

CICLO REPRODUCTIVO Y DINÁMICA FOLICULAR EN GANADO *Bos indicus*.

Reproductive cycle and follicular dynamics in Bos indicus

Andrés Felipe Valencia Hernández^{*1}, Diana Cristina Sánchez Arevalo², Nicolás Ernesto Baldrich Romero³

Filiación Institucional

¹Médico Veterinario. U.D.C.A. M.Sc Universidad de la Salle. Docente programa de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad de la Amazonia.

²Médico Veterinario Universidad de la Salle, Especialista en Laboratorio Clínico Veterinario UDCA. Docente programa de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad de la Amazonia

³Médico Veterinario Zootecnia (c) Mg Sistemas Sostenibles de Producción, Docente programa de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad de la Amazonia.

Fecha de correspondencia:

Recibido 15 de julio de 2017.
Aceptado 3 de diciembre de 2017.



Autor para Correspondencia*:
a.valencia@udla.edu.co

Como citar:

VALENCIA-HERNANDEZ, Andrés F., et al. 2017. Ciclo reproductivo y dinámica folicular en ganado *Bos indicus*. Revista Facultad Ciencias Agropecuarias – FAGROPEC. Universidad de la Amazonia, Florencia – Caquetá. 9(2): 16-22.

Introducción

Un mejor entendimiento de la fisiología reproductiva en ganado bovino y especialmente en lo concerniente a la funcionalidad y dinámica folicular ovárica ha sido lograda en las últimas décadas gracias al uso de la ultrasonografía (Sartori y Barros, 2011) como herramienta mas no como un lujo.

Aunque la mayoría de los estudios reportados en la literatura han usado ganado *Bos taurus* para estudiar la fisiología ovárica, en los últimos años se ha incrementado el número de reportes en razas *Bos indicus* tales como Brahman y Nelore a tal punto que ya han salido a la luz pública estudios comparativos entre *Bos taurus* y *B. indicus*.

La presente revisión, pretende acercar y ahondar en el ciclo estral de ganado *B. indicus* teniendo en cuenta sus particularidades tanto anatómicas como fisiológicas y tomando como base el ganado Brahman y sus comparaciones con otras razas.

Fisiología reproductiva

El ciclo estral consta de cuatro fases o periodos: diestro, proestro, estro y metaestro; el diestro es el periodo de reposo sexual, en el cual se produce la lisis del cuerpo lúteo; el proestro, donde por acción de las gonadotropinas, se inicia el desarrollo y rápido crecimiento de folículos ováricos destinados a madurar, un

Resumen

El ciclo estral es el conjunto de acontecimientos fisiológicos que se producen en el ovario, a intervalos de tiempo cíclicos, como consecuencia de las variaciones en los niveles hormonales. Se han realizado varios trabajos tanto en ganado *Bos taurus* como en *Bos indicus* usando la ultrasonografía para evaluar los ciclos asociados a la reproducción tanto en vacas como en novillas bajo diferentes condiciones en donde se ha estado estableciendo las diversas diferencias entre estos dos tipos de ganado bovino. En el bovino, el ciclo estral tiene una duración media de 21 días considerándose normal un intervalo entre los 18 y 24 días. En el transcurso del ciclo, los ovarios sufren una serie de cambios que finalizan con la ovulación y la expulsión de un oocito capacitado para ser fertilizado por un espermatozoide y soportar el desarrollo embrionario temprano. Estos cambios están regulados por hormonas provenientes del hipotálamo, hipófisis, ovarios y útero. La presente revisión de literatura pretende ahondar en el tema a partir del acervo bibliográfico disponible.

Palabras clave: *Bos indicus*, Bovino, Ciclo Estral, Dinámica Folicular.

Abstract

The estrous cycle is the set of physiological events that occur in the ovary, cyclic time intervals, as a result of changes in hormone levels. There have been several works on both cattle *Bos taurus* and *Bos indicus* using ultrasound to assess the associated cycles reproduction in both cows and heifers under different conditions where they have been setting the various differences between these two types of cattle. In cattle, the estrous cycle has an average duration of 21 days considered normal interval between 18 and 24 days. During the cycle, the ovaries undergo a series of changes ending with ovulation and the expulsion of a oocyte qualified to be fertilized by a sperm and develop early embryonic. These changes are regulated hormone from the hypothalamus, pituitary, ovaries and uterus. This literature review aims to delve into the subject from the available bibliography.

Key words: *Bos indicus*, Bovine, Estrous Cycle, Follicular Dynamics.

marcado incremento en la actividad de los órganos reproductivos; el estro o periodo de receptividad sexual o periodo de maduración y dehiscencia de los folículos; y el metaestro, periodo de ruptura del folículo y de la formación y permanencia del cuerpo lúteo (Arthur, 1975). Según Vatti (1962) y Roberts (1971a), en el ciclo estral ocurren modificaciones en el ovario que se cumplen en dos fases: una estrogénica o folicular, dominada por el proestro y el estro, y una progestacional o luteal, dominada por el metaestro y por el diestro. Roberts (1971a) reporta que la ovulación ocurre durante el metaestro.

El ciclo estral es regulado por una serie de mecanismos endocrinos y neuroendocrinos involucrando hormonas hipotalámicas, como el Factor Liberador de Gonadotropinas (GnRH), hormonas hipofisarias, como la hormona folículo estimulante (FSH) y hormona luteinizante (LH) y hormonas gonadales tales como los estrógenos (E₂), progesterona (P₄) y la inhibina (Ereno, 2002).

La GnRH es sintetizada por neuronas hipotalámicas (Brandan et al, 2011) en la parte media basal del hipotálamo es liberada en forma de pulsos y llega a la hipófisis anterior o adenohipófisis a través del sistema porta hipotalámico hipofisario, el cual es un sistema de vasos sanguíneos conformado por un plexo vascular en los dos extremos del mismo: uno en la eminencia media para recoger las hormonas y el segundo en la adenohipófisis para

permitir su transporte hasta las células diana (Dunlop y Malbert, 2004), en donde determina la secreción de FSH y LH (Brandan *et al.*, 2011).

La diferencia de la producción de FSH o de LH podría deberse a la diferencia en los pulsos de producción de la GnRH y en los cambios de los perfiles esteroideos, pero también por la acción inhibitoria de la inhibina y estimuladora de la activina (Ying, 1989; De Paolo *et al.*, 1991). Halasz (1993), sugiere que la regulación central de la producción de GnRH puede ser debida a un mecanismo catecolaminérgico que podría ser modificado por los esteroides gonadales y las endorfinas pues los axones que contienen norepinefrina, dopamina, serotonina, ácido gamma amino butírico (GABA), pro-opiomelanocortina (POMC), factor liberador de corticotropina (CRF), vasopresina, sustancia P, neurotensina, galanina y neuropéptido Y, acaban en la neurona que sintetiza GnRH.

Los receptores para la FSH se localizan sólo en las células de la granulosa, tanto en las del cumulus como en las de la pared (Xu, Gaverick y Smith, 1995). La unión de la FSH con los receptores de la granulosa supone una estimulación de la aromataza, que a su vez cataliza la conversión de andrógenos a estrógenos y la producción de receptores de LH en las células de la granulosa que les permite responder al pico preovulatorio de LH y estimula la mitosis de las células de la granulosa, lo que conlleva al crecimiento folicular (Palma, 2001).

La LH estimula a las células de la teca a que produzcan andrógenos a partir del acetato y del colesterol, además, también las estimula para que se diferencien por completo en el folículo en desarrollo. Las células de la granulosa y las de la teca, con sus receptores para la LH y FSH, se combinan para dar lugar a la producción de estrógenos (Gigli *et al.*, 2006). Cuando la LH se une a las células de la teca, se estimula la producción de estrógenos, los andrógenos pasan a las células de la granulosa, las cuales en respuesta a la FSH y mediante la producción de citocromo P-450, aromatizan dichos andrógenos formando estrógenos (Dunlop y Malbert, 2004). Un nivel elevado de estrógenos y de FSH estimula la presencia de receptores para la LH en la capa externa de las células de la granulosa, lo cual es necesario para que los folículos alcancen su madurez y lleguen a ser folículos preovulatorios. Así mismo, el incremento de los niveles de estrógenos, activan por vía hipotalámica un doble efecto: el circuito nervioso en el cerebro intermedio quien contribuye al comportamiento de excitación y aceptación al macho durante el estro y liberación de LH de la pituitaria al inicio del estro. El pico de LH estimula el crecimiento folicular y del ovocito (Sartori y Barros, 2011).

Arthur (1975), sugiere que el incremento de LH en el plasma estimula el crecimiento de las células de la granulosa dentro del folículo y secreción de P_4 , al mismo tiempo que es liberada la enzima colagenolítica que actúa sobre la pared del folículo contribuyendo a la ruptura del mismo generado por el incremento de la presión ejercida por el fluido folicular. Posteriormente Tilly y Johnson (1990), reportaron que los niveles de LH y prostaglandinas aumentadas estimulan la acción del activador del plasminógeno en las células de la teca. Posteriormente, Murdoch *et al.* (1999a, b) encontraron que la plasmina rompe el exodominio del factor de necrosis tumoral α (TNF - α) en el

endotelio de las células de la teca provocando en la oveja la disolución del tejido posterior a la ovulación. Toda ésta interacción de eventos endocrinos resultan en la ovulación cerca de 12 horas después de finalizado el estro (Sartori y Barros, 2011). Sin embargo, Vatti (1962) sugiere que la ovulación se produce 14 horas después de finalizado el estro.

Posterior a la ovulación, el folículo colapsado se reorganiza y forma el cuerpo lúteo (CL). Las células de la teca se hipertrofian y se dispersan entre las células de la granulosa luteinizadas. Las células de la granulosa y de la teca, dan origen a las células luteales grandes y pequeñas respectivamente. Las células luteales grandes, son las responsables de la secreción basal de P_4 aunque no responden a la estimulación con LH, mientras que las células luteales pequeñas responden a dicha estimulación aumentando los niveles de P_4 (Dunlop y Malbert, 2004).

La función del cuerpo lúteo es la de secretar P_4 con el fin de preparar el útero para una gestación posterior (Rippe, 2009). Además, la P_4 también suprime la actividad sexual, inhibe posteriores ovulaciones a través de una inhibición de la producción de LH en el eje hipotalámico hipofisario, sin embargo puede producirse la secreción de FSH y desarrollarse un crecimiento folicular.

Metodología

Para el desarrollo de la presente investigación, fueron consultadas la totalidad de bases oficiales de la Fisiología reproductiva y Dinámica folicular a nivel mundial y nacional. La selección de documentos correspondió en primera instancia a las referencias ofrecidas por las fuentes oficiales y posteriormente por la rigurosidad científica de los mismos, lo anterior apoyado en herramientas de la Teoría fundamentada, cuyo diseño de investigación cualitativa ha sido utilizado para desarrollar teorías sobre fenómenos reproductivos especialmente en el ganado *Bos indicus* generación de conclusiones científicas como producto de nuevo conocimiento.

Resultados y discusión

Rajakoski (1960) basado en estudios histológicos de ovarios, propuso la hipótesis que en los ovarios ocurren dos ondas de crecimiento folicular durante el ciclo estral de los bovinos, lo cual fue corroborado por Guilbault *et al.* (1991).

Usando la ultrasonografía, Pierson y Ginther (1987) reportaron que en promedio durante el ciclo estral de un bovino ocurren 2 ondas de crecimiento folicular con folículos de varios diámetros. Concluyeron que cada onda involucra un proceso de selección, que un folículo crece hasta un diámetro pre-ovulatorio y que antes de la evidencia de dicho crecimiento los folículos de menor tamaño sufren una regresión de tamaño. Ireland y Roche (1987), encontraron ciclos con 3 ondas de desarrollo folicular que cada una arrojó un folículo dominante (FD).

Ginther, Knopf y Kastelic (1989a) hallaron la ocurrencia de 2 ondas de crecimiento folicular en el 81% de los animales, mientras otros (Savio *et al.* 1988; Sirois y Fortune, 1988) encontraron la incidencia de tres ondas de desarrollo folicular en el 80% de los animales muestreados. Por su parte Stagg (2000),

encontró que en el 95% de los ciclos estrales las vacas muestran dos o tres ondas foliculares, el restante porcentaje tienen cuatro ondas.

Algunos hatos tienen predominancia de dos o tres ondas de crecimiento folicular (Ereno, 2002). En novillas de razas cebuínas, la dinámica folicular es caracterizada por la presencia de dos ondas (33%) y tres ondas (57,1%) (Rhodes *et al.*, 1995b; Figueredo *et al.*, 1997).

Rhodes, De'ath y Entwistle (1995a), después de evaluar 117 ciclos estrales de 17 novillas brahman, encontraron que el 26,5%, 66,7% y 6,8% de los ciclos tenían dos, tres o cuatro ondas de desarrollo folicular respectivamente y la duración del ciclo fue en promedio de 20,9 días. En cinco novillas *Brahman* examinadas por más de 12 ciclos estrales, éste autor también reportó que el mismo patrón de ondas foliculares se repetía en el 60 al 87.5% de las veces.

Otros estudios en novillas Nelore (Sartorelli *et al.*, 2005; Mollo *et al.*, 2007), en vacas gyr (Gambini *et al.*, 1998; Viana *et al.*, 2007), y vacas brahman (Zeitoun, Rodríguez y Randel, 1996), también reportaron una predominancia de ciclos estrales de tres ondas per además observaron animales con dos, cuatro y unos pocos animales con cinco ondas de desarrollo folicular por ciclo.

Cada onda folicular tiene una vida media de siete a diez días mientras esta progresa a través de las etapas de desarrollo tales como reclutamiento, selección, dominancia y atresia u ovulación (Diskin, 2003).

El reclutamiento de ondas foliculares y la selección y dominancia del folículo está basada en las respuestas diferenciales a la FSH y LH (Adams *et al.*, 1992a, b, 1993; Ginther *et al.*, 1996). Oleadas en las concentraciones de FSH plasmática son seguidas uno a dos días por la emergencia de una nueva onda de desarrollo folicular, mientras la FSH es subsecuentemente suprimida por los productos del folículo en crecimiento tales como el estradiol y la inhibina. En cada onda, el folículo dominante adquiere receptores para LH y continúa su crecimiento mientras los subordinados (que continúan dependiendo de la FSH) sufren atresia (Ginther *et al.*, 2001). La supresión de la LH como una consecuencia de la secreción de progesterona por el cuerpo lúteo, causa que el folículo dominante cese sus funciones metabólicas y sufra regresión; esto lleva a una nueva oleada de FSH y la emergencia de una nueva onda folicular (Adams *et al.*, 1992b). La regresión del cuerpo lúteo permite que la frecuencia de los pulsos de LH incremente y el FD aumente su crecimiento; elevadas concentraciones de estradiol resultan en un feedback positivo en el eje hipotálamo - hipófisis lo cual conlleva a un pico de LH y la ovulación.

En animales que presentan un ciclo estral con dos ondas de desarrollo folicular, el reclutamiento de la primera onda coincide con el día de la ovulación o día cero, en el día tres hay presencia del FD y éste alcanza el diámetro ovulatorio el día seis. Este folículo permanece estático por pocos días hasta que la segunda onda se inicia en el día 10. El FD de la segunda onda se convierte en el folículo ovulatorio del ciclo estral siguiente (Ereno, 2002). En un ciclo de tres ondas de desarrollo folicular se evidencia una fase estática más corta del FD de la primera onda y por una fase

luteal más larga. La tercera onda se inicia el día 16 y de ésta se origina el folículo ovulatorio (Sirois y Fortune, 1988; Savio *et al.*, 1988).

Las ondas de desarrollo folicular no solamente se presentan en animales con actividad ovárica cíclica, ellas también se presentan durante el periodo prepuberal (Ereno, 2002), la gestación y el anestro postparto (Ereno, 2002; Henao, 2001).

La dieta puede afectar el perfil de ondas de crecimiento folicular, debido a que una dieta pobre está asociada a bajas concentraciones de factor de crecimiento semejante a insulina Tipo I (IGF-I) (Murphy, Boland y Roche, 1990), reducción del diámetro del folículo dominante de todas las ondas y también reducción del tiempo de persistencia de éste folículo durante la primera onda (Rhodes, *et al.*, 1995b).

Gong, *et al.* (1991) y Singh, *et al.* (1997), demostraron que el IGF-I y la folistatina pueden modular el proceso de reclutamiento pues administraron hormona de crecimiento (GH) y la concentración de IGF-I circulante fue más alta, lo que conllevó a un aumento en el número de folículos reclutados por onda.

La emergencia de una onda folicular en bovinos se caracteriza por la presencia de un folículo de aproximadamente 4 ó 5 mm de diámetro y un grupo de folículos menores de 3 mm, en ese momento es cuando las concentraciones de FSH alcanzan su pico máximo (Ginther, 2000) el cual puede ser de uno a dos días (Stagg *et al.*, 1998). Después de las concentraciones máximas de FSH, los niveles disminuyen durante varios días mientras que los folículos crecen desde los 4 a los 8,5 mm (Adams, *et al.*, 1992a; Ginther, *et al.*, 1997).

En ganado *Bos indicus*, un número alto de folículos pequeños se han registrado durante la emergencia de la primera onda de desarrollo folicular. Buratini, *et al.* (2000) registraron aproximadamente 50 folículos pequeños en ovarios de novillas Nelore. Similarmente, cuando los datos fueron combinados con otros estudios en 115 novillas de la misma raza de las cuales se tenían registros de 190 ondas de desarrollo folicular que fueron sincronizadas con la ayuda de tratamientos hormonales, el número promedio de folículos ≥ 3 mm al inicio de la onda fueron de 41,5 (Sartori y Barros, 2011). Mediante la evaluación de los ovarios de novillas en el día 17 del ciclo estral (día 0 = estro) provenientes de planta de sacrificio, Segerson, *et al.* (1984) detectaron un mayor número de folículos pequeños en novillas *Brahman* que en *Angus*. Igualmente Álvarez *et al.* (2000) también observaron un mayor número de folículos en el momento de la emergencia de la onda en vacas lactantes multiparas *Brahman* (39 ± 4) comparadas con *Senepol* (33 ± 4) o *Angus* (21 ± 4). Carvalho *et al.* (2008) encontraron un mayor número ($33,4 \pm 3,2$ comparado con $25,4 \pm 2,5$) de folículos pequeños en la emergencia de la onda folicular en razas cebuínas (Nelore y Gyr) que en razas europeas (*Angus* y *Holstein*).

En promedio, los folículos crecen a una tasa similar y luego el grupo o cohorte de folículos en crecimiento hacen divergencia a un solo FD y a un grupo de folículos subordinados (Ginther, 2000). La tasa de crecimiento de los folículos de los que se produce la ovulación y otros folículos dominantes es menor en el

ganado Nelore (0,9 mm/d; Figueiredo *et al.*, 1997; Carvalho *et al.*, 2008) que en las razas europeas (1,1–2,0 mm/d, Sirois & Fortune, 1988; Knopf *et al.*, 1989; Sartori *et al.*, 2004; Carvalho *et al.*, 2008).

La divergencia folicular ha sido usada para referirse al tiempo en el cual las diferencias en la tasa de crecimiento entre el futuro FD y los futuros folículos subordinados llega a ser aparente (Ginther *et al.*, 1996). Generalmente ocurre cuando el folículo más grande alcanza un diámetro promedio de 8,5 mm (Ginther *et al.*, 1997; Ginther *et al.*, 1998; Ginther *et al.*, 1999; Kulick *et al.*, 1999; Ginther *et al.*, 2001). Cerca del inicio de la divergencia de diámetro, el folículo más grande se convierte en el folículo dominante, aparentemente antes que el folículo segundo mayor alcance un diámetro similar.

Después de esta etapa, el folículo dominante continúa creciendo y los subordinados se someten a atresia. Teniendo en cuenta que el bovino es generalmente mono-ovulatorio, la presencia de un simple folículo dominante es el hallazgo más común al momento de examinar por ultrasonografía los ovarios. Sin embargo, la codominancia se puede presentar en vacas de alta producción de leche (Sartori *et al.*, 2002, 2004; López, Sartori, Wiltbank, 2005). Existen pocos reportes de codominancia en ganado cebú (Sartorelli *et al.*, 2005).

El futuro FD emerge 6 horas antes que el folículo segundo mayor (subordinado) y sus medidas de crecimiento son iguales hasta el momento de hacer la divergencia, las cuales en promedio son de 0,5 mm cada 8 horas (Ginther, *et al.*, 1999).

Ginther, *et al.* (1996), analizando los datos obtenidos a partir del seguimiento a 33 ondas de desarrollo folicular cada 24 horas, observaron que el FD fue el más grande en el 76% de las ondas, de igual tamaño en el 21% o menor en el 3% que el folículo segundo mayor, concluyeron que muchas veces el FD tiene una ventaja en tamaño respecto a los otros, por lo tanto, este folículo es el primero en tener un diámetro decisivo en el momento de la divergencia.

El dominio funcional es luego establecido y el folículo dominante continúa creciendo mientras que los folículos restantes que han emergido como parte de la misma onda folicular cesan su crecimiento (Diskin *et al.*, 2003). El folículo dominante se distingue de los folículos subordinados por su capacidad ampliada para producir estradiol (Ginther *et al.*, 1997; Austin *et al.*, 2001), por el mantenimiento de bajas concentraciones intrafoliculares de factor de crecimiento insulínico ligado a proteínas 2, 4 y 5 (IGFBPs) y listostatina (Austin *et al.*, 2001), un incremento de las concentraciones libres de IGF-I (Ginther *et al.*, 2001) y un incremento sustancial de tamaño (Diskin *et al.*, 2003). Austin *et al.* (2001), sugieren que algunos de los cambios intrafoliculares también como las diferencias de tamaño, son evidentes dentro de las 33 horas siguientes al pico de FSH de la emergencia de la onda del pre-folículo y con suficiente antelación de la divergencia folicular y la adquisición de dominancia funcional. Así mismo, Austin *et al.* (2001) refieren que los folículos destinados a convertirse en atresicos son caracterizados por una baja capacidad de producir estradiol y una producción mayor de IGFBPs de bajo peso molecular. Estos dejan de crecer y eventualmente disminuyen de tamaño con una pérdida asociada

de los receptores para las gonadotropinas (Ireland y Roche, 1983a, b) y el inicio de la apoptosis de las células de la granulosa (Diskin *et al.*, 2003).

Las células de la teca ovárica expresan receptores de LH desde tamaños preantrales hasta preovulatorios (Xu *et al.*, 1995). La selección del folículo dominante ocurre durante la disminución de las concentraciones de FSH y éste mantiene las concentraciones de FSH al máximo hasta que ovula o se atresia dependiendo del patrón de la secreción de la hormona luteinizante (LH) en ese momento (Diskin *et al.*, 2003). Durante la etapa final del folículo dominante, parece suceder una transición de dependencia de FSH a dependencia a LH pero la causa de este cambio es desconocida (Diskin *et al.*, 2003). Sin embargo, un folículo dominante seleccionado únicamente expresa mRNA para receptores de LH en las células de la granulosa (Bao *et al.*, 1997) las cuales son la clave para permitir el crecimiento continuo bajo estimulación de la LH. Las consecuencias son que el crecimiento continuo y la producción de estradiol por cuenta del folículo dominante depende de la frecuencia pulsátil incrementada de LH la cual, si es prolongada, puede llevar a la persistencia del folículo dominante (Sirois y Fortune, 1990; Stock y Fortune, 1993). Aunque existe cierta controversia sobre el momento en que estas células comienzan a expresar receptores funcionales para LH y si son necesarias para apoyar el crecimiento del folículo dominante en el momento de desviación cuando los niveles de FSH están disminuyendo o bajos. La cantidad de mRNA de los receptores de LH fue medida por PCR en tiempo real, fue más alta en células de la granulosa del folículo más grande de la onda comparada con el folículo segundo mayor antes de la desviación morfológica, sugiriendo que la adquisición de respuesta a la LH por las células de la granulosa es parte del proceso de la desviación (Beg *et al.*, 2001).

Conclusión

Las diferencias importantes en la fisiología y en el comportamiento reproductivo entre *Bos taurus* y *Bos indicus*, pueden influenciar la respuesta a los protocolos de sincronización del estro y de la ovulación para cumplir con el objetivo de una inseminación artificial a tiempo fijo.

Literatura citada

- Adams, G.P., Matteri, R.L., & Ginther, O.J. (1992a). Effect of progesterone on ovarian follicles, emergence of follicular waves and circulating follicle stimulating hormone in heifers. *J Reprod Fertil.*, 96(2), 627-640.
- Adams, G.P., Matteri, R.L., Kastelic, J.P., Ko, J.C., & Ginther, O.J. (1992b). Association between surges of follicle stimulating hormone and the emergence of follicular waves in heifers. *J Reprod Fertil.*, 94(1):177-188.
- Adams, G.P., Kot, K., Smith, C.A., & Ginther, O.J. (1993). Selection of a dominant follicle and suppression of follicular growth in heifers. *Animal Reproduction Science*, 30(4): 259-271.
- Alvarez, P., Spicer, L.J., Chase, C.C., Payton, M.E., Hamilton, T.D., Stewart, R.E., Hammond, A.C., Olson, T.A., & Wettemann,

- R.P. (2000). Ovarian and endocrine characteristics during an estrous cycle in Angus, Brahman, and Senepol cows in a subtropical environment. *J Anim Sci.*, 78(5), 1291–1302.
- Arthur, G.H. (1975). *Veterinary reproduction and obstetrics*, fourth edition, Baillière–Tindall. London, 616 p.
- Austin, E.J., Mihm, M., Evans, A.C., Knight, P.G., Ireland, J.L., Ireland, J.J., & Roche, J.F. (2001). Alterations in intrafollicular regulatory factors and apoptosis during selection of follicles in the first follicular wave of the bovine estrous cycle. *Biol Reprod.*, 64(3), 839–848.
- Bao, B., Garverick, H.A., Smith, G.W., Smith, M.F., Salfen, B.E., & Youngquist, R.S. (1997). Changes in messenger ribonucleic acid encoding luteinizing hormone receptor, cytochrome P450-side chain cleavage, and aromatase are associated with recruitment and selection of bovine ovarian follicles. *Biol Reprod.*, 56(5), 1158–1168.
- Beg, M.A., Bergfelt, D.R., Kot, K., Wiltbank, M.C., & Ginther, O.J. (2001). Follicular-fluid factors and granulosa-cell gene expression associated with follicle deviation in cattle. *Biol Reprod.*, 64(2), 432–441.
- Brandan, N., Llanos, I., Reyes, J. y Rodríguez, A. (2011). *Hormonas Hipotalámicas e hipofisarias*. Universidad Nacional del Nordeste Facultad de Medicina. Corrientes, República Argentina. 25p.
- Buratini, J., Price, C.A., Visintin, J.A., & Bó, G.A., (2000). Effects of dominant follicle aspiration and treatment with recombinant bovine somatotropin (BST) on ovarian follicular development in nelore (*Bos indicus*) heifers. *Theriogenology*, 54(3), 421–431.
- Carvalho, J.B., Carvalho, N.A., Reis, E.L., Nichi, M., Souza, A.H., & Baruselli, P.S., (2008). Effect of early luteolysis in progesterone-based timed AI protocols in *Bos indicus*, *Bos indicus* x *Bos taurus*, and *Bos taurus* heifers. *Theriogenology*, 69(2), 167–175.
- De Paolo, L.V., Bicsak, T.A., & Erickson, G.F. (1991). Follistatin and activin: A potential intrinsic regulatory system within diverse tissues [minireview]. *Proc Soc Exp Biol Med*, 198: 500–512
- Diskin, M.G., Mackey, D.R., Roche, J.F., & Sreenan, J.M. (2003). Effects of nutrition and metabolic status on circulating hormones and ovarian follicle development in cattle. *Anim Reproduc Sci.*, 78(3-4), 345–370
- Dunlop, MALBERT. (2004). *Fisiopatología veterinaria*. Editorial Acribia S.A. p 233 – 236.
- Ereno, R.L. (2002). *Dinâmica Folicular em Bovinos*. (Tese de mestrado). Universidad Estatal Paulista, Sao Paulo, Brasil.
- Figueredo, R.A., Barros, C.M., Pinheiro, O.L., & Soler, J.M. (1997). Ovarian follicular dynamics in Nelore breed (*Bos Indicus*) cattle. *Theriogenology*, 47(8), 1489–1505
- Gambini, A.L.G., Moreira, M.B.P., Castilho, C., & Barros, C.M., (1998). Follicular development and synchronization of ovulation in Gir cows. *Rev. Bras. Reprod. Anim.*, 22(4), 201–210.
- Gigli, I., Russo, A., & AGÜERO, A. (2006). Consideraciones sobre la dinámica ovárica en equino, bovino y camélidos sudamericanos. *In Vet*, 8(1), 183–203.
- Ginther, O. J., Knopf, L., & KASTELIC, J. P. (1989a). Temporal associations among ovarian events in cattle during oestrous cycles with two and three follicular waves. *J. Reprod Fertil.*, 87(1), 223–230.
- Ginther, O.J., Wiltbank, M.C., Fricke, P.M., Gibbons, J.R., & KOT, K. (1996). Selection of the dominant follicle in cattle. *Biol Reprod.*, 55(6), 1187–1194.
- Ginther, O.J., Kot, K., Kulick, L.J., & Wiltbank, M.C. (1997). Emergence and deviation of follicles during the development of follicular waves in cattle. *Theriogenology*, 48(1), 75–87.
- Ginther, O.J., Bergfelt, D.R., Kulick, L.J., & Kot, K. (1998). Pulsatility of systemic FSH and LH concentrations during follicular-wave development in cattle. *Theriogenology*, 50(4), 507–519.
- Ginther, O.J., Bergfelt, D.R., Kulick, L.J., Kot, K., 1999. Selection of the dominant follicle in cattle: establishment of follicle deviation in less than 8 h through depression of FSH concentrations. *Theriogenology* 52, 1079–1093.
- Ginther, O.J. (2000). Selection of the dominant follicle in cattle and horses. *Anim Reprod Sci.*, 60–61, 61–79.
- Ginther, O.J., Bergfelt, D.R., Beg, M.A., Kot, K., 2001. Follicle selection in cattle: role of luteinizing hormone. *Biol. Reprod.* 64, 197–205.
- Gong, J.G; Bramley, T.A; Webb, R. The effect of recombinant bovine somatotropin on ovarian function in heifers: follicular populations and peripheral hormones. *Biology of Reproduction*.v.45, p.941–949; 1991.
- Guilbault, L.A., Grasso, F., Lussier, J., Rouillier, P., & Matton, P. (1991). Decreased superovulatory responses in heifers superovulated in the presence of a dominant follicle. *Journal of Reproduction and Fertility*, 91, 81–89.
- Halasz, B. (1993). Neuroendocrinology in 1992. *Neuroendocrinology*, 57, 1196–1207.
- Henao, G. Reactivación ovárica postparto en bovinos. Revisión. *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín* Vol. 54 Nos. 1 y 2. P 1285–1302. 2001
- Ireland, J.J., & Roche, J.F. (1983a). Development of non-ovulatory antral follicles in heifers: changes in steroids in follicular fluid and receptors for gonadotrophins. *Endocrinology*,

112, 150.

Ireland, J.J., & Roche, J.F. (1983b). Growth and differentiation of large antral follicles after spontaneous luteolysis in heifers: Changes in concentrations of hormones in follicular fluid and specific binding of gonadotrophin to follicles. *J. Anim. Sci.*, 57, 157.

Ireland, J.J., & ROCHE, J.F. (1987). Hypotheses regarding development of dominant follicles during a bovine estrous cycle. In: Roche J.F., O' Callaghan, D (Eds) Follicular growth and ovulation rate in farm animals. Boston: Martinus Nijhoff Publishers, MA, p.1-18.

Knopf, L., Kastelic, J.P., Schallenberger, E., & Ginther, O.J. (1989). Ovarian follicular dynamics in heifers: test of two-wave hypothesis by ultrasonically monitoring individual follicles. *Domest Anim Endocrinol.*, 6(2), 111-119.

Kulick, L.J., Kot, K., Wiltbank, M.C., & Ginther, O.J. (1999). Follicular and hormonal dynamics during the first follicular wave in heifers. *Theriogenology*, 52(5), 913-921.

Lopez, H., Sartori, R., & Wiltbank, M.C. (2005). Reproductive hormones and follicular growth during development of one or multiple dominant follicles in cattle. *Biol Reprod.*, 72(4), 788-795.

Mollo, M.R., Rumpf, R., Martins, A.C., Mattos, M.C., Lopes, G., Carrijo, L.H., & Sartori, R. (2007). Ovarian function in Nelore heifers under low or high feed intake. *Acta Sci. Vet.* 35 (Suppl. 3), 958 (abstract).

Murdoch, W.J., Van Kirk, E.A., & Murdoch, J. (1999a). Plasmin cleaves tumor necrosis factor- α exodomain from sheep follicular endothelium: Implication in the ovulatory process. *Biol Reprod.*, 60, 1166-1171.

Murdoch, W.J., Wilken, C., & Young, D.A. (1999b). Sequence apoptosis and inflammatory necrosis within the formative ovulatory site of sheep follicles. *JReprodFertil.*, 117: 325-329

Murphy, M.G., Boland, M.P., & Roche, J.F. (1990). Pattern of follicular growth and resumption of ovarian activity in post partum beef suckler cows. *Journal and Reproduction and Fertility*, 90, 523-533.

Palma, G. (2001). Biotecnología de la reproducción. INTA. 699 p
Pierson, R. A., & Ginther, O. J. (1987). Ultrasonographic appearance of the bovine

Rajakoski, E. (1960). The ovarian follicular system in sexually mature heifers. *Acta endocrinológica*, 34(Suppl 52), 1-68
Rhodes, F.M., De'Ath, G., & Entwistle, K.W. (1995a). Animal and temporal effects on ovarian follicular dynamics in Brahman heifers. *Anim. Reprod. Sci.*, 38, 265-277

Rhodes, F.M., Fitzpatrick, L.A., Entwistle, K.W., & De'Ath, G. (1995b). Sequential changes in ovarian follicular dynamics in Bos indicus heifers before and after nutritional anoestrus. *Journal of Reproduction and Fertility*, 104, 41-49.

Rippe, C. (2009). El ciclo estral. Dairy Cattle Reproduction Conference. Recuperado el 04 de marzo de 2016 en: <http://www.dcrCouncil.org/media/Public/Rippe%20DCRCH%202009.pdf>

Roberts, S.J. (1971a). Veterinary obstetrics and genital diseases. Second edition, Ed. Edwards brothers inc, Ithaca- NY. pp 343-375.

Sartorelli, E.S., Carvalho, L.M., Bergfelt, D.R., Ginther, O.J. & Barros, C.M. (2005). Morphological characterization of follicle deviation in Nelore (Bos indicus) heifers and cows. *Theriogenology*, 63(9), 2382-2394

Sartori, R., Rosa, G.J., & Wiltbank, M.C. (2002). Ovarian structures and circulating steroids in heifers and lactating cows in summer and lactating and dry cows in winter. *J Dairy Sci.*, 85(11), 2813-2822.

Sartori, R., Haughian, J.M., Shaver, R.D., Rosa, G.J., & Wiltbank, M.C. (2004). Comparison of ovarian function and circulating steroids in estrous cycles of Holstein heifers and lactating cows. *J Dairy Sci.*, 87(4), 905-920

Sartori, R., & Barros, C.M. (2011). Reproductive cycles in Bos indicus cattle. *Animal Reproduction Science*, 124(3), 244-250

Savio, J.D., Keenan, L., Boland, M.P., & ROCHE, J.F. (1988). Pattern of growth of dominant follicles during oestrus cycle in heifers. *Journal of Reproduction and Fertility*, 83, 663-671,

Segerson, E.C., Hansen, T.R., Libby, D.W., Randel, R.D., & Getz, W.R. (1984). Ovarian and uterine morphology and function in Angus Brahman cows. *J Anim Sci.*, 59(4), 1026-1046.

Singh, J., Brogliatti, G.M., Christensen, C.R., & Adams, G.P. (1997). Active immunization against follistatin and its effects on FSH, follicle development and superovulation in heifers. *Theriogenology*, 52, 49-66

Siriois, J., & Fortune, J.E. (1988). Ovarian follicular dynamics during the oestrus cycle in heifers monitored by real time ultrasonography. *Biol Reprod.*, 39(2), 308-317.

Sirois, J., & Fortune, J.E. (1990). Lengthening the bovine estrous cycle with low levels of exogenous progesterone: a model for studying ovarian follicular dominance. *Endocrinology*, 127(2), 916-925.

Stagg, K., Spicer, L.J., Sreenan, J.M., Roche, J.F., & Diskin, M.G. (1998). Effect of calf isolation on follicular wave dynamics, gonadotrophin and metabolic hormone changes, and interval to first ovulation in beef cows fed either of two energy levels postpartum. *Biology and Reproduction*, 59(4), 777-783.

Stagg, K. (2000). Anoestrus in the post-partum suckled beef cow and in the nutritionally restricted beef heifer. Ph.D. Dissertation. The National University of Ireland, Dublin.

Stock, A.E., & Fortune, J.E. (1993). Ovarian follicular dominance in cattle: relationship between pronged growth of the

ovulatory follicle and endocrine parameters. *Endocrinology*, 132(3), 1108-1114.

Tilly, J.L., & Johnson A.L. (1990). Control of plasminogen activator in the tecal layer of the largest preovulatory follicle in the hen ovary. *Endocrinology*, 126(4), 2079-2087.

Vatti, G. (1962). *Ginecología y obstetricia veterinaria*, tercera edición, Turin-Italia, 512 p.

Viana, J.H.M., & Camargo, L.S.A. (2007). Bovine embryo production in Brazil: a new scenario. *Acta Sci. Vet.*, 35 (Suppl. 3), 920-924

Xu, Z., Gaverick H.A., & Smith, G.W. (1995). Expression of follicle stimulating hormone and luteinizing hormone receptor Messenger ribonucleic acids in bovine follicles during the first follicular wave. *Biol reprod.*, 53:951-957.

Ying, S. Y. (1989). Inhibins, activins and follistatins. *J Steroid Biochem*, 33:705-713

Zeitoun, M.M., Rodriguez, H.F., & Randel, R.D. (1996). Effect of season on ovarian follicular dynamics in Brahman cows. *Theriogenology*, 45, 1577-1581.