

# INTERACCIÓN NUTRICIÓN-REPRODUCCIÓN EN OVINO DE LECHE

Artículo presentado en el  
Congreso FEDNA 2001



Por: V. Jimeno<sup>1</sup>, T. Castro<sup>2</sup> y P. G. Rebollar<sup>3</sup>

## 1.- INTRODUCCIÓN

La producción ovina ha sido uno de los sectores que menos desarrollo ha sufrido en nuestro país, tanto desde un punto de vista comercial como de mejoras tecnológicas. Sin embargo, en los últimos lustros se ha observado un crecimiento del sector asociado a importantes cambios en los sistemas productivos.

El censo total de ovinos en España ha experimentado un notable aumento en las últimas décadas. En 1970, el censo de ovinos totales en España se cifraba en 17 millones de cabezas y en 1987 esta cifra pasó a 20 millones, de las cuales 14,5 millones eran corderas cubiertas y ovejas. Los últimos datos oficiales disponibles indican que en 1998 el censo ha crecido hasta los 24 millones de cabezas, siendo de 18 millones de cabezas el número de corderas cubiertas y ovejas, cifra similar a la de los períodos de mayor auge de esta especie ganadera en nuestro país (el valor máximo alcanzado fue de 22,6 millones de cabezas en 1960).

En cuanto a la producción de leche, los datos oficiales nos indican también un crecimiento de la producción. En 1970, la producción de leche de oveja fue de 268 millones de litros; en 1987, de 233 millones, y en 1998 se alcanzaron los 326 millones de litros. Este aumento de la producción está ligado a importantes cambios de los sistemas productivos, tanto de los sistemas de explotación como de la base racial tradicionalmente explotada en nuestro país.

Sin embargo, las mejoras que se han producido no han sido suficientes, y, en nuestra opinión, no se han cumplido las expectativas creadas en este

sector. Hay que tener en cuenta que la producción de leche de oveja no está, ni se prevé que esté, limitada por las cuotas lácteas, a diferencia de lo que ocurre con la producción de leche de vaca. En este sentido, todavía queda un largo camino que recorrer para acercar los sistemas de producción ovina de leche a los niveles de progreso que se han alcanzado en otros tipos de producciones animales.

## 2.- SITUACIÓN ACTUAL: RAZAS Y SISTEMAS DE EXPLOTACIÓN

Los sistemas de producción de leche de oveja en España se han basado tradicionalmente en la explotación de razas autóctonas (Churra, Castellana, Manchega y Latxa, principalmente) localizándose en zonas marginales o áreas cerealistas (González-Chávarri *et al.*, 1995). En los últimos años se ha producido un incremento importante de las explotaciones de ovino de leche en las zonas agrícolamente más productivas, lo cual ha llevado a una intensificación de los sistemas de producción (Mantecón *et al.*, 1994).

Uno de los cambios más llamativos que se ha producido en el sistema de producción de ovino de leche ha sido la introducción de razas extranjeras especializadas, fundamentalmente Assaf, Awassi y Lacaune que, en algunos casos, como la Assaf en Castilla y León, siguiendo un esquema de cruzamientos continuados con la Churra, ha llevado hasta la práctica absorción de la raza autóctona (Lavín *et al.*, 1994). Las características productivas más relevantes de las razas explotadas actualmente en nuestro país para la producción de leche, según Fuentes *et al.* (2000), se resumen a continuación.

La oveja **Manchega** se extiende por todas las provincias de la comunidad de Castilla-La Mancha, difundiéndose tanto al norte como al sureste de la misma (cuenca del Segura) donde se confunde con la raza Segureña. Tiene una doble aptitud carne-leche. Ordeñabilidad de tipo medio y cinéticas de emisión mayoritariamente de un pico de emisión de leche, lo que obliga a prolongar los apurados de final de ordeño. Producciones de 160 kg de leche por lactación nor-

**Cuadro 1.- Efecto del tipo de dieta durante la recría de corderas sobre la edad a la pubertad y los rendimientos reproductivos (Susin *et al.*, 1995)**

Relación forraje:concentrado de la dieta	80:20	10:90	Significación
Peso inicial (13 semanas de edad), kg	30,4	30,3	0,87
Peso final (40 semanas de edad), kg	63,6	63,5	0,26
Edad a la pubertad, días	232	232	0,89
Condición corporal durante la cubrición			
Al inicio	4,35	4,25	0,93
Al final	3,9	4,15	0,64
Nº corderas que paren	3/10	4/10	0,91
Nº de partos dobles	0	0	-
Edad al parto, días	403	398	0,69

<sup>1</sup>Dpto. Producción Animal, EUITA.

<sup>2</sup>Facultad de Veterinaria, UCM.

<sup>3</sup>Consultas y Servicios  
Agroalimentarios, S.L.

**Cuadro 2.- Efecto del nivel de alimentación (media±ES) sobre el número de folículos (f≥3 mm) y las concentraciones de progesterona, estradiol, IGF-1 e IGF-2 en el fluido folicular de ovejas (O'Callaghan et al., 2000)**

Nivel de alimentación	0,5M <sup>1</sup>	1,0M	2,0M
Nº de folículos (Diá.≥3 mm)	2,4 ± 0,3 a	2,4 ± 0,5 a	3,5 ± 0,3 b
Progesterona (ng ml <sup>-1</sup> )	24,3 ± 4,7 a	18,9 ± 4,7 b	17,7 ± 4,8 b
Estradiol (ng ml <sup>-1</sup> )	44,8 ± 7,7	42,2 ± 6,6	37,7 ± 9,9
IGF-1 (ng ml <sup>-1</sup> )	222,5 ± 16,3 a	241,9 ± 15,6 b	219,2 ± 17,7 a
IGF-2 (ng ml <sup>-1</sup> )	287,7 ± 15,5 b	287,6 ± 15,5 b	250,3 ± 19,4 a

<sup>1</sup>M: Necesidades energéticas de mantenimiento.

a,b : Medias con distintos superíndices en la misma fila son significativamente diferentes (P<0,05)

malizada a 120 días con el 6% de grasa, aunque en realidad el contenido medio de grasa en la leche de esta raza se encuentra próximo al 8%. Producción de lechazos (12 kg a los 30 días o 16-17 a los 45 días) y, sobre todo, de corderos de cebo, con pesos vivos de entre 22 y 28 kg, desde los 60 a los 90 días. Prolificidad aceptable (25-40% de partos dobles). Escasa estacionalidad reproductiva que se limita al trimestre primaveral.

La **Churra**, se localiza básicamente por toda la Cuenca del Duero, llegando incluso al sur de Galicia. Es una raza de aptitud lechera. Ordeñabilidad de tipo medio y cinéticas de emisión mayoritaria de un pico de emisión de leche. Producciones de 135 litros por lactación normalizada (120 días), aunque se han observado ovejas con una producción de 4 litros de leche al día. Producción de lechazos (9-12 kg hasta los 35 días de edad). Buena prolificidad (30-40% de partos dobles) y escasa estacionalidad reproductiva, limitada a los meses de febrero, marzo y abril.

La raza **Castellana** se encuentra situada por todas las provincias de la comunidad de Castilla y León, norte de Madrid y Guadalajara. Presenta doble aptitud carne-leche. Ordeñabilidad de tipo medio y cinéticas de emisión mayoritaria de un pico de emisión de leche. Producciones algo inferiores a la Manchega y prolificidad muy similar. Producción de lechazos y de corderos en cebo, en pureza o a partir de cruzamiento industrial.

La **Latxa** es una raza originaria del País Vasco que se extiende por la Cordillera Cantábrica (provincias de Santander, Asturias y Norte de León), llegando incluso hasta Galicia. Aptitud lechera. Ordeñabilidad de tipo medio y cinéticas de emisión mayoritariamente

de un pico de leche. Producciones de 125 -130 litros de leche por lactación normalizada. Ciclo ovárico estacional. Prolificidad entre 106-140%.

La raza **Awassi** es originaria de Israel. Ha sido intensamente mejorada a lo largo del siglo XX. Está ampliamente extendida en todos los países de la cuenca Mediterránea y en algunos del área anglosajona. En los años 70 se introdujo en España cruzándose de forma absorbente, masiva e indiscriminada con la Churra y Castellana. Es una raza de una importante aptitud lechera con producciones medias de 300 kg de leche en 210 días de lactación con un 5-6% de grasa. Presenta algunos inconvenientes: escasa precocidad sexual, baja prolificidad (116%), acusada estacionalidad, deficiente aptitud para el ordeño mecánico y deficiente calidad de la leche (baja cantidad de grasa y proteína) y de la carne (lechazos muy engrasados, de escasa calidad). Es una raza nerviosa y de difícil manejo. Todos estos problemas han propiciado que se haya sustituido por la Assaf o la Lacaune.

La **Assaf** es una raza sintética originaria de Israel, donde fue obtenida por cruzamiento de 5/8 de Awasi y 3/8 de Frisona, con los objetivos de aumentar la prolificidad y la precocidad sexual de las corderas. Se ha difundido ampliamente en todos los países del área

Mediterránea y en algunos del área anglosajona. En España está muy extendida en Castilla y León, donde ha sustituido a la Awassi en los últimos años. Aptitud lechera con producciones superiores a la Awassi. También presenta mejor prolificidad (207%) y calidad lechera. El desarrollo mamario es excepcional. Sin embargo, en ocasiones, los animales muy productivos presentan una gran variabilidad en la morfología mamaria, descolgamiento mamario y otros problemas que dificultan la rutina del ordeño mecánico.

La raza **Lacaune** se encuentra ampliamente extendida en todos los países de la Cuenca Mediterránea. De reciente implantación en España, ha sustituido parcialmente a la Assaf en Castilla y León o en cruzamientos con la Manchega en Castilla-La Mancha. Raza rústica de aptitud lechera con producciones entre 200-250 kg de leche en 200 días de lactación. Excelente aptitud para el ordeño mecánico con un 80% de animales de dos picos o emisiones de leche, lo que permite el ordeño del 80% de la leche como leche-máquina, al ser capaz la pezonera de desencadenar por sí misma (sin intervención manual sobre la ubre) el reflejo de eyección. Producción de corderos lechales (14 kg en 30 días) y de cebo, con rendimientos superiores a los de la Manchega.

Teniendo en cuenta únicamente los

**Cuadro 3.- Recomendaciones nutritivas para la cría de corderas Lacaune<sup>1</sup>**

NUTRIENTES	Unidades	MÍNIMO	MÁXIMO
Materia seca (MS)	kg/d	1,3	-
Humedad	%	-	≥50
DER	UFL/kg MS	0,9	-
FB	%MS	13	-
FAD	%MS	16	-
FND	%MS	23	-
AZUC+ALM.	%MS	15	25
CNF	%MS	20	35
PB	%MS	15	-
PDIA	%PDIN	30	40
PDIE	g	110	-
PDIN	g	110	-
PDIN-PDIE	%PDIN	0	10
EE	%MS	3,5	7,5
Ca	%MS	0,52	-
P	%MS	0,31	-
Ca/P (mín.)	-	1,5	-
Relación Forraje/Conc.	-	50/50	-
Vitamina A	UI/d	1410	2585
Vitamina E	UI/d	22	-

<sup>1</sup>A partir de datos del NRC (1985) y del INRA (1988)

**Cuadro 4.-** Recomendaciones nutritivas para ovejas lecheras de raza Lacaune en la fase final de lactación e inicio de gestación<sup>1</sup>

NUTRIENTES	Unidades	MÍNIMO	MÁXIMO
Materia seca (MS)	kg/d	2,2/2,4	-
Humedad	%	-	≥50
DER	UFL/kg MS	0,8	-
FB	%MS	17	-
FAD	%MS	21	-
FND	%MS	28	40
AZUC+ALM.	%MS	20	30
CNF	%MS	30	40
PB	%MS	15,5	16,5
PDIA	%PDIN	40	50
PDIE	g	180	220
PDIN	g	180	220
PDIN-PDIE	%PDIN	0	10
EE	%MS	3,5	6,5
Ca	%MS	0,55	-
P	%MS	0,35	-
Ca/P (min.)	-	1,5	-
Vitamina A	UI/d	3.995	2.585
Relación Forraje/Conc.	-	50/50	-

<sup>1</sup>A partir de datos del NRC (1985) y del INRA (1988)

datos productivos de estas razas, es posible entender la evolución que han sufrido las producciones en las explotaciones de ovino lechero de nuestro país en los últimos años. El cambio sufrido en la base racial de las explotaciones se ha acompañado de un importante aumento de la producción de leche por oveja, junto con importantes mejoras en las infraestructuras que sustentan estos sistemas. Las principales mejoras introducidas en factores y medios de producción afectan a la alimentación, genética, manejo, gestión de las explotaciones, comercialización de los productos, etc. Por ejemplo, en la provincia de León se ha producido un importante incremento de la producción de leche en los rebaños más especializados: en 1990, la producción media de leche de oveja Assaf, en la que se habían realizado escasas mejoras, fue de 78,7 l por oveja presente en la explotación; en 1995, aumentó a 140 l (Lavin, 1997), y en 1999, la cantidad media de leche obtenida por oveja presente en la explotación ascendió a 268,5 l (Diez, 2001).

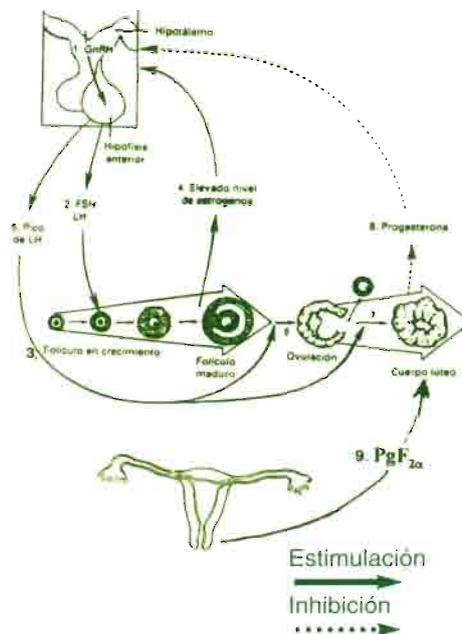
Todos estos cambios implican la necesidad de mejorar la alimentación de cara a satisfacer las demandas crecientes de un ritmo reproductivo más intenso en estas razas mejoradas.

## 3 . - B A S E S ENDOCRINOLÓGICAS DE LA REPRODUCCIÓN EN GANADO OVINO

La reproducción es un fenómeno fisiológico muy complejo, que en cada una de las especies animales presenta diversas particularidades que es conveniente conocer. El ciclo sexual de la oveja, tiene una duración media de 17 ± 2 días y durante el mismo se producen una serie de modificaciones que afectan al ovario, al comportamiento del animal y al sistema endocrino. El ciclo sexual en ganado ovino se divide en tres fases:

### Fase estral (celo),

con una duración de 36 a 40 horas aunque puede variar con la raza y la edad del animal. La ovulación u ovocitación tiene lugar entre las 35-40 horas después del comienzo del estro o celo de forma natural, aunque puede acortarse en el caso de tratamientos para sincronizar los celos. La tasa de ovulación (TO) va a depender de la estacionalidad, la raza, la edad, el clima y la temperatura.



1.- Liberación GnRH . 2.- Liberación FSH/LH. 3.- Crecimiento folicular. 4.- Elevado nivel de estrógenos. 5.- Pico de LH. 6.- Ovulación. 7.- Formación del cuerpo lúteo. 8.- Elevado nivel de progesterona. 9.- Secreción de PGF 2α. 10.-Luteólisis.

**Fase luteínica**, se extiende del día 2 hasta el día 14 desde el comienzo del estro. El ovocito es liberado al oviducto donde tendrá lugar la fecundación. El folículo maduro que ha liberado el ovocito se cicatriza en un cuerpo lúteo, que será el responsable de la secreción de la progesterona (P<sub>4</sub>) y la oxitocina. En el caso de existir gestación, el cuerpo lúteo se transformará en un cuerpo lúteo de gestación que estará continuamente liberando P<sub>4</sub> para favorecer la existencia del embrión en el útero y bloquear la actividad cíclica del ovario.

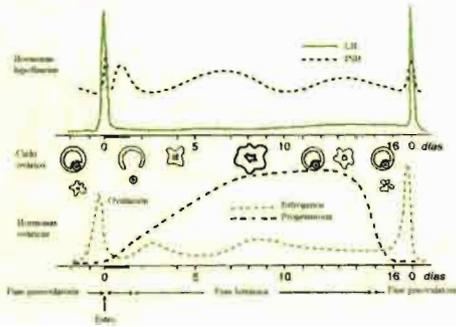
**Fase preovulatoria**, dura desde el día 15 al 17 desde el comienzo del estro. Si tras la ovulación el ovocito no es fertilizado, el endometrio del útero no gestante secreta prostaglandinas F<sub>2a</sub> (PGF<sub>2a</sub>), que es una hormona con una potente acción luteolítica y responsable de la regresión del cuerpo lúteo. Durante esta fase los folículos van desarrollándose para iniciar un nuevo ciclo.

El establecimiento y regulación del ciclo sexual está controlado por complejos mecanismos dependientes del sistema endocrino. Las hormonas que intervienen se producen en hipotálamo (GnRH), hipófisis (LH y FSH), ovario (estradiol, inhibina, progesterona) y útero (prostaglandina F<sub>2a</sub> y prostaglandina E<sub>2</sub>) y a través del torrente circulatorio llegan a los órganos receptores. En la figura 1 se muestra un esquema de la regulación hormonal del ciclo sexual en ganado ovino.

### 3.1.- Estacionalidad en la reproducción del ganado ovino

La especie ovina se considera poliéstrica estacional, esto quiere decir que presenta ciclos estrales durante una determinada estación del año en la que aparecen ciclos sexuales consecutivos. Cuando finaliza este periodo, la hembra entra en una fase de anoestro hasta la siguiente estación. Esta estacionalidad está determinada fundamentalmente por el fotoperiodo. Cuando los días comienzan a decrecer (final de verano y otoño) se inicia el periodo de actividad sexual y cuando los días empiezan a crecer (final de invierno y primavera) comienza el anoestro o periodo de reposo sexual. El mecanismo endocrino que controla el paso de una estación a otra está determinado por la modificación en la sensibilidad del

**Figura 2.-** Evolución de las concentraciones hormonales a lo largo del ciclo sexual de la oveja



hipotálamo a los esteroides gonadales por medio de la variación en la secreción de la melatonina, una indolamina secretada por la glándula pineal. Es decir, la glándula pineal actúa como un mediador que transforma los impulsos ópticos de la luz en descargas hormonales que son capaces de alterar la sensibilidad del hipotálamo a los esteroides gonadales.

Debido a las grandes diferencias que existen en la duración del día, según la latitud geográfica, existen notables diferencias en cuanto a la intensidad y duración del anoestro estacional. En las zonas geográficas situadas en las latitudes mayores, es decir las zonas más cercanas a los polos, como por ejemplo los países del norte de Europa (Escocia, Islandia), donde se producen bruscas variaciones en la duración del día y la noche, el efecto del fotoperiodo es muy marcado y las ovejas presentan anoestros muy largos. El periodo de inactividad sexual dura entre 8-9 meses (desde febrero-marzo hasta comienzos del otoño) mientras que la época reproductiva se limita a unos 4-5 meses. Sin embargo, en los países de la zona mediterránea donde las diferencias en cuanto a las horas del luz entre estaciones del año son menos marcadas, la duración del anoestro estacional es menor (4 meses de inactividad sexual frente a 8 de actividad reproductiva). En las zonas próximas al ecuador, donde apenas se producen variaciones a lo largo del año en cuanto a horas de luz, la estacionalidad es prácticamente nula y las ovejas manifiestan actividad cíclica todo el año con diferencias relacionadas con la disponibilidad de alimentos.

En España, la mayor parte de las razas presentan una disminución en la actividad sexual a partir de febrero

que se prolonga hasta el mes de mayo. Sin embargo, se pueden encontrar ovejas que manifiestan ciclos sexuales durante todo el año y otras que durante el anoestro presentan celos y ovulaciones silenciosas sin carácter cíclico. Como consecuencia del efecto del anoestro estacional las ovejas españolas pueden sufrir variaciones importantes de la fertilidad y prolificidad a lo largo del año. Sin embargo, este efecto puede ser paliado en algunos casos y en porcentaje variable por factores de manejo (efecto macho) y alimentación. De la misma forma y con la misma variación, los moruecos tienden a mostrar una estacionalidad, siendo sexualmente más activos y con eyaculados de mejor calidad durante la época reproductiva "natural".

### 3.2.- Regulación endocrina del ciclo sexual

Los estímulos sensoriales y ambientales que reciben las ovejas se transmiten al sistema nervioso central y desde allí a través del eje hipotálamo-hipófisis a las gónadas. Durante el anoestro estacional, la liberación pulsátil de la LH hipofisaria se encuentra disminuida por la acción del estradiol. Cuando el fotoperiodo es decreciente (días cortos) se desbloquea este mecanismo, de manera que da comienzo un nuevo ciclo sexual en el animal. En la época de actividad sexual y durante la fase preovulatoria, se produce un rápido crecimiento folicular como consecuencia de la luteólisis y una elevada concentración en sangre de 17-b estradiol, estrógeno ovárico responsable de los síntomas de celo en la fase estral, durante la cuál la hembra es receptiva al macho.

Durante la estación reproductora, el estradiol ovárico (que aumenta mucho su concentración en sangre)

deja de bloquear al centro hipotalámico generador de pulsos de GnRH y permite que aumenten la frecuencia de pulsos de LH hipofisaria y también su amplitud, provocando la descarga preovulatoria de LH responsable de la ovocitación y formación del cuerpo lúteo. La inhibina, es otro estrógeno producido por las células del folículo ovárico que desarrolla un efecto de retroalimentación negativa sobre la secreción de FSH hipofisaria, y por lo tanto, actúa regulando el desarrollo folicular.

La FSH hipofisaria, durante la fase preovulatoria, disminuye su concentración coincidiendo con el aumento de LH. En la fase estral, la concentración de FSH aumenta, al igual que la de la LH, apareciendo otra descarga posterior que suele ser coincidente con la ovulación y que está relacionada con el número de folículos que madurarán en el próximo ciclo. A lo largo del ciclo se producen nuevos picos de FSH que coinciden con ondas de desarrollo folicular; estos picos de FSH coinciden también con concentraciones mínimas de estrógenos ováricos (17-b estradiol). Durante la fase luteínica, el cuerpo lúteo formado comienza a secretar P4, hormona que durante esta fase va a inhibir la frecuencia de pulso de LH y, por lo tanto, la ovulación, ayudando a la preparación del útero para la anidación y el mantenimiento posterior del embrión, hasta aproximadamente el día sesenta de gestación, cuando la P4 de origen placentario es capaz de soportar por sí misma la gestación. En torno al día 15 de la fase luteínica, si no ha habido gestación, la concentración de P4 desciende a niveles mínimos y el útero secreta la hormona prostaglandina F2a (PGF2a) responsable de la lisis del cuerpo lúteo y del inicio de un nuevo ciclo sexual.



### 3.3.- Control endocrino del desencadenamiento de la pubertad

El comienzo de la actividad reproductora viene señalado por la aparición de la pubertad. Este momento tiene gran interés en producción animal ya que supone el comienzo de la actividad productiva. Sin embargo, para que se exprese la capacidad reproductiva es necesario alcanzar la madurez sexual, que ocurre cuando la ovulación se acompaña de fertilización y se produce un desarrollo normal del embrión y del feto. El inicio de la pubertad se puede señalar como el momento de la primera ovulación. Esta primera ovulación, y a veces también la segunda en el caso del ganado ovino, no van precedidas de síntomas de celo, por lo que se puede decir que la pubertad comienza con la primera ovulación y la fertilidad o madurez sexual con el primer celo (entre 17-25 días después de la primera ovulación).

Desde un punto de vista endocrino, el comienzo de la pubertad requiere la coordinación de una serie de complejos mecanismos en los que intervienen los centros de secreción hormonal. En el animal inmaduro la frecuencia de pulsos de LH se mantiene baja debido a la gran sensibilidad del hipotálamo a las bajas concentraciones de estradiol ovárico, que ejerce un efecto *feedback* inhibitorio sobre él. La baja frecuencia en



los pulsos de LH no permite el desarrollo folicular necesario y no se produce el estradiol suficiente para excitar el centro de descarga preovulatoria de GnRH a nivel hipotalámico.

El desencadenamiento de la pubertad obedece a un conjunto de factores externos (luz, temperatura) e internos (edad, peso vivo, crecimiento) que, actuando a través de la secreción de melatonina y otro tipo de estímulos hipotalámicos, disminuyen notablemente la sensibilidad del hipotálamo al efecto inhibitorio que ejercen sobre él los esteroides gonadales (17- $\beta$  estradiol). Al desaparecer el *feedback* negativo de los esteroides aumenta la frecuencia de pulsos de GnRH y por lo tanto de LH en la hipófisis, lo que estimula el crecimiento folicular. La mayor

secreción de estradiol por los folículos es capaz de estimular en el hipotálamo el centro de descarga preovulatoria de GnRH y como consecuencia provocar una gran descarga o pico preovulatorio de LH. A continuación se produce una primera formación de tejido luteal que provoca un aumento transitorio de progesterona, con una duración no superior a 5-6 días. La progesterona sustituye al estradiol en el efecto *feedback* inhibitorio sobre la producción

de gonadotropinas a nivel hipotalámico. Con la lisis del primer tejido luteal y la disminución en el nivel de progesterona, aparece una nueva descarga preovulatoria de LH que va seguida de una ovulación y formación de cuerpo lúteo con una vida media normal de 14 días y que mantendrá un ciclo sexual con un nivel de progesterona similar al de un adulto. A este primer ciclo le seguirá la actividad cíclica regular para esta especie, con una periodicidad de 17 días.

En ganado ovino esta primera ovulación no suele ir precedida de síntomas de celo por lo que hasta que éstos no se manifiesten no tiene lugar la fertilidad. Los síntomas de celo están directamente relacionados con variaciones en las concentraciones sanguíneas de las hormonas esteroides, estrógenos y progesterona, que actúan sobre determinados centros del SNC relacionados con la conducta que determina este comportamiento sexual. Es necesario que el hipotálamo esté previamente expuesto a la acción de la progesterona producida en el cuerpo lúteo del ciclo anterior para que los estrógenos provoquen el celo. Esto explicaría porqué el celo del primer ciclo es silencioso, precisándose la acción de la progesterona del primer cuerpo lúteo para que el celo se manifieste en el siguiente ciclo.

### 4.- EFECTOS DE LA NUTRICIÓN SOBRE LA REPRODUCCIÓN EN OVINO

La relación entre nutrición y reproducción ruminantes es compleja y los resultados reflejados en la bibliografía son a menudo variables e inconsistentes. La condición corporal, el nivel de alimentación y el estado fisiológico (lactación, gestación) de las ovejas pueden influir nutricionalmente sobre la eficacia del sistema reproductivo. Se han realizado numerosos estudios sobre los efectos de la alimentación sobre la reproducción que señalan distintos factores que pueden influir en el animal a nivel del hipotálamo y la glándula pituitaria (secreción de GnRH, LH y FSH), el ovario (calidad de los ovocitos, producción de esteroides y concentraciones de IGF) y sobre las consecuencias de estas señales endocrinas en el útero (desarrollo y calidad del embrión). Sin embargo, todavía no se conocen con exactitud todos los mecanismos

**Cuadro 5.- Recomendaciones nutritivas para ovejas lecheras de raza Lacaune en el parto<sup>1</sup>**

NUTRIENTES	Unidades	MÍNIMO	MÁXIMO
Materia seca (MS)	kg/d	1,5	-
Humedad	%	-	≥40
DER	UFL/kg MS	1	-
FB	%MS	15	-
FAD	%MS	19	-
FND	%MS	32	50
AZUC+ALM.	%MS	18	30
CNF	%MS	30	42
PB	%MS	12	-
PDIA	%PDIN	45	55
PDIE	g	155	-
PDIN	g	155	-
PDIN-PDIE	%PDIN	0	10
EE	%MS	3,5	7,5
Ca	%MS	0,39	-
P	%MS	0,24	-
Ca/P (mín.)	-	1,5	-
Cu (Mo<1 ppm)	ppm	9	11
Vitamina A	UI/d	5.270	-
Relación Forraje/Conc.	-	50/50	-

<sup>1</sup>A partir de datos del NRC (1985) y del INRA (1988)

endocrinos implicados.

Por otra parte, debido a la diversidad de razas ovinas y sistemas de explotación resulta difícil interpretar y extrapolar los resultados obtenidos a las distintas razas y tipos de explotación. Hay que tener en cuenta que la mayor parte de los datos disponibles proceden de estudios realizados en animales explotados en régimen extensivo o semi-extensivo, siendo particularmente escasos los realizados en ganado ovino explotado en régimen intensivo para la producción de leche.

#### 4.1.- Efectos de la nutrición sobre la aparición de la pubertad

En ovejas, la pubertad suele alcanzarse en torno a los 7-8 meses de edad. El punto que determina en cada individuo este momento depende de la interacción de dos factores principales, el

tad en primavera, tendrán que esperar al siguiente otoño para adquirir la información fotoperiódica necesaria para la activación de la secreción de pulsos de GnRH (Adam y Robinson, 1994). Todo ello implica que el peso vivo de las corderas en el momento de la pubertad varía enormemente (desde 32 a 50 kg para las razas estudiadas por Foster *et al.*, 1985) y confirman la teoría de que no existe un peso vivo límite sino más bien un "peso mínimo crítico" para alcanzar la pubertad.

Además del estado de desarrollo del animal y el fotoperiodo, otros factores como la raza, el nivel de alimentación, el manejo o factores sociales (efecto macho) pueden influir en el desencadenamiento de la pubertad. Así, existe una enorme variabilidad entre razas en cuanto al momento del comienzo de la pubertad, aunque la ten-

iniciación de la liberación pulsátil de LH por la glándula hipofisiaria que desencadena la pubertad. En corderas ovariectomizadas (sin ovarios y, por tanto, en las que se ha eliminado el efecto *feedback* negativo de los esteroides sobre la secreción de LH) que reciben bajos niveles de alimentación, Foster *et al.*, (1988) observaron que la infusión parenteral de una mezcla de aminoácidos y glucosa fue tan efectiva como un aumento del nivel de alimentación para provocar la liberación de LH y el mantenimiento de su frecuencia pulsátil. Esto demuestra que los mecanismos que controlan la liberación de GnRH son extremadamente sensibles a cambios en el estado nutricional del animal lo que implica la existencia de algunos metabolitos en sangre que comunican la información sobre el cambio en el estado nutricional directamente al

hipotálamo (Robinson, 1990). Mientras que para la información fotoperiódica existen evidencias inequívocas de que el mediador metabólico es la melatonina, las señales metabólicas relacionadas con el estado nutricional no están bien identificadas. La aliviación en la supresión de la

**Cuadro 6.- Producción y composición de la leche de ovejas de raza Manchega y Lacaune durante las 12 primeras semanas de lactación (Molina *et al.*, 2001).**

	Razas		Error estándar	Significación <sup>†</sup>		
	Manchega	Lacaune		R	T	R x T
Producción leche (ml/d)	1253	2036	68,7	***	***	***
Grasa (g/d)	91	146	6,8	***	***	
Proteína (g/d)	68	106	3,6	***	***	**
Leche estandarizada <sup>2</sup>	1207	1948	74,3	***	***	
Composición leche (g/kg)						
Grasa	77	70,9	2,46			*
Proteína	58,2	52,1	0,75	***	***	**
caseína	43,2	39,9	0,87	**	***	***

peso y la edad del animal (estado de desarrollo) y la época de nacimiento (fotoperiodo). Esto significa que el grado de desarrollo necesario (aproximadamente entre un 60-65% del peso adulto) debe coincidir con la estación favorable de reproducción (finales de verano y otoño). Si el desarrollo adecuado se alcanza en época desfavorable la actividad reproductiva se retrasará hasta la próxima estación favorable. Así, corderas nacidas en primavera recibiendo niveles de alimentación adecuados para mantener ganancias diarias altas, alcanzan la pubertad en el primer otoño a edad más temprana y pesos más altos que los sometidas a una restricción alimenticia. Si estas corderas nacidas en primavera se restringen desde mitad de verano a mitad del invierno seguido por un periodo de alimentación *ad libitum* que les permita conseguir el peso suficiente para alcanzar la puber-

dencia general es a una aparición más temprana en las razas más prolíficas. En cuanto al efecto macho, López Sebastián (1985) realizó unas experiencias con ovejas Manchegas en las que los machos fueron capaces de desencadenar la pubertad en corderas que habiendo alcanzado el grado de desarrollo suficiente se mantenían impúberes por efecto del anoestro estacional, pero no en aquellas que no habían alcanzado aún su peso crítico.

Durante periodos de exposición a un nivel de alimentación inadecuado o a un fotoperiodo inhibitorio, el fallo en no alcanzar la pubertad deriva del mantenimiento de una elevada sensibilidad a la generación de pulsos de GnRH por el efecto *feedback* negativo del estradiol. En presencia de un fotoperiodo favorable, una mejora de la nutrición está acompañada por un rápido descenso en la acción negativa del estradiol y por la

secreción de LH ligada a la subnutrición, mediante un aumento del nivel de alimentación, ocurre con independencia del peso vivo de la oveja y puede ser emulada mediante la infusión parenteral de glucosa y/o una mezcla de aminoácidos (l'Anson *et al.*, 1991) o la infusión abomasal de un aminoácido simple, la tirosina (Hall *et al.*, 1992).

La insulina, estimulada por la administración de glucosa e inhibida por la subnutrición, puede también influir en la disponibilidad de sustratos neurotransmisores involucrados en la secreción de GnRH y, en algunos trabajos ha provocado aumentos en la tasa de ovulación (Foster *et al.*, 1988; Robinson, 1990). Sin embargo, su papel no está claro dado que la secreción de LH en corderas restringidas no fue alterada por la infusión parenteral (Suttie *et al.*, 1991) o intracerebroventricular (Hileman *et al.*, 1990) de insulina.

Dado que el propiónico ruminal es el principal estimulante de la secreción de insulina, se ha especulado que el suministro de dietas para la cría de corderas que aumenten la producción de propiónico ruminal podría adelantar el inicio de la pubertad y, por tanto, incrementar los rendimientos reproductivos. Susin *et al.* (1995) suministraron a corderas durante el periodo de cría (13 a 40 semanas de edad) dos dietas con una relación forraje:concentrado de 80:20 o de 10:90. El consumo fue controlado de modo que las corderas recibiendo la dieta con alta proporción de concentrado tuvieran la misma velocidad de crecimiento (iguales ganancias medias de peso) que la obtenida en corderas con la dieta alta en forraje. La concentración de insulina en plasma fue significativamente mayor ( $P < 0,01$ ) en las corderas alimentadas con la dieta de alta proporción de concentrado que en las que recibían dietas altas en forraje (21,0 vs 12,5 mIU/ml de insulina en plasma, respectivamente). Sin embargo, ni la edad a la que alcanzaban la pubertad ni los rendimientos reproductivos en el siguiente parto resultaron afectados por el tipo de dieta consumida por las corderas durante la cría (cuadro 1).

#### 4.2.- Efecto de la nutrición sobre los índices reproductivos

La nutrición y el estado de reservas corporales de los animales ejercen una importante influencia sobre los parámetros reproductivos en el ganado ovino. La capacidad de la nutrición para alterar la tasa de ovulación en ovejas se conoce desde hace tiempo. Una rápida mejora de la condición corporal a través de la suplementación con concentrados energéticos o proteicos en el periodo inmediatamente anterior a la cubrición está asociada a un incremento de la tasa de ovulación y del porcentaje de partos múltiples (Robinson, 1990, O'Callaghan y Boland, 1999).

A largo plazo, el nivel de alimentación determina el peso vivo y la condición corporal de las ovejas, mien-

tras que a corto plazo una mejora del nivel nutricional por un aumento del consumo o de la calidad de los suplementos alimenticios suministrados en el periodo de la cubrición (*flushing*) está relacionada con un aumento de la disponibilidad de nutrientes a nivel celular que estimulan la secreción de hormonas gonadotrópicas o bien actúan directamente sobre el ovario aumentando la producción de progesterona (Cox *et al.*, 1987). El efecto del *flushing* sobre la tasa de ovulación en ovejas tiene dos componentes: uno estático, relacionado con el efecto positivo sobre el peso vivo, y otro dinámico, ligado a la rápida mejora de la condición corporal. La componente estática ha sido valorada en un aumento de la tasa de ovulación

medias de 3,4 y 2,5, respectivamente (Rhind *et al.*, 1986).

Por otro lado, la condición corporal antes de aplicar el *flushing* condiciona el resultado obtenido. A corto plazo, una mejora del nivel de alimentación durante el periodo previo a la cubrición parece influir sólo en las ovejas con un rango de condición corporal intermedio y suponen incrementos medios de la tasa de ovulación de entre 0,2-0,4 (Rhind *et al.*, 1989). Las ovejas con condición corporal baja utilizaban prioritariamente al alimento suplementario para mejorar su estado de carnes, mientras que las de condición corporal alta ya habrían alcanzado su potencial máximo.

No obstante, es probable que el aporte de energía a corto plazo esté directamente involucrado en el crecimiento folicular. Downing y Scaramuzi (1991) proponen que el efecto del *flushing* puede estar relacionado con una reducción de los niveles de atresia de la población de folículos que se encuentran en los estados finales de crecimiento y desarrollo. El momento en que un folículo potencialmente ovulatorio es más susceptible a la atresia es en los días 9-13 del ciclo estral (1-2,5 mm de F) que es cuando el *flushing* incrementaría la tasa de ovulación. Haresign (1981) demostró que el *flushing* no afectó al número de folículos pequeños en los ovarios de ovejas alimentadas a un nivel de 2 veces sus necesidades de mantenimiento y,

por tanto, no influyó sobre el desarrollo folicular en las primeras fases. Sin embargo, la tasa de ovulación sí aumentaba por efecto del *flushing* al prevenir la atresia de los folículos más grandes (2-3 mm de F). El mismo razonamiento puede explicar las mayores tasas de ovulación observadas por Rhind y McNeilly (1986) en ovejas con buena condición corporal donde el número de folículos grandes (>4 mm) era mayor que en ovejas con condición corporal baja, aunque ambas mostraban igual número de folículos pequeños.

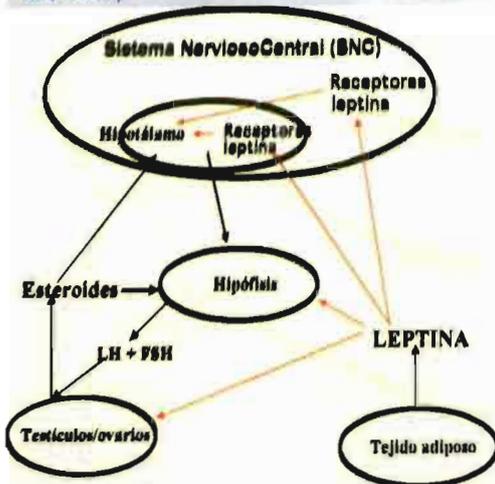
**Cuadro 7.- Recomendaciones nutritivas para ovejas lecheras de raza Lacaune en inicio de lactación-alta producción<sup>1</sup>**

NUTRIENTES	Unidades	MÍNIMO	MÁXIMO
Materia seca (MS)	kg/d	2,9	-
Humedad	%	-	≥50
DER	UFL/kg MS	0,90 - 1,00	-
FB	%MS	15	-
FAD	%MS	19	-
FND	%MS	25	35
AZUC+ALM.	%MS	20	30
CNF	%MS	35	42
PB	%MS	17	-
PDIA	%PDIN	40	55
PDIE	g	315	-
PDIN	g	315	-
PDIN-PDIE	%PDIN	0	10
EE	%MS	3,5	7,5
Ca	%MS	0,64	-
P	%MS	0,41	-
Ca/P (mín.)	-	1,5	-
Cu (Mo<1 ppm)	ppm	7	8
Vitamina A	UI/d	8.415	-
Relación Forraje/Conc.	-	40/60	-

<sup>1</sup>A partir de datos del NRC (1985) y del INRA (1988)

del 1,2-2% por kg de peso vivo (Smith y Stewart, 1990), mientras que diferencias de 0,25 puntos en la condición corporal pueden explicar diferencias de alrededor de 0,20 puntos en la tasa de ovulación en ganado ovino de Rasa Aragonesa (Forcada *et al.*, 1992). No obstante, en razas prolíficas el efecto de la condición corporal sobre la tasa de ovulación es más importante que en razas poco mejoradas, como son nuestras razas autóctonas. Así, ovejas de alto potencial de ovulación con el nivel más alto y más bajo de la condición corporal recomendada presentan tasas de

**Figura 3.-** Relaciones potenciales entre la leptina y la actividad reproductiva en los mamíferos (modificado de Chemineau et al., 1999)



Los cambios en la tasa de ovulación en ovejas que reciben niveles de alimentación altos parecen estar relacionados con un aumento de la entrada de glucosa a nivel celular. Así, Downing *et al.* (1995ab) demuestran que la suplementación con altramuz o la infusión intravenosa directa de glucosa aumentan la tasa de ovulación y resultan en un incremento sostenido de la concentración de Insulina. Williams *et al.* (1997) obtienen el mismo incremento de la tasa de ovulación en ovejas que reciben niveles de alimentación de 0,5 o 1,5 veces sus necesidades energéticas de mantenimiento como alimento o como infusión intravenosa de glucosa. Por tanto, estos resultados implican a la glucosa en el control de la función ovárica y, dado que los niveles de glucosa están regulados por la insulina, también sugieren un papel de esta hormona en el mecanismo de efectos nutricionales que afectan al crecimiento folicular en ovejas (O'Callaghan y Boland, 1999).

Los intentos de relacionar información cuantitativa sobre crecimiento folicular con cambios en las secreciones gonadotrópicas (aumento en la frecuencia o en la amplitud de los pulsos de LH/FSH) son difíciles de interpretar debido a la inconsistencia en las respuestas a cambios en la nutrición observadas en distintos experimentos. En una reciente revisión, O'Callaghan y Boland (1999) destacan que, a diferencia de los monogástricos, los efectos nutricionales sobre la secreción de gonadotropinas en ruminantes son relativamente pequeños, a menos que la restricción alimenticia persista durante

periodos prolongados de tiempo.

El nivel de alimentación durante las semanas previas a la cubrición también puede afectar a la composición del fluido folicular y a las concentraciones de hormonas sistémicas. Recientemente, O'Callaghan *et al.* (2000) observaron que ovejas que recibían altos niveles de alimentación (2 veces las necesidades de mantenimiento, 2M) durante las 5 semanas previas a la cubrición presentaban un mayor número de folículos grandes (> 3mm) y concentraciones de progesterona más bajas que las alimentadas con niveles de 0,5M o 1,0M. Las concentraciones de estradiol no resultaron afectadas por el nivel de alimentación mientras que la dirección y la respuesta observada para las concentraciones de los factores de crecimiento IGF-1 e IGF-2, fue variable aunque resultaron significativamente modificadas (cuadro 2). La importancia de estos resultados estriba en que la progesterona, a través de un efecto *feedback* negativo puede reducir la frecuencia de pulsos de LH, además de jugar un importante papel sobre la maduración de los oocitos y el desarrollo embrionario temprano. Además, cambios en los niveles de insulina inducidos por modificaciones en el nivel de alimentación están estrechamente relacionados con las concentraciones de IGF-1 e IGF-2 y un incremento en los niveles de IGF-1 aumenta la capacidad esteroidogénica y de crecimiento de los folículos ováricos (Spicer y Echternkamp, 1995).

A modo de conclusión, cabe destacar que cambios en el estado nutricional de las ovejas durante el periodo de cubrición son responsables, al menos en parte, de los cambios en la

secreción de gonadotropinas inducidos por la dieta y, en última instancia, afectan al crecimiento folicular y la tasa de ovulación.

La influencia de la nutrición sobre la actividad sexual y fertilidad depende del estado de carnes o condición corporal de los animales. Numerosos estudios muestran que una mejora en la condición corporal en el momento de la cubrición produce un aumento en la fertilidad (Gunn *et al.*, 1991, Molina, 1993). Sin embargo, se ha podido comprobar, que existe un peso vivo y una condición corporal determinada por encima de las cuales las mejoras en la alimentación no se traducen en un aumento de la fertilidad (Paramio y Folch, 1985; Thomson y Bahhady, 1988).

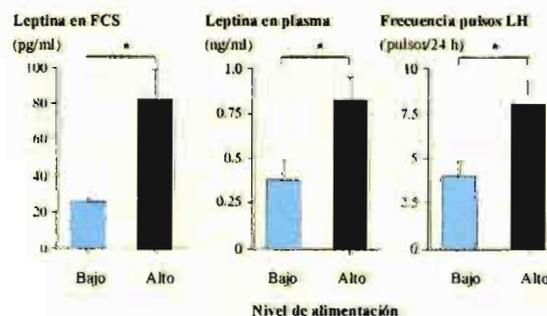
### 4.3.- Efecto de la nutrición sobre la viabilidad embrionaria y el crecimiento fetal

Los efectos de la nutrición durante la gestación sobre el desarrollo y crecimiento del feto dependen en gran medida del momento considerado del periodo de gestación. Al inicio de la gestación el crecimiento del feto es muy lento y sus necesidades nutritivas son extremadamente bajas. En general, se admite que durante el primer mes de gestación, sólo niveles de alimentación extremos, es decir, excesivamente elevados o demasiado severos, pueden reducir la supervivencia embrionaria o retrasar el crecimiento de los fetos, debido a una alteración del equilibrio hormonal progesterona/estrógenos que modifica la composición del fluido uterino. McEvoy *et al.* (1995) observaron que ovejas con bajos niveles de alimentación presentaban una mayor proporción de ovocitos viables en comparación con los obtenidos de ovejas

recibiendo altos niveles de alimentación. También Yaakub *et al.* (1997) demostraron que en ovejas superovuladas e infundidas con altos niveles de glucosa se reduce la producción de embriones de buena calidad.

Por lo tanto, las necesidades nutricionales para el crecimiento folicular y la ovulación pueden ser diferentes de las ópti-

**Figura 4.-** Concentraciones de leptina en plasma y en fluido cerebroespinal (FCS) y frecuencia de pulsos de LH en corderos adultos recibiendo durante 5 días dos niveles de alimentación (Blache et al., 2000).





mas para el desarrollo embrionario. Así, está demostrado que altas concentraciones de glucosa son perjudiciales para el desarrollo de embriones *in vitro* (Fumus *et al.*, 1996) y que la hiperglucemia en ovejas está asociada con embriopatías (Martin *et al.*, 1998). Restricciones del consumo a corto plazo en ovejas cubiertas han mostrado incrementos en las tasas de gestación y, viceversa, consumos en exceso reducen la viabilidad embrionaria. En ovejas, McEvoy *et al.* (1995) demostraron la existencia de una fuerte correlación negativa entre consumo y concentraciones de progesterona en suero. Este efecto fue probablemente debido a un aumento en la tasa de catabolismo de la progesterona en hígado con niveles de alimentación altos, provocado por cambios en el tamaño del hígado y consecuentemente en el metabolismo de los esteroides. Como los esteroides se almacenan selectivamente en la grasa, cualquier régimen alimenticio que resulte en la movilización de grasa corporal supondrá un aumento en la liberación de la progesterona almacenada. Esta hipótesis puede explicar los mayores niveles de progesterona observados en ovejas que reciben bajos niveles de alimentación.

Tendencias similares a las observadas en suero, se han detectado para la concentración de progesterona en el fluido folicular, con mayores concentraciones de progesterona en el fluido folicular de los folículos grandes en ovejas alimentadas con dietas 0,5M comparadas con aquellas que recibían niveles de alimentación más altos (ver cuadro 2, O'Callaghan *et al.*, 2000). En este trabajo no fueron evidentes diferencias en la concentración de estradiol,

sugiriendo que diferencias en las concentraciones de esteroides no son sólo debidas a la tasa de movilización metabólica sino que también están afectadas por su velocidad de secreción por las células granulosas dentro del folículo, al menos en la fase preovulatoria. Todo ello pone de manifiesto la importancia de una sobrealimentación de las ovejas durante el primer de mes gestación sobre la supervivencia embrionaria.

Durante el segundo y tercer mes de gestación se produce un rápido crecimiento de la placenta, mientras que el crecimiento del feto sigue siendo muy pequeño, alcanzando en este momento el 15 % de su peso al nacimiento (Robinson, 1982). Un nivel de alimentación bajo en este periodo puede afectar al desarrollo placentario e indirectamente al peso de los fetos, especialmente en ovejas con condición corporal baja en la cubrición y en corderas de recría gestantes. Cuando las ovejas hayan iniciado la gestación con una condición corporal moderada, niveles de alimentación que comporten pérdidas de peso vivo de alrededor de un 5-10% no afectan negativamente al peso de los corderos al nacimiento. En cambio, niveles de alimentación altos administrados durante este periodo a ovejas en buena condición corporal pueden generar pérdidas de apetito al final de la gestación, engrasamiento excesivo, hipoglucemia, toxemia de la gestación, partos prematuros y mortalidad de las crías (Daza, 1997).

Durante el último tercio de la gestación el crecimiento del feto es muy rápido: su incremento de peso supone el 85% del peso al nacimiento (Robinson y col., 1977). Las necesidades

nutritivas aumentan considerablemente como consecuencia del crecimiento y desarrollo del útero grávido (feto, anejos fetales y útero), desarrollo mamario y el aumento en la producción de calor que se produce en un animal gestante. En esta etapa de la gestación, la alimentación materna ejerce una gran influencia sobre el peso y vigor de los corderos al nacimiento. La concentración de glucosa sanguínea en la oveja (reservas de glucosa materna) durante el último tercio de gestación es el factor más importante para conseguir un óptimo desarrollo del feto y evitar la aparición de toxemia de la gestación. Al final de la gestación, una subalimentación disminuye el flujo sanguíneo al útero, la concentración fetal de insulina e IGF-1 y perjudica el crecimiento y desarrollo. Además, los corderos que nacen con pesos bajos tienen peor índice de supervivencia que los corderos que nacen con un peso adecuado al nacimiento.

## 5.- LA LEPTINA COMO SEÑAL METABÓLICA QUE MODULA LA REPRODUCCIÓN

Se sabe desde hace tiempo que de la cantidad de tejido adiposo que tiene un animal depende la regulación de la ingestión alimentaria y la actividad reproductiva, pero el medio por el cual los animales son capaces de estimar su propio contenido en lípidos corporales no se ha conocido hasta hace poco. La leptina, una hormona proteica de la familia de las citoquinas identificada en 1994, parece jugar un papel importante en la relación que existe entre la cantidad de reservas adiposas y la reproducción.

La leptina es sintetizada y secretada principalmente por el tejido adiposo e interviene simultáneamente sobre la regulación del apetito y sobre la restauración de la actividad sexual. En el caso de las ovejas, los receptores específicos para la leptina se encuentran en el hipotálamo, la hipófisis, las gónadas y la placenta (Chemineau *et al.*, 1999). La hipótesis actualmente aceptada consiste en que un aumento del *status* metabólico estimula al tejido adiposo a secretar leptina, la cual llega al sistema nervioso central, donde es transportada por el fluido cerebroespinal y afecta a los centros que controlan el apetito y la reproducción (figura 3). En roedores

han sido identificadas dos anomalías genéticas que afectan a la producción de leptina. Así, los ratones con un defecto en los genes que codifican la síntesis de leptina (gen *ob*) o de sus receptores (gen *db*) son extremadamente obesos y estériles. La inyección de leptina en ratones *ob/ob* (pero no en ratones *db/db*) restaura la actividad sexual, al mismo tiempo que disminuye la ingestión y las cantidades de lípidos corporales a niveles normales (Chehab *et al.*, 1996).

En las ovejas la leptina es sintetizada por los adipocitos (Dyer *et al.*, 1997b, Chemineau *et al.*, 1999), aunque la placenta y el epitelio gástrico también la producen (Masuzaki *et al.*, 1997, Bado *et al.*, 1998, Chemineau *et al.*, 1999). La concentración plasmática de leptina está correlacionada positivamente con la proporción de lípidos corporales (Considine *et al.*, 1996) y con el índice de masa corporal (Chemineau *et al.*, 1999). En la actualidad no se conocen con precisión los factores que regulan la síntesis y liberación de la leptina. No obstante, en un trabajo llevado a cabo con ovejas por Bocquier *et al.* (1998), se comprobó que un nivel de alimentación alto frente a uno bajo (190% vs 22% de sus necesidades energéticas de mantenimiento) modificaba positivamente la expresión del gen que codifica la síntesis de leptina en el tejido adiposo (un 44% más en los animales sobrealimentados).

Algunos trabajos realizados con ratones y monos demuestran que el suministro de leptina restablece la actividad sexual, con la secreción pulsátil de LH y el aumento de FSH plasmática (Yu *et al.*, 1997, Cunningham *et al.*, 1999). En animales de interés zootécnico, hasta el momento, son muy pocos los resultados que relacionan cambios en la actividad reproductiva con modificaciones en las concentraciones de leptina. Henry *et al.* (1999) no observaron ningún efecto sobre la secreción pulsátil de LH por la inyección intracerebral de leptina en ovejas ovariectomizadas. Por el contrario, Blache *et al.* (2000) demostraron que cuando corderos adultos eran cambiados de un nivel de alimentación bajo a otro más elevado (suplementación con 800 g/d de altramuz) durante sólo 5 días, las concentraciones de leptina en el plasma y en el fluido cerebroespinal

estuvieron correlacionadas y aumentaban en paralelo, con un aumento en la frecuencia de pulsos de LH (figura 4).

Dado que es improbable que un incremento del nivel de alimentación durante un periodo tan breve pueda alterar el peso vivo o el contenido en grasa corporal, otros factores que resulten modificados por el cambio de dieta, como ciertos nutrientes (glucosa y ácidos grasos) u hormonas metabólicas (como la insulina), deben afectar a la secreción de leptina por el tejido adiposo. Por tanto, la regulación de la producción de leptina por los esteroides gonadales y las interacciones entre producción de leptina y otras hormonas metabólicas que están afectadas por la nutrición, como la insulina, todavía necesitan ser investigadas con más profundidad.

## 6.- RECOMENDACIONES PRÁCTICAS PARA LA ALIMENTACIÓN DEL OVINO DE LECHE

La escasa información disponible sobre necesidades nutritivas y recomendaciones para el racionamiento del ganado ovino de leche explotado en régimen intensivo procede en su mayor parte del INRA y se refieren a la raza Lacaune. Como ya comentamos al principio de este artículo, es una de las principales razas de ovino lechero y se está introduciendo en nuestro país en muchas de las explotaciones intensivas de leche de oveja. Por lo tanto tomaremos como ejemplo esta raza para exponer las recomendaciones prácticas.

### 6.1.- Recomendaciones para la cría de corderas raza Lacaune

Los corderos procedentes de ovejas

Lacaune de aptitud leche, explotadas bajo sistemas intensivos en estabulación libre, tienen un peso vivo medio al nacimiento de 3,5 kg. El destete se realiza por término medio a los 30 días de edad, con un peso medio de 13 kg, lo que viene a suponer una ganancia media diaria (GMD) en el periodo de 316 g. Es decir, la fase entre el nacimiento y el destete del cordero es un periodo caracterizado por un rápido crecimiento del animal. La cría de la cordera no finaliza con el destete, sino que se alarga hasta el momento en el que ésta alcanza los 30 kg de peso vivo. Esto suele suceder a una edad aproximada de 75-80 días, siendo también esta segunda fase de cría un periodo de crecimiento muy rápido (GMD = 340 g). Las GMD altas durante la fase de cría se asocian con bajas concentraciones plasmáticas en ácidos grasos no esterificados (AGNE) y elevadas concentraciones de glucosa e insulina. Además afectan a los rendimientos reproductivos obtenidos a lo largo de toda la vida reproductiva de las ovejas, con independencia de los niveles de alimentación en etapas posteriores (Rhind *et al.*, 1998).

A partir de este momento dará comienzo la fase de recría de las corderas, cuyo principal objetivo va a ser conseguir un crecimiento homogéneo para que puedan ser cubiertas a los 10 meses de edad con un peso vivo igual al 65% de su peso adulto. Durante la recría de corderas vamos a perseguir un crecimiento moderado situado entre los 100-115 g diarios, manteniendo los animales en un estado de condición corporal (CC) o estado de carnes próximo a 3 puntos, valor que consideramos óptimo para este tipo de animal. En el



periodo de recría, y a efectos de ritmo de crecimiento, diferenciamos dos fases: una primera con un crecimiento moderado de 115g/día, y la segunda con un crecimiento ligeramente menor (100 g/día).

La primera fase de recría comprende el período que va desde los 80 días de edad y peso vivo de 30 kg hasta los 10 meses de edad, momento en que la cordera va a ser cubierta. Uno de los objetivos de esta fase es que la cordera en el momento de la cubrición tenga un peso vivo medio próximo al 65 % de su peso vivo adulto (que como media para la raza Lacaune es de 85 kg); es decir, un peso medio de 55 kg.

La segunda fase de recría va desde la cubrición hasta dos meses antes del parto, esto es, 13 meses de edad. A partir de este momento las corderas pasan al lote de corderas en parto. Durante este segundo período, las corderas mantendrán un crecimiento de entre 100-115 g/día. La alimentación durante esta fase debe hacerse utilizando forrajes y concentrados de muy buena calidad y en sistema de estabulación libre, empleando una dieta única para el período. La utilización de sistemas de alimentación *unifeed* está dando muy buenos resultados en nuestras condiciones prácticas. Los animales deberán disponer de agua suficiente, limpia y fresca (2-4 l/cordera/día). Las recomendaciones nutritivas para este período son las que figuran en continuación (cuadro 4).

Tanto en la fase de cría como de recría, deberemos prestar especial atención a los niveles de cobre (Cu) en la dieta, a la aparición de cálculos urinarios y a la coccidiosis. En cuanto a las recomendaciones de cobre en la dieta, los niveles deben situarse entre 7-10 ppm sobre la materia seca de la ración (por encima de 25 ppm, este mineral resulta tóxico), siempre y cuando los niveles de molibdeno (Mo) no sean superiores a 1 ppm de la dieta. Si la concentración de Mo es muy superior a 1 ppm, los niveles de Cu en la dieta deberían aumentarse a 15-20 ppm, ya que tanto el Mo como el azufre (S) forman complejos insolubles con el cobre, de forma que reducen su absorción, lo que obliga a aumentar los niveles de Cu para prevenir deficiencias que podrían dar lugar, entre otros síntomas, a problemas de fertilidad.

Para controlar la aparición de urolitiasis, se recomienda que la relación Ca/P sea como mínimo de 1,5 (óptimo, 2) y también puede ser una buena medida incorporar en el corrector minero vitamínico entre un 0,25-0,50 % de cloruro amónico para acidificar la orina y evitar la formación de cálculos urinarios.

## 6.2.- Recomendaciones para ovejas lecheras raza Lacaune en inicio de gestación

Este período se caracteriza, desde el punto de vista nutricional, por unas necesidades nutritivas más bajas que en plena lactación y, desde el punto de vista reproductivo, porque el embrión pasa desde el oviducto al útero donde va a tratar de implantarse en el endometrio alrededor de los 18 días tras la cubrición o la IA, para posteriormente desarrollar la placenta. Durante estos primeros meses de gestación, la supervivencia embrionaria dependerá fundamentalmente del estado nutricional de la madre. Las ovejas Lacaune de aptitud leche tienen una prolificidad moderada (120-125%) y suelen cubrirse en torno al quinto mes de lactación, cuando la producción de leche es menos intensa (menos de 1,5 litros/día). Como las lactaciones son por término medio de unos 7 meses, el inicio de gestación coincide con el consumo de raciones de media-baja producción. Esto asegura una adecuada nutrición desde el punto de vista energético para la fase de implantación embrionaria. Las recomendaciones prácticas aparecen en el cuadro 4.

La CC óptima de las ovejas en este momento deberá estar entre 3-3,5 puntos. Es en este período cuando la oveja debe ganar peso y recuperar CC

de cara al próximo parto y próxima lactación. Una inadecuada alimentación y CC tienen un efecto desfavorable sobre los índices reproductivos (tasa de ovulación, tasa de concepción y supervivencia embrionaria). Así, un exceso de proteína degradable en la dieta da lugar a una mayor liberación y absorción de nitrógeno amoniacal en el rumen, que puede provocar alteraciones en el pH y en los flujos de Na y K en el útero y, en consecuencia, perjudicar la supervivencia del embrión (mayor muerte embrionaria).

## 6.3.- Recomendaciones para ovejas lecheras raza Lacaune en parto o último tercio de gestación

El aumento de las demandas nutritivas que se produce en el último tercio de la gestación se acompaña de un considerable descenso en la capacidad de ingestión de alimento. Esta limitación en la ingestión obedece parcialmente a causas físicas ya que el tamaño del útero compite por espacio dentro de la cavidad abdominal. De la misma forma que el útero gestante, la acumulación de grasa abdominal puede contribuir a limitar la ingestión en esta etapa (Cowan *et al.*, 1980). Además de la limitación física, las modificaciones en el equilibrio hormonal que tienen lugar al final de la gestación participan en la reducción de la capacidad de ingestión. Cerca del momento del parto, las concentraciones de glucosa en el plasma aumentan rápidamente reflejando cambios hormonales alrededor del día del parto que promueven la gluconeogénesis y la glicogenólisis (Vazquez-Añón *et al.*, 1994). Como consecuencia, en el caso de gestaciones múltiples puede resultar difícil evitar una subalimentación en esta etapa y las



reservas corporales pueden jugar un importante papel modulador.

La CC adecuada en este período es de 3-4 puntos: valores mayores de CC pueden exacerbar el balance energético negativo (BEN) del postparto, ya que existe una fuerte relación entre la CC al parto y la pérdida de ésta durante el inicio de lactación. Un aporte nutritivo deficiente en esta etapa podría comprometer la producción de leche en la subsiguiente lactación. Sin embargo, restricciones poco severas no tienen efecto sobre la producción lechera si existe una correcta alimentación en la etapa de inicio de lactación. Las recomendaciones prácticas para este período se resumen en el cuadro 5.

#### 6.4.- Recomendaciones para ovejeras lecheras de raza Lacaune en inicio lactación-alta producción.

En la alimentación de las ovejeras en esta etapa del ciclo productivo hay tres aspectos básicos que se deben considerar: los cambios a lo largo de la lactación en la producción y composición de la leche, la capacidad de ingestión de alimentos y las variaciones en las reservas corporales de los animales. Tanto la producción de leche como la curva de lactación del ganado ovino presentan una gran variación dependiendo de múltiples factores como son, entre otros, la raza, la edad, las condiciones de manejo y la alimentación.

Las necesidades nutritivas para la producción de leche dependen de la cantidad de leche producida y de su composición, y evolucionan de forma similar a como lo hace la curva de lactación. En el ganado ovino, especialmente en las razas más seleccionadas para producción de leche como la

Lacaune, dicha curva presenta una forma similar a la del ganado vacuno. La producción de leche aumenta después del parto hasta alcanzar un máximo o pico, para sufrir un descenso gradual hasta llegar a niveles muy bajos de producción o hasta realizar el secado de los animales. El tiempo necesario para alcanzar la máxima producción es variable dependiendo fundamentalmente de la raza, nivel productivo y tipo de explotación y oscila entre las 2 y las 5 semanas (Treacher, 1970). En los rebaños de Lacaune explotados en régimen intensivo la duración media de la lactación viene a ser de unos 7 meses.

La composición de la leche de oveja es extremadamente variable y desde el punto de vista del racionamiento práctico, resulta de especial importancia el conocimiento del contenido en grasas y proteína de la leche. Respecto a la evolución de la composición a lo largo de la lactación conviene destacar que la tasa butírica aumenta continuamente durante este período, mientras que la concentración en proteína se estabiliza sobre el cuarto mes de lactación. Estos valores, característicos de cada raza, deben ser tenidos en cuenta a la hora de calcular las necesidades de las ovejeras en lactación, así como para estimar su capacidad de ingestión. En un reciente trabajo de Molina *et al.* (2001) se comparó la producción de leche durante las primeras 12 semanas de lactación de ovejeras de raza Lacaune y Manchega, recibiendo la misma dieta e igual sistema de manejo. La producción media de leche fue significativamente mayor en ovejeras Lacaune que en Manchega, el pico de la curva de lactación se alcanzó a las 5 semanas en Lacaune y a las 2 semanas en Manchega (2448 vs

1806 ml/d, respectivamente) y la persistencia de la curva de lactación fue similar para ambas razas entre las semanas 5 y 12 de lactación. La composición de la leche fue muy diferente entre razas, siendo el porcentaje de proteína, caseína y grasa mayor en ovejeras Manchega que en Lacaune, aunque tanto la producción de leche estandarizada como la producción diaria de proteína y grasa fue significativamente mayor en ovejeras de raza Lacaune que en Manchega (cuadro 6).

En cuanto a la evolución de la capacidad de ingestión de alimentos durante la lactación, ésta aumenta inmediatamente después del parto, debido parcialmente al notable aumento de las necesidades nutritivas para la producción de leche. No obstante, éste no es el único factor que interviene en los complejos mecanismos que controlan la ingestión voluntaria (Forbes, 1986). Distintos trabajos realizados con vacas han demostrado que el consumo es una característica altamente heredable y que existe una alta correlación genética entre producción de leche y consumo (Veerkamp, 1998). Así, en el trabajo antes referido (Molina *et al.*, 2001) el consumo de MS fue 0,29 kg/d más alto y resultó en 0,76 l/d más de leche en Lacaune que en Manchega, si bien dicho consumo extra de energía de las ovejeras Lacaune sólo explicaba 0,46 l/d de aumento en la producción respecto a las ovejeras de raza Manchega. En este sentido, cabe destacar que el consumo de las ovejeras durante la lactación depende en gran medida de cambios en las reservas corporales.

El aumento de la capacidad de ingestión a medida que avanza la lactación no es tan rápido como el aumento que se produce en las necesidades nutritivas, de forma que la máxima ingestión se alcanza semanas después de haberse alcanzado un pico en la producción de leche. El desfase que se produce al inicio de la lactación entre la evolución de la ingestión y la producción de leche determina la movilización de reservas corporales, fundamentalmente grasa, que se destinan a la producción de leche. Sin embargo, el riesgo para la oveja en esta fase es mucho más limitado que al final de la gestación, debido a la posibilidad de acomodar la producción de leche a su capacidad de ingestión y a la facilidad





con que puede movilizar sus reservas corporales.

El déficit nutritivo al inicio de la lactación, aunque inevitable, debe ser controlado de manera que la oveja, a las 6 semanas postparto, no haya perdido más de 1 punto de CC (CC óptima entre 2,5-3) sobre el que presentaba en el momento del parto. Cuando aumenta

la pérdida de grasa corporal, es decir, disminuye la condición corporal por encima de este nivel, la eficacia de utilización de la energía para la producción de leche disminuye y hay una menor eficacia de la reproducción (Robinson,

1987).

Desde el punto de vista del racionamiento práctico, las recomendaciones para la alimentación de las ovejas en esta etapa han sido tratadas recientemente en una anterior reunión de FEDNA (Jimeno *et al.*, 1997). No obstante, en el cuadro 7 figuran las recomendaciones nutritivas revisadas

para la formulación de raciones en esta difícil etapa del ciclo productivo, en las que se han introducido algunas modificaciones en relación con las que aportamos en el trabajo mencionado.

Las dificultades que presenta la alimentación en esta etapa se producen como consecuencia de la necesidad de formular raciones con una elevada densidad nutritiva y de la limitada capacidad de ingestión. Hay que tener en cuenta las limitaciones digestivas que presentan los rumiantes al empleo de raciones con un elevado contenido en concentrados y de forrajes molidos o finamente picados. Sin embargo, debido a las particularidades de su aparato digestivo, el ganado ovino presenta una mayor tolerancia al consumo de concentrados y partículas de pequeño tamaño que el ganado vacuno.

## 7.- REFERENCIAS

ADAM, C.L. y ROBINSON, J.J. (1994) *Proc. Nutr. Soc.* **53**: 89-102.

BADO A., LEVASSEUR S., KERMOGANT S., LAIGNEAU J.P., BORTOLUZZI M.N., MOIZO L., LEHY T., GUERRE-MILO M., LE MARCHAND-BRUSTEL Y. y LEWIN M.J.M. (1998). *Nature* **394**: 790-793.

BOCQUIER F., BONNET M., FAULCONNIER Y., GUERRE-MILO M., MARTIN P. y CHILLIARD Y. (1998). *Reprod. Nutr. Dev.* **38**: 489-498.

CHEMINEAU P., BLANC A., CARATY G., BRUNEAU P. y MONGET P. (1999) *INRA Prod. Anim.*: **12**, 217-223.

CONSINDINE R.V., SINHA M.K., HEIMAN M.L., KRIAUCIUNAS A., STEPHENS T.W., NYCE M.R., OHANNESIAN J.P., MARCO C.C., McKEE L.J., BAUR T.L. y CARO J.F., (1996). *New Engl. Med.* **334**: 292-295.

COWAN, R.T., ROBINSON, J.J., McDONALD, I. y SMART, R. (1980) *J. Agric. Sci. Cambridge* **95**: 497-514.

COX, N.M., STUART, M.J., ALTHEN, T.G., BENNET, W.A. y MILLER, H.W. (1987) *J. Anim. Sci.* **64**: 507-516.

DIEZ, P.; MANTECON, A.R.; VILLADANGOS, B.; SERRANO, E. y LAVIN, P. (2001). *ITEA* **22**: 424-426.

DOWNING, J.A. y SCARAMUZZI, R.J. (1991) *J. Reprod. Fert., Suppl.* **43**: 209-227

DOWNING, J.A., JOSS, J. CONNELL, P. y SCARAMUZZI, R.J. (1995 a). *J. Reprod. Fert.* **103**: 137-145.

DOWNING, J.A., JOSS, J. y SCARAMUZZI, R.J. (1995 b). *J. Endocrin.* **146**: 403-410.

DYER C.J., SIMMONS J.M., MATTERI R.L. y KEISLER D.H. (1997) *Endocrinology* **14**: 295-303.

FORBES, J.M. (1995). En: *Voluntary Food Intake and Diet Selection in Farms Animals*. CAB International. Oxon, UK. pp: 186-204.

FORCADA, F., ABECIA, J.A. y SIERRA, I. (1992) *Small Rum. Res.* **8**: 313-324.

FOSTER, D.L., YELLON, S.M. y OLSTER, D.H. (1985) *J. Reprod. Fert.* **75**: 327-344.

FOSTER, D.L., EBLING, F.J.P., VANNERSON, L.A., BUCHHOLTZ, D.C., WOOD, R.I., MICKA, A.F., SUTIE, J.M. y VEENVLITE, B.A. (1988) *Proc. 11 Int. Congress on Anim. Reprod. and Artificial Insemination*, Dublin, Irlanda. pp: 101-108.

FUENTES GARCIA, F.C.; SÁNCHEZ SÁNCHEZ,

J.M. y GONZALO ABASCAL, C. (2000). En: *Manual de etnología animal: razas de rumiantes*. DM, Librero Editor, Murcia.

GONZALEZ-CHAVARRI, E.; LAVIN, P. y MANTECON, A.R. (1995). En: *Sistemas extensivos de producción de rumiantes en zonas de montaña*. J.F. Revuelta, J.F. y J. Caón, (Eds.) Consejo General de Colegios Veterinarios de España. Madrid, España. pp 143-160.

GUNN, R.G.; SMITH, W.F.; SENIOR, A.J.; BARTHAM, E.; SIM, D.A. y HUNTER, E.A. (1991). *Anim. Prod.* **52**: 149-156.

HALL, J.B., SCHILLO, K.K., HILEMAN, S.M. y BOLING, J.A. (1992) *Biology Reprod.* **46**: 573-579.

HARESIGN, W. (1981) *Anim. Prod.* **32**: 197-202.

HILEMAN, S.M., SCHILLO, K.K., ESTIENNE, M.J., HALL, J.B., GREEN, M.A. y BOLING, J.A. (1990) *Biology Reprod.* **42**, Suppl. 1, 169, Abstr.

I'ANSON, H., FOSTER, D.L., FOXCROFT, G.R. y BOOTH, P.J. (1991) *Neuroendocrinology* **57**: 467-475.

JIMENO, V.; MAJANO, M.A. y REBOLLAR, P.G. (1997). En: *XIII Curso de Especialización FEDNA. Avances en Nutrición y Alimentación*. pp. 65-79.

LAVIN, P.; MANTECON A.R.; GIRALDEZ, F.J.; MENCIA, J.S. y DIEZ, P. (1994). En: *The study of Livestock Farming Systems in a Research and Development Framework*. A. Gibon, y J.C. Flamant (Eds.). Wageningen Pers. Wageningen, Holanda. pp 202-206.

LAVIN, P.; MANTECON A.R. y GIRALDEZ, F.J. (1997). *ITEA* **18**: 782-784.

MANTECON, A.R.; LAVIN, P. y GONZALEZ-CHAVARRI, E. (1994). *Lechería Ovina en España y Unión Europea. VII Congreso Argentino de Ciencias veterinarias*, 190 A.

MARTIN, R., MOSCOSO, G., SCARAMUZZI, R.J., LOUGHNA, P.T., JOHNSON, P. y LEIGH, A.J. (1998) *J. Reprod. Fert.* **21**: 37 (Abstr.).

MASUZAKI H., OGAWA Y., SAGAWA N., HOSODA K., MATSUMOTO T., MISE H., NISHIMURA H., YOSHIMASA Y., TANAKA I., MORI T. y NAKAO K. (1997) *Nature Medicine* **3**: 1029-1033.

McEVOY, T.G., ROBINSON, J.J., AITKEN, R.P., FINDLAY, P.A., PALMER, R.M. y ROBERTSON, I.S. (1995) *Anim. Reprod. Sci.* **39**: 89-107.

MOLINA, A. (1993). *Evolución anual del nivel de reservas corporales y estudio de su influencia sobre los principales parámetros productivos en la raza Manchega*. Tesis Doctoral. Universidad

de Castilla-La Mancha. 262pp.

MOLINA, E., FERRET, A., CAJA, G., CASALMIGLIA, S., SUCH, X. y GASA, J. (2001) *Anim. Sci.* **72**: 209-221.

O'CALLAGHAN, D. y BOLAND, M.P. (1999). *Anim. Sci.* **68**: 299-314.

O'CALLAGHAN, D., YAAKUB, H., HYTTTEL, P., SPICER, L.J. y BOLAND, M.P. (2000) *J. Reprod. Fert.* **118**: 303-313.

PARAMIO, M.T. y FOLCH, J. (1985) *ITEA* **58**: 29-45.

RHIND, S.M. y McNEILLY, A.S. (1986) *Anim. Reprod. Sci.* **10**: 105-115.

RHIND, S.M., LESLIE, I.D., GUNN, R.G. y DONEY, J.M. (1986) *Anim. Prod.* **43**: 101-107.

RHIND, S.M., McKELVEY, W.A.C., McMILLEN, S., GUNN, R.G. y ELSTON, D.A. (1989) *Anim. Prod.* **48**: 149-155.

RHIND, S.M., ELSTON, D.A., JONES, J.R., REES, M.E., McMILLEN, S.R. y GUNN, R.G. (1998). *Small Rum. Res.* **30**: 121-126.

ROBINSON, J.J. (1982). En: *Sheep and Goat Production*. I.E. Coop (Ed.). Elsevier. Amsterdam, Holanda. pp:103-118.

ROBINSON, J.J. (1990). *Nutr. Res. Rev.* **3**: 253-276.

ROBINSON, J.J.; McDONALD, I.; FRASER, C. y CROFTS, R.M.J. (1977) *J. Agric. Sci.* **88**: 539-552.

SMITH, J.F. y STEWART, R.D. (1990) En: *Reproductive Physiology of Merino sheep. Concepts and Consequences*. C.M. Oldham, G.B. Martin e I.W. Purvis (Eds). The University of Western Australia, Nedlands. pp: 85-101.

SUSIN, I., LOERCH, C., McCLURE, K.E. y DAY, M.D. (1995) *J. Anim. Sci.* **73**: 3206-3215.

SUTTIE, J.M., FOSTER, D.L., VEENVLIET, B.A., MANLEY, T.R. y CORSON, I.D. (1991) *J. Reprod. Fert.* **92**: 33-39.

THOMSON, E.F. y BAHADY, F.A. (1988) *Anim. Prod.* **47**: 505-508.

VAZQUEZ-AÑÓN, M., MERTICS, S., LUCK, M., GRUMMER, R.R. y PINHEIRO, J. (1994) *J. Dairy Sci.* **77**: 1521-1528.

VEERKAMP, R.F. (1998). *J. Dairy Sci.* **81**: 1109-1119.

WILLIAMS, S.A., YAAKUB, H., O'CALLAGHAN, D. y BOLAND, M.P. y SCARAMUZZI, R.J. (1997) *J. Reprod. Fert.* **19**: 57 (Abstr.).

YAAKUB, H., WILLIAMS, S.A., O'CALLAGHAN, D. y BOLAND, M.P. (1997) *J. Reprod. Fert.* **19**: 57 (Abstr.).