



Facultad de Veterinaria
Universidad Zaragoza



Trabajo Fin de Grado en Veterinaria

Pubertad en ovino

Sheep puberty

Autor/es

Mirian Bailos Azcona.

Director/es

Alfonso Abecia Martínez

Facultad de Veterinaria

2018.

ÍNDICE

RESUMEN

SUMMARY

1. JUSTIFICACIÓN Y OBJETIVOS
 2. METODOLOGÍA
 3. INTRODUCCIÓN: FISIOLOGÍA Y ENDOCRINOLOGÍA REPRODUCTIVA
 - 3.1. PUBERTAD EN LA OVEJA
 - 3.1.1. Aparición de la pubertad
 - 3.1.2. Endocrinología de la pubertad
 - 3.1.3. Factores que determinan la aparición de la pubertad
 - Raza
 - Nutrición y desarrollo corporal
 - Época de nacimiento
 - Interacciones sociales, efecto macho
 - 3.1.4. Métodos para determinar el inicio de la pubertad
 - Detección de celo
 - Laparoscopia
 - Ecografía
 - Estudio del perfil de secreción de progesterona
 - 3.1.5. Estrategias reproductivas para adelantar la aparición de la pubertad
 - Tratamientos hormonales
 - Efecto macho
 - Implantes de melatonina
 4. CONCLUSIONES
 5. VALORACIÓN PERSONAL
- BIBLIOGRAFÍA

Resumen

La pubertad es una etapa muy importante en el sector de la ganadería ovina. Marca un momento a partir del cual los animales, tanto machos como hembras, comienzan a tener un interés realmente productivo. A raíz de la pubertad, los animales alcanzan la madurez sexual y comienzan a ser viables para la obtención de corderos, que es uno de los objetivos principales de la producción ovina. El momento del inicio de la pubertad va a condicionar la duración de la vida reproductiva del animal, por lo que adelantando su aparición se consigue alargar la misma y, consecuentemente también la vida productiva, puesto que ambas van ligadas. Este trabajo consiste en una revisión bibliográfica con diferentes libros, revistas y artículos científicos como fuente; para entender qué es la pubertad, la importancia de ésta en el ciclo productivo de una ganadería y los métodos que se están utilizando actualmente para la detección de su aparición, así como para el adelanto de la misma. La revisión se estructura en cinco apartados principales; en primer lugar una introducción sobre la fisiología y endocrinología de la reproducción ovina; a continuación se presenta el tema de la pubertad, el concepto que la define y la importancia de ésta; en tercer lugar, los factores que determinan la aparición de la misma y cómo se pueden controlar; después, en cuarto lugar, se centra en los métodos para detectar y adelantar la pubertad; y por último una conclusión reforzando la importancia anteriormente destacada de ésta y de su adelanto para la producción.

Summary: Sheep puberty

Puberty is a very important stage in the sheep farming sector, so that animals, both males and females, begin to have a really productive interest. As a result, animals reach sexual maturity and begin to be viable for producing lambs, which is one of the main objectives of sheep production. The beginning of puberty will condition the duration of the reproductive life of the animal, so by advancing its appearance it is possible to lengthen it and, consequently also its productive life, since both are linked. This work will help, using books, scientific journals and articles as a source, to understand what puberty is, its importance in the productive cycle of sheep and the methods that are currently used for the detection of its onset, as well as for the advancement of it. It has been structured in five main sections; i) an introduction on the physiology and endocrinology of sheep reproduction; ii) puberty itself: definition and importance; iii) factors that determine its onset and how they can be controlled; iv) methods for detecting and advancing puberty; and v) a conclusion reinforcing the importance previously emphasized of puberty and of its advance for the production.

1. Justificación y objetivos

El conocimiento de los factores que influyen o determinan el inicio de la pubertad y de los mecanismos endocrinos que la regulan ha hecho posible el desarrollo de técnicas de control reproductivo, que permiten adelantar la pubertad y la cubrición de las corderas de reposición lo máximo posible sin alterar la futura productividad de las ovejas.

Los principales objetivos del presente trabajo son:

- Resumir la fisiología y la endocrinología de la reproducción ovina.
- Destacar la importancia de la pubertad dentro del ciclo reproductivo de la oveja y de la vida productiva de la misma.
- Dar a conocer los factores que van a condicionar el inicio de la pubertad y la importancia de controlarlos en la producción ovina.
- Mostrar cómo manejar los métodos existentes para detectar y para adelantar el inicio de la pubertad.

2. Metodología

El presente trabajo consiste en una revisión bibliográfica basada en los principales autores científicos expertos en el tema de reproducción ovina.

Para la realización de esta revisión bibliográfica se ha realizado una búsqueda, organización y análisis de información basada en las siguientes fuentes de información; manuales y libros sobre reproducción ovina, artículos de revistas de divulgación científica, estudios teóricos y prácticos realizados en diversas universidades, revisiones bibliográficas, páginas webs y prospectos de productos farmacéuticos.

3. Introducción: Fisiología y endocrinología ovina

Las ovejas son animales poliéstricos estacionales, esto significa que son sexualmente activas durante una temporada en particular y no pueden reproducirse durante el resto del año, por poliéstricas se entiende que presentan múltiples ciclos estrales regulares durante la época reproductiva. Un ciclo estral completo incluye el desarrollo de un óvulo en el ovario, la preparación del útero para el embarazo, un periodo de receptividad hacia el macho y termina con la liberación del óvulo para la fecundación. Por todo esto, es importante entender que hay múltiples oportunidades para que la oveja quede preñada durante una sola estación de cría.

El ciclo sexual ovino dura entre 13 y 19 días (Schoenian, 2012) e incluye las siguientes fases: (Javier López, 2016).

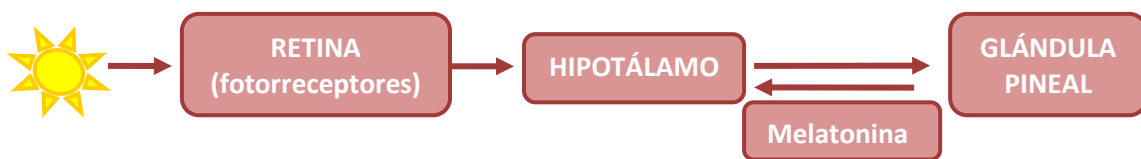
- Proestro: es el período de preparación para el estro, el cuerpo lúteo regresa y se inicia el crecimiento terminal del o de los folículos. Dura unos 2 días (Javier López, 2016).
- Estro: periodo de receptividad sexual, al final del cual se produce la ovulación. Dura de 24 a 36 horas, aunque puede variar en determinadas circunstancias; como en las borregas, con la presencia del macho o con el coito, en las cuales este periodo es más corto. La ovulación ocurre generalmente a las 24 horas de comienzo del celo (14 horas tras el pico de LH), o sea hacia el final del estro. El mayor porcentaje de los celos se presentan en la noche y durante la madrugada (Javier López, 2016).
- Metaestro: es el período post ovulación caracterizado por la formación del o de los cuerpos lúteos que por su secreción impedirán la ovulación. Tiene una duración de 2 días (Javier López, 2016).
- Diestro: existe uno o varios cuerpos lúteos totalmente desarrollados a partir de los folículos que han ovulado. Si se ha producido la fecundación el cuerpo lúteo continúa a lo largo de los 145 días de gestación; de lo contrario el cuerpo lúteo permanece útil solo 11 a 12 días y luego regresa (luteolisis) (Javier López, 2016).

Tomando como día 0 el del inicio del estro, el ciclo sexual se puede dividir en dos fases, luteal (días 2-13) y folicular (días 14-1) (Abecia y Forcada, 2010).

Es muy importante destacar que, tras la época reproductiva se produce la fase de anestro, periodo de inactividad sexual durante el cual cesan los ciclos estrales. En las ovejas existen tres tipos diferentes de anestro; el anestro estacional, influenciado por la duración de las horas de luz del día, es decir, el fotoperiodo; el anestro durante la lactancia, influenciado por el estímulo de succión de los corderos; y el anestro postparto (Lillywhite, 2017).

La estacionalidad está controlada por las horas de luz a las que está expuesta la oveja (fotoperiodo), por lo que ésta varía en función del clima de la zona en la que habitan los animales (Figura 1). El estro es más frecuente a medida que los días se hacen más cortos, es decir, que la duración de las horas de luz se acorta.⁵ La disminución del fotoperiodo, de las horas de luz, causa un aumento de la duración de secreción de melatonina por parte de la glándula pineal, que provoca la secreción en el hipotálamo de la hormona liberadora de gonadotropina. La melatonina de la glándula pineal hace de mediador en la respuesta a los cambios de las horas luz, es decir actúa como una señal para el eje neuroendocrino (Menzies, 2018).

Figura 1. Efecto del fotoperiodo en el ciclo estral de la oveja (López, 2016).



En las razas que habitan en zonas templadas, tiende a comenzar el ciclo sexual en el otoño, a medida que disminuye la duración del día (fotoperiodo decreciente), y la fase no reproductiva (anestro) se produce durante la primavera y el verano. Puesto que la duración de la gestación en ovino es de cinco meses aproximadamente, la cría en otoño significaría que los corderos nacerán en la primavera y, en esa zona climática, las temperaturas más cálidas y la alimentación abundante convierten a la primavera en una época favorable para la supervivencia y el crecimiento de los corderos. En las zonas tropicales, donde la longitud del día permanece relativamente constante, las ovejas tienden a permanecer sexualmente activas durante todo el año.

Como ya se ha comentado, tanto el parto como la lactancia suprimen la ciclicidad reproductiva en las ovejas, es decir, conllevan una fase de anestro posterior. Generalmente, la fase anéstrica postparto dura hasta el fin de la lactancia, es decir, se solapan el anestro postparto con el anestro por lactancia; aunque el útero suele volver a la normalidad a las dos o tres semanas después del parto (Lillywhite, 2017). La mayoría de las ovejas que tienen partos al final del invierno o en la primavera, no vuelven a presentar fase de estro hasta la siguiente temporada de cría⁵, porque el anestro postparto se solapa con el anestro estacional. Sin embargo, las ovejas que tienen partos al final del verano suelen mostrarse en celo entre cuatro a ocho semanas después del parto o aproximadamente dos semanas tras el destete (Lillywhite, 2017).

David Thomas (2008) resumió las características de muchas razas, incluyendo la duración de la época de actividad sexual (Kennedy, 2012). La Tabla 1 muestra diferentes razas

de ovejas y la duración aproximada de la época reproductiva en cada una de estas, condición que está casi siempre directamente ligada al fotoperiodo.

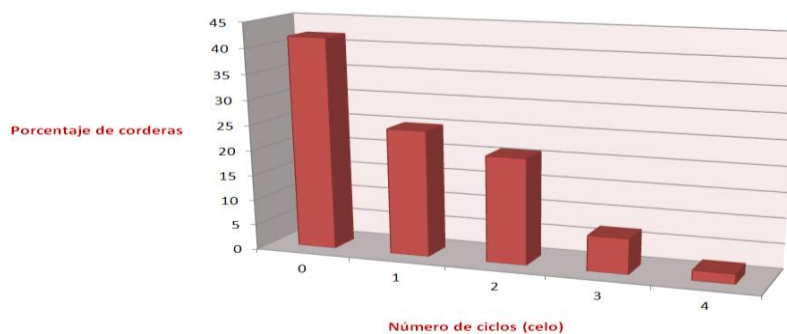
Tabla 1. Diferentes razas y duración de la época de actividad sexual, adaptado de David Thomas (2008) (Kennedy, 2012).

| Temporada larga (6 - 8 meses) | Temporada media (4 - 6 meses) | Temporada corta (<4 meses) |
|----------------------------------|----------------------------------|-------------------------------|
| Finn Dorset | Suffolk | North Country Cheviot |
| Romanov | Hampshire | Leicester |
| RideauArcott | Oxford | Scottish Blackface |
| Rambouillet | Canadian | Texel |
| Polypay | Charollais | Shetland |

Como se ha visto, puede haber variación considerable en la duración del ciclo reproductivo debido a diferencias entre razas y, algo muy importante, también entre ovejas individuales; mientras que en otras especies de ganado se ha demostrado que aunque puede haber una amplia variación entre individuos, la duración del ciclo para el mismo animal es relativamente constante. Los factores estresantes ambientales, como la mala nutrición y el clima extremo (demasiado frío o calor), pueden interrumpir la regularidad del ciclo. La variación en la duración del ciclo también puede darse dentro de la temporada de cría. Los ciclos pueden ser anormalmente largos o cortos al comienzo o al final de la temporada. Las ovejas presentan mayor dificultad para quedar gestantes, o mantener la gestación si lo hacen, cuando se cría durante los límites extremos de la temporada de reproducción.

Igualmente, los ciclos varían durante la vida del animal, la duración de los mismos es más inconstante al principio y al final de su vida reproductiva. En la Figura 2 se puede observar cómo varía el primer ciclo estral en cada individuo, se muestra el porcentaje de animales en un

Figura 2. Porcentaje de ciclos estrales dentro de la primera estación de cría de corderas, adaptado de Fernández Abella, 2015.



rebaño que presentan celo en su primer ciclo, es decir, que ya se produce en ellas un ciclo estral completo y comienza verdaderamente su vida reproductiva, de esta forma se entiende lo inconstantes que son los primeros ciclos en las corderas (Fernández Abella, 2015).

Hay estudios que han mostrado también la variación de la estacionalidad reproductiva de la oveja en función de los factores ambientales; en el siguiente cuadro se clasifican las diferentes razas en función de la latitud en la que se encuentran y se observa cómo varía la duración del anestro estacional, y por lo tanto del ciclo reproductivo, de una latitud a otra. Esto, simplemente demuestra una vez más la importancia de la raza, del ambiente y del fotoperiodo en el ciclo reproductivo ovino (Porrás et al., 2003).

Como muestra la Tabla 2, en general, es común que las razas ovinas originarias de latitudes extremas (= 35° de latitud norte 0 sur) tengan un anestro estacional superior a los cinco meses de duración y en ocasiones hasta de ocho meses, mientras que en las razas originarias de latitudes bajas (menores a los 35°) este periodo no suele superar los tres meses (Porrás et al., 2003).

La fase más destacable en el ciclo reproductivo es la fase de estro, con una duración entre 24 y 36 horas en la oveja. Esta fase tiene diferentes etapas, caracterizadas por la receptividad de la oveja hacia el macho, llega un momento en el que ésta permite que el morueco la monte con el fin de quedar gestante, etapa conocida como el celo, que dura entre 10 y 12 horas.¹ La duración del estro está influenciada por diferentes factores como la raza (más duradero en las prolíficas), la edad (más prolongado en ovejas adultas), la etapa de la temporada reproductiva (tiende a ser más corta al inicio y al final de la misma), o la presencia de un macho (puede ser más corta cuando lo está).

A diferencia de muchas otras especies de ganado, las ovejas tienden a mostrar muy pocos signos físicos y de comportamiento del estro. En algunos casos, las ovejas pueden estar más inquietas que de costumbre, la vulva puede aparecer ligeramente edematizada y puede haber secreción mucosa de la vagina. Sin embargo, estos signos no se observan en la mayoría de los animales, y el estro es difícil de detectar si no hay un macho presente.¹ Cuando las ovejas maduras están en celo, buscan al morueco y colocan delante del él de forma que facilitan la monta, en algunas ocasiones también mueven la cola vigorosamente o pueden acariciar al macho alrededor del vientre o escroto e incluso tratar de montarlo. Las ovejas jóvenes rara vez muestran estos comportamientos (Schoenian, 2012).

Para poder comprender los cambios hormonales que tienen lugar en el ciclo reproductivo de la oveja es importante recalcar que a nivel del ovario se producen dos etapas consecutivas, la fase folicular (fase de crecimiento de los folículos) y la fase luteínica (fase de funcionalidad del cuerpo lúteo) (Redondo, 2002). A lo largo de cada una de estas fases existe

una variación en los niveles plasmáticos de las hormonas producidas en el ovario, tanto por parte del folículo (fase folicular), como posteriormente por parte del cuerpo lúteo (fase luteínica). En función de la predominancia de una u otra hormona se producen cambios a nivel de comportamiento y de la fisiología del aparato reproductor de la hembra (Redondo, 2002).

Tabla 2. Duración del anestro estacional en diferentes razas ovinas (Lindsay, 1991).

| Lugar | Latitud | Raza | Periodo de anestro (mes) | Duración del anestro (días) |
|-------------------------|----------|--------------------|--------------------------|-----------------------------|
| | | | E F M A M J J A S O N D | |
| Islandia (Hvanneyri) | 64°34' N | Ovejas nativas | ██████████ | 219 |
| Escocia (Roslin) | ~56°N | Finnish-Landrace | ██████████ | 166 |
| | | Tasmania-Merino | ██████████ | 181 |
| | | Scottish-Blackface | ██████████ | 235 |
| Francia (Nouzilly) | 47°30' N | Romanov | ██████████ | 164 |
| | | Solognote | ██████████ | 210 |
| Francia (Jouy-en Josas) | 48°30' N | Ile de France | ██████████ | 179 |
| EEUU (South Caroline) | ~33°N | Western Whiteface | ██████████ | ~91,5 |
| Inglaterra (Nottingham) | ~53°N | Dorset-Horn | ██████████ | 100 |
| | | Welsh-Mountain | ██████████ | 183 |
| Israel (Bet-Dagan) | ~32°N | Finn-cross | ██████████ | 152 |
| España (Madrid) | ~40°N | Manchega | ██████████ | 97-114 |
| España (Badajoz) | ~39°N | Merino | ██████████ | ~91,5 |
| Argelia-Alger | 36°30' N | Tamid | ██████████ | 52 |

En el proceso reproductivo intervienen tres elementos básicos: el hipotálamo, la hipófisis y las gónadas. Estas tres estructuras se relacionan entre sí de manera muy estrecha para asegurar los diferentes acontecimientos que tienen lugar en el ciclo sexual de la oveja (Abecia y Forcada, 2010).

El eje hipotálamo-hipófisis-gónada regula los principales procesos del organismo relacionados con la reproducción del individuo (maduración de gónadas, control del ciclo reproductivo, de la lactación, entre otros). Es importante entender que el hipotálamo actúa como una glándula endocrina, puesto que de éste depende la liberación de las hormonas que controlan el ciclo reproductivo. La hormona hipotalámica más importante en este sentido es la GnRH, que a su vez induce en la hipófisis la liberación de LH y FSH (Abecia y Forcada, 2010).

Distintos autores distinguen hasta cinco niveles de integración en el citado eje hipotálamo-hipófisis-gónada (H-H-G), que quedan resumidos en la Tabla 3.

Tabla 3. Niveles de integración en el eje hipotálamo-hipófisis-gónada, editado de Abecia y Forcada, 2010.

| | Hipotálamo | Hipófisis | Gónadas | Órganos y tejidos periféricos |
|----------------------|--|--|---------|---|
| Primer nivel | Neuronas registran las variaciones de los esteroides ováricos (estradiol y progesterona) | | | |
| Segundo nivel | Neuronas secretan o no GnRH en función de los estímulos | | | |
| Tercer nivel | | GnRH se une a los receptores de las células gonadotropas para secretar LH y FSH | | |
| Cuarto nivel | | Las gonadotropinas hipofisarias se unen a sus receptores en el folículo, actuando en su crecimiento y desarrollo y en la ovulación, formación y mantenimiento del cuerpo lúteo de gestación o no | | |
| Quinto nivel | | | | El endometrio sufre cambios estructurales en función de la fase del ciclo, en relación al posible establecimiento de la gestación |

En las gónadas tiene lugar la formación y secreción de varias hormonas muy importantes para la reproducción y que también están relacionadas con las anteriores. En definitiva, la secreción hormonal en la hipófisis está regulada tanto por las propias hormonas hipotalámicas (GnRH) como por mecanismos de retroacción ejercidos por otras hormonas o factores desde los órganos diana, como son las gónadas. Así, puede existir una retroacción

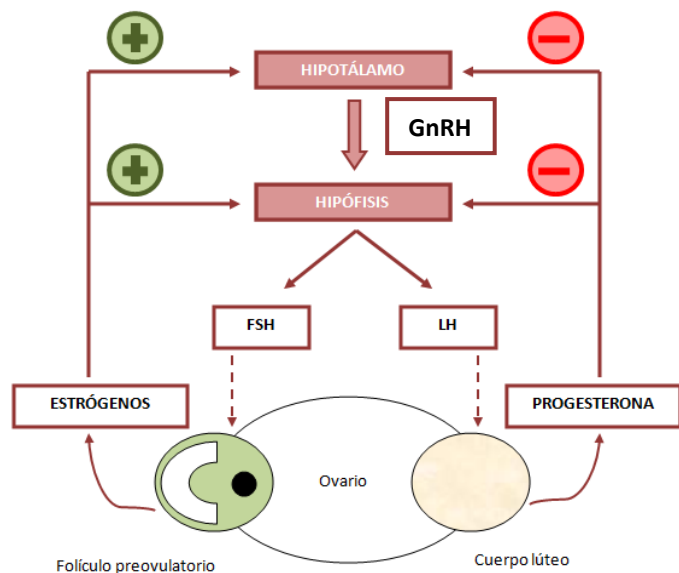
negativa o incluso positiva de los esteroides (estradiol y progesterona) sobre la liberación de LH y FSH o una retroacción negativa de la inhibina folicular sobre la secreción de FSH (Abecia y Forcada, 2010).

El pico preovulatorio de LH se inicia a las 2-6 horas del comienzo del celo y tras éste, se inician todos los procesos que dan lugar a la ovulación, que se da a las 24-32 horas del inicio del mismo (Abecia y Forcada, 2010). Inmediatamente después de la ovulación se inicia la formación del cuerpo lúteo y las células y estructuras del folículo ovárico pasan de secretar estradiol a secretar principalmente progesterona.4 Un adecuado mantenimiento del cuerpo lúteo, con una buena secreción de progesterona es fundamental para una buena viabilidad de la gestación. Existen distintos factores luteotróficos que favorecen la funcionalidad del cuerpo lúteo; los más importantes son hipofisarios, especialmente la LH y la prolactina, también destaca la melatonina3, que como se ha visto se encuentra totalmente ligada al fotoperiodo.

La Figura 3 muestra el eje hipotálamo-hipófisis-ovario, con las importantes hormonas secretadas por cada órgano y el *feedback* tanto negativo como positivo que producen sobre el resto del eje.

La secreción de progesterona permanece en unos niveles mínimos, durante el crecimiento folicular, pero estos niveles se incrementan en el momento que comienza la funcionalidad del cuerpo lúteo y se mantienen hasta que se produce la luteolisis, iniciándose de nuevo el ciclo (Redondo, 2002). Si se diera el caso en que la hembra quedase gestante, la concentración persistente de progesterona bloquearía el sistema de control del hipotálamo y por lo tanto el ciclo estral quedaría interrumpido (Redondo, 2002).

Figura 3. Esquema de la regulación hormonal en la oveja, editado de Redondo, 2002.



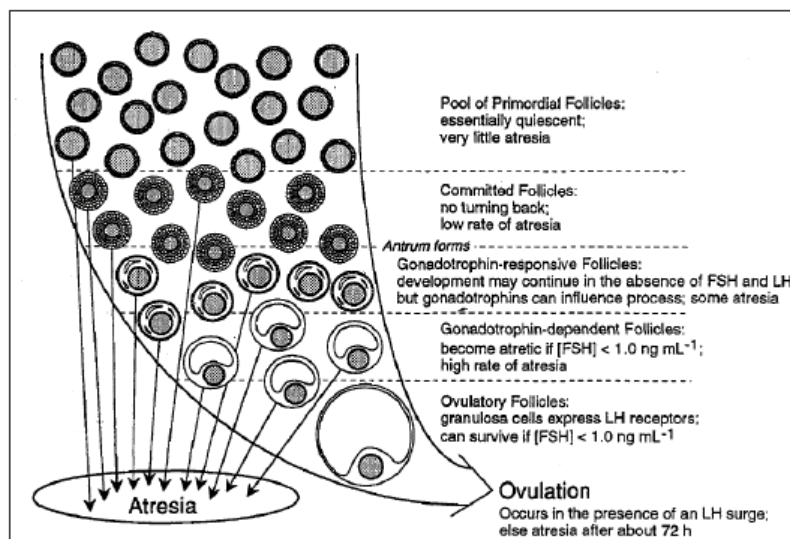
Ha habido controversia a lo largo de los años en cuanto al patrón de desarrollo de los folículos ováricos que posteriormente darán paso a la ovulación, algunos autores describieron el crecimiento folicular como continuo e independiente de la fase del ciclo, mientras que otros estudios apoyaron un patrón de ondas (Uribe-Velásquez et al., 2009). Una onda es

caracterizada por el crecimiento sincrónico de un grupo de folículos (emergencia), que inicialmente aumenta en tamaño durante una fase de crecimiento común y subsecuentemente se diferencia en un sólo folículo dominante que continúa creciendo, mientras múltiples folículos subordinados cesan el crecimiento durante una fase estática. Actualmente, hay un acuerdo general que reconcilia ambos puntos de vista; el cual es basado sobre la alta variabilidad en el número de grupos desarrollándose en cada onda (el grupo de folículos) y la alta variabilidad en el número de grupos desarrollándose en cada ciclo estral. De esta forma, folículos > 5 mm de diámetro exhibirán un patrón de onda mientras folículos menores a 4 mm crecerán al azar (Uribe-Velásquez et al, 2009).

La foliculogénesis es controlada por las relaciones complejas entre los esteroides intrafoliculares, factores de crecimiento y el sistema de *feedback* del eje hipotálamo-hipófisis-ovario, ya visto con anterioridad.¹¹ El ovario ovino prepúber contiene de 40.000 a 300.000 folículos primordiales, de los cuales algunos ya abandonan este estadio durante la vida fetal; puesto que el ovario de la oveja adulta posee, según la raza, entre 12.000 y 86.000 folículos primordiales y entre 100 y 400 folículos en crecimiento en cada ciclo, siendo que solamente de 10 a 40 son visibles en la superficie ovárica. Así pues, durante la mayor parte del ciclo estral, cada ovario en la oveja adulta contiene 10 folículos mayores a 2 mm de diámetro, de los cuales las dos terceras partes sufren involución, atresia (Uribe-Velásquez et al., 2009).

Como muestra la Figura 4, del conjunto de folículos primordiales establecidos al nacimiento, pequeños folículos inician gradualmente el crecimiento. El proceso de crecimiento folicular es continuo e independiente de la fase del ciclo estral.¹¹ Una vez iniciado, el folículo se desarrollará de su estado primordial hasta

Figura 4. Ilustración de un modelo folicular en la oveja (Scaramuzzi et al., 1993).



la ovulación o en la mayoría de los casos hasta su atresia, así los folículos que ovularon iniciarán su crecimiento durante la estación de anestro, aproximadamente 180 días antes del inicio de la nueva estación reproductiva (Uribe-Velásquez et al., 2009).

3.1. Pubertad en la oveja

3.1.1. Aparición de la pubertad

Distintos autores definen la pubertad como el primer comportamiento estral acompañado del desarrollo de un cuerpo lúteo que es mantenido por un periodo característico de cada especie en particular (González, 2017). Es decir, es el momento en el que el animal puede reproducirse por primera vez, que en el caso de la oveja, se caracteriza porque se produce el primer celo seguido de ovulación (Abecia y Forcada, 2010).

No obstante, y al igual que sucede en la gran mayoría de los procesos biológicos, es evidente que la pubertad no se presenta de repente, de manera que en la mayoría de los casos, antes del primer celo se producen una o dos ovulaciones sin signos externos de aceptación al morueco, lo que se conoce con el nombre de ovulaciones silentes o silenciosas, no acompañadas de celo, que preparan el tracto reproductivo para que, en el momento de la pubertad propiamente dicho, haya posibilidades de gestación si se produce la fecundación (Abecia y Forcada, 2010).

El proceso de maduración que culmina en la pubertad ocurre en forma gradual, éste es iniciado antes del nacimiento y continúa a través del periodo prepuberal y peripuberal del desarrollo de la hembra. Algunos componentes del sistema endocrino de la pubertad en la hembra funcionan mucho antes de que esta ocurra, pero hay factores en la oveja prepúber que la hacen incapaz de funcionar como en la etapa adulta hasta el momento preciso o cercano a la pubertad (González, 2017).

Algunos autores utilizan el término de “madurez sexual” como alternativa al término “pubertad”, es importante destacar que estos términos indican dos etapas distintas en la oveja: la pubertad, como se ha visto, es el momento en el que la reproducción es posible por primera vez; mientras que la madurez sexual no se alcanza hasta que el animal expresa su potencial reproductivo completo (Gordon, 1997). En las corderas esta distinción es importante puesto que, no alcanzan la etapa adulta, hasta que no adquieren su completa capacidad reproductiva (Gordon, 1997).

Como se verá posteriormente, se sabe que distintos factores tanto intrínsecos como extrínsecos al animal influyen de forma importante en la aparición de la pubertad en los individuos, entre estos encontramos factores genéticos, como la raza; factores ambientales, como el fotoperiodo, la nutrición, la época de nacimiento; factores sociales, como la interacción con individuos del sexo opuesto (efecto macho), entre otros (González, 2017).

La edad a la que las ovejas alcanzan la pubertad puede tener importantes implicaciones prácticas. La eficiencia de la producción ovina puede aumentarse eliminando o reduciendo los periodos improductivos en la vida de una oveja reproductora; y uno de esos periodos abarca desde el destete hasta la primera reproducción (Gordon, 2004). El conocimiento de esto es importante para el desarrollo de mecanismos que adelanten la aparición de la pubertad, que se verán más adelante.

3.1.2. Endocrinología de la pubertad

Según Ian Gordon (2004), se cree que los componentes del eje hipotálamo-hipófisis-ovario en varios animales de granja, incluidas las ovejas, son ya funcionales durante un tiempo antes del normal asentamiento de la fase de pubertad, pero se sabe poco acerca de los mecanismos internos del cerebro que permiten la asociación de los distintos componentes de este eje para dar lugar a la aparición de la pubertad. La “hipótesis gonadostática” es una de las teorías más ampliamente aceptada actualmente, y ésta se encarga de explicar los mecanismos neuroendocrinos que controlan el inicio de la pubertad; de acuerdo con esta teoría, y como se verá a continuación, se produce una disminución en la sensibilidad a la retroalimentación negativa (o “feedback” negativo) de los estrógenos en la secreción pulsátil de LH (Gordon, 2004).

Por lo tanto, los elementos más importantes y que juegan un mayor papel en el control endocrino de la pubertad son el eje hipotálamo-hipófisis-ovario y las hormonas que producen: GnRH, LH, FSH, 17β -estradiol y progesterona. Los factores genéticos y ambientales, actúan modulando la secreción pulsátil de GnRH; y a su vez, se producen cambios en la sensibilidad del hipotálamo al efecto inhibitorio ejercido por el 17β -estradiol (efecto de retroalimentación o “feedback” negativo). Todo esto, determina la aparición de las primeras ovulaciones y, por lo tanto, el comienzo de la pubertad en la cordera (Abecia y Forcada, 2010).

Durante el periodo prepuberal, el hipotálamo es muy sensible a la acción inhibitoria que ejerce el 17β -estradiol, de forma que pequeñas variaciones en la concentración del mismo inhiben la secreción pulsátil de GnRH y LH. El cambio que se produce con la llegada del periodo puberal consiste en la disminución de esta sensibilidad del hipotálamo hacia el efecto “feedback” negativo del 17β -estradiol, incrementándose así la frecuencia de la secreción pulsátil de GnRH y LH.⁴ El incremento en la secreción pulsátil de LH induce un mayor crecimiento y desarrollo de los folículos hasta alcanzar el estado de folículos preovulatorios. Como consecuencia de esto, se produce un incremento en la secreción de 17β -estradiol por parte de los folículos, que a su vez,

estimula (“feedback” positivo) la secreción de GnRH y LH, provocando la primera descarga preovulatoria de LH y la primera ovulación (Abecia y Forcada, 2010).

Diferentes estudios han demostrado este mecanismo de “feedback” negativo del 17β -estradiol a la hormona LH, por ejemplo, se ha experimentado mediante la extirpación de los ovarios en corderas jóvenes y esto conlleva un aumento en la frecuencia de pulso de la LH. Otros estudios mostraron que producir artificialmente una frecuencia de pulso lo suficientemente rápida (administrando LH cada hora), resultará en un aumento en los niveles sanguíneos de LH y en la consiguiente ovulación (Gordon, 1997). Estos datos fueron tomados para demostrar que la cordera prepúber es capaz de producir los pulsaciones de LH necesarias para la ovulación si se eliminan los esteroides ováricos inhibidores y para demostrar que los ovarios son capaces de producir 17β -estradiol en cantidades suficientes para provocar el aumento de LH (hasta niveles ovulatorios), sin son artificialmente expuestos a una simulación de pulsos más frecuentes de LH (Gordon, 1997).

En las corderas, la capacidad para responder al “feedback” del 17β -estradiol se establece a las pocas semanas del nacimiento, y la magnitud de la descarga de la hormona LH en respuesta al 17β -estradiol es similar a la de las ovejas adultas en torno a las 27 semanas de edad, no obstante, esto varía como se verá más adelante dependiendo de varios factores (Gordon, 1997).

Hay una similitud entre la pubertad en las corderas y el inicio de la temporada de cría en las ovejas adultas, en la que hay evidencia de una reducción marcada en la respuesta al efecto de retroalimentación inhibitoria del estradiol sobre la LH tónica. Esto ha llevado a creer que la hipersensibilidad hacia el “feedback” que produce el estradiol en la secreción de la hormona LH, puede ser el mecanismo común de funcionamiento tanto en la cordera prepúber como en la oveja adulta en fase de anoestro. Según la teoría gonadostática de la pubertad, se produce una menor inhibición por el estradiol en la cordera prepúber a medida que envejece, permitiendo que la frecuencia del pulso de LH se produzca a un nivel suficiente para provocar el desarrollo del folículo, la producción de estrógenos y la oleada preovulatoria de LH que conduce a la primera ovulación y al inicio de la pubertad. Una cadena similar de acontecimientos tiene lugar en la oveja en anoestro cuando sale de la temporada no reproductiva en el otoño (Gordon, 2004).

Mientras que la producción de LH en la cordera prepuberal se caracteriza por liberaciones pulsátiles, no se aplica a la hormona estimulante del folículo (FSH), los mecanismos que regulan la secreción de LH y FSH en la oveja en crecimiento difieren notablemente (Gordon, 1997). A diferencia de la hormona LH, durante el periodo

prepuberal, las concentraciones plasmáticas de FSH se mantienen constantes y actúa estimulando el crecimiento y el desarrollo de los folículos (Abecia y Forcada, 2010).

Con las primeras descargas preovulatorias de LH aparecen las primeras ovulaciones, que van acompañadas de cambios en los niveles circulantes de progesterona como consecuencia de la formación del cuerpo lúteo. Algunas corderas responden a la primera descarga de LH y a la ovulación con la formación de un cuerpo lúteo de 6-7 días de duración y con bajos niveles de secreción de progesterona. La regresión de este cuerpo lúteo trae consigo una segunda descarga de LH, otra ovulación y la formación de un nuevo cuerpo lúteo de duración y actividad normal (ciclos de progesterona de 16-17 días) (Abecia y Forcada, 2010).

La corta duración del cuerpo lúteo se debe a un desarrollo insuficiente del folículo preovulatorio o a un aporte insuficiente de LH. En otras corderas, la primera descarga preovulatoria y la ovulación conlleva la formación de un cuerpo lúteo de duración y secreción normal. La aparición del celo en la mayoría de las corderas no ocurre hasta que no se instaure, al menos, un ciclo de progesterona de duración y secreción normal; sin embargo, existen importantes variaciones individuales en cuanto al número de ciclos de progesterona que preceden al primer celo. Los signos de receptividad sexual son más débiles y tienen una duración menor que en las ovejas adultas (Abecia y Forcada, 2010).

Aunque para el ganadero la pubertad se inicia en el momento en que la cordera muestra su primer celo, en términos endocrinológicos este no es de ningún modo el primer evento importante que ocurre en ese momento. Lo más probable es que dos ciclos ováricos preliminares puedan haber precedido al primer ciclo de celo; en el ciclo anterior se establece una fase luteal normal seguida de un celo silencioso que no percibe el granjero, y antes de este ciclo, un ciclo más corto de lo normal. El ciclo corto inicial, es menor que la mitad de la duración del ciclo normal y aparentemente se inicia con el primer aumento de LH. Esta secuencia de eventos no es exclusiva de la oveja en pubertad, sino que está bien establecido que puede haber ciclos cortos o celos silenciosos antes del comienzo de la actividad reproductiva cíclica en una proporción de ovejas adultas del rebaño (Gordon, 1997).

Durante su transición a la ciclicidad normal en la pubertad, las ovejas deben establecer un mecanismo luteolítico, y es evidente que las deficiencias durante esta fase de transición a menudo pueden conducir a la luteolisis prematura y la regresión del cuerpo lúteo (Gordon, 1997). De acuerdo con Batten et al. (1995), en la etapa prepuberal, los animales poseen los requisitos previos de un mecanismo luteolítico, al tener una cantidad latente de receptores de oxitocina endometrial en los que la progesterona

puede inducir la liberación de prostaglandina-F2 α estimulada por oxitocina (Gordon, 1997).

Está demostrado que la duración del estro es más corta en corderas en pubertad que en ovejas adultas. Loftsson y Dyrmondson (1990) midieron la duración del celo en corderas y en ovejas adultas islandesas, resultando en 31 horas en las corderas en pubertad, frente a 47 horas en las ovejas adultas (Gordon, 1997). En términos de eventos hormonales en el estro, Davies y Beck (1993) realizaron una comparación de las concentraciones de prolactina, LH y progesterona durante el estro y la gestación temprana en corderas y ovejas adultas; los resultados obtenidos en los diferentes perfiles de estas hormonas encontrados en los dos grupos de animales sugerían que pueden contribuir al menor rendimiento reproductivo de las corderas (Gordon, 1997).

La transición de un estado de sexualidad inmadura a una actividad reproductiva completa está programada en los animales por señales que actúan en el cerebro para aumentar la actividad del eje hipotálamo-hipófisis-gónada. Está claro que existen claras diferencias sexuales en el momento de la pubertad. Aquellos autores que han escrito sobre el desarrollo de los ejes gonadotrópico y somatotrópico en las ovejas, apuntan que ambos ejes se desarrollan en el feto a partir de la mitad de la gestación (Gordon, 2004). La activación de los testículos y los ovarios está determinada por los mecanismos cerebrales que controlan la secreción de GnRH, como lo ejemplifican varios estudios con ovejas. Algunos autores han demostrado que la exposición de fetos de oveja a esteroides testiculares altera el momento de aparición de la pubertad, principalmente al reducir la capacidad de respuesta al fotoperiodo; esto se muestra en forma de un aumento temprano en la secreción de LH en hembras expuestas experimentalmente a la testosterona antes del nacimiento (Gordon, 2004).

El conocimiento del funcionamiento endocrino en el ciclo reproductor ovino y, en la fase de pubertad en concreto, es muy importante para entender cómo se produce el cambio y la maduración en las corderas prepúberes hacia la maduración sexual. Como ya se ha visto, la entrada en la etapa de pubertad es muy importante en cuanto a la reproductividad y la rentabilidad de los animales, y por ello se llevan a cabo métodos que adelanten dicho acontecimiento. No sería posible llevar a cabo estos métodos de adelanto de la pubertad sin un sólido conocimiento del funcionamiento endocrino en el sistema reproductor ovino.

3.1.3. Factores que determinan la aparición de la pubertad

El momento de aparición de la pubertad no es algo estrictamente marcado, como todos los procesos fisiológicos varía entre las diferentes razas ovinas, entre diferentes

grupos de animales, procedentes de unos lugares u otros, e incluso individualmente. Existen, como se han mencionado anteriormente, varios factores que van a determinar o a influir en el momento de aparición de la pubertad (Buratovich, 2010).

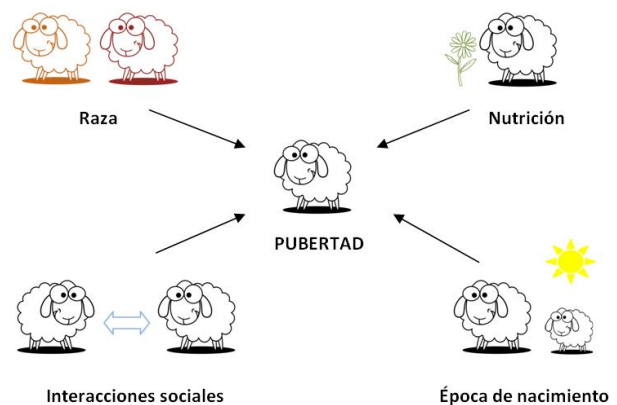
Algunos factores vienen determinados con la genética del propio animal, los llamados intrínsecos; y otros dependen del medio y de las interacciones sociales, los factores extrínsecos.

Sobre las bases que se disponen de las evidencias observadas por diferentes autores hasta principios de los años 70, Dyrmondsson (1973) concluyó que no hay edad fija, peso corporal o época del año en que las corderas experimenten su primer periodo de celo; esto es resultado de la interacción compleja entre los diferentes factores que se verán a continuación y el momento de nacimiento de las mismas (Gordon, 1997).

Por lo tanto, la aparición de la pubertad en

la oveja es un fenómeno dependiente de factores genéticos y ambientales, entre ellos, la raza, la nutrición, el desarrollo corporal, las interacciones sociales y la época de nacimiento (Figura 5). La influencia que ejercen los diferentes factores debe entenderse como un conjunto, en el que la interacción entre todos ellos va a

Figura 5. Factores que determinan el inicio de la pubertad.
Adaptado de Abecia y Forcada, 2010.



determinar las variaciones en el intervalo entre el nacimiento y el inicio de la actividad reproductiva en la oveja. Sin embargo, es la interacción entre el peso, es decir, el grado de desarrollo corporal, y la época de nacimiento la que ejerce mayor influencia (Abecia y Forcada, 2010).

➤ **Raza**

Ya se ha visto con anterioridad, y muchos estudios demuestran la importancia de la raza en el ganado ovino en relación con las características y los acontecimientos reproductivos.

Distintos autores afirman lo siguiente:

- La presentación de la pubertad depende en buena medida de la heterosis y la raza, tanto por su precocidad como por la influencia que tenga algunos factores ambientales sobre ésta (Cárdenas y Bonilla, 1987).

- Las razas pequeñas alcanzan la pubertad a una edad más temprana que las razas de tamaño corporal grande, en general un tamaño corporal menor significa procesos fisiológicos más acelerados (Galina et al., 1991).

- Por otra parte Robinsón y Follet (1982) afirman que el número de óvulos liberados por celo está en función de la raza.

- Se ha observado que en aquellas razas de origen templado, la pubertad, se presenta entre 6 y 18 meses cuando los animales llegan al 50 - 70% del peso vivo. En razas tropicales esto ocurre a una edad de entre 6 y 8 meses de edad. (Verdoljak et al., 2016).

Existe una gran variabilidad racial en el inicio de la pubertad, que viene determinada en gran medida por las características propias de cada raza en la respuesta al fotoperiodo, es decir, unas razas son más o menos estacionales que otras, y por el índice de crecimiento. Además existe una estrecha relación entre prolificidad y pubertad, por lo que las razas más prolíficas son también las razas más precoces en el inicio de la pubertad. (A. Abecia y F. Forcada, 2010).

Los factores genéticos también pueden contribuir al rendimiento reproductivo variable de las corderas. Laster et al. (1972) realizaron un estudio que incluyó 19 grupos genéticos donde se concluyó que los resultados de parición registrados variaban del 33% para Corriedales de raza pura al 100% en cruces de raza Finesa; los cruces de las razas Rambouillet y Finesa se reprodujeron significativamente mejor que los corderos de pura raza de una variedad de razas domésticas. Estos trabajadores estadounidenses descubrieron que el rendimiento de los cruces de raza Finesa excedió el de cualquier otra oveja examinada.

La raza Romanov es muy conocida por su tasa de ovulación excepcionalmente alta y su edad temprana de pubertad (Ricordeau et al., 1990). En Sudáfrica, Boshoff et al. (1975) demostraron que los cruces de Romanov muestran un estro significativamente más temprano que las ovejas de raza Karakul. Más tarde, en el mismo país, Greeff et al. (1993) buscaron determinar en qué medida la pubertad temprana y la tasa de ovulación alta podrían mejorarse aumentando la proporción de genes de raza Romanov en cruces con la raza Dorper; registraron que la introducción de genes de raza Romanov en una población a través del cruce adelantó el inicio de la pubertad, aumentó la tasa de ovulación y disminuyó la masa de oveja (Gordon, 1997).

➤ **Nutrición y desarrollo corporal**

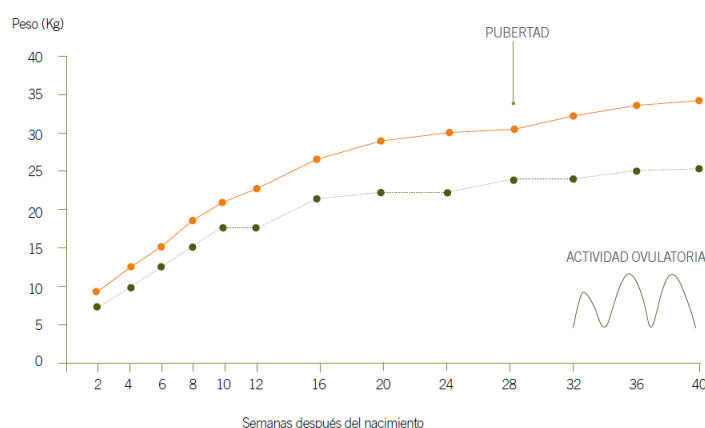
El efecto de aumentar el peso vivo de la oveja adulta en su rendimiento reproductivo está ampliamente registrado por numerosos estudios; en la cordera joven, el peso corporal es aún más importante, puesto que la aparición de la pubertad es

probable que dependa de que el animal alcance un cierto peso vivo crítico en su primera estación reproductiva (Gordon, 1997).

Es decir, el peso, o desarrollo corporal, es un factor decisivo en el comienzo de la pubertad, especialmente en corderas nacidas en primavera. Al tratarse la oveja de un animal estacional en su reproducción, es necesario que las corderas nacidas en primavera alcancen un grado de desarrollo corporal mínimo, aproximadamente de 2/3 del peso adulto, durante su primera estación reproductiva para que se inicie la pubertad en este periodo. No obstante, si la oveja no alcanza este peso, el periodo prepuberal se continúa con el anestro estacional y el inicio de la pubertad se retrasa hasta la siguiente estación reproductiva. Este hecho condiciona importantes diferencias en el comienzo de la pubertad en corderas nacidas en primavera, que puede variar desde los 6-8 meses de edad hasta los 16-18 meses (Abecia y Forcada, 2010).

Como se observa en la Figura 6, solo aquellas corderas de raza Merina nacidas en marzo con mayor peso inician la actividad ovulatoria en el mes de octubre del mismo año en que nacen. Inician la pubertad a una edad de 206 días (29-30 semanas) y con un peso de 30,2 kg (60% del peso adulto). Por el contrario, aquellas corderas que en el mes de octubre tenían un peso de 22,5 kg (41% del peso adulto) no comenzaron su actividad reproductiva hasta la siguiente estación de reproducción (Gómez-Brunet et al., 2010).

Figura 6. Influencia del crecimiento en la aparición de la pubertad en corderas de raza Merina nacidas en marzo (tomado de Gómez-Brunet et al., 2010).



En general, el primer estro en las corderas se alcanza con pesos que varían entre el 50 y el 70% del peso corporal adulto (Hafez, 1952; Dyrmondsson, 1973). Sin embargo, el peso vivo también puede depender de la estación del año; en corderas de cruces de la raza Suffolk, por ejemplo, el umbral de peso corporal en la pubertad disminuye de 44 kg a principios de octubre a 33 kg a finales de diciembre (Keane, 1974). Las corderas con bajos pesos corporales no son una buena perspectiva para la producción porque alcanzarán la

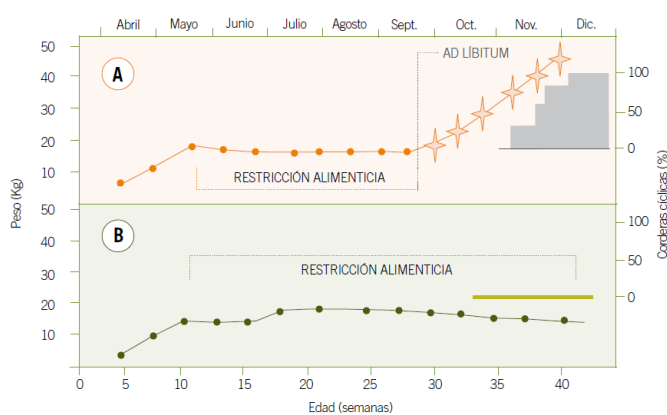
pubertad a fines de año o incluso no llegarán a alcanzar la pubertad, en cuyo caso no podrán aparearse ni producir corderos (Gordon, 1997).

Directamente relacionados con el peso crítico se encuentran los factores de tipo nutricional. Corderas sometidas a una alimentación deficitaria retrasan el comienzo de la pubertad respecto de aquellas que reciben una alimentación ad libitum (Figura 7) (Foster y Olster., 1985).

La exposición a una restricción prolongada de la dieta no solo provoca retrasos en el inicio de la pubertad, sino que también interrumpe la ciclicidad en animales sexualmente maduros, alarga el período de anestro posparto y disminuye el número de partos dobles (Verdoljak et al., 2016).

También se ha puesto en evidencia que una subnutrición de la madre durante los dos primeros meses de gestación puede retardar, de manera significativa, algunos aspectos del desarrollo ovárico fetal de las futuras reproductoras, lo cual puede influir de manera importante en el rendimiento reproductivo de éstas (Verdoljak et al., 2016).

Figura 7. Influencia de la nutrición sobre la aparición de la pubertad en corderas nacidas en primavera, sometidas a un nivel de nutrición restringido seguido de una nutrición ad libitum (A) o mantenidas en un nivel restrictivo durante todo el periodo prepuberal(B) (tomado de Foster y Olster.,1985).



En el año 2001 se realizó un estudio en el cual se evaluó la tasa de crecimiento y la capacidad para alcanzar la pubertad en corderas hijas de ovejas de raza Romney Marsh, las cuales fueron suplementadas antes y después del parto (Sepúlveda et al., 2001). Los resultados demostraron que una adecuada alimentación adelanta la actividad de las corderas en su primera estación reproductiva, presentando altas tasas de actividad ovárica y altas concentraciones de progesterona, llegando así a la conclusión de que las corderas suplementadas mantuvieron una tasa de crecimiento mayor permitiendo llegar antes al peso que determinaría el inicio de la pubertad. Basado en este estudio, los autores definieron el peso como un factor determinante para que las corderas alcancen

su actividad reproductiva más temprano, siendo esto más incidente que la edad de las mismas.

Otro estudio realizado en Escocia con ovejas de raza Cheviot sometidas a niveles restringidos de nutrición durante los primeros meses de vida, antes del destete, demostró que estas ovejas presentaron posteriormente una incidencia menor de partos múltiples respecto a aquellas con un alto nivel de nutrición. También se observó que los pesos al nacimiento de los corderos de ovejas que habían sido restringidas en los primeros años de vida eran significativamente más bajos que los nacidos de hembras sin restricciones (Gordon, 2004).

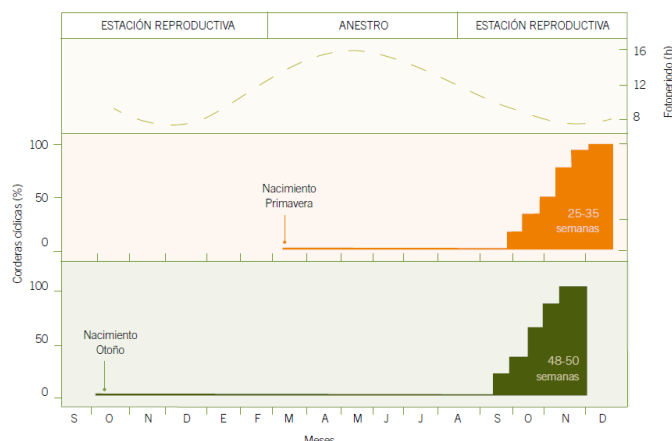
Así pues, en cuanto a los intereses productivos, es importante conocer y tener en cuenta que el patrón de crecimiento durante las primeras etapas de vida de las ovejas afecta en gran medida a sus índices reproductivos, siendo la nutrición el factor más limitante para explotar con éxito el potencial reproductivo de las corderas prepúberes.

➤ **Época de nacimiento**

La época de nacimiento de las corderas influye en gran medida en el momento de aparición de la pubertad, puesto que se tratan de unos animales reproductivamente estacionales y cuyo ciclo reproductivo, como ya se ha visto, depende en gran medida del fotoperiodo al que estén sometidos los animales. El momento estacional en el que nazcan, va a resultar determinante para que el momento en el cual deberían estar preparadas morfológica y fisiológicamente para iniciar la pubertad, coincida con un fotoperiodo creciente (el ciclo reproductivo va a entrar en anestro estacional y, por lo tanto, se va a alargar el periodo prepúber) o con un fotoperiodo decreciente, idóneo para la activación del ciclo reproductivo.

Las corderas nacidas en primavera inician la pubertad en su primera estación reproductiva (octubre-noviembre) a los 6-8 meses de edad, mientras que aquellas nacidas en otoño no lo hacen hasta su segunda estación reproductiva, a los 16-18 meses de edad (Figura 8). El retraso en las corderas nacidas en otoño se debe a que, si bien por su edad y peso vivo podrían alcanzar la pubertad a finales de la primavera o a comienzos del verano, no lo hacen porque este momento coincide con el periodo de anestro estacional (periodo de luz creciente), de tal manera que la primera ovulación no aparece hasta el siguiente otoño coincidiendo con un periodo de luz favorable (fotoperiodo decreciente) (Foster y Ryan, 1981).

Figura 8. Representación esquemática del comienzo de la pubertad en corderas nacidas en primavera (en naranja) y otoño (en verde) (tomado de Foster y Ryan, 1981).



Como muestra la Tabla 4, estudios en diferentes razas ovinas españolas han puesto en evidencia la existencia de una gran variabilidad racial e individual en el establecimiento de la pubertad en relación con la época de nacimiento (Abecia y Forcada, 2010).

Tabla 4. Pesos (kg) y edades (días) al comienzo de la pubertad (media ± error estándar) en corderas de razas Manchega, Rasa Aragonesa y Merina nacidas en diferentes épocas (Abecia y Forcada, 2010).

| Nacimiento | Edad (días) | Peso (Kg) | Raza |
|------------|-------------|-----------|----------------|
| Enero | 320±4 | 46,2±1,5 | Manchega |
| Febrero | 263±6 | 44,3±3,1 | |
| Abril | 186±3 | 41,8±2,0 | |
| Octubre | 314±4 | 47,4±1,7 | |
| Abril | 208±5 | 46,6±1,7 | Rasa Aragonesa |
| Septiembre | 274±3 | 49,0±1,6 | |
| Diciembre | 213±6 | 46,4±1,1 | |
| Marzo | 206±4 | 30,2±2,3 | Merina |
| Junio | 464±4 | 39,6±1,0 | |
| Octubre | 226±5 | 33,9±1,1 | |

En general, la duración del periodo prepuberal es más corto en las razas ovinas menos estacionales (razas ovinas mediterráneas) que en aquellas razas con un marcado carácter estacional (razas originarias de latitudes más septentrionales) (Abecia y Forcada, 2010).

Un estudio realizado acerca de la estacionalidad reproductiva de las ovejas, demuestra que se encuentran diferencias importantes en la edad a la que alcanzan la pubertad las ovejas de raza Pelibuey nacidas en diferentes épocas del año. Se observó que las ovejas Pelibuey nacidas en primavera y que son suplementadas pueden comenzar a ciclar a los 6 meses de edad, con pesos de alrededor de 21 kg. En cambio, las ovejas

nacidas en la misma explotación durante el otoño, generalmente no comienzan a ciclar hasta los 9 o más meses de edad, aún cuando su alimentación haya sido adecuada y hubieran alcanzado los 21 kg desde meses antes (Porras et al., 2003).

Esto se debe, como se ha visto, a que las ovejas nacidas en otoño y que son suplementadas, alcanzan la edad y peso compatibles con la reproducción (6 meses y 21 kg respectivamente) durante los meses del año (marzo a mayo) en los que se ha descrito una disminución de la actividad reproductiva por un fotoperiodo creciente, por lo que tienen que esperar hasta que la época del año sea adecuada para comenzar el ciclo reproductivo. Se estudió el efecto de suplementar la alimentación sobre la edad y el peso al primer estro en las corderas de raza Pelibuey nacidas en verano (entre julio y agosto), encontrando que la estación del año afecta al inicio de la pubertad independientemente del nivel de suplemento nutricional que reciban los animales (Porras et al., 2003).

En el año 2016 se publicó un artículo sobre un estudio realizado en Méjico sobre la edad a la pubertad en corderas de raza Pelibuey, hijas de ovejas con actividad reproductiva tanto estacional como continua, nacidas fuera de temporada. Este estudio se basaba en que algunas ovejas de esta raza no presentan la estacionalidad reproductiva común en la especie. El objetivo fue determinar si las corderas Pelibuey, hijas de ovejas con actividad reproductiva continua, inician la pubertad antes que las hijas de ovejas estacionales, cuando los partos ocurren fuera de temporada (otoño o invierno), ver si las corderas hijas de hembras continuas no se basan en el fotoperiodo e inician su pubertad durante el anestro. Para probar esto, se usaron 16 corderas Pelibuey nacidas en otoño (noviembre) y 21 corderas nacidas en invierno (diciembre-enero). Todas fueron mantenidas con sus madres y destetadas a los 90 días de edad, permanecieron en un sistema intensivo y fueron aisladas de cualquier contacto con machos. Desde los cuatro meses de edad, cada semana se registró el peso y la condición corporal y se tomaron muestras sanguíneas para determinar las concentraciones plasmáticas de progesterona e identificar el inicio de la actividad ovárica (Roldán-Roldán et al., 2016).

Los resultados obtenidos mostraban que la edad y el peso a la pubertad fue $239,25 \pm 10,96$ días y $29,78 \pm 4,39$ kg en las corderas nacidas en otoño y $23,28 \pm 42,71$ días y $25 \pm 4,42$ kg en las corderas nacidas en invierno. Ninguna variable de las hijas de ovejas continuas fue diferente al de las hijas de estacionales en ninguna de las temporadas de parición. Así pues, la edad a la que alcanzan la pubertad las corderas Pelibuey es independiente del patrón reproductivo estacional o continuo de sus madres (Roldán-Roldán et al., 2016).

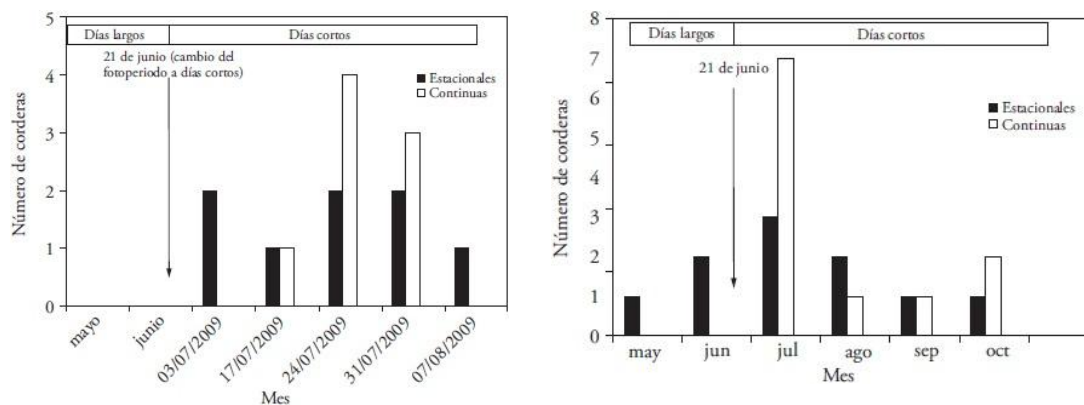
Todas las corderas del estudio nacieron fuera de temporada, por lo que se suponía que las hijas de ovejas con actividad reproductiva continua alcanzarían la pubertad antes que las hijas de ovejas estacionales, ya que estas no responderían a las señales fotoperiódicas. Además, el anestro, que normalmente ocurre en la primavera, y es época en la que estarían alcanzando la pubertad no les afectaría. Los resultados indicaron que la edad a la que alcanzan la pubertad, las corderas Pelibuey es independiente de la capacidad de sus madres para presentar actividad reproductiva estacional o continua, ya que no existió diferencia en esta variable en los grupos de corderas ni entre las nacidas en otoño y las nacidas en invierno. Esto, posiblemente porque ambos grupos respondieron de manera similar al fotoperiodo. Por todo esto se deduce que la característica de continuidad reproductiva se expresa más en la oveja adulta que en la primípara (núlpara) y aparentemente no se expresa en la prepúber (Roldán-Roldán et al., 2016).

Como ya se ha visto, las ovejas de razas originarias de países templados (Suffolk) alcanzan la pubertad en el otoño del mismo año cuando las corderas nacen en la primavera (temporada normal de nacimientos), siempre y cuando tengan el desarrollo somático adecuado; las nacidas en el otoño esperan los días cortos del siguiente otoño para que esto ocurra, aunque hayan alcanzado la edad y el peso adecuado durante la primavera. Es decir, que las corderas tienen que exponerse primero a días largos (primavera-verano) y luego a días cortos para que la pubertad se presente (Roldán-Roldán et al., 2016).

Sin embargo, en este estudio, las ovejas estuvieron expuestas a los 6 meses de aumento del fotoperiodo natural (21 de diciembre al 21 de junio). Un hallazgo interesante es la rapidez con la que la pubertad se presentó desde el 21 de junio, cuando los días se acortan, ya que la mayoría de las corderas nacidas en otoño (94 %) ovuló en julio. Así, entre 12 y 48 d, desde el cambio en la dirección del fotoperiodo, fueron suficientes para que la pubertad ocurriera y en forma notablemente sincrónica. Inclusive, tres de las corderas nacidas en invierno ovularon antes del solsticio de verano, por lo que necesitaron solo exposición a días largos (Roldán-Roldán et al., 2016).

En las Figuras 9 se puede observar los resultados obtenidos:

Figura 9. Relación del número de corderas con la fecha de la primera ovulación (fecha a la pubertad), en corderas hijas de ovejas con actividad reproductiva continua y estacional, nacidas en otoño y mes de inicio de la ovulación en corderas nacidas en invierno, hijas de ovejas Pelibuey con actividad reproductiva continua y estacional. Tres corderas ciclaron antes que los días comenzaran a acortarse (21 de junio) (Roldán-Roldán et al., 2016).



➤ Interacciones sociales, efecto macho

La introducción de los machos después de un periodo previo de aislamiento olfativo y visual, adelanta el inicio de la pubertad en las corderas, siempre y cuando hayan superado su peso crítico de madurez sexual. En general, en las razas ovinas que presentan un anestro poco profundo, como es el caso de la mayoría de las razas ovinas españolas y las razas del trópico mejicano, la introducción de los machos durante el anestro estacional adelanta el inicio de la pubertad de cuatro a cinco semanas, respecto a las corderas sin presencia de los machos (Abecia y Forcada, 2010).

En los primeros trabajos de Dyrmondsson (1972), se apreciaba que había una mayor agrupación de celos en aquellas corderas que tenían presencia de machos respecto a aquellas que no tenían (González, 2017).

En un trabajo llevado a cabo con razas Islándicas, Gómez *et al.*, (1985) demostraban que la introducción de los machos a partir de los 7 meses de edad provocaba adelantos de las ovulaciones en corderas que habían nacido en noviembre, presentando celo a partir de julio (media de 272 días), mientras que el grupo sin machos aparecían en una media de 314 días (González, 2017).

La eficacia del efecto macho en ovejas adultas está claramente evidenciada, sin embargo los registros sobre la eficacia del efecto macho en el inicio de la pubertad son mucho más limitados. A pesar de esto, varios autores han demostrado con sus estudios que realmente existe una relación clara entre ambos acontecimientos, tanto para adelantar la llegada de la pubertad como para sincronizarla en un grupo de corderas, lo que resulta muy útil a la hora del manejo reproductivo de las corderas en la producción ovina.

En un estudio realizado en Corrientes (Argentina), se introdujo a 26 corderas, con las mismas condiciones de destete, nutrición y condición corporal, junto a dos machos de raza Dorper y se observó el comportamiento durante varios días por la mañana y por la tarde. Los machos fueron pintados en el pecho para determinar las montas. (Verdoljak et al., 2016).

En las primeras 24 horas de estar con los moruecos, se observó que solo dos de las 26 corderas fueron montadas por éstos, sin embargo, a las 48 horas ya se manifestó el celo con mayor intensidad, con el cual fueron montadas la mayoría de las hembras. Después de 72 horas, solo quedaron seis corderas sin cubrir, las cuales se volvieron a dejar con los machos y cuatro de estas completaron la acción a las 96 horas aproximadamente. (Verdoljak et al., 2016).

Como se ha podido observar, existen varios estudios y evidencias de que realmente la llegada del inicio de la pubertad depende de varios factores. Algunos autores hablan también de factores que provocan estrés en los animales (como las temperaturas extremas, las malas condiciones nutricionales o de salud, entre otros), atrasan el momento de entrada en la pubertad, pero esto sucede igual con todos los procesos fisiológicos que tengan que acontecer en el organismo, con un nivel alto de estrés, el organismo no está preparado para que se produzca un cambio importante y lo va a retrasar.

Como ya se ha visto, es muy importante el buen conocimiento de todos estos factores y la posibilidad de manejarlos para controlar en cierta medida la llegada más temprana de la pubertad, para alargar así la vida reproductiva de los animales.

3.1.4. Métodos para determinar el inicio de la pubertad

La aplicación de métodos fiables que permitan conocer el momento en el que se establece la pubertad supone una herramienta de gran valor tanto para estudios básicos como aplicados.

La bibliografía sobre este tema resulta escasa, debido a que algunas de estas técnicas requieren personal cualificado y es complicada la realización periódica de las mismas en las explotaciones. Así mismo, algunas tienen un coste económico elevado para el sector ovino, por lo que solo se realizan de forma experimental y en estudios.

➤ Detección de celo

Dentro de este apartado, deben considerarse los métodos para la detección de celo, puesto que en el momento que se detecta el primer celo en las corderas, se considera el inicio de la pubertad. Existen diferentes métodos para la detección de celo y las condiciones de utilización de éstos dependen del comportamiento de los animales, del

tiempo disponible y del tamaño del rebaño. La observación directa y atenta de los animales por personas habituadas y que están en contacto directo con los mismos también es muy útil, puesto que las modificaciones del comportamiento de las hembras en el momento de celo, son a veces espectaculares (Ureña, 2016).

Se puede realizar:

- Con machos enteros: Normalmente en rebaños pequeños, donde el valor genético del macho detector no es importante pues esta es su única utilidad. La técnica consiste en la presentación del macho a pequeños grupos de hembras y en sacar las hembras una vez que han sido examinadas por el macho. Es relativamente lento y requiere un alojamiento adecuado para no estresar a los animales. Al macho normalmente se le coloca un mandil para evitar que cubra a las hembras que están en celo y deben estar habituados a llevarlo, si bien una utilización repetida puede llegar a provocar una inhibición sexual, y algún tipo de inflamación de prepucio (Ureña, 2016). También existe la posibilidad de colocar a los machos arneses marcadores y posteriormente se observa las marcas en la zona lumbar de las corderas (Abecia y Forcada, 2010).
- Con machos vasectomizados: Con el objetivo de evitar el riesgo de cubriciones no deseadas y las consecuencias de utilización del mandil, es posible esterilizar quirúrgicamente al macho. Esta práctica no modifica el comportamiento sexual del macho ya que los testículos están presentes y siguen produciendo testosterona. Estos machos se pueden utilizar para la detección de celos siempre y cuando hayan realizado al menos cinco eyaculaciones con el fin de vaciar el resto de conductos deferentes y de ampollas. Esta operación es irreversible y en consecuencia los machos elegidos deben tener un reducido valor genético. Por otra parte, es importante elegir animales que tengan un buen comportamiento sexual y tampoco se debe olvidar, que a pesar de estar vasectomizados pueden seguir transmitiendo ciertas enfermedades ya que siguen depositando en el tracto genital de la hembra el plasma seminal. En este caso el tiempo necesario de detección por observación directa se incrementa con el número de hembras, ya que tras la cubrición el macho requiere un tiempo de descanso y con el tiempo, se llega a producir una ligera disminución de motivación sexual (Ureña, 2016).
- Con hembras androgenizadas o machos castrados: Este método aplicado a las hembras, evita los inconvenientes técnicos precedentes ligados a la utilización de los machos. Consiste en la inyección diaria intramuscular o la inserción de implantes de hormonas esteroideas (testosterona o estrógenos) a los animales, con el objetivo de provocar la aparición de comportamiento sexual masculino (Ureña, 2016).

Los métodos de detección de celo son relativamente sencillos de realizar, resultan muy útiles en la práctica y no requieren altos costes económicos. Por lo tanto, se llevan a cabo rutinariamente en un gran número de explotaciones ovinas, tanto para la detección del primer celo en las corderas, como para el resto de la vida reproductiva en la oveja adulta.

➤ **Laparoscopia**

La técnica laparoscópica permite visualizar in situ los ovarios y detectar la presencia de cuerpos lúteos (indicativos de la aparición de ovulaciones). Las endoscopias se deben realizar, al menos, cada 15 días a partir de los 5 meses de edad en corderas nacidas en primavera y a partir de los 8-9 meses de edad en las nacidas en otoño (Abecia y Forcada, 2010).⁴ A pesar de la efectividad de esta técnica, su utilización se ve limitada por la imposibilidad de realizar exploraciones rutinarias, además de requerir material y personal especializado, es necesario el ayuno de los animales para que el rumen se encuentre más pequeño y poder ver así con más facilidad los ovarios (Torre, 2010).

La técnica laparoscópica en ovino está más ampliamente distribuida para la realización de inseminaciones artificiales intrauterinas en programas de mejoramiento genético, puesto que en estos casos el valor del semen es alto y mediante esta técnica se asegura la introducción del semen en el útero de la oveja (Mellisho et al., 2006).

➤ **Ecografía**

La ultrasonografía transrectal con sondas de alta resolución (7,5MHz) es una técnica no invasiva de gran efectividad, que posibilita la observación directa de los folículos y cuerpos lúteos en el ovario (Figura 10). A diferencia de la laparoscopia, la técnica ecográfica no requiere anestesia ni el ayuno previo de los animales, y permite una ejecución de las exploraciones de forma rutinaria, con una mayor periodicidad (Abecia y Forcada, 2010).

El método ecográfico es más utilizado generalmente como método diagnóstico de gestación, pero al tratarse de una técnica rápida y relativamente sencilla, puede realizarse con otros fines como la detección de la ovulación en las corderas.

Figura 10. Método de ultrasonografía transrectal en oveja adulta (Torre, 2010).



➤ **Estudio del perfil de secreción de progesterona**

Como ya se ha visto en el presente trabajo, la influencia de la progesterona es importante para el sistema reproductivo donde ejerce una retroalimentación negativa en el eje hipotálamo-hipófisis-ovario disminuyendo la frecuencia y aumentando la amplitud de los pulsos de LH, suprimiendo el crecimiento folicular y bloqueando la ovulación (Lozano-González et al., 2012).

La determinación de las concentraciones plasmáticas de progesterona, por radioinmunoanálisis (EIA), en muestras de sangre recogidas periódicamente (1-2 veces por semana), a partir de los 5 meses de edad en corderas nacidas en primavera, y de los 8-9 meses de edad en las nacidas en otoño, permite obtener una información precisa y objetiva del comienzo de la actividad ovulatoria. La ausencia de ciclos de progesterona (concentraciones basales: <0,5 ng/ml) durante el periodo prepuberal seguido de la aparición de ciclos regulares de progesterona, como reflejo de la actividad de los cuerpos lúteos, indican el comienzo de la pubertad (Abecia y Forcada, 2010).

3.1.5. Estrategias reproductivas para adelantar la pubertad

En la actualidad existen diversas técnicas utilizadas para el acortamiento del periodo prepuberal, es decir, para el adelanto del inicio de la pubertad en las corderas.

Los métodos con mayor eficacia demostrada para la inducción de la actividad ovárica en corderas son los tratamientos hormonales basados en el uso combinado de progestágenos y gonadotropinas (Abecia y Forcada, 2010). Sin embargo, con las limitaciones legales en el uso de tratamientos hormonales en los animales, se ha tendido a utilizar otros métodos más naturales y que conlleven menor manipulación de los animales. Por esto, el uso del “efecto macho” y la utilización de implantes de melatonina están teniendo una amplia difusión en la actualidad para tratar de acortar el periodo prepuberal (Abecia y Forcada, 2010).

➤ **Tratamientos con progestágenos**

La utilización de esponjas vaginales impregnadas de un progestágeno (20 mg de acetato de fluorogestona, FGA) en combinación con una inyección intramuscular de gonadotropina coriónica equina (250-350 UI de eCG) en el momento de la retirada de la esponja, ha sido ampliamente aplicado en diferentes razas ovinas españolas para inducir la ovulación en el periodo de anestro y facilitar la cubrición de las corderas (Abecia y Forcada, 2010). Con la utilización de esta metodología se han alcanzado muy buenos resultados reproductivos. Así, se han conseguido índices de fertilidad y prolificidad superiores en un 30% respecto a corderas no tratadas. (Abecia y Forcada, 2010).

El fundamento de este método es producir en los animales un efecto similar al generado naturalmente por la progesterona, esto es, una inhibición del celo en el ciclo estral con la introducción de las esponjas vaginales, es decir, una inhibición de la LH, la FSH y la ovulación. Con la inyección de eCG al terminar el tratamiento con progestágeno se induce una ovulación rápida, puesto que es una hormona con alta actividad de LH y FSH. Mediante este método, se puede llegar a obtener un 80-95% de las ovejas en estro concentrado entre las primeras 36 a 72 horas tras la retirada de las esponjas (Torre, 2010).

➤ **Efecto macho**

Como es bien sabido, el efecto de la introducción de machos en un grupo de hembras previamente aisladas como método de estímulo para inducir la ovulación es bastante eficaz y por ello se utiliza frecuentemente en las explotaciones ovinas.

Sin embargo, su efectividad en corderas para adelantar la pubertad ha sido variable en función de la raza, época, edad, intensidad del anestro y sistema de explotación (Abecia y Forcada, 2010). En corderas de raza Manchega nacidas en noviembre, la introducción de los machos durante el anestro estacional, cuando las corderas tienen 7-8 meses de edad, adelantan en 4 semanas el comienzo de la pubertad con respecto a corderas sin la presencia de los machos. Sin embargo, en animales con 7 meses de edad pero nacidos en febrero, la introducción de los machos no acorta la duración del periodo prepuberal. En corderas de raza Segureña nacidas en septiembre-octubre, la pubertad se adelanta aproximadamente 45 días tras la introducción de los machos en los meses de febrero-mayo. En contraste, en corderas nacidas en marzo, sólo se produce un adelanto de aproximadamente 15 días cuando los machos se introducen en septiembre. Desde un punto de vista tanto práctico como económico, el efecto macho, además de conseguir inducir la ovulación durante el anestro estacional en corderas, ofrece también un adecuado grado de sincronización en el momento de la cubrición y posteriormente durante los partos (Abecia y Forcada, 2010).

➤ **Implantes de melatonina**

Estudios en diferentes razas ovinas han puesto de manifiesto que el tratamiento de corderas mediante la administración exógena de melatonina adelanta el comienzo de la pubertad y mejora los índices reproductivos de las corderas en su primera cubrición (Abecia y Forcada, 2010).

Este método consiste en la colocación de un implante de melatonina biodegradable en la base de la oreja que libera esta hormona progresivamente, consiguiendo una concentración plasmática suficientemente alta durante un periodo de

70-90 días simulando un acortamiento de los días, es decir, un periodo de días cortos. Se consigue la inducción del estro y la actividad ovárica entre los 50 y los 70 días posteriores a la aplicación del implante (Millán, 2018).

No obstante, al igual que ocurre con el efecto macho, existen notables variaciones en la respuesta en relación con la raza, edad y época de tratamiento (Abecia y Forcada, 2010). Así, en corderas de raza Suffolk nacidas en marzo, la aplicación de implantes intravaginales de melatonina a las 7,5 semanas de edad no adelanta el comienzo de la pubertad. Cuando los implantes son colocados a la edad de 19 semanas, la actividad ovulatoria aparece 5 semanas antes que en las corderas no tratadas. En corderas Rasa Aragonesa nacidas en abril, la colocación de implantes subcutáneos de melatonina a los 6 meses de edad no modifica el comienzo de la pubertad respecto a las corderas no tratadas. Sin embargo, en las nacidas en otoño y tratadas con implantes durante el anestro estacional, a los 6-8 meses de edad, se observa un ligero adelanto de 2 semanas en el comienzo de la pubertad (Abecia y Forcada, 2010). En la Tabla 5 se aprecia el efecto de la aplicación de los implantes de melatonina sobre los índices reproductivos (fertilidad, prolificidad y fecundidad) de corderas de diferentes razas ovinas españolas.

Tabla 5. Fertilidad, prolificidad y fecundidad en corderas de razas Merina, Rasa Aragonesa y Manchega tratadas con implantes subcutáneos de melatonina (M) o sin tratar (C) (Abecia y Forcada, 2010).

| | Merina | | Rasa Aragonesa | | Manchega | |
|---------------------|--------|------|----------------|------|----------|------|
| | M | C | M | C | M | C |
| Fertilidad | 72,4 | 56,3 | 78,6 | 62,5 | 71,0 | 70,0 |
| Prolificidad | 1,2 | 1,0 | 1,2 | 1,0 | 1,2 | 1,3 |
| Fecundidad | 84,0 | 58,0 | 93,0 | 76,0 | 83,0 | 90,0 |

4. **Conclusiones**

- Las ovejas son animales poliéstricos estacionales, son sexualmente activas durante una temporada en particular, marcada por el fotoperiodo.
- La pubertad es el momento en el que el animal puede reproducirse por primera vez, en la oveja se caracteriza porque se produce el primer celo seguido de ovulación (Abecia y Forcada, 2010).
- La eficiencia de la producción ovina puede aumentarse eliminando o reduciendo los periodos improductivos en la vida de una oveja reproductora; y uno de esos periodos abarca desde el destete hasta la primera reproducción (Gordon, 2004).
- Existen factores que determinan el inicio de la pubertad y es importante conocerlos y saber manejarlos para una producción animal más eficiente.
- La aplicación de métodos fiables que permitan conocer el momento en el que se establece la pubertad supone una herramienta de gran valor para el control del ciclo reproductivo de las ovejas.
- Existen diversas técnicas utilizadas para el acortamiento del periodo prepuberal en corderas. Los métodos con mayor eficacia demostrada son los tratamientos hormonales basados en el uso combinado de progestágenos y gonadotropinas. Sin embargo, el uso de otros métodos más naturales está teniendo una amplia difusión en la actualidad, debido a las limitaciones legales en el uso de tratamientos hormonales (Abecia y Forcada, 2010).

Conclusions

- Sheep are seasonal polyestry animals, they are sexually active during a particular season, marked by the photoperiod.
- Puberty is the time when the animal can reproduce for the first time, in the sheep it is characterized because the first heat is produced followed by ovulation_(Abecia y Forcada, 2010).
- The efficiency of sheep production can be increased by eliminating or reducing unproductive periods in the life of a breeding sheep; and one of those periods ranges from weaning to the first reproduction (Gordon, 2004).
- There are factors that determine the onset of puberty and it is important to know them and know how to handle them for a more efficient animal production.
- The application of reliable methods that allow to know the moment in which puberty is established is a valuable tool for controlling the reproductive cycle of the sheep.
- There are several techniques used to shorten the prepubertal period in ewe lambs. The most proven methods are hormonal treatments based on the combined use of progestogens and gonadotropins. However, the use of other more natural methods is having a great diffusion at present, due to the legal limitations in the use of hormonal treatments (Abecia y Forcada, 2010).

5. **Valoración personal**

La realización de este trabajo me ha permitido conocer más a fondo la fisiología y endocrinología reproductiva ovina en general y de la fase de pubertad en particular.

El haber consultado tanta bibliografía me ha permitido descubrir artículos y estudios muy interesantes que he podido guardar para futuras ocasiones.

He podido entender la gran importancia que tiene acortar las etapas improductivas de los animales, en concreto la etapa prepuberal, para así alargar la vida reproductiva de las ovejas.

Por último, me gustaría agradecer a Alfonso por sus ánimos y su gran ayuda en la realización de este trabajo, sin la cual no hubiera sido posible.

BIBLIOGRAFÍA

- Abecia Martínez, A. y Forcada Miranda, F. Manejo reproductivo en ganado ovino. Editorial Servet, 2010.
- Batten, M. Scholey, D. and Lamming, G.E. Endometrial oxytocin receptor concentrations and activity in prepubertal lambs and calves. *Journal of Reproduction and Fertility Abstract Series No. 15*, p. 58, 1995.
- Boshoff, D.A., Burger, F.J.L. and Cronje, J.A. Sexual activity of Romanov-Karakul crosses under extensive conditions. *South African Journal of Animal Science*, 5, 91, 1975.
- Buratovich, O. Eficiencia reproductiva en ovinos: factores que la afectan. *Ganadería*, 36, 163-166, junio 2010.
- Davies, M.C.G. and Beck, N.F.G. A comparison of plasma prolactin, LH and progesterone concentrations during oestrus and early pregnancy in ewe lambs and ewes. *Animal production* 57, 281-286, 1993.
- De CamposFerra, J., Cieslak, S., Sartori, R., McManus, C., Martins, Bezerra, J. Weight and age at puberty and their correlations with morphometric measurements in crossbred breed Suffolk ewe lambs. *Revista Brasileira de Zootecnia*, vol. 39 No. 1, enero 2010.
- Dyrmundsson, O.R. and Lees, J.L. Attainment of puberty and reproductive performance in ewe lambs: a review. *Livestock Production Science* 8, 55-65, 1972.
- Dyrmundsson, O.R. Puberty and early reproductive performance in sheep. *Animal Breeding Abstracts* 41, 273-280, 1973.
- Fernández, D. Ciclo estral y pubertad. Trabajos teóricos para el departamento de producción animal y pasturas, facultad de agronomía de la universidad de Uruguay, 2015.
- Foster, D.L. y Olster, D.H. Effect of restricted nutrition on puberty in the lamb: Patterns of tonic luteinizing hormone (LH) secretion and competency of the LH surge system. *Endocrinology* 116, 375-381, 1985.
- Foster, D.L. y Ryan, K.D. Endocrine mechanism governing transition into adulthood in female sheep. *J. Reprod. Fert. Suppl.* 30, 75-90, 1981.
- Gómez-Brunet, A., Santiago-Moreno, J., Chemineau, P., Malpoux B. y López-Sebastián, A. Melatonin secretion during postnatal development in wild and domestic female lambs. *Anim. Reprod. Sci.*, 119, 24-30, 2010.
- González, K. Factores que afectan la pubertad en ovinos. *Zootecnia y veterinaria es mi pasión*, 6 octubre de 2017.
- Gordon, I. *Reproduction in sheep & goats. Controlled reproduction in farm animals series, volumen 2.* Ed. Cab international, 1997.
- Gordon, I. *Reproductive thecnologies in farm animals*, 2004.
- Greeff, J.C., Langenhoven, J. and Wyma, G.A. Puberty and ovulation rate of Romanov, Dorper, and their crosses during the first breeding season. *South African Journal of Animal Science* 23, 113-115, 1993.
- Hafez, E.S.E. Studies on the breeding season and reproduction of the ewe. *Journal of Animal Science, Cambridge* 42, 189-265, 1952.
- Keane, M.G. Effect of bodyweight on attainment of puberty and reproductive performance in Suffolk x Galway ewe lambs. *Irish Journal of Agricultural Research* 13, 263-274, 1974.
- Kennedy, D. *Sheep Reproduction Basics and Conception Rates. Factsheet*, ministry of agriculture, food and rural affairs (Ontario), julio 2012.
- Laster, D.B., Glimp, H.H. and Dickerson, G.E. Factors affecting reproduction in ewe lambs. *Journal of Animal Science* 35, 79-83, 1972.
- Ricordeau, G., Thimonier, J., Poivey, J.P., Driancourt, M.A., Hochereau-De Reviers, M.J. and Tchamitchian, L. INRA research on the Romanov sheep breed in France: a review. *Livestock Production Science* 24, 305-310, 1990.
- Lillywhite, J. *Reproduction in sheep*.
- Lindsay, D.R. *Reproduction in the Sheep and Goat. Reproduction in Domestic Animals.* Ed. Cupps, California U.S.A., 1991.
- Loftsson, E. and Dyrmundsson, O.R. Duration of oestrus in Icelandic ewes and ewe lambs. *Buvisindi* 4, 71-76, 1990.
- López, J. *Ciclo estral en la oveja.* R.Vet, 2016.
- Lozano-González, J.F., Uribe-Velásquez, L.F. y Osorio, J.H. Control hormonal de la reproducción en hembras ovinas. *Veterinaria y zootecnia*, vol. 6, No. 2, 2012.

- Mellisho S., René Pinazo H., Lilia Chauca F., Próspero Cabrera V. y Victoria Rivas P. Inseminación intrauterina vía laparoscópica de ovejas Black Belly con semen congelado. *Revista de Investigaciones Veterinarias del Perú* vol. 17, No. 2, 2006.
- Menzies, P. *Reproductive physiology of sheep*. Merck Manual, veterinary manual, 2018.
- Porras, A., Zarco, L.A., Valencia, J. Estacionalidad reproductiva en ovejas. *Ciencia veterinaria*, 2003.
- Redondo, P. Esquema de la regulación hormonal en la hembra. Sitio web de la escuela universitaria de ingeniería técnica agrícola de Valladolid, 2002.
- Roldán-Roldán, A., García-Martínez, E., Del Río-Araiza, V. Berruecos-Villalobos, J.M., Zarco-Quintero, L.A. y Valencia, J. Edad a la pubertad en corderas pelibuey, hijas de ovejas con actividad reproductiva estacional o continua, nacidas fuera de temporada. *Agrociencia* vol. 50, No. 4, junio 2016.
- Scaramuzzi, R.J., Adams, N.R., Baird, D.T., Campbell, B.K., Downing, J.A., Findlay, J.K., et al. A model for follicle selection and the determination of ovulation rate in the ewe, 1993.
- Schoenian, S. *Reproduction in the ewe*. *Sheep* 101, 21 octubre de 2012.
- Thomas, D.L. *Breeds of sheep in the U.S. and their uses in production*, 2008.
- Ureña, F. Detección y control de la actividad reproductiva de la hembra. Sitio web de universidad de Córdoba, doctorado: Zootecnia y Gestión Sostenible, 2016.
- Uribe-Velásquez, L.F., Correa-Orozco, A., Henry, J. Características del crecimiento folicular ovárico durante el ciclo estral en ovejas. *Biosalud*, Volumen 8, enero - diciembre, 2009. págs. 117 – 131.
- Verdoljak, J. J. O., Vásquez, R., Casco, J.F., Pereira, M.M., Gándara, L., Acosta, F.A., Fernández, C. Adelanto de la pubertad y efecto del medioambiente sobre ovinos de lana en el norte de Corrientes. *Pregon Agropecuario*, junio 2016.