

## INTERACCIÓN NUTRICION - REPRODUCCION - FOTOPERIODO EN EL CARNERO

Raquel Pérez-Clariget<sup>1</sup> y Alejandro Bielli<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Producción Animal y Pasturas, Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Garzón 780, Montevideo, Uruguay. EM: loper@adinet.com.uy

<sup>2</sup> Departamento de Ciencias Morfológicas y del Desarrollo, Facultad de Veterinaria, Universidad de la República, Lasplaces 1550, Montevideo, Uruguay. EM: abielli@internet.com.uy

Los ovinos domésticos que viven en climas fríos o templados han desarrollado estrategias reproductivas estacionales que ligan la época de actividad sexual con el fotoperíodo. En dichos climas, el carnero es fértil todo el año pero presenta un pico de máxima actividad testicular en otoño, un mes antes que la oveja. En climas mediterráneos los carneros Merino presentan dependencia del fotoperíodo, pero el ciclo estacional está adelantado con respecto a lo descrito antes, con un pico de máxima actividad testicular que comienza a principios del verano. Asimismo, la nutrición puede revertir las caídas estacionales en actividad testicular en cualquier época del año. La raza Corriedale tiene origen mixto: raza Merino y razas británicas muy estacionales. Hemos comprobado la existencia de una estacionalidad reproductiva moderada en los carneros Corriedale en el Uruguay. La cronología del ciclo se asemeja a la de los carneros Merino, pero a diferencia de estos, y a semejanza de las razas británicas más estacionales, los Corriedale no pueden responder a manejos nutricionales revirtiendo su ciclo estacional de actividad testicular.

### I. INTRODUCCION

Muchas especies de mamíferos se reproducen estacionalmente. Los ambientes en que viven sufren cambios a lo largo del año, por lo que bajo estas circunstancias es ventajoso reproducirse sólo durante la época que garantice el nacimiento de las crías en las mejores condiciones ambientales para su supervivencia. En términos generales estas condiciones se logran en la primavera. La reproducción es un proceso que consume nutrientes y está fuertemente influida por la temperatura, las precipitaciones y la disponibilidad de alimentos. Aunque estos factores son en última instancia quienes ejercen las presiones de selección que determinan la época de nacimiento, no necesariamente son los factores utilizados por los animales como señales para determinar la época de la concepción. En latitudes medias o altas, el mejor predictor conocido de los cambios estacionales (y, por lo tanto, de las condiciones ambientales futuras al momento de la parición y la lactación) es la variación anual de las horas luz. Los animales que tienen su ciclo reproductivo controlado por las horas luz son animales *dependientes del fotoperíodo* y tienen la vía retina-glándula pineal-hipotálamo intacta y funcional. Por otro lado, existen animales *oportunistas*, en los cuales esta vía no es funcional. La estrategia oportunista pura consiste en machos que son sexualmente aptos a lo largo del año, y hembras que se reproducen estacional o continuamente, dependiendo de las condiciones nutricionales. En términos generales, vidas medias cortas, masas corporales reducidas y latitudes más cercanas al Ecuador promueven el oportunismo, mientras que vidas medias largas, grandes masas corporales y latitudes alejadas del Ecuador promueven la dependencia del fotoperíodo. También en términos generales, la confiabilidad del fotoperíodo para regular la estacionalidad se debilita mucho por debajo de los 30 grados de latitud. Sin embargo, la dependencia del fotoperíodo es una fuerza poderosa para garantizar la sobrevivencia de las especies a latitudes alejadas del Ecuador. Resulta interesante que la estrategia reproductiva más difundida entre las especies de mamíferos es probablemente el oportunismo y no la fotoperíodo-dependencia: alrededor del 40% de los mamíferos son roedores, la mayoría de ellos tienen vidas medias cortas, y cerca del 80% de todos los mamíferos viven en los trópicos (1, 2, 3). De la misma manera, es

importante tener en cuenta que tanto las estrategias oportunistas como las estrategias dependientes del fotoperíodo son muy poco frecuentes en forma absolutamente pura, y que en general para cada especie y medio ambiente en particular se desarrollan estrategias reproductivas mixtas, con pesos relativos más o menos importantes de una u otra estrategia pura (2).

Los ovinos domésticos (*Ovis aries*) que viven en climas fríos o templados, a latitudes medias o altas, han desarrollado una estrategia reproductiva que liga la época de actividad sexual con el fotoperíodo. En respuesta a los cambios de horas luz, los ovinos se reproducen en otoño, lo que garantiza que las crías nazcan cinco meses después en la primavera, cuando la temperatura y la disponibilidad de alimentos son óptimas para la sobrevivencia del cordero y de la madre durante la última etapa de la gestación y durante la lactación. Es así que los ovinos son conocidos desde hace tiempo como mamíferos estacionales de día corto (4). Aunque el carnero es fértil durante todo el año y no presenta un periodo de completa quiescencia como la oveja, también muestra variaciones estacionales en su actividad reproductiva (5), presentando el pico de máxima actividad alrededor de un mes antes que las ovejas (6).

La investigación sobre la estacionalidad en el carnero se ha focalizado históricamente (p. ej. trabajos pioneros de Gerald Lincoln y su equipo en Escocia) (5) sobre los efectos del fotoperíodo y ha sido realizada en condiciones de laboratorio, en el hemisferio norte, a altas latitudes y utilizando las razas prevalentes en esas regiones. Sin embargo, debemos tener muy presente que casi el 60% de la población mundial de ovinos se encuentra en la región del planeta comprendida entre los 35° latitud norte y 35° latitud sur (7).

## II. FOTOPERÍODO Y ESTACIONALIDAD REPRODUCTIVA

El fotoperíodo es la principal señal ambiental que controla la estacionalidad reproductiva de los ovinos, al menos a latitudes medias y altas. Las horas luz modifican el patrón de secreción de la hormona luteinizante (LH): los días cortos estimulan su pulsatilidad y los días largos la disminuyen (8, 9). El fotoperíodo influye también sobre la secreción de la hormona folículo estimulante (FSH) (10), modifica la respuesta hipofisaria al estímulo de la hormona liberadora de gonadotropinas (GnRH) (10, 11) y la respuesta testicular a la LH (10). No cabe duda de que el fotoperíodo actúa a través de vías GnRH dependientes, y modifica la secreción de esta hormona, ya sea actuando directamente sobre el generador pulsátil o modulando los efectos de retroalimentación negativa que la testosterona ejerce a nivel hipotalámico (12, 13, 14)

Los cambios en la cantidad de horas luz producen variaciones en la secreción de la hormona melatonina, determinando que las máximas concentraciones plasmáticas de melatonina ocurran durante el periodo de oscuridad (15, 16). En efecto, la melatonina es secretada por la glándula pineal. Esta hormona es un punto terminal de la vía neural que se origina en los fotoreceptores de la retina y que también involucra al ganglio cervical superior (ganglio vinculado al sistema nervioso simpático). Por consiguiente, los cambios en el fotoperíodo son percibidos por el sistema nervioso, que es quien transmite primeramente la información al respecto. Posteriormente dicha información es transmitida por la secreción de la melatonina, hasta que se traduce en cambios reproductivos a través del eje hipotálamo-hipófiso-gonadal (17, 18). Ahora bien, la melatonina no genera el ciclo reproductivo. Los carneros presentan un ciclo reproductivo endógeno que se manifiesta cuando estos animales son sometidos a regímenes constante de luz artificial (19, 20, 21). El papel del

fotoperíodo y de la melatonina sería el de sincronizar este ritmo reproductivo endógeno, ajustándolo a un periodo de 365 días. Malpaux, Thiéry y Chemineau (22) han publicado una revisión sobre el tema.

### **III. NUTRICION Y ESTACIONALIDAD REPRODUCTIVA**

Los efectos de la nutrición sobre el tamaño testicular y la producción de espermatozoides en el carnero son conocidos desde hace tiempo (23, 24, 25, 26). Sin embargo, los mecanismos involucrados aún no son totalmente conocidos. En Australia Occidental, Graeme Martin y sus colaboradores han desarrollado un modelo para estudiar el tema utilizando el grano del lupino y carneros Merino (27, 28).

Las señales metabólicas y nutricionales involucradas en el desarrollo testicular aún no son bien conocidas. Es de conocimiento general que un correcto balance energético-proteico es necesario para que los testículos se desarrollen completamente. Sin embargo, el desarrollo testicular en carneros parece estar más influido por la energía digerible que por la proteína cruda de la dieta (29), a pesar de que Lindsay y otros (30) observaron un aumento de la pulsatilidad de LH, pero no del tamaño testicular, cuando suplementaron carneros Ile-de-France con una dieta de alto contenido proteico. Los niveles de glucosa, que se incrementan rápidamente en el líquido cefalorraquídeo luego de la suplementación con lupino (31, 32), no parecen influir sobre la pulsatilidad de LH o el crecimiento testicular, sea que la glucosa se administre por vía intravenosa (32), abomasal (33) o directamente en el tercer ventrículo encefálico (34). Por el contrario, los niveles de insulina también aumentan tras la suplementación con lupino, tanto en sangre periférica (31) como en el líquido cerebroespinal (31,32), y la infusión de esta hormona a nivel del tercer ventrículo encefálico induce cambios en la pulsatilidad de LH (33). Estos resultados sugieren que la insulina sería un modulador metabólico de la secreción de GnRH y que mediaría, al menos parcialmente, los efectos de la nutrición sobre la secreción de gonadotropinas. También los ácidos grasos volátiles añadidos a la dieta inducen un aumento de la pulsatilidad de la LH y un aumento en las concentraciones de FSH, lo que sugiere que los efectos nutricionales sobre los centros reproductivos podrían estar asociados a la síntesis o la utilización de ácidos grasos (35). Por otra parte la leptina, hormona producida en el tejido adiposo, no parece mediar los efectos de la nutrición sobre la reproducción en el carnero (36). Recientemente, Dominique Blache y otros (37) publicaron una revisión sobre los factores metabólicos que influyen sobre el eje reproductivo en el carnero.

La influencia de la nutrición sobre la actividad testicular involucra cambios en la secreción de gonadotropinas hipofisarias (32, 33, 34, 38, 39) pero no parece modificar la respuesta hipofisaria de LH a la GnRH (38, 39). Hemos observado que una mejor alimentación durante todo el año no modificó el comportamiento estacional de secreción de LH en respuesta a desafíos de GnRH exógena en carneros Corriedale (40). La secreción pulsátil de LH es un reflejo de la secreción de la GnRH en carneros Merino (41), por lo que podemos concluir que el efecto de la nutrición se ejerce a través de la modificación de la secreción de GnRH. Sin embargo, los efectos nutricionales no necesariamente actúan directamente sobre el generador de pulsos de GnRH, más bien parecen modificar la respuesta del mismo a la retroalimentación negativa de los esteroides gonadales (42). Por su parte, los opiáceos parecen no estar involucrados en el mecanismo por el cual la nutrición influye la secreción de LH (43). No existen dudas, entonces, de que la nutrición actúa a través de una vía GnRH dependiente. Sin embargo, el aumento en la secreción de gonadotropinas inducido

por la suplementación es sólo transitoria: luego de un par de semanas, los niveles de gonadotropinas regresan a sus valores anteriores. A pesar de esto, los testículos continúan creciendo (38, 39). Hemos observado la misma disociación cuando suplementamos carneros Corriedale en primavera: el número de pulsos de LH aumentó en la primera semana luego de iniciada la suplementación, pero regresó a los valores anteriores antes del mes de comenzada la suplementación. Sin embargo, la circunferencia escrotal siguió aumentando hasta el fin del trabajo, dos meses después de iniciada la suplementación (44). Por otra parte, el aumento del tamaño testicular observado después de una mejora en el plano nutricional en los carneros Merino no parece estar asociado ni a una mayor secreción de testosterona en respuesta a la LH (38, 39, 45), ni a cambios en la secreción de inhibina (39, 46) a pesar de que la nutrición incrementa el volumen de los túbulos seminíferos (46). En el carnero Corriedale nosotros observamos una situación similar, ya que la recuperación de tamaño testicular que ocurre en primavera no se acompaña de un incremento en los niveles de testosterona plasmática (44). De todas maneras, se debe tener en cuenta que existen dudas sobre los radioinmunoensayos de inhibina utilizados en el carnero (Tilbrook, comunicación personal). Estas disociaciones sugieren que los efectos nutricionales sobre el testículo podrían también ser regulados por vías que no necesariamente producen cambios en la secreción de GnRH y por lo tanto, en la secreción de gonadotropinas (la denominada vía GnRH independiente de los efectos nutricionales sobre el testículo del carnero) como fue propuesto por Martin y sus colaboradores (27, 28, 39, 47). Existen evidencias experimentales que sugieren que los cambios en la secreción de GnRH no podrían explicar por sí solos todos los cambios inducidos por la nutrición en el testículo. La suplementación en carneros Merino puede contrarrestar, al menos parcialmente, la regresión inducida por la inmunización contra GnRH (48), así como incrementar la circunferencia escrotal sin modificar la secreción de gonadotropinas en carneros sometidos a un régimen exógeno fijo de pulsos de GnRH (49).

Se cree que la nutrición fue la fuerza inicial que reguló la selección natural de la estacionalidad reproductiva en los ovinos. Sin embargo, el fotoperíodo es una señal mucho más confiable y repetible para predecir las condiciones ambientales futuras que la disponibilidad actual de alimentos. Por lo tanto, se cree que los animales que utilizaron los cambios en horas luz para predecir las condiciones ambientales al parto tuvieron ventajas evolutivas sobre aquellos que confiaron directamente en los niveles de abundancia alimentaria. De ahí que el estudio de razas ovinas que se crían mayoritariamente en regiones del mundo donde el fotoperíodo puede no ser una señal confiable de la disponibilidad de alimentos resulta particularmente interesante. Cuando se estudiaron carneros Merino bajo esas condiciones en Australia Occidental, donde el régimen pluvial determina que la disponibilidad de alimentos sea alta a mediados de invierno y primavera y escasa en verano y en otoño, incluso particularmente escasa en esta última estación, el tamaño testicular acompañó los cambios del peso vivo, observándose la máxima circunferencia escrotal en la primavera y la mínima en otoño (50). Se ha propuesto que el carnero Merino es un reproductor oportunista (39), en la medida en que puede responder al fotoperíodo pero no presenta una estricta foto-dependencia. De hecho, los carneros Merino responden a regímenes artificiales de luz (21, 51, 52), pero la nutrición puede contrarrestar los efectos del fotoperíodo en cualquier época del año (38, 39, 45, 53).

Nosotros hemos estudiado la estacionalidad reproductiva del carnero Corriedale, una raza Merino derivada y la principal raza ovina en el Uruguay, bajo condiciones de pastoreo extensivo típicos de la región. A continuación se presentan y discuten los resultados obtenidos.

#### **IV. ESTACIONALIDAD REPRODUCTIVA DEL CARNERO CORRIEDALE: INTERACCION FOTOPERIODO-NUTRICIÓN**

El Uruguay está localizado en la costa Atlántica de América del Sur, entre los 30 y 35 grados de latitud, y presenta un clima subtropical a húmedo templado. Las horas luz varían entre 14h 30min. en diciembre y 9h 40min. en junio. La temperatura media fluctúa entre 10 y 14° C en el invierno y entre 22 y 27° C en el verano. La precipitación pluvial anual es de alrededor de 1100 a 1300 mm y si bien el régimen pluvial es anual, existen riesgos de sequía o inundaciones en cualquier época del año. La vegetación dominante es herbácea. La pradera nativa es un mosaico de más de 350 especies, donde coexisten pasturas estivales e invernales, anuales y perennes, y las gramíneas son las hierbas más frecuentes (54, 55). Si bien la producción de forraje es continua, la disponibilidad y la calidad del mismo varían de acuerdo a la estación del año y el tipo de suelo, registrándose también variaciones importantes entre años. La producción ovina está basada en un sistema pastoril extensivo en el cual los bovinos y ovinos pastorean juntos todo el año compitiendo por el mismo forraje. Las mayores tasas ovinas/bovinas se dan en los suelos más superficiales y pobres. Los sistemas extensivos ocupan más del 75% de la superficie del país (56). En los suelos basálticos, donde se concentra la mayor cantidad de ovinos, la disponibilidad de forraje es baja en invierno, alcanza su máximo en primavera, decrece en verano y en otoño presenta otro pico, pero menos pronunciado que el pico de primavera (54, 55, 56).

Bajo estas condiciones, los carneros Corriedale presentan variaciones anuales de la circunferencia escrotal que tienen algunas similitudes con las variaciones que sufre el peso corporal. El periodo de mayor circunferencia escrotal comienza a principios del verano, con un pico a fines del mismo en los animales adultos, u ocurre directamente a finales del verano (febrero) en animales jóvenes. Comienza a decrecer durante el otoño, alcanzando los mínimos valores a finales del otoño o principios del invierno (junio), y permaneciendo así durante todo el invierno, para comenzar a crecer nuevamente al comenzar la primavera (57, 58, 59, 60, 61). Un comportamiento similar ya había sido observado en carneros Corriedale en la Pampa Argentina por Almeida y otros (62). En Uruguay, Fernández-Abella y otros (63) no pudieron encontrar este patrón. Sin embargo, nuestros datos son consistentes, repitiéndose en todos nuestros trabajos. Aún más, la concentración de testosterona también muestra un perfil estacional típico, con la máxima concentración a finales de verano (febrero) o principios de otoño (marzo), un mes después de lograda la máxima circunferencia escrotal, luego de la cual se observa una disminución a lo largo del otoño para alcanzar los valores mínimos a principios de invierno (40, 58, 60, 64, 61). La producción de espermátidas y espermatozoides testiculares es mayor a principios de marzo que en agosto, y lo mismo ocurre con el número de espermátidas y espermatozoides testiculares por célula de Sertoli (64). La cantidad y calidad de semen eyaculado también sufre cambios a lo largo del año. El volumen, la concentración y la motilidad espermática presentan sus valores más bajos durante el invierno (65), mientras que el porcentaje de espermatozoides normales más alto se observa en otoño (58). Por su parte, la capacidad de servicio es mínima en agosto, dos meses después que la circunferencia escrotal alcanza su periodo de nadir (66). También se observan cambios estacionales en la histología testicular, aunque la actividad espermatogénica está presente durante todo el año. El diámetro (57) y el volumen total (64) de los túbulos seminíferos es máximo a principio de otoño (marzo) y mínimo a principio de invierno (observado en junio para el diámetro y en agosto para el volumen). El epitelio de las glándulas vesiculares también presenta variaciones estacionales: la mayor actividad secretoria se presenta en otoño y la mínima en invierno, siguiendo los cambios de

los niveles de testosterona (57, 59). Aún más, se encontró una reducción en el número de células de Sertoli desde fines del verano (marzo) al invierno (agosto) (64). Esto último sugiere que la estacionalidad reproductiva del carnero Corriedale puede tener efectos a largo plazo sobre su capacidad de producción espermática, ya que el número de células de Sertoli está altamente correlacionado con la potencialidad máxima de producción de espermatozoides de un animal (67), y la potencialidad máxima de producción espermática estaría entonces disminuyendo a lo largo de la vida del animal, a medida que disminuye la cantidad de células de Sertoli. Se ha comprobado que las células de Sertoli disminuyen en número a lo largo de la vida en el caballo (68), el hombre (69), la rata (70), el hamster (71) y el burro (72). Nuestros resultados sugieren que existe una tendencia similar en el carnero, que deberá ser confirmada con estudios a más largo plazo.

Considerando que las curvas de circunferencia escrotal y peso vivo se comportaban en forma parecida, y teniendo en mente la influencia Merina en el origen del Corriedale, nuestros trabajos se centraron en los efectos de la nutrición sobre la estacionalidad reproductiva, con animales pastoreando bajo fotoperíodo natural, y manipulando el plano nutricional, ya sea utilizando praderas implantadas o suplementación energética.

La nutrición tiene un claro efecto sobre la circunferencia escrotal en el carnero Corriedale. Cuando comparamos (59, 40) dos grupos de animales pastoreando todo el año sobre campo nativo o praderas implantadas, estos últimos presentaron una circunferencia escrotal mayor que los primeros en casi todos los meses; sin embargo, la evolución de las curvas de circunferencia escrotal fue similar en ambos grupos. Tampoco se observaron cambios en las concentraciones y curvas de testosterona, la que se comportó en la forma ya descrita. Hay que tener en cuenta que los animales pastoreando la pradera implantada también sufrieron cambios en el peso vivo a lo largo del año. El diámetro de los túbulos seminíferos fue mayor en el verano en los animales que pastoreaban la pradera implantada pero también las variaciones estacionales del diámetro de los túbulos seminíferos fueron similares en ambos grupos (59). Por otra parte, cuando se compararon carneros a campo nativo con carneros a pasturas implantadas más suplementación desde fines del verano hasta fines del invierno (marzo-agosto), la disminución en el peso testicular y el diámetro de los túbulos seminíferos a finales del invierno fue menor en los animales suplementados, pero no se pudo impedir que los testículos disminuyeran de tamaño, a pesar que los animales tuvieron importantes ganancias de peso vivo (57). La disminución del peso testicular ocurrió fundamentalmente a expensas del volumen de epitelio seminífero. Esto sugiere que el parénquima testicular del carnero Corriedale en Uruguay tiene un comportamiento menos estacional que lo observado para Ile-de-France (73) en Francia: en esta raza, la disminución testicular ocurrió a expensas tanto del epitelio seminífero como del intersticio testicular. También observamos una disociación entre el peso y la circunferencia escrotal cuando suplementamos a un grupo de carneros al inicio del otoño (marzo y abril). La suplementación impidió la pérdida de peso pero no la disminución de la circunferencia escrotal o de la concentración de testosterona (40). Tampoco observamos un incremento de la circunferencia escrotal cuando carneros Corriedale fueron transferidos en invierno (julio) a un plano nutricional más alto, que indujo un rápido incremento del peso corporal (40). Por otra parte, cuando suplementamos carneros Corriedale en primavera y los comparamos con los que mantenían peso (44), la circunferencia escrotal de los primeros fue mayor que la de los segundos a partir del mes de comenzada la suplementación. La dieta de mantenimiento no impidió el crecimiento testicular de primavera, aunque la tasa de crecimiento fue menor. Estos resultados nos inducen a pensar que el fotoperíodo juega un rol determinante en el control de la estacionalidad del carnero Corriedale, y que la nutrición modula los efectos del

fotoperíodo sobre la actividad testicular, pero no es capaz de revertirlos, al menos en las condiciones estudiadas.

Los factores genéticos pueden influir sobre los patrones reproductivos estacionales en el carnero. De hecho, se han observado diferencias entre razas tanto bajo fotoperíodos naturales (74, 75, 76) como artificiales (77), siendo la raza Merino la que ha mostrado en ambas situaciones el ciclo reproductivo estacional menos marcado (21, 51, 52, 78). Por otra parte, la intensidad y cronología de la estacionalidad reproductiva en carneros producto del cruzamiento de razas muy estacionales (Soay) y poco estacionales (Merino y Portland) es intermedia entre ambas razas parenterales (79). Se cree que la estacionalidad menos marcada que presenta la raza Merino sería debida a la selección artificial para un periodo reproductivo más largo en un clima mediterráneo que facilita la no dependencia del fotoperíodo (79). Tanto es así que de las razas estudiadas, la que presenta actividad reproductiva más estacional es la raza Soay, constituida por ovinos originalmente domésticos pero que permanecieron en condiciones silvestres por varios siglos la isla de St. Kilda, al norte de Escocia, y que producen sólo escasas espermátidas alargadas durante la estación no reproductiva (80).

La raza Corriedale fue desarrollada en Nueva Zelandia cruzando ovejas Merino (50%) con carneros Lincoln (30%), Leicester (15%) y Border Leicester (5%) (81). Nosotros no hemos comparado carneros Corriedale con sus razas paternas, pero cuando se contrastan nuestros resultados con los publicados en carneros Lincoln (82) y Leicester (83), estos últimos parecen presentar una estacionalidad más marcada que la de nuestros Corriedale. Carneros Border Leicester estudiados a similar latitud que la nuestra, presentaron el pico de concentración de testosterona y actividad de monta al final del verano y en otoño (febrero-mayo en el hemisferio sur) y el nadir en invierno y primavera (julio-octubre) (84). En Israel (85, 86), las variaciones de la actividad reproductiva de los carneros Corriedale fueron más similares a las presentadas por los carneros Merino que a las presentadas por los Border Leicester. Es interesante tener en cuenta que Israel tiene un clima mediterráneo, que disminuiría la estacionalidad de las razas ovinas y estimularía la respuesta de las mismas a los cambios alimentarios. Por su parte, carneros Merino en Edimburgo (79) o en la Patagonia Argentina (87) mostraron un comportamiento reproductivo estacional similar al que nosotros observamos en carneros Corriedale. Cuando nosotros comparamos ambas razas, Corriedale y Merino, bajo las mismas condiciones (60), ambos genotipos mostraron similar cronología en el ciclo testicular, que en gran medida se ajusta a la curva de disponibilidad de pasturas de la región. Por lo tanto, desde el punto de vista de la cronología de la estacionalidad reproductiva, el Corriedale parece tener más influencia Merino que influencia Británica. Sin embargo, los mecanismos involucrados en la regulación de la estacionalidad reproductiva de ambas razas pueden no ser exactamente los mismos.

Como ya se dijo, el efecto de la nutrición es una señal ambiental más importante que el fotoperíodo en el control de la estacionalidad reproductiva de los carneros Merino estudiados en Australia en climas mediterráneos (27, 50, 53). Esto no parece ser así en el carnero Corriedale: a nuestras observaciones anteriores, se agrega que la relación entre el peso vivo y la circunferencia escrotal fue más estrecha en los carneros Merinos que en los Corriedale (60). De hecho, existen diferencias raciales en cuanto a la dependencia o no del fotoperíodo y la respuesta testicular a la nutrición. Cuando se compararon carneros Suffolk y Merino bajo el mismo fotoperíodo y dieta mediterránea típicas de Australia Occidental, las curvas de peso y circunferencia escrotal estaban dissociadas en los Suffolk, mientras que eran paralelas en los Merino (88). Aún más, la suplementación sólo logró

aumentar el tamaño testicular y la pulsatilidad de LH en carneros Suffolk durante la estación reproductiva, pero no tuvo este efecto durante la estación no reproductiva, a diferencia de lo que ocurrió en los Merino (89), en los que la suplementación tuvo efectos en cualquier época del año. Ambas razas presentan un ciclo reproductivo endógeno similar, puesto de manifiesto cuando ambos genotipos fueron comparados bajo un fotoperíodo constante. Sin embargo, sus ciclos testiculares y de secreción de gonadotropinas se disocian en el tiempo cuando son puestos bajo un fotoperíodo similar al observado a 32° de latitud: los Merinos comienzan su ciclo reproductivo dos meses antes que los Suffolk (21). Es interesante que carneros pertenecientes a razas altamente dependientes del fotoperíodo adelantan dos meses su estacionalidad cuando son privados, artificialmente, de las señales fotoperiódicas y responden a otras señales ambientales como la nutrición (90). Téngase en cuenta que en este caso, la privación de las señales fotoperiódicas se logró por extirpación del ganglio cervical superior. Todos estos datos sugieren que la principal respuesta de las razas dependientes del fotoperíodo a los cambios de horas luz sería el retraso en el inicio de la estación reproductiva, a pesar del aumento en la oferta de alimentos que ocurre en la primavera. Probablemente este retraso es una estrategia adaptativa para que las crías nazcan en la primavera y no en el otoño, cuando las condiciones ambientales no serían favorables para su supervivencia en los climas fríos y templados.

Ha sido demostrado que ni la disminución de las horas luz después del solsticio de verano, ni el alargamiento de los días después del solsticio de invierno, son las señales que desencadenan e inician la estación reproductiva o el anestro estacional en ovejas Suffolk. El inicio y el fin de la estación reproductiva sería el resultado del desarrollo de un estado de refractoriedad a los efectos del fotoperíodo (91,92,93). Hemos postulado (94) que el carnero Corriedale desarrollaría un estado de fotorefractoriedad al efecto inhibitorio del fotoperíodo creciente presente en el invierno tardío, que le permitiría iniciar su desarrollo testicular al inicio de la primavera. Similar planteo había sido realizado por Martin y otros (21) para explicar las diferentes respuestas de los carneros Merino y Suffolk a un mismo fotoperíodo. En este sistema, la nutrición jugaría un rol modulador del efecto del fotoperíodo en el carnero Corriedale, pero sin llegar a contrarrestar sus efectos como lo hace en el carnero Merino.

## V. CONCLUSIONES

Nuestros resultados tomados en conjunto, nos inducen a pensar que el Corriedale tiene una estacionalidad reproductiva intermedia entre la del Merino y la de las razas británicas que le dieron origen: si bien el Corriedale tiene un patrón estacional reproductivo de cronología muy similar a la del Merino, ha perdido la flexibilidad que muestran los Merinos en climas mediterráneos, y tiene una capacidad mucho más limitada para responder a los estímulos nutricionales. Se podría especular que esta rigidez puede ser la "herencia" de las razas británicas paternas. No hay duda de que los carneros Corriedale, al igual que los Merino, inician su etapa de desarrollo testicular temprano en la primavera, tienen su etapa de mayor desarrollo y actividad testicular a fines del verano e inician la regresión testicular inmediatamente después, desde el inicio del otoño. Esto indica una fuerte influencia Merino en este sentido. Tal vez los Corriedale están además adaptados a nuestro clima subtropical, donde la primavera es la estación de pasturas más abundantes, por lo que resulta ventajoso, al igual que en los climas templados y fríos, que la parición ocurra en primavera. El genotipo representa en parte la adaptación que han sufrido las distintas razas ovinas a sus medios ambientes y a las manipulaciones realizadas por el ser humano en el transcurso de la



domesticación y de la utilización de dichas razas para fines productivos. Las diferencias entre razas tienen su importancia a la hora de estudiar la estacionalidad reproductiva de los carneros.

## VI. REFERENCIAS

1. Bronson FH, Mammalian reproductive strategies, genes, photoperiod and latitude; *Reprod Nutr Dev* (1988), 28 2B:335-347.
2. Bronson FH, Mammalian reproductive biology; The University of Chicago Press, Chicago (1989), pp 325.
3. Bronson FH and Heiderman PD, Seasonal regulation of reproduction in mammals. En: *The Physiology of Reproduction*, Vol 2, 2nd edition, Knobil E and Neil JD (Eds.) Raven Press, New York (1994), pp 541-583.
4. Hafez ESE, Studies on the breeding season and reproduction of the ewe; *J Agric Sci* (1952), 42:13-265.
5. Lincoln GA and Short RV, Seasonal Breeding: Nature's contraceptive; *Recent Prog Hormone Res* (1980), 36:1-52.
6. Evans G and Robinson TJ, Reproductive potential and endocrinological responses of sheep kept under controlled lighting. II. Pituitary and gonadal responses of ewes and rams to six-monthly light cycle; *Anim Reprod Sci* (1980), 3:39-56.
7. Lindsay DR, Reproduction in sheep and goat; En: *Reproduction in domestic animals*, 4<sup>th</sup>. Edition, Cupps TP (Ed.), Academic Press, San Diego (1991), pp 491-515.
8. Pelletier J and Ortavant R, Photoperiodic control of LH release in the ram. I. Influence of increasing and decreasing light photoperiod; *Acta Endoc (Copenh)* (1975), 78:435-441.
9. Lincoln GA, Secretion of LH in rams exposed to two different photoperiod; *J Reprod Fert* (1976), 47:351-353.
10. Lincoln GA, The temporal relationship between plasma levels of FSH and LH in the ram; *J Reprod Fert* (1978), 53:31-37.
11. Lincoln GA, Changes in pituitary responsiveness to luteinizing hormone releasing hormone in rams exposed to artificial photoperiod; *J Endocr* (1977), 73:519-527.
12. Pelletier J and Ortavant R, Photoperiodic control of LH release in the ram. II. Light-androgen interaction; *Acta Endoc (Copenh)* (1975), 78:442-450.
13. Lincoln GA, Central effect of photoperiod on reproduction in the ram revealed by the use of a testosterone clamp; *J Endocr* (1984), 103:233-241.
14. Xu ZZ, McDonald F, McCutcheon SN and Blair HT, Effects of season and testosterone treatment on gonadotrophin secretion and pituitary responsiveness to gonadotrophin-releasing hormone in castrated Romney and Poll Dorset rams; *J Reprod Fert* (1992), 95:183-190.
15. Arendt J, Symonds AM and Laud C, Pineal function in the sheep: evidence for a possible mechanism mediating seasonal reproductive activity; *Experientia* (1981), 37: 584-586.
16. Lincoln GA, Almeida OFX and Arendt J, Role of melatonin and circadian rhythms in seasonal reproduction in rams; *J Reprod Fert* (1981), 30:23-31.
17. D'Occhio MJ and Suttie JM, The role of pineal gland and melatonin in reproduction in male domestic ruminants; *Anim Reprod Sci* (1992), 30:135-155.
18. Malpoux B, Chemineau P, Pelletier J, Melatonin and reproduction in sheep and goat; En: *Melatonin: biosynthesis, physiological effects and clinical application*, Yu HS and Reiter RJ (Eds.), CRS Press, Boca Raton (1993), pp:253-287.

19. Howles CM, Craigon J and Haynes NB, Long term rhythms of testicular volumen and plasma prolactin concentration in rams reared for 3 years in constant photoperiod; *J Reprod Fert* (1982), 65:439-446.
20. Almeida OFX and Lincoln GA, Reproductive photorefractoriness in rams and accompanying changes in the patterns of melatonin and prolactin secretion; *Biol Reprod* (1984), 30:143-158.
21. Martin GB, Tjondronegoro S, Boukhliq R, Blackberry MA, Briegel JR et al., Determinants of the annual pattern of reproduction in mature male Merino and Suffolk sheep: modification of endogenous rhythms by photoperiod; *Reprod Fert Dev* (1999), 11:355-366.
22. Malpaux B, Thiéry JC and Chemineau P, From the eye to the pituitary: pathways controlling seasonal reproduction; *Annual ESDAR Conference* (1999), pp: 8-14
23. Braden AWH, Turnbull KE, Mattner P and Moule GR, Effect of protein and energy contents of the diet on the rate of sperm production in rams; *Aust J Biol Sci* (1974), 27:67-73.
24. Oldham CM, Adams NR, Gherardi PB, Lindsay DR and Mackintosh JB, The influence of level of feed intake on sperm-production capacity on testicular tissue in the ram; *Aust J Agric Res* (1978), 29:173-179.
25. Alkass JE and Bryant NJ, Some effects of level of feeding and body condition upon sperm production and gonadotrophin concentrations in the ram; *Anim Prod* (1982), 34:265-277.
26. Cameron AWN, Murphy PM and Oldham CM, Nutrition of rams and output of spermatozoa; *Proc Aust Soc Anim Prod* (1988), 17:162-165.
27. Martin GB, Walkden-Brown SW, Boukhliq R, Tjondronegoro S, Miller DW, Fisher JS, Hötzel MJ, Restall BJ, Adams NR, Non-photoperiodic inputs into seasonal breeding in male ruminants; *En: Perspectives in Comparative Endocrinology*, Davey KG, Peter RE and Tobe SS (Eds.), National Research Council of Canada, Ottawa (1994), pp: 574-585.
28. Martin GB and Walkden-Brown SW, Nutrition influences on reproduction in mature male sheep and goats; *En: Reproduction in Domestic Ruminants III*, Scaramuzzi RJ, Nancarrow CD and Doberska C (Eds.) *J Reprod Fert Supp* (1995), 49:437-449
29. Murray PJ, Rowe JB, Pethick DW and Adams NR, The effect of nutrition on testicular growth in the Merino ram; *Aust J Agric Res* (1990), 41:185-195.
30. Lindsay DR, Pelletier J, Pisselet C and Courot M, Changes in photoperiod and nutrition and their effect on testicular growth of rams; *J Reprod Fert* (1984), 71:351-356.
31. Miller DW, Blache D, Boukhliq R, Curlewis and Martin GB, Central metabolic messengers and the effect of nutrition on gonadotrophin secretion in sheep; *Reprod Fert Dev* (1998), 112:347-356.
32. Boukhliq R, Miller DW and Martin GB, Relationship between nutritional stimulation of gonadotrophin secretion and the peripheral and cerebrospinal fluid (CSF) concentrations of glucose and insulin in rams; *Anim Reprod Sci* (1996), 41:201-214.
33. Boukhliq R, Martin GB, White CL, Blackberry, Murray PJ, Role of glucose, fatty acids and protein in regulation of testicular growth and secretion of gonadotrophin and insulin in the mature ram; *Reprod Fert Dev* (1997), 9:515-524.
34. Miller DW, Blache D and Martin GB, The role of intracerebral insulin in the effect of nutrition on gonadotrophin secretion in mature male sheep; *J Endocr* (1995), 147:321-329.
35. Boukhliq R and Martin GB, Administration of fatty acids and gonadotrophin secretion in the mature ram; *Anim Reprod Sci* (1997), 49:143-159.
36. Celli P, Martin GB, Blache D, Vercoe PE and Tellam RL, Leptin does not appear to be the metabolic signal to central reproductive centres in mature male sheep; *14th International Congress on Animal Reproduction*, Stockholm 2-6 July 2000, 7:19.
37. Blache D, Chagas L, Blackberry MA, Vercoe PE and Martin GB, Review, Metabolic factors affecting the reproductive axis in male sheep; *J Reprod Fert* (2000), 120:1-11.

38. Ritar AJ, Adams NR and Sanders MR; Effect of lupin feeding on LH, testosterone and testes; En: *Reproduction in Sheep*, Lindsay DR and Pearce DT (Eds.), Cambridge University Press, Cambridge (1984), pp: 76-78.
39. Martin GB, Tjondronegoro S and Blackberry MA, Effect of nutrition on testicular size and the concentration of gonadotrohin, testosterone and inhibin in plasma of mature male sheep; *J Reprod Fert* (1994), 101:121-128.
40. Pérez-Clariget R, Forsberg M, López A and Castrillejo A, Effects of nutrition on seasonal changes in scrotal circumference, testosterone and pituitary responsiveness to exogenous GnRH in Corriedale rams; *Small Rum Res* (1998) 29:61-69.
41. Caraty A and Locatelli A, Effect of time after castration on secretion of LHRH and LH in the ram; *J Reprod Fert* (1988), 82:263-269.
42. Tjondronegoro S, Martin GB, Sutherland SRD and Boukhliq R, Interactions between nutrition, testosterone and inhibin in the control of gonadotrophin secretion in mature rams; *Reprod Fert Dev* (1996), 8:855-862.
43. Miller DW, Lane RIF, Boukhliq H, Hötzel MJ and Martin GB, Nutrition and the opiodergic control of LH secretion in the ram; *Proc Endoc Soc of Aus* (1992), 35:88.
44. Pérez-Clariget R, Bermúdez J, Andersson H and Burgueño J, Influence of nutrition on testicular growth in Corriedale rams during spring; *Reprod Nutr Dev* (1998), 38:529-538.
45. Martin GB, Sutherland SRD and Lindsay DR, Effects of nutrition supplements on testicular size and the secretion of LH and testosterone in Merino and Booroola rams; *Anim Reprod Sci* (1987), 12:267-281.
46. Hötzel MJ, Markey CM, Walkden-Brown SW, Blackberry MA and Martin GB, Morphometric and endocrine analyses of the effects of nutrition on the testis of mature Merino rams; *J Reprod Fert* (1998), 113:217-230.
47. Martin GB, Boukhliq R, Tjondronegoro S, Hötzel MJ and Fisher JS, The effect of nutrition on reproductive endocrinology; *Proc Nutr Soc Aust* (1992), 177-185.
48. Hötzel MJ, Caraty A and Martin GB, Effects on nutrition on testicular growth in mature Merino rams actively immunized against GnRH; *J Reprod Fert* (1997), 110:307-313.
49. Hötzel MJ, Walkden-Brown SW, Blackberry MA and Martin GB, The effect of nutrition on testicular growth in mature Merino rams involves mechanisms that are independent of changes in GnRH pulse frequency; *J Endocr* (1995), 147:75-85.
50. Masters DG and Fels HE, Seasonal changes in the testicular size of grazing rams; *Anim Prod in Australia* (1984), 15:444-447.
51. D'Occhio MJ, Schanbacher BD and Kinder JE, Profiles of luteinizing hormone, follicle stimulating hormone, testosterone and prolactin in rams of diverse breeds: Effect of contrasting short (8L:16D) and long (16L:8D) photoperiods, *Biol Reprod* (1984), 30:1039-1054.
52. Poulton AL and Robinson TJ, The response of rams and ewes of three breeds to artificial photoperiod; *J Reprod Fert* (1987), 79:609-626.
53. Murray PJ, Rowe JB and Pethick DW, Effect of season and nutrition on scrotal circumference of Merino ram; *Aust J Exp Agric* (1991), 31:753-756.
54. Del Puerto O, Hierbas del Uruguay; En: *Nuestra Tierra*, Aljanati D, Benedetto M y De Marsilio H (Eds.). *Nuestra Tierra*, Montevideo, Uruguay (1969), No 19, pp 68.
55. Millot JC, Risso D y Methol R, Relevamiento de pasturas naturales y mejoramientos extensivos en áreas ganaderas del Uruguay. Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. Comisión Honoraria del Plan Agropecuario, Uruguay (1987).
56. Berreta EJ, San Julián R, Montossi F and Silva JA, Natural pastures and sheep production in the basaltic region in Uruguay; *Proc. IV World Merino Conference*, Montevideo (1994), pp245-262.

57. Gastel MT, Bielli A, Pérez R, López A, Castrillejo A, Tagle R, Franco J, Laborde D, Forsberg M, Rodriguez-Martinez H, Seasonal variations in testicular morphology in Uruguayan Corriedale rams. *Anim Reprod Sci* (1995), 40:59-75.
58. Pérez C R, López A, Castrillejo A, Bielli A, Laborde D, Gastel T, Tagle R, Queirolo D, Franco J, forsberg M and Rodriguez-Martinez H, Reproductive seasonality of Corriedale rams under extensive rearing conditions; *Acta vet scand* (1997), 38:109-117.
59. Bielli A, Gastel MT, Pérez-Clariget R, López A, Castrillejo A, Regueiro M, Forsberg M, Lundeheim N and Rodriguez-Martinez H, Influence of nutrition on seasonal variations in testicular morphology and function in Corriedale rams; *J Reprod Dev* (1997), 43: 171-180.
60. Pérez-Clariget R, Forsberg M and Rodríguez-Martínez H, Seasonal variation in live weight, testes size, testosterone, LH secretion, melatonin and thyroxine in Merino and Corriedale rams in a subtropical climate; *Acta vet. Scand* (1998), 39:33-47.
61. López-Maz C, Pérez-Clariget R y López A, Variaciones mensuales de las concentraciones séricas de prolactina y testosterona y circunferencia escrotal en carneros Corriedale en pastoreo; XXI Congreso Mundial de Buiatría, 4-8 Diciembre 2000, Punta del Este, Uruguay (aceptado).
62. Almeida G, Alberio R y Murtagh JJ, Estudio de las variaciones de la actividad reproductiva en un grupo de carneros Corriedale a lo largo del año; *Prod Anim (Bs As)* (1981), 8: 343-354.
63. Fernández Abella D, Villegas N, Echeverría D y Robaina J, Evaluación de las variaciones estacionales en la producción espermática de cuatro razas ovinas; *Boletín Técnico de Ciencias Biológicas (Salto, Uruguay)* (1993), 3:23-34.
64. Bielli A, Pedrana G, Gastel MT, Castrillejo A, Moraña A, Lundeheim N, Forsberg G and Rodriguez-Martinez H, Influence of grazing management on the seasonal change in testicular morphology in Corriedale rams; *Anim Reprod Sci* (1999), 56:93-105.
65. López A, Queirolo D, Regueiro M, Van Lier E and Pérez-Clariget R. Seasonal variations of semen variables and libido in Corriedale and Merino rams in a subtropical climate (submitted).
66. Van Lier E, López A, Ibarra D y Pérez-Clariget R, Evaluación de la capacidad de servicio y la función testicular en carneros Corriedale y Merino a lo largo del año., XVI Reunión Latinoamericana de Producción Animal, III Congreso Uruguayo de Producción Animal, 29-31 de marzo de 2000, Montevideo, Uruguay. Publicado en versión electrónica.
67. Hochereau-de Reviers MT, Monet-Kuntz C, Courot M, Spermatogenesis and Sertoli cell numbers and function in rams and bulls; *J Reprod Fertil, Suppl* 34:101-114.
68. Johnson L and Thompson D, Age-related and seasonal variation in the Sertoli cell population, daily sperm production and serum concentration of follicle-stimulating hormone, luteinizing hormone and testosterone in stallions; *Biol Reprod* (1983), 29: 777-789.
69. Johnson L, Spermatogenesis and ageing in the human; *J Androl* (1986), 7:331-354.
70. Wang C, Leung A, Sinha-Hikkim AP, Reproductive ageing in the male Brown-Norway rat: a model for the human; *Endocrinology* (1993), 133:2773-2781.
71. Horn R, Pastor LM, Moreno E, Calvo A, Canteras M, Pallares J, Morphological and morphometric study of early changes in the ageing golden hamster testis; *J Anat* (1996), 188:109-117.
72. Nipken C and Wrobel KH, A quantitative morphological study of age-related changes in the donkey testis in the period between puberty and senium; *Andrologia* (1997), 29:149-161.
73. Hochereau-de Reviers MT, Loir M and Pelletier J, Seasonal variations in the response of the testis and LH levels to hemicastration of adult rams; *J Reprod Fertil* (1976), 46:203-209.
74. Folch J y Colas G, Caracteres seminales y poder fecundante del esperma del morueco de las razas Ile de France y Berrichon, *Anales del Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias, Producción Animal (España)* (1979), 10:117-127.

75. Dufour JJ, Fahmy MH and Minvielle F, Seasonal changes in breeding activity, testicular size, testosterone concentration and seminal characteristics in rams with long and short breeding season, *J Anim Sci* (1984), 58:416-422.
76. Xu ZZ, McDonald F, McCutcheon SN and Blair HT, Seasonal variation in testis size, gonadotrophin secretion and pituitary responsiveness to GnRH in rams of two breeds differing in time of onset of the breeding season; *Anim Reprod Sci* (1991), 26:281-292.
77. Pelletier J, Garnier DH, de Reviere MM, Terqui M and Ortavant R, Seasonal variation in LH and testosterone release in rams of two breeds; *J Reprod Fert* (1982), 64:341-346.
78. Barrel GK and Lapwood KR, Seasonality of semen production and plasma luteinizing hormone, testosterone and prolactin levels in Romney, Merino and Polled Dorset rams; *Anim Reprod Sci* (1979), 1:213-228.
79. Lincoln GA, Lincoln CE and McNeilly AS, Seasonal cycles in the blood plasma concentration of FSH, inhibin and testosterone, and testicular size in rams of wild, feral and domesticated breeds of sheep; *J Reprod Fert* (1990), 88:623-633.
80. Mortimer D and Lincoln GA, Ultrastructural study of regressed and reactivated testes from Soay rams. *J Reprod Fert* (1987) 64: 437-442.
81. Link P, El Corriedale; Ed. Link, Buenos Aires, Argentina (1945), pp 198.
82. Mickelsen WD, Paisley LG and Dahmen JJ, The effect of season on the scrotal circumference and sperm motility and morphology in rams; *Theriogenology* (1981), 16:45-51.
83. Lemay JP and Corrivault GW, Variations saisonnières de l'activité sexuelle chez le bélier; *Nat Canad* (1973), 100:19-24.
84. D'Occhio MJ and Brooks DE, Seasonal changes in plasma testosterone concentration and mating activity in Border Leicester, Poll Dorset, Romney and Suffolk rams; *Aust J Exp Anim Hus* (1983), 23:248-253.
85. Amir D and Volcani R, Seasonal fluctuations in the sexual activity of Awassi, German Mutton Merino, Corriedale, Border-Leicester and Dorset Horn rams. I. Seasonal changes in semen plasma volume and its fructose and citric acid concentrations; *J Agric Sci* (1965), 64: 115-120.
86. Amir D and Volcani R, Seasonal fluctuations in the sexual activity of Awassi, German Mutton Merino, Corriedale, Border-Leicester and Dorset Horn rams. II Seasonal changes in semen characteristics; *J Agric Sci* (1965), 64: 121-125.
87. Gibbons A, Vincent JG, Willems P y González R, Variación estacional de la actividad reproductiva del carnero Merino Australiano en la Patagonia; *Rev Arg Prod Anim (Argentina)* (1991), 11:449-455.
88. Martin GB, Fisher J, Blackberry M, Bouhliq R, Hötzel MJ, Miller DW, Shepherd KS and Walkden-Brown SW, Nutritional and photoperiodic control of testicular size in Suffolk and Merino rams; *Proc Aust Soc Anim Prod* (1994), 20:427.
89. Hötzel MJ, Martin GB, Walkden-Brown SW and Fisher JS, Nutritional effects on testicular growth and gonadotrophin secretion in Suffolk and Merino rams in the breeding and non breeding seasons, *Proc Aust Soc Reprod Biol* (1994), 26:48.
90. Lincoln GA, Libre EA and Merriam GR, Long-term reproductive cycles in rams after pinealectomy or superior cervical ganglionectomy; *J Reprod Fert* (1989), 85:687-704.
91. Robinson JE and Karsch FJ, Refractoriness to inductive day lengths terminates the breeding season of Suffolk ewe; *Biol Reprod* (1984), 31:656-663.
92. Robinson JE, Wayne NL and Karsch FJ, Refractoriness to inhibitory day lengths initiates the breeding season of Suffolk ewe; *Biol Reprod* (1985), 32:1024-1030.
93. Malpoux B, Wayne N and Karsch FJ, Termination of the breeding season in the Suffolk ewe: Involvement of an endogenous rhythm of reproduction; *Biol Reprod* (1988), 39:254-263.

94. Pérez-Clariget R, Studies on seasonal variation in testicular function in Corriedale rams with special emphasis on nutritional effects; Acta Universitatis Agriculturae Sueciae, Veterinaria 34, Swedish University of Agricultural Sciences, 1998 (Doctoral Thesis).