

SINCRONIZACIÓN DE CELOS EN OVINOS:
BASES FISIOLÓGICAS Y DISTINTAS TÉCNICAS DE MANEJO HORMONAL

Edgardo Rubianes^{1,2} Rodolfo Ungerfeld¹ y Alejo Menchaca¹

¹ Departamento de Producción Animal y Pasturas, Facultad de Agronomía; ²Laboratorio de Fisiología de la Reproducción, PEDECIBA, Facultad de Veterinaria; Universidad de la República, Montevideo, Uruguay; rubianes@adinet.com.uy

INTRODUCCIÓN

En los últimos años la aplicación de la ultrasonografía transrectal para estudios reproductivos de forma no traumática permitió un rápido avance en el conocimiento de la fisiología ovárica de la oveja (Rubianes, 2000). Entre otros aspectos, la caracterización de la dinámica folicular ha permitido modificar técnicas de manejo reproductivo tradicionales o desarrollar algunas alternativas a las mismas. En esta revisión se resumen algunos de esos avances y se enumeran la experiencia de nuestro laboratorio en la aplicación de nuevos tratamientos desarrollados. En particular la utilización de los clásicos tratamientos largos con progestágenos es analizada y se presentan los resultados obtenidos con los denominados tratamientos cortos.

Por otra parte, la prostaglandina F_{2α} (PGF_{2α}) y sus análogos sintéticos han sido utilizados también en ovinos para inducir y sincronizar celos, aunque en menor medida. Su uso se restringe al momento del año en que existe un cuerpo lúteo (CL) o sea a la estación reproductiva. Incluso durante este período su eficacia en una majada esta disminuida pues existirían días en que el CL (primeros 5 días del ciclo) sería refractario a la administración de la hormona. Sobre este tema hemos desarrollado algunos trabajos básicos y aplicados que se exponen en esta revisión. Los resultados permitirían incrementar la eficiencia del uso de la PGF_{2α} en programas de inseminación artificial.

Finalmente, si bien desde la década del 40 se conoce el denominado «efecto macho» -un evento fisiológico cuya utilización constituye un mecanismo sencillo y económico de inducir el celo en ovejas durante el anestro estacional (Underwood et al., 1944)- su aplicación a nivel productivo ha sido por demás limitada. Presentamos aquí los resultados del uso de esta técnica a nivel de campo por parte de nuestro equipo de investigación.

GENERALIDADES DEL CONTROL DEL CICLO ESTRAL DE LA OVEJA

El ciclo estral es un conjunto de eventos que se repiten sucesivamente. En la oveja tiene una duración de 17 ± 2 días, y se divide en una fase luteal que se extiende desde el día 2 (estro = día 0) del ciclo, hasta aproximadamente el día 13 y una fase folicular desde el día 14 hasta el día 1. El pico preovulatorio de la hormona luteinizante (LH)

conduce a la ovulación del (o de los) folículo preovulatorio y a la luteinización de la estructura folicular remanente, con la subsecuente formación del cuerpo lúteo (CL). Mientras el CL se desarrolla, las cantidades de progesterona secretadas por éste aumentan. La progesterona secretada durante la fase luteal ejerce varios efectos durante el ciclo estral: 1) realizan un “priming” sobre los centros comportamentales del cerebro de forma tal que el comportamiento de celo será inducido por el aumento posterior de los estrógenos en la fase folicular, 2) modulan el desarrollo folicular de forma que el próximo pico de LH inducirá la formación de un CL normal, 3) inhiben la secreción uterina de PGF_{2α} durante los primeros días de la fase luteal, y 4) suprimen la frecuencia de pulsos de la hormona hipotalámica liberadora de gonadotropinas (GnRH) por lo que se inhibe la secreción tónica de LH.

Hacia el día 11-12 del ciclo, se gatilla el mecanismo de retroalimentación positiva oxitocina luteal-PGF_{2α} endometrial que culmina con la lisis del CL, que lleva a una caída brusca de la progesterona plasmática alrededor del día 13. En este mecanismo están involucrados tanto la propia progesterona como los estrógenos, quienes controlan la concentración de receptores para la oxitocina a nivel de las células endometriales (Lanning y Mann, 1995). La caída de la progesterona permite el aumento de los pulsos de GnRH y consecuentemente los de LH lo que estimula la secreción de estradiol por el ovario. El aumento sostenido de estradiol estimula el comportamiento estral y los aumentos preovulatorios de GnRH y LH (Figura 1). El aumento de LH induce la ovulación y luteinización, con lo que disminuye la secreción de estradiol, iniciándose un nuevo ciclo.

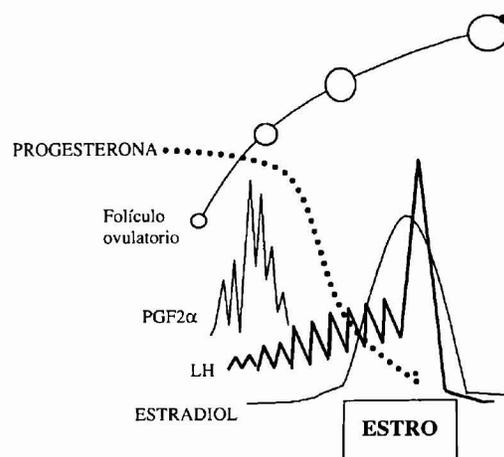


Figura 1. Esquema representativo de los cambios endocrinos que preceden el proceso ovulatorio (luteólisis) y fase folicular en los pequeños rumiantes.



El rol preponderante que juegan los esteroides ováricos queda evidenciado en los tres eventos críticos del ciclo estral que son la luteólisis, el comportamiento estral, y el proceso de ovulación-luteinización. La progesterona, regulando el mecanismo oxitocina luteal-PGF2 α endometrial, controla la luteólisis; mientras que el aumento de estradiol de la fase folicular es responsable del comportamiento estral y del aumento de los niveles de LH que conducen a la ovulación. Es interesante notar que los productos secretorios del CL (progesterona) y del folículo preovulatorio (estrógenos), inician fenómenos que van a llevar a la destrucción de dichas estructuras.

Durante el anestro estacional la interrelación entre el eje hipotálamo-hipofisario y los estrógenos secretados por un folículo en crecimiento será predominantemente negativa, no produciéndose la cascada desencadenante de la ovulación. Este fenómeno está controlado por las características del fotoperíodo, es decir por la relación luz/oscuridad diaria. La melatonina es secretada durante las horas de oscuridad por la glándula pineal, y el alargamiento o acortamiento del tiempo de secreción determina un cambio en la sensibilidad del eje hipotálamo-hipofisario a los estrógenos.

DESARROLLO FOLICULAR EN ONDAS

En la oveja el desarrollo folicular ocurre en ondas, tanto en la estación reproductiva (Ginther et al., 1995, Viñoles et al., 2000) como durante el anestro estacional (Souza et al., 1996; Bartlewsky et al., 1998), las que emergen a intervalos de 4-6 días. El número de ondas foliculares más frecuentemente observado durante el ciclo en el ovino es de 3 (Figura 2). Los esteroides ováricos interactúan con las gonadotropinas para regular la dinámica folicular. La emergencia de las ondas como

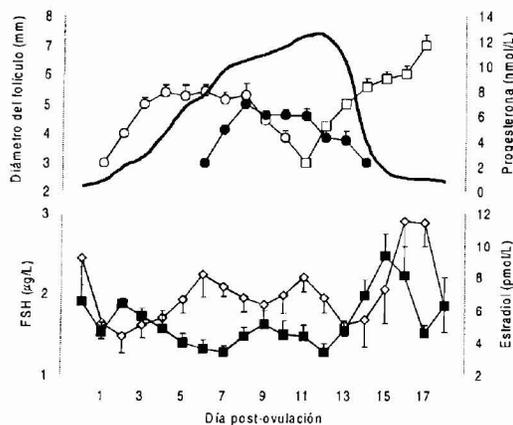


Figura 2. Dinámica folicular (folículo mayor de la Onda 1 \circ , folículo mayor de la Onda 2 \bullet y folículo ovulatorio \square) y su relación con las concentraciones circulantes de progesterona (línea negra), FSH (\diamond) y estradiol (\blacksquare) en ovejas con muy buena condición corporal durante un intervalo interovulatorio (Viñoles et al., 2000)

se puede observar en la Figura 2 está determinada por la FSH y una elevación en la concentración sanguínea de esa hormona se observa 1-2 días antes de cada onda. Durante la fase luteal las concentraciones de FSH deben ser suficientes para asegurar que haya folículos capaces de iniciar la fase final del desarrollo preovulatorio si las secreciones tónicas y pulsos de LH aumentan (como ocurre en la fase folicular). En la fase folicular los niveles de FSH controlan el número de folículos que maduran. No obstante la tasa ovulatoria está también determinada por otros factores, como ser: genéticos, nutricionales, relaciones endócrinas entre folículos tanto intra como interováricas, que entre otras cosas determinan la sensibilidad a la FSH. La secreción de FSH está regulada por productos foliculares como los estrógenos y la inhibina que la retroinhiben. En la figura se puede apreciar la correlación negativa entre las concentraciones de estradiol y FSH.

Existe fuerte evidencia experimental que indica que durante la primer y la última (ovulatoria) onda folicular ocurre el mecanismo denominado *dominancia*. Se selecciona un folículo del pool reclutado, el que continuará creciendo mientras los otros se atresiarán. El folículo dominante es dependiente en su fase final de crecimiento de pulsatilidad de la LH (Baird y McNeilly, 1981). El folículo mayor de una onda será el folículo ovulatorio si logra establecer una cascada endócrina con la LH que desemboque en el pico preovulatorio de LH. En su defecto se atresiará mientras emerge otra onda folicular. Respecto a las ondas intermedias durante el ciclo estral se sostiene que la dominancia no está presente o que la misma es débil.

La relación entre las concentraciones séricas de progesterona y el patrón de ondas en los pequeños rumiantes foliculares ha sido en particular estudiada en nuestro laboratorio. Se observó que las cabras con 4 ondas de desarrollo folicular tenían durante la mitad del ciclo estral concentraciones más elevadas de progesterona que las cabras con 2 ó 3 ondas (de Castro et al., 1999). Un segundo estudio confirmó esa observación (Menchaca y Rubianes, 2002a). En trabajos realizados en ovinos se estableció que los niveles supraluteales del esteroide -es decir superiores a los observados durante una fase luteal normal- afectan el crecimiento del folículo mayor (Rubianes et al., 1996) promoviendo el recambio folicular. Por su parte cuando se inducen niveles subluteales de progesterona la vida del folículo mayor se prolonga y el efecto de la dominancia sobre los folículos subordinados se extiende (Viñoles et al., 1999). El conjunto de esta información sustenta el concepto que la concentración de progesterona circulante juega un rol preponderante en el recambio folicular. El crecimiento folicular es dependiente de la pulsatilidad de la LH y esta está negativamente correlacionada con las concentraciones de progesterona circulante. La reducción de la pulsatilidad provoca la regresión del folículo dominante de la onda y por tanto se levanta la retroinhibición que los estrógenos producidos por él, provoca en la liberación de FSH. De ese modo la FSH se incrementa y una nueva onda folicular emerge. La demostración de ese efecto de la progesterona tiene importante proyecciones prácticas.



X Congreso Latinoamericano de Buiatría XXX Jornadas Uruguayas de Buiatría

TRATAMIENTOS CORTOS CON PROGESTAGENOS EN OVEJAS

Durante el anestro estacional

Desde hace muchos años se usan tratamientos con progesterona o sus análogos (progestágenos) para sincronizar el celo en la oveja tanto en la estación reproductiva como durante el anestro estacional con una duración aconsejada por los fabricantes de 12 a 14 días. Si las ondas foliculares emergen como vimos cada 4 a 6 días no parece justificado el uso de tratamientos hormonales tan prolongados máxime cuando se ha demostrado que el efecto de la disminución de los progestágenos por la depleción del contenido de la esponja promueve la persistencia (envejecimiento) del folículo dominante (Johnson et al., 1996; Flynn et al., 2000; Viñoles et al., 2001). En trabajos realizados durante el anestro estacional tanto en ovinos (Ungerfeld y Rubianes, 1999) como caprinos (Rubianes et al., 1998) utilizamos los progestágenos por períodos cortos (5 o 6 días). Los mismos son al menos tan efectivos en inducir celos que los largos y son seguidos de una buena fertilidad (Tabla 1).

Por tanto si se opta por el uso de técnicas hormonales fuera de la estación reproductiva, los tratamientos cortos

son los de elección posibilitando asimismo al técnico y/o productor un manejo más flexible del movimiento de animales. Los resultados obtenidos con los distintos productos comerciales disponibles (medoxiprogesterona: MAP; fluorogestona: FGA o progesterona: CIDR) son similares. En todos los casos deben ser asociados con una dosis baja de eCG (250-300 UI) al retiro del pesario (Tabla 2).

Dado que los tratamientos de 6 días con CIDR resultaron tan efectivos como los que utilizaron esponjas, y que es común que se plantee la reutilización de dichos dispositivos disminuyéndose así los costos, se estudió las posibles consecuencias de su reutilización sobre los parámetros reproductivos. Los resultados muestran que la reutilización de CIDR previamente usados durante 11 días, si bien induce un alto porcentaje de celos no es aconsejable pues la fertilidad subsecuente se verá muy probablemente disminuida (Ungerfeld y Rubianes, 1999). No obstante sí pueden utilizarse los CIDR dos veces si se lo hace cada vez por períodos de 5-6 días solamente.

En resumen, a partir de nuestros trabajos concluimos que *los tratamientos cortos pueden ser utilizados exitosamente para la inducción de celo con eCG durante el anestro estacional*. Su uso permite una mayor flexibilidad en el trabajo de campo. Para que los tratamientos sean efectivos debe asegurarse que los pesarios usados liberen suficiente cantidad de hormona.

Tabla 1. Efecto de la utilización de pretratamientos con MAP de diferente duración (6, 9 o 13 días) sobre la inducción de celo y las tasas de concepción y de preñez en ovejas Polwarth o Polwarth x Ile de France nulíparas tratadas con eCG (330 UI) durante el anestro estacional (Ungerfeld y Rubianes, 1999).

Tratamiento	N	Ovejas en celo (%)	Intervalo al celo (h) (Media ± ES)	Tasa de concepción (%)
6 días	26	24/26 (92.3)	40.4 ± 2.5	16/24 (66.7)
9 días	28	24/28 (85.7)	42.4 ± 2.0	18/24 (75.0)
13 días	28	27/28 (96.4)	41.9 ± 2.4	17/27 (63.0)

Tabla 2. Efecto del progestágeno en tratamientos de 6 días (más eCG) sobre la inducción de celos, las tasas de concepción y de preñez en ovejas Polwarth o Polwarth x Ile de France durante el anestro estacional (Ungerfeld y Rubianes, 1999).

Grupo	n	Ovejas en celo (%)	Intervalo al inicio del celo (h) (X ± ES)	Tasa de concepción (%)	Tasa de preñez (%)
FGA	47	43/47 (91.5)	38.8 ± 1.6	29/43 (67.4)	29/47 (61.7)
MAP	51	48/51 (94.1)	44.6 ± 1.7	30/48 (62.5)	30/51 (58.8)
CIDR	49	47/49 (95.9)	39.9 ± 2.1	28/45 (62.2)	28/49 (57.1)



Durante la estación reproductiva

Los tratamientos cortos fueron evaluados durante la mitad de la estación reproductiva (Abril) utilizando una majada de raza Ideal dividida en dos grupos tratados con esponjas de MAP por períodos de 12 días o 6 días respectivamente y servida naturalmente. Un porcentaje significativamente mayor de ovejas con tratamiento largo presentó el celo dentro de las primeras 96 horas de retiradas las esponjas, si bien a las 144 horas las proporciones no fueron diferentes. La respuesta más dispersa en las ovejas que recibieron el tratamiento corto puede atribuirse a que en algunas de ellas la luteólisis no había ocurrido al momento de retirarse la esponja. Sin embargo lo más interesante es la observación que la fertilidad de los celos inducidos con los tratamientos cortos fue significativamente mejor que con los largos (Viñoles et al., 2001). Esto podría explicarse por la existencia de una mayor tasa de recambio folicular, con la subsecuente ovulación de folículos más jóvenes. Los resultados confirmarían que los tratamientos largos tienen un efecto deletéreo sobre la fertilidad, sin embargo en otros trabajos recientes no se confirmó esa hipótesis. Si bien los tratamientos largos prolongaron la vida del folículo dominante esto no tuvo consecuencias sobre la fertilidad (Evans et al., 2001) por lo cual se debe ser cauto al respecto. Dado que los tratamientos cortos son poco eficaces en sincronizar los celos en animales ciclando pues en muchos el CL es aún funcional al momento de retirarse las esponjas una asociación con PGF2 α puede ser utilizada. Los tratamientos cortos combinados con una dosis de PGF2 α al momento de inserción del pesario ha sido utilizada exitosamente en cabras (Menchaca y Rubianes, 2002b) pero al presente aún no hemos evaluado dicho protocolo en ovinos.

MECANISMO LUTEOLITICO Y SINCRONIZACIÓN DE CELO EN OVINOS

La PGF2 α endometrial es la sustancia determinante de la lisis del CL y de la consecuente caída de la progesterona plasmática alrededor del día 13. Desde hace tiempo se ha venido planteado que el CL ovino -al igual que el bovino- es refractario a la acción luteolítica de la PGF2 α exógena hasta el día 5-6 postestro (Wiltbank y Niswender, 1992). Sin embargo algunas observaciones contrastaban con esa aseveración (Rubianes et al., 1997a; 1997b). A fin de elucidar esa contradicción se realizó un experimento utilizando 24 ovejas de raza Corriedale las que fueron divididas en tres grupos iguales a los que se les administró una dosis de PGF2 α al Día 1, 3 o 5 postovulatorio (Rubianes et al., 2002). Las ovejas permanecieron con capones androgenizados marcadores estableciéndose el momento de aparición del celo. Todas las ovejas inyectadas con PGF2 α los días 3 y 5 postovulatorios mostraron celo mientras que una sola inyectada el día 1 lo hizo. Todos los animales que presentaron celo ovularon (Figura 3). El intervalo PGF2 α -ovulación fue muy poco variable y en 13/15 animales ocurrió entre las 48 y las 72 horas con ovejas Corriedale.

Los resultados muestran que el CL al menos desde los 3 días de vida es sensible a la luteólisis inducida con

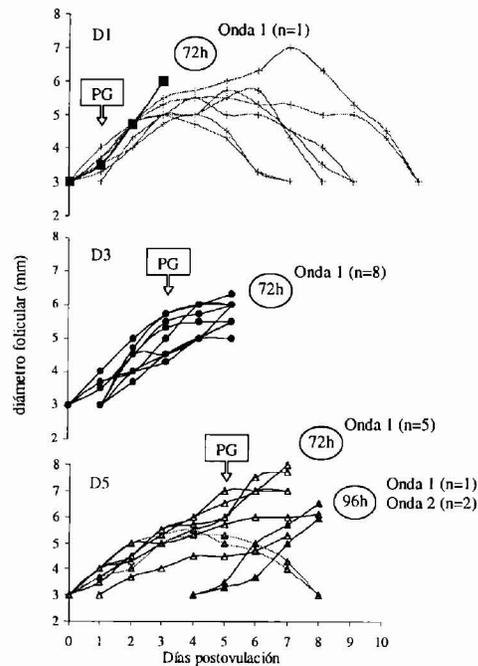


Figura 3. Perfiles de los folículos dominantes en ovejas tratadas con una dosis de PGF2 α los Días 1 (n=8), 3 (n=8) o 5 (n=8) postovulatorios. Diecisiete de las ovejas ovularon (1/8 del D1, 8/8 del D3 y 8/8 del D5), de las cuales 15 lo hicieron de un folículo originado en la primera onda folicular. En la figura se señala los intervalos PGF2 α -ovulación para los distintos grupos .

PGF2 α . Es interesante la baja variabilidad en el intervalo PGF2 α -ovulación observada lo que habilita a desarrollar protocolos de inseminación a tiempo fijo tratando de que los animales tratados se encuentren en esa fase del ciclo estral. Esto es posible si desarrollamos un protocolo con dos dosis de PGF2 α separadas por solo 7 días en lugar del promovido comercialmente por los laboratorios de 11 días. Los animales que responden a la primera PGF2 α se encontrarán en los primeros días del ciclo cuando se administre la segunda. Un par de ensayos en ovejas con este protocolo se han realizado obteniéndose porcentajes de tasas de preñez de alrededor de 40% luego de inseminación con semen fresco a tiempo fijo (42-48 horas) de la segunda dosis. Los resultados son auspiciosos y además el tratamiento resultaría más barato que con el uso de progestágenos.

EL EFECTO MACHO Y SU USO PARA LAS ENCARNERADAS A CONTRAESTACION

Si una majada de ovejas es aislada de todo contacto con carneros durante al menos un mes en la primavera, la reintroducción de los mismos induce una ovulación «silenciosa» (no acompañada de celo) a las 30-60 horas. Utilizando ovejas Merino se comprobó mediante estudios laparoscópicos y medición de progesterona plasmática que en aproximadamente la mitad se formaba un CL de duración normal, luego de lo cuál se producía una

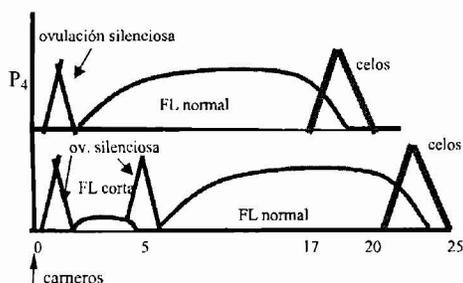


Figura 4. Esquema representativo de la respuesta ovárica y manifestación de celos luego de introducir carneros (Día 0) en una majada previamente aislada durante el anestro estacional (FL: fase luteal; P4: progesterona)

segunda ovulación en este caso sí acompañada de celo (17-20 días luego de introducir los carneros). En el resto de las ovejas la primera fase luteal dura 5-6 días, luego de la cual se produce una segunda ovulación silenciosa que es seguida de una fase luteal de duración normal. En estas ovejas la tercera ovulación es la que se acompaña del celo, 21 a 25 días luego de introducir los carneros. Estos dos patrones de respuesta serían los responsables de los dos picos de celos que se verifican entre los 17 y 25 días luego de introducir los carneros (Martin et al., 1986).

Recientemente, utilizando la técnica ultrasonográfica transrectal en ovinos Corriedale, caracterizamos la existencia de otros patrones de respuesta ovárica. En algunas ovejas la primera ovulación se retarda produciéndose a los 5-7 días, luego del ingreso de los carneros. En otras se observa cierto grado de luteinización de folículos anovulatorios, que generan una fase luteal corta similar a la observada tras la primera ovulación en muchas ovejas. También se observó la formación de folículos quísticos luteinizados que secretan cantidades de progesterona similares a los producidos por un CL normal (Ungerfeld et al., 2002). No obstante estas novedades aportadas por los estudios ecográficos no tienen consecuencias sobre el uso del efecto macho a nivel de campo pues los celos ocurren globalmente durante el período señalado más arriba (días 17 al 25).

CRITERIOS PARA UN USO EFICIENTE DEL EFECTO MACHO

El manejo para lograr un buen resultado con el efecto macho *es relativamente sencillo, pero puede fracasar rotundamente* si no se controla con extrema rigurosidad cada una de las etapas. Las ovejas a utilizar deberán estar aisladas de todo contacto con carneros o retarjos durante al menos un mes. Estar aisladas, significa que no puede haber contacto físico, pero que tampoco puedan olerse, verse o escucharse. La recomendación es que la distancia que separe los potreros en que están las ovejas y los carneros no sea menor a los 1000 metros (potrero por medio y no alambrado por medio). Por supuesto, los alambrados que limitan cada potrero deben estar en condiciones, ya que en ningún momento durante este período los animales deben acceder a distancias menores. También, si el potrero donde están las ovejas es lindero con otro establecimiento, deberá verificarse

que no se manejen carneros durante ese período en los potreros adyacentes. Si esto sucediera el manejo será totalmente inefectivo.

Previo al aislamiento, igual que en todas las encarneras, deberán revisarse las ovejas y los carneros. Esto debe realizarse con anterioridad por dos motivos. En muchos establecimientos es común que exista solo un tubo para ovejas. Si los carneros pasan por éste con anterioridad a las ovejas dejarán su olor y el estímulo será menos efectivo. A su vez, puede suceder que el tubo esté a una distancia menor de los 1000 metros de las ovejas, por lo que el pasaje de los carneros por este afectaría los resultados. La segunda razón es que la revisada de los carneros debe realizarse alrededor de 40 días antes de la encarnera. Dado que la mayor parte de las ovejas que respondan al efecto macho entrarán en celo entre 17 y 25 días después de introducir los carneros. Con una encarnera de 45 días se cubrirán dos períodos de celo. El estado de las ovejas condiciona la respuesta. La condición corporal de las mismas no debería ser inferior a 3 (escala 1-5), lo que no parece difícil de lograr en primavera por la mayor disponibilidad de alimento.

En trabajos realizados en Argentina (Rodríguez Iglesias et al., 1991, 1992) con ovejas Corriedale se observó que la respuesta a la introducción de los carneros se potencia enormemente si junto a estos se introduce un pequeño grupo de ovejas en celo. Para ello pueden utilizarse ovejas de refugio a las que se les induce el celo mediante tratamientos hormonales (6-10 días de esponjas con progestágenos más eCG al retiro de las mismas).

Durante los últimos años nuestro laboratorio realizó un conjunto de ensayos de campo utilizando el efecto macho solo o asociados con pretratamientos de distinta duración y dosis de progestinas (Ungerfeld et al., 1999; 2000). Como síntesis de los resultados obtenidos podemos decir que:

- si el manejo se realiza en forma adecuada es factible obtener preñeces de más del 90% en encarneras de 50 días realizadas tempranamente (p.ej. noviembre en nuestro país).
- es posible obtener la misma respuesta con borregas que no se hubieran encarnado antes (nulíparas).
- si la condición corporal no es adecuada disminuye la cantidad de ovejas que manifiestan el celo, pero disminuye aún más la fertilidad de los mismos.
- los animales que no queden preñados pueden encarnarse en el otoño siguiente, con el manejo tradicional, por lo que no hay riesgo en disminuir la cantidad total de corderos obtenidos.
- se puede utilizar el efecto macho en ovejas que han parido recientemente. Cuando se encarnaron a principios de noviembre ovejas que parieron durante agosto y permanecieron con sus corderos al pie, el 60% volvió a quedar preñadas.
- utilizando pretratamientos con progestinas se consigue adelantar el período de celos en 15 días en 50 al 80% de las ovejas. Sin embargo la preñez total del período de encarnera termina siendo similar. En casos de condición corporal baja el pretratamiento mejora la fertilidad total.
- no se encontraron diferencias en los resultados modificando la duración de los pretratamientos (6, 10 o 14 días), el tipo de progestina (MAP, FGA o CIDR) o la dosis de MAP (20, 40 o 60 mg) de la esponja.



CONCLUSIONES

Los avances logrados durante los últimos años en el conocimiento de la fisiología ovárica ha permitido desarrollar nuevas técnicas para el control reproductivo ovino. Las demandas de las alternativas productiva en curso en la región obligan a la "desestacionalización". La inducción y sincronización de celos constituye una medida que posibilita ese objetivo. El acortamiento de los tratamientos tradicionales con progestinas durante el anestro estacional mejoran la eficiencia de la técnica y además permiten una mayor flexibilidad en su aplicación, para el productor y el técnico. La combinación de dichos tratamientos con otros hormonales y/o medidas de manejo como el efecto macho se presenta como opción que debe adecuarse teniendo en cuenta las características del sistema productivo en particular en el cual se va a aplicar. La nueva información obtenida respecto a la utilización de la PGF2 α podría redundar en tratamientos más baratos y efectivos. Un mayor estudio sobre la sincronía de la respuesta y los factores que determinan la variabilidad de la misma, posibilitará adecuar estos esquemas de inducción de celos a un programa de inseminación a tiempo fijo. La "desestacionalización" reproductiva permite ensayar programas como el "3 partos en 2 años" cuya evaluación económico-productiva debe ser realizada para cada sistema de producción en particular.

AGRADECIMIENTOS

Los trabajos, realizados en distintos establecimientos particulares y en la Estación Experimental "Mario Cassinoni" (Paysandú) de la Facultad de Agronomía, tuvieron el soporte financiero de distintos programas de la Comisión Sectorial de Investigación Científica (CSIC) de la Universidad de la República, de la CIDECA (Facultad de Veterinaria) y el PEDECIBA. Agradecemos a Syntex SA (Argentina) por la donación de esponjas y eCG y a Universal Lab (Uruguay) por la donación de Glandinex. ER y RU son investigadores del Fondo Nacional de Investigadores.

BIBLIOGRAFIA

1. Baird DT, McNeilly AS. 1981. Gonadotrophic control of follicular development and function during the oestrus cycle of the ewe. *J Reprod Fertil, Suppl* 30:119-133.
2. Bartlewski, PM, Beard, AP, Cook, SJ, Rawlings, NC, 1998. Ovarian follicular dynamics during anoestrus in ewes. *J Reprod Fertil* 113:275-285
3. de Castro T, Rubianes E, Menchaca A, Rivero A. 1999. Ovarian dynamics, serum estradiol and progesterone concentrations during the interovulatory interval in goats. *Theriogenology* 52:399-411.
4. Flynn JD, Duffy P, Boland MP, Evans ACO. 2000. Progestagen synchronization in the absence of a corpus luteum results in the ovulation of a persistent follicle in cyclic ewe lambs. *Ani Reprod Sci* 62:285-296.
5. Ginther OJ, Kot K, Wiltbank MC. 1995. Associations between emergence of follicular waves and fluctuations in FSH concentrations during the estrous cycle in ewes. *Theriogenology* 43:689-703.
6. Johnson, SK, Dailey, RA, Inskip, EK, Lewis, PE, 1996. Effect of peripheral concentrations of progesterone on follicular growth and fertility in ewes. *Dom Anim Endocr* 13: 69-79.
7. Lamming GE, Mann GE. 1995. Control of endometrial oxytocin receptors and prostaglandin PGF 2 alpha production in cows by progesterone and oestradiol. *J Reprod Fertil* 103:69-73.
8. Menchaca A, Rubianes E. 2002a. Relation between progesterone concentrations during the early luteal phase and follicular dynamic in goats. *Theriogenology* (in press).
9. Menchaca A, Rubianes E. 2002b. Efecto del benzoato de estradiol o gonadotropina corionica equina sobre la fertilidad obtenida con la inseminación a tiempo fijo en caprinos.
10. Martin GB, Oldham CM, Cownie Y, Pearce DT. 1986. The physiological responses of anovulatory ewes to the introduction of rams - a review. *Livest Prod Sci* 15:219-247.
11. Revah I, Butler WR. 1996. Prolonged dominance of follicles and reduced viability of bovine oocytes. *J Reprod Fertil* 106:39-47.
12. Rodríguez Iglesias RM, Ciccioli N, Irazoqui H, Rodríguez BT. 1991. Importance of behavioural stimuli in ram-induced ovulation in seasonally anovular Corriedale ewes. *Appl Anim Behav Sci* 30:323-332.
13. Rodríguez Iglesias RM, Irazoqui H, Ciccioli N. 1992. Response of anovular Corriedale ewes to teasing in spring. *Small Rumin Res* 6: 315-322.
14. Rubianes E. 2000. Advances on ovarian physiology knowledge using transrectal ultrasonography in sheep and goat. *Workshop Reproduction in Small Ruminant In 14th International Congress on Animal Reproduction, Stockholm, July, 266.*
15. Rubianes E, de Castro T, Carbajal B. 1996. Effect of high progesterone levels during the growing phase of the dominant follicle of wave 1 in ultrasonically monitored ewes. *Can J Anim Sci* 16:473-475.
16. Rubianes E, de Castro, T, Kmaid, S. 1998. Estrous response after a short progesterone priming in seasonally anestrus goats. *Theriogenology* 49:356 (abstr).
17. Rubianes E, Menchaca A, Carbajal B. 2002. Response to PGF 2 alpha during the early luteal phase of the ewe. *Proceedings of the International Embryo Transfer Society, Foz de Iguazu, January.*
18. Rubianes E, Beard A, Dierschke D, Bartlewski P, Adams GP, Rawlings NC. 1997a. Endocrine and ultrasound evaluation of the response to PGF 2 alpha and GnRH given at different stages of the luteal phase in cyclic ewes. *Theriogenology* 48:1093-1104.
19. Rubianes E, Ungerfeld R, Viñoles C, Rivero A, Adams GP. 1997b. Ovarian response to gonadotropin treatment initiated relative to wave emergence in ultrasonographically monitored ewes. *Theriogenology* 47:1479-1488.
20. Souza, CJH, Campbell, BK, Baird, DT, 1996. Follicular dynamics and ovarian steroid secretion in sheep during anoestrus. *J Reprod Fertil* 108:101-106.
21. Underwood EJ, Shier FL, Davenport N. 1944. Studies in sheep husbandry in W.A.V. The breeding season of Merino, crossbreed and British Breeds ewes in the agricultural districts. *Journal of Agriculture W. A. 11, Series 2:135-143.*
22. Ungerfeld, R, Rubianes, E, 1999. Effectiveness of short-term progestogen priming for the induction of fertile oestrus with eCG in ewes during late seasonal anoestrus. *Anim Sci* 68:349-353.
23. Ungerfeld R, Rubianes E. 2002. Short term with medroxi-progesterone impregnated sponges for eCG-estrus induction in anestrus ewes. *Small Rumin Res* (in press).
24. Ungerfeld R, Pinczak A, Forsberg M, Rubianes E. 1999. Response of Corriedale ewes to the "ram effect" after primings with medroxyprogesterone, fluorogestone, or progesterone in the non-breeding season. *Acta Veterin Scandin* 40:299-305.
25. Ungerfeld R, Suárez G, Gómez G, Rubianes E. 2000. Respuesta de ovejas Corriedale en anestro pretratadas con diferentes cantidades de medroxi-progesterona a la introducción de carneros. *XVI Reunión Latinoamericana de Producción Animal y III Congreso Uruguayo de Producción Animal, 28 al 31 de marzo, Montevideo, Uruguay*
26. Ungerfeld R, Pinczak A, Forsberg M, Rubianes E. 2002. Ultrasonography study of the ovarian anestrus ewes to "ram effect". *Can J Anim Sci* (accepted)
27. Viñoles C, Meikle A, Forsberg M, Rubianes E. 1999. The effect of subluteal levels of exogenous progesterone on follicular dynamics and endocrine patterns during the early luteal phase of the ewe. *Theriogenology* 51:1351-1361
28. Viñoles C, Forsberg M, Banchemo G, Rubianes E. 2000. Ovarian follicular dynamics during the estrous cycle in the ewe. *Proceedings of the 14th International Congress on Animal Reproduction, Stockholm, July, 1:26.*
29. Viñoles C, Forsberg M, Banchemo G, Rubianes E. 2001. Effect of long-term and short term progestagen treatment on follicular development and pregnancy rate in cyclic ewes. *Theriogenology* 55:993-1004.
30. Wiltbank MC, Niswender GD. 1992. Functional aspects of differentiation and degeneration of the steroidogenic cells of the corpus luteum in domestic ruminants. *Anim Reprod Sci* 28:103-110.