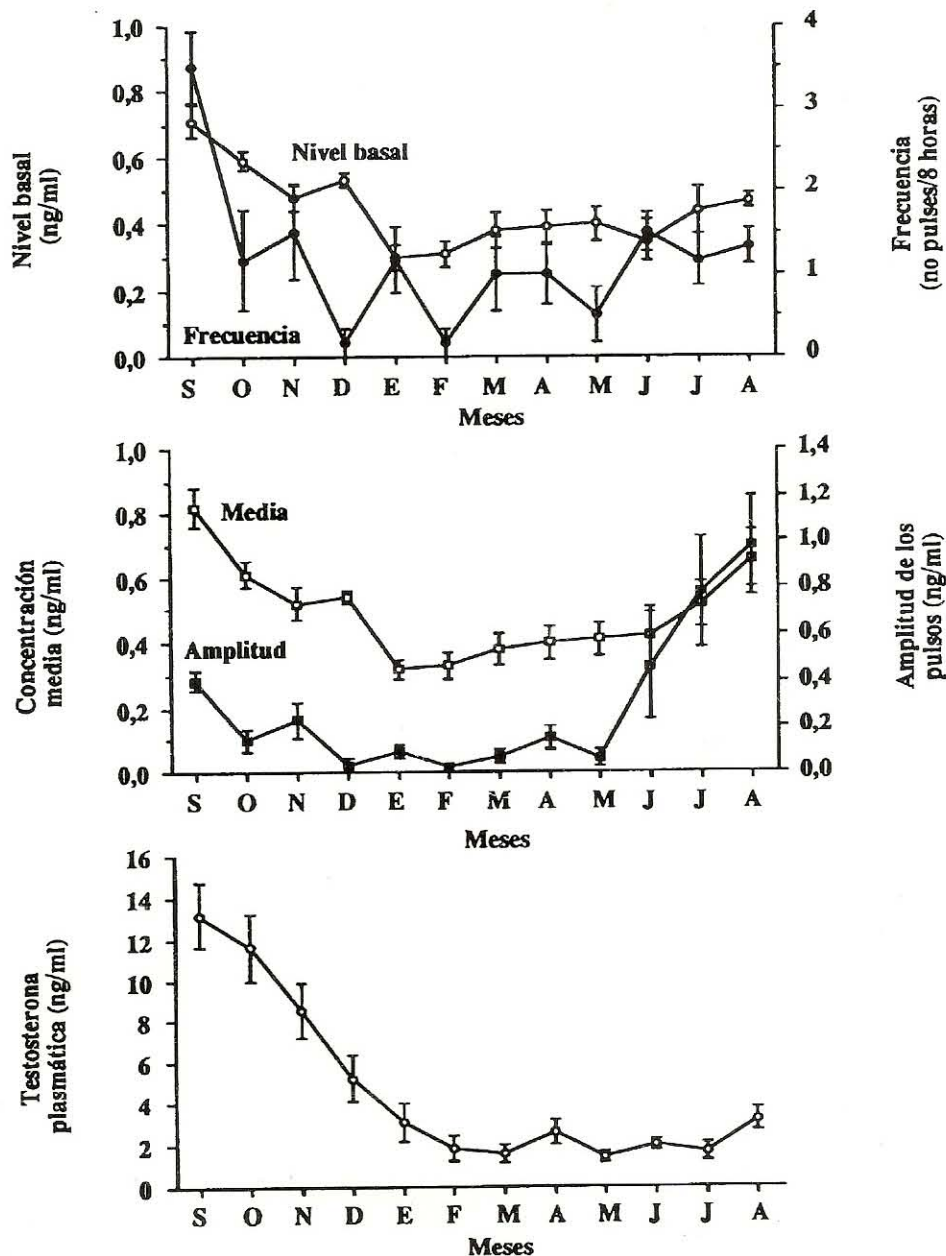


FIGURA 3. NIVEL BASAL, FRECUENCIA (ARRIBA), AMPLITUD DE LOS PULSOS Y CONCENTRACIÓN MEDIA (EN MEDIO) DE LH Y TESTOSTERONA PLASMÁTICA (ABAJO) EN 6 MACHOS CABRÍOS ALPINOS; $M \pm SEM$ (11).

Como lo indican las concentraciones plasmáticas de testosterona, medidas una vez a la semana durante dos años en los

mismos animales, estas variaciones son muy repetibles de un año al otro (Figura 4) [11].

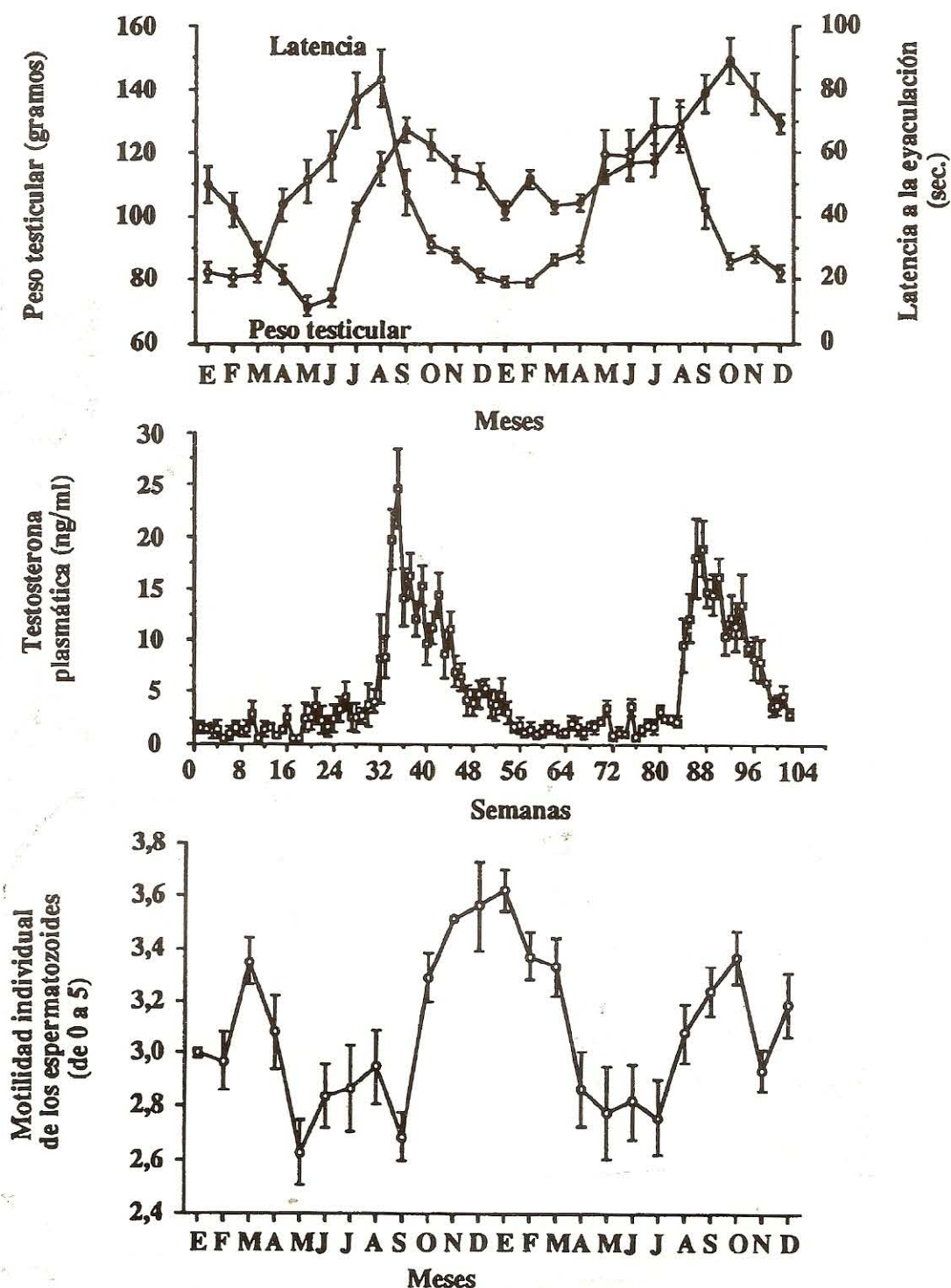


FIGURA 4. PESO TESTICULAR Y COMPORTAMIENTO SEXUAL, MEDIDO POR LA LATENCIA A LA EYACULACIÓN (ARRIBA), TESTOSTERONA PLASMÁTICA (EN MEDIO) Y MOTILIDAD DE LOS ESPERMATOZOIDES (ABAJO), EN 6 MACHOS CABRÍOS ALPINOS; M $\pm$ SEM (11).

En el macho enano americano, la FSH es elevada en la primavera [22]. En otra raza, la concentración media de FSH es baja la mayoría del año, pero presenta un pico al final de julio, cuando la LH es la más elevada [19].

Un paralelismo muy estrecho entre los niveles endócrinos, los cambios del peso testicular (reflejo de la actividad espermatogénica) y el comportamiento sexual, muestran que es ciertamente la actividad neuroendocrinológica la que provoca las variaciones estacionales de la actividad sexual en el macho cabrío. El aumento de la actividad de la LH (amplitud en junio-julio; frecuencia en septiembre) ocasiona el inicio del crecimiento testicular (julio-agosto), la liberación de testosterona (septiembre) que estimula el comportamiento sexual (disminución de la latencia de la eyaculación) y la calidad del espermatozoide (septiembre-octubre; Figura 4).

La estación desencadena también cambios importantes en la prolactina plasmática; los niveles son elevados en primavera y verano y bajos en otoño e invierno (Figura 5) [3,11].

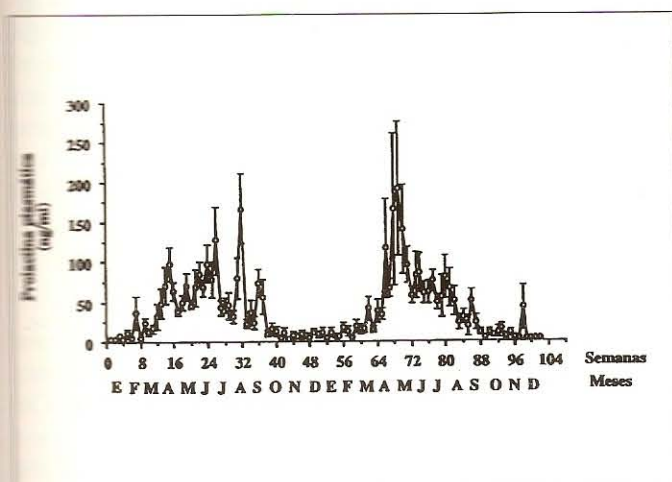


FIGURA 5. PROLACTINA PLASMÁTICA EN 6 MACHOS CABRÍOS ALPINOS; M $\pm$ SEM (11).

3. Control fotoperiódico de la actividad neuroendocrina.

En las razas estacionales de climas templados, la duración del día (fotoperíodo) y sus variaciones determinan los cambios estacionales de la actividad neuroendocrina. La percepción de la duración del día se hace por la retina que transmite, por vía nerviosa, la información a la glándula pineal (o epífisis). Esta última sintetiza y secreta la melatonina en la circulación general, únicamente durante la oscuridad. La duración diaria de la secreción está directamente ligada a la duración de la noche. En el macho cabrío Alpino, a la latitud de 45° Norte, en diciembre, la duración de secreción de melatonina es larga (8 horas de luz, 16 horas de melatonina). En cambio, en junio, la duración de secreción de melatonina es corta (15 horas de luz, 8,7 horas de melatonina; Figura 6) [11].

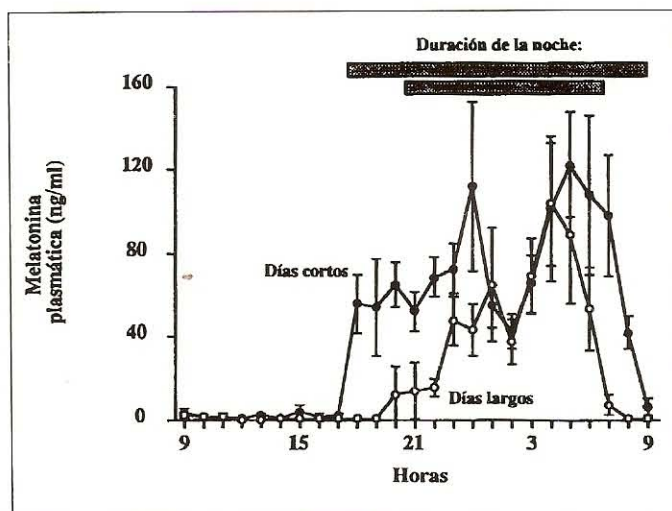


FIGURA 6. MELATONINA PLASMÁTICA EN 6 MACHOS CABRÍOS ALPINOS, EN DICIEMBRE (DÍAS CORTOS) Y EN JUNIO (DÍAS LARGOS); M $\pm$ SEM (11).

Por intermedio de la duración de la secreción, los animales interpretan la duración del día y responden a las variaciones fotoperiódicas. Los machos Alpinos, criados en un medio que utiliza la alternancia de dos meses de días largos (16 horas de luz diarias) y dos meses de días cortos (8 horas de luz diarias), modifican su actividad testicular bajo la influencia del fotoperíodo. Los días cortos estimulan la actividad pulsátil de la LH y los días largos la inhiben. Bajo el control de estos cambios, el peso testicular y su actividad endocrina (secreción de testosterona) presentan alternancias de altos y bajos niveles. La testosterona empieza a elevarse desde la cuarta semana después de los días cortos y disminuye durante la segunda semana después de los días largos (Figura 7) [11].

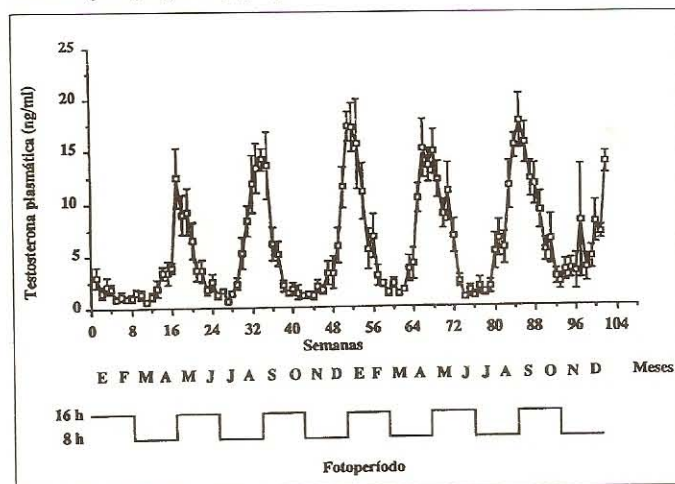


FIGURA 7. TESTOSTERONA PLASMÁTICA DE 6 MACHOS CABRÍOS ALPINOS SOMETIDOS A UNA ALTERNANCIA DE 2 MESES DE DÍAS LARGOS (16 HORAS DE LUZ DIARIAS) Y 2 MESES DE DÍAS CORTOS (8 HORAS DE LUZ DIARIAS); M $\pm$ SEM (11).

Las variaciones fotoperiódicas provocan también la secreción de prolactina. De una a dos semanas después del inicio de los días largos, los niveles de prolactina se elevan, y después se mantienen a un nivel alto durante ellos. Por el contrario, de una a dos semanas después del inicio de los días cortos, la prolactina disminuye y se mantiene baja durante ellos [11].

II. ACTIVIDAD NEUROENDOCRINA EN LA HEMBRA.

Contrariamente al macho que presenta una actividad espermato-genética continua, la cabra no gestante manifiesta ciclos estruales y ovulatorios que se suceden a intervalos más o menos regulares. Múltiples cambios neuroendocrinos están asociados con esta ciclicidad. En razas estacionales, la ciclicidad no es permanente durante el año, definiendo así una estación de anestro y una estación de actividad. La actividad neuroendocrina durante el anestro es, evidentemente, muy diferente de la observada durante la estación sexual.

1. Acontecimientos endocrinos asociados al ciclo sexual.

Cuando ocurre un ciclo estrual normal (de duración aproximada 21 días) se asocia generalmente con una (o unas) ovulación(es) que se produce(n) de 30 a 36 horas después del inicio del estro [13]. El cuerpo lúteo formado después de la luteinización del folículo es activo (secreta la progesterona), durante la fase luteal (de duración 16 días en promedio). Después, se produce la luteólisis (destrucción del cuerpo lúteo) y se inicia un nuevo ciclo.

Diferentes cambios hormonales están asociados con los acontecimientos previamente descritos. La LH, durante la fase luteal del ciclo, es liberada, como en el macho, bajo la forma de descargas pulsátiles: su frecuencia está correlacionada negativamente ($r=-0,97$) con el nivel de progesterona plasmática de origen luteal [24]. La amplitud de estos pulsos es limitada (no más de 1,0 ng/ml). La progesterona desempeña un papel esencial de retroacción negativa en la regulación de la LH durante el ciclo. Sin embargo, debe encontrarse en cantidades circulantes suficientes para ejercer un retrocontrol eficaz [9,25].

Alrededor de los días 16-17 del ciclo (día 0 = día del estro), las prostaglandinas uterinas, quizás bajo la influencia de la oxitocina ovárica [15], provocan la luteólisis [16]. Inmediatamente después, la brusca disminución de la progesterona provoca un fuerte incremento de la frecuencia de descarga de los pulsos de LH y de su amplitud [20,24]. Este aumento de la actividad gonadotrófica provoca una estimulación del crecimiento de los folículos de diámetro superior a 1,0 mm [1] y de la actividad esteroidea de estos [17]. Los folículos secretan el estradiol 17 β en cantidades crecientes [20]; el nivel plasmático se eleva de 10 a 30 pg/ml en los tres días precedentes al estro (Figura 8) [2,7].

El nivel creciente y elevado de estradiol 17 β dispara el comportamiento de estro. Es necesario observar que la cabra, al contrario de la oveja, no necesita una impregnación previa con la progesterona para que el estradiol sea capaz de inducir el

comportamiento del estro; el estradiol sólo es suficiente [26]. Esta reciente observación explica que, al contrario de la oveja, la estación sexual de las cabras empieza muchas veces con un comportamiento de estro sin una ovulación silenciosa previa [5]. Explica también que, durante la respuesta al "efecto macho" los estros están asociados a la primera y segunda ovulación inducida [5], lo que no se observa en la oveja [18].

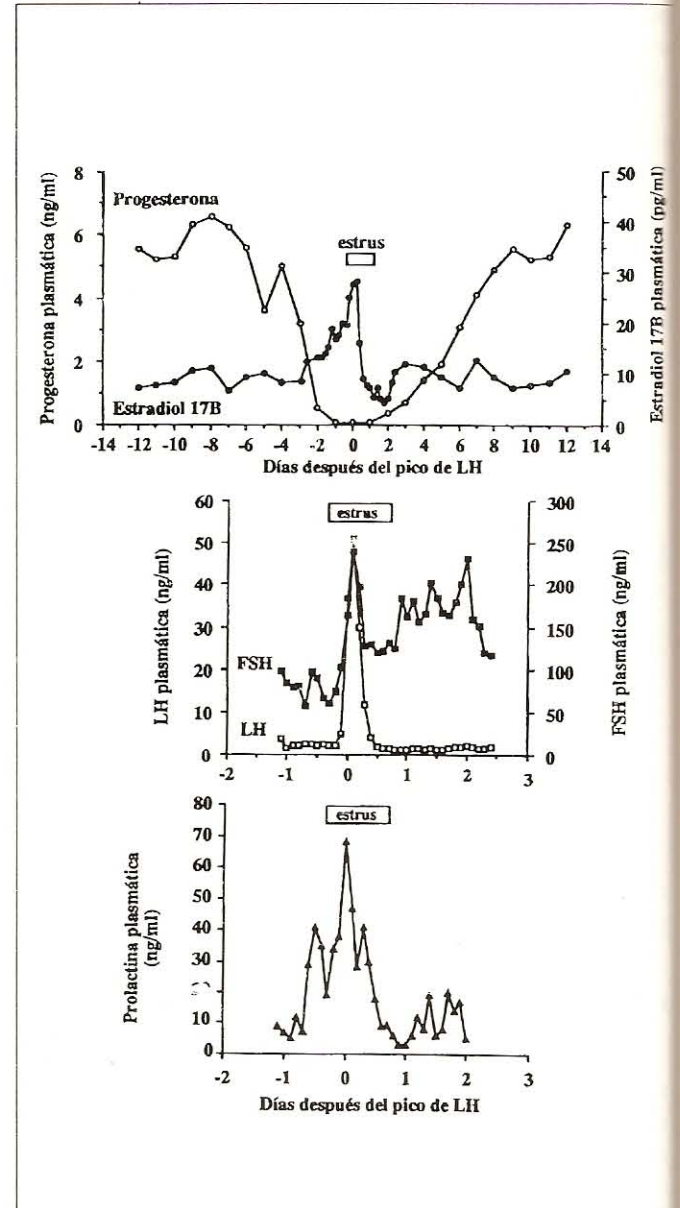


FIGURA 8. ACONTECIMIENTOS ENDÓCRINOS ASOCIADOS AL DESARROLLO DEL CICLO ESTRAL EN LA CABRA ALPINA. LA GRÁFICA DE ARRIBA REPRESENTA LAS VARIACIONES DE ESTRADIOL 17 β Y DE PROGESTERONA, LA DEL MEDIO LAS DE LH Y FSH, LA DE ABAJO LAS DE PROLACTINA; LA ESCALA DE TIEMPO EMPIEZA AL MÁXIMO DE CONCENTRACIÓN DE LH DURANTE EL PICO PREOVULATORIO (4 HEMBRAS) (7)

Durante el ciclo, la elevación del estradiol 17β en la circulación general induce también, por retroacción positiva [12], una fuerte descarga de LH por la hipófisis: es el pico preovulatorio (Figura 8), que dura de 8 a 10 horas con un nivel que rebasa 50 ng/ml de plasma [7,20,23, 24]. El pico máximo se produce 3 horas después del máximo de estradiol 17β y 10 a 15 horas después del inicio del estro [7, 13, 20]. La FSH es liberada al mismo tiempo que LH y con la misma duración (Figura 8) [2,7]. Un segundo pico de FSH, de duración más larga que el primero, es observado [7] a los [2], 48 horas después del primero.

La prolactina sigue también cambios importantes: un primer pico es observado dentro de las 24 horas que preceden el estro, luego una fuerte descarga se produce al mismo tiempo que el pico preovulatorio de LH [7, 14].

La descarga preovulatoria de gonadotropinas provoca la luteinización inmediata del folículo y termina la secreción del estradiol. En las 12 horas que siguen al pico de LH, el nivel plasmático de estradiol ha vuelto a 8 pg/ml, que es su nivel basal [7]. Los mecanismos de transformación de las células foliculares, conducen entonces a la ovulación que se produce alrededor de 20 horas después del pico preovulatorio de LH [13]. El folículo se transforma entonces en un cuerpo lúteo y empieza a secretar la progesterona, al menos parcialmente, bajo la influencia de la LH que tiene una actividad pulsátil elevada (4 a 7 pulsos en 8 horas) hasta el día 7 del ciclo cuando la frecuencia se estabiliza alrededor de 1,5 pulsos en 8 horas [24]. En la mitad de la fase luteal, un nuevo ciclo empieza.

Los acontecimientos endocrinos que han sido reportados son descritos durante estros naturales o que siguen a una luteólisis inducida por prostaglandinas. Sin embargo, en el caso de una inducción del estro y de la ovulación por un tratamiento hormonal que utiliza una sustancia gonadostimulante (PMSG), el conjunto de elementos de la secuencia se presentan con algunas diferencias. La estimulación folicular es inmediata después de la inyección de PMSG, puesto que los niveles máximos, en general más elevados, son alcanzados 18 horas después de la inyección. El pico preovulatorio es más tardío (23 horas más entre el máximo de estradiol 17β y el máximo de LH) y no existe el segundo pico de FSH 48 horas después del primero [7]. Por otra parte, aunque el pico preovulatorio ocurre más tarde después del máximo de estradiol 17β , la descarga preovulatoria se produce más pronto después del inicio del celo (5,6 vs 15,7 horas) y el intervalo pico de LH-ovulación es ligeramente más largo (4 horas más) [13].

2. Actividad neuroendocrina durante el anestro.

En las razas estacionales, la estación de anestro y de anovulación se caracterizan por una ausencia casi completa de ciclos. Se observa también una baja frecuencia de descargas de pulsos de LH (menos de 2 pulsos en 6 horas al inicio de agosto) a la vez que no hay progesterona endógena. La frecuencia y la

amplitud de los pulsos aumentan cuando se acerca la estación sexual (más de 3 pulsos en 6 horas a la mitad de septiembre) [8].

La baja actividad de LH durante el anestro es debida a la retroacción negativa fuerte del estradiol 17β sobre el eje hipotálamo-hipofisiario. La presencia de un implante de estradiol en la cabra castrada provoca, durante la estación de anestro pero no durante la estación sexual, una fuerte disminución de la frecuencia de los pulsos de LH (de 9 a 4 pulsos en 6 horas; Figura 9) [8, 25].

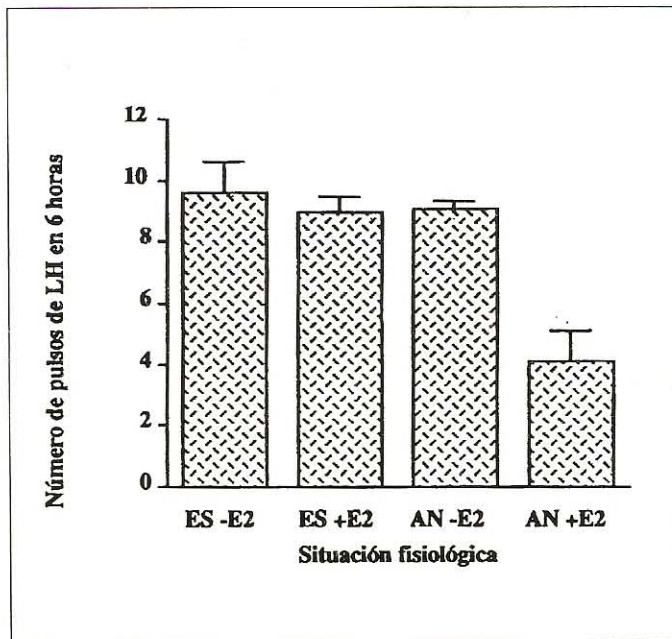


FIGURA 9. NÚMERO DE PULSOS DE LH EN 6 HORAS, EN CABRAS CASTRADAS DE RAZA SAANEN, DURANTE LA ESTACIÓN SEXUAL (ES) O DURANTE EL ANESTRO (AN) Y CON (+E2) O SIN (-E2) UN IMPLANTE SUB-CÚTANEO DE ESTRADIOL; 4 CABRAS POR GRUPO; M ± SEM (9)

Este aumento estacional de la retroacción negativa del estradiol, de la misma manera que en el macho cabrío, se encuentra bajo el control del fotoperíodo [21], por vía de la melatonina [8].

3. Efectos de la presencia de parejas sexuales (macho - hembra).

Durante el anestro, el contacto de las hembras con un macho, después de algunas semanas de aislamiento, provoca un aumento brusco de la frecuencia y de la amplitud de los pulsos de LH. Es el primer acontecimiento que conducirá, si la hembra no está en un estado de anestro demasiado profundo, a una ovulación en respuesta al "efecto macho".

Este aumento de la pulsatilidad se produce dentro de los minutos que siguen la introducción del macho. Antes de ella, se observaron 0,3 pulsos por hembra en 3 horas con una amplitud media de 0.5 ng/ml de plasma. Durante las 3 horas que siguen a la introducción del macho, 2.2 pulsos de una amplitud media

de 1.2 ng/ml son registrados [10]. Un ejemplo que ilustra este fenómeno en la cabra Saanen se representa en la Figura 10. En la cabra Criolla de Guadalupe, 80% de las hembras responden dentro de los 80 minutos que siguen a la introducción del macho cabrío, presentando un pulso de LH con una amplitud media de 1.7 ng/ml [8]. Este aumento de la actividad hipofisiaria estimula el crecimiento folicular y provoca la aparición de un pico preovulatorio de LH que va a inducir la ovulación (en la cabra Criolla 53 horas después de la introducción del macho [4]).

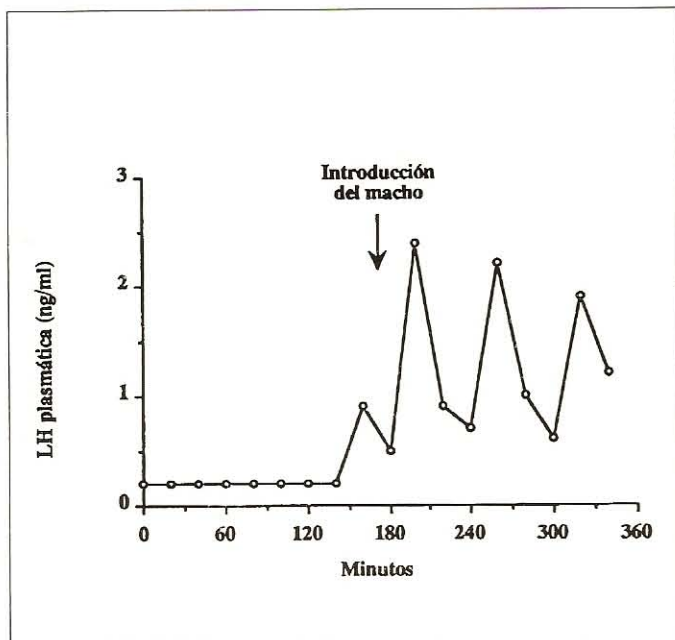


FIGURA 10. INCREMENTO DE LA FRECUENCIA DE LOS PULSOS DE LH DESPUÉS DEL CONTACTO DEL MACHO EN UNA CABRA SAANEN (8).

En las condiciones normales, la percepción del macho se hace por la vía olfativa, sin que el olor característico del macho sea responsable del efecto (Chemineau y Cohen-Tannoudji, no publicado). La supresión del olfato no modifica, sin embargo, el fuerte incremento de la frecuencia de pulsos de LH después de la introducción del macho [8], lo que parece indicar que las hembras son capaces de responder a este efecto utilizando alguna otra vía sensitiva.

Si el contacto de las cabras con el macho provoca una respuesta inmediata de la LH, la presencia permanente de machos cabríos vasectomizados, comparado con hembras permanentemente aisladas del macho, provoca un incremento de la duración de la estación sexual anual en la cabra "Feral" australiana (Restall, 1983, no publicado).

CONCLUSIÓN

En los dos sexos el sistema nervioso central, por intermedio de la hipófisis anterior, comanda la actividad sexual. En la

cabra, la regulación del ciclo sexual se hace por medio del equilibrio entre las diferentes hormonas secretadas por la hipófisis y las secretadas por el ovario. La retroacción positiva y negativa de los esteroides sobre el eje hipotálamo-hipofisiario desempeñan un papel clave en la regulación del ciclo. Al contrario de la oveja, la cabra no necesita una impregnación por la progesterona para que el comportamiento sexual sea inducido por el estradiol.

Las modificaciones debidas a la estación o a la presencia de parejas sexuales, obran también a nivel del sistema nervioso central. La modulación de la retroacción negativa del estradiol sobre la LH por el fotoperíodo es el mecanismo responsable de la baja actividad neuroendocrina durante el anestro.

AGRADECIMIENTO

Los autores quieren agradecer a Natividad Poulin por su ayuda en la versión española de este texto.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- [1] Akusu, M. O., Osuagwu, A.I.A., Akpokodje, J. U., Egbunike, G.N. Ovarian activities of the West African dwarf goat (*Capra hircus*) during oestrus. *J. Reprod. Fert.*, 78, 459-462. 1986.
- [2] Bono, G., Cairolì, F., Tamanini, C., Abrate L. Progesterone, estrogen, LH, FSH and PRL concentrations in plasma during the estrous cycle in goat. *Reprod. Nutr. Dévelop.* 23 (2A), 217-222. 1983.
- [3] Buttle, H.L. Seasonal variation of prolactin in plasma of male goats. *J. Reprod. Fert.*, 37, 95-99. 1974.
- [4] Chemineau, P. Effects of a progestagen on buck-induced ovarian cycles in the Creole meat goat. *Anim. Reprod. Sci.* 9, 87-94. 1985.
- [5] Chemineau, P. Possibilities for using bucks to stimulate ovarian and oestrous cycles in anovulatory goats-a review. *Livest. Prod. Sci.*, 17, 135-147. 1987.
- [6] Chemineau, P., Daveau, A., Maurice, F., Delgadillo, J. A. Effects of tropical photoperiod on sexual activity of Alpine goats. *Proc. IVth Intern. Conf. on Goats*, March 8-13, Brasilia (Brasil); Abst. 269. 1987.
- [7] Chemineau, P., Gauthier, D., Poirier, J. C., Saumande, J. Plasma levels of LH, FSH, Prolactin, Oestradiol 17b and progesterone during natural and induced oestrus in the dairy goat. *Theriogenology*, 17 [3], 313-323. 1982.
- [8] Chemineau, P., Levy, F., Thimonier, J. Effects of anosmia on LH secretion, ovulation and oestrous behaviour induced

by males in the anovulatory Creole goat. *Anim. Reprod. Sci.*, 10, 125-132. 1986.

[10] Chemineau, P., Martin, G.B., Saumande, J., Normant, E. Seasonal and hormonal control of pulsatile LH secretion in the dairy goat (*Capra hircus*). *J. Reprod. Fert.*, 88,91-98. 1988.

[11] Chemineau, P., Normant, E., Ravault, J. P., Thimonier, J. 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. 1986.

[12] Delgadillo, J.A. Abolition des variations saisonnières de l'activité sexuelle chez le bouc par des traitements photopériodiques. These Doc. Univ. Montpellier, 119 pp. 1990.

[13] Dial, G. D., Wiseman, B.S., Ott, R. S., Smith, A. L., Hixon, J. E. Absence of sexual dimorphism in the goat: induction of luteinizing hormone discharge in the castrated male and female and in the intersex with estradiol benzoate. *Theriogenology*, 23[2], 351-360.. 1985.

[14] González-Stagnaro, C., Pelletier, J., Cognié, Y., Locatelli, A., Baril, G., Corteel, J. M. Descarga preovulatoria de LH y momento de ovulación en cabras lecheras durante el celo natural o inducido por vía hormonal. Proc. 10 th Intern. Congr. Anim. reprod. & A. I., Urbana, Ill. (USA), Vol. II, Comm. Nº 10. 1984.

[15] González-Stagnaro, C., Ravault, J. P., Baril, G., Corteel, J. M. Prolactinemia en la cabra durante el celo natural o inducido en período de anestro estacional. Proc. 10 th Intern. Congr. Anim. Reprod. & A. I., Urbana, Ill. (USA), Vol. II, Comm. Nº 8 1984.

[16] Homeida, A. M. Role of oxytocin during the oestrous cycle of ruminants with particular reference to the goat. *Anim. Breed. Abs.*, 54[4] 263-268. 1986.

[17] Horton, E. W., Polyser, L. N. Uterine luteolytic hormone: a physiological role for Prostaglandin F2a. *Physiological Reviews*, 56, 595-651. 1976.

[18] Kanai, Y., Ishikawa, N. Pulsatile secretion of luteinizing hormone and plasma levels of ovarian steroids during the

estrous cycle in the Shiba goat. *Jpn J. Anim. Reprod.*, 34[2], 105-110. 1988.

[19] Martin, G. B., Oldham, C. M., Cognié, Y., Pearce, D. T. The physiological responses of anovulatory ewes to the introduction of rams. *Livest. Prod. Sci.*, 15, 219-274. 1985.

[20] Miyamoto, A., Umezu, M., Hamano, K., Masaki, J. Seasonal changes in inhibin activity in seminal plasma and serum concentrations of FSH, LH and testosterone in the male goat (*Capra hircus*). *Theriogenology*, 28[1], 67-76. 1987.

[21] Mori, Y., Kano, Y. Changes in plasma concentrations of LH, progesterone and oestradiol in relation to the occurrence of luteolysis, oestrus and time of ovulation in the Shiba goat (*Capra hircus*). *J. Reprod. Fert.*, 72, 223-230. 1984.

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

[23] Muduuli, D. S., Sanford, L. M., Palmer, W. M. Howland, B. E. Secretory patterns and circadian and seasonal changes in luteinizing hormone, follicle stimulating hormone, prolactin and testosterone in the male pygmy goat. *J. Anim. Sci.*, 49[2], 543-553. 1979.

[24] Pelletier, J., González-Stagnaro, C., Baril, G., Corteel, J. M. La décharge préovulatoire de LH induite chez la chevre en période d'anoestrus saisonnier. *C. R. Acad. Sci. Paris*, t. 294, Sér. III, 867-870. 1982.

[25] Sutherland, S.R.D. Progesterone concentration and pulsatile LH secretion during normal oestrous cycles in Angora-cross does. Proc. 4th AAAP Animal Science Congress, Hamilton, New Zealand, Feb 1-6, p.246. 1987.

[26] Sutherland, S.R.D. Effects of oestradiol and progesterone on LH secretion during anoestrus and the breeding season in ovariectomized Angora-cross does. Proc. 4th AAAP Animal Science Congress, Hamilton, New Zealand, Feb 1-6, p.230. 1987.

[27] Sutherland, S.R.D. Progesterone and estrogen requirements for oestrous behaviour in goats and sheep. Proc. 4th AAAP Animal Science Congress, Hamilton, New Zealand, Feb 1-6, p.227. 1987.