



REVISIÓN [REVIEW]

CONTROL DE LA ACTIVIDAD SEXUAL DE LOS CAPRINOS SIN HORMONAS EXÓGENAS: USO DEL FOTOPERIODO, EFECTO MACHO Y NUTRICIÓN

[CONTROL OF THE SEXUAL ACTIVITY OF GOATS WITHOUT EXOGENOUS HORMONES: USE OF PHOTOPERIOD, MALE EFFECT AND NUTRITION]

José Alberto Delgadillo^{1*}, Gerardo Duarte¹, José Alfredo Flores¹, Jesús Vielma¹, Horacio Hernández¹, Gonzalo Fitz-Rodríguez¹, Marie Bedos¹, Ilda Graciela Fernández¹, Minerva Muñoz-Gutiérrez², Ma. del Socorro Retana-Márquez² and Matthieu Keller³

¹*Centro de Investigación en Reproducción Caprina, Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, Periférico Raúl López Sánchez y Carretera a Santa Fe, C.P. 27054, Torreón, Coahuila, México.*

²*Departamento de Biología de la Reproducción, Universidad Autónoma Metropolitana, Av. San Rafael Atlixco 186. Col. Vicentina, C.P. 09340, México, D.F.*

³*INRA- Physiologie de la Reproduction et des Comportements UMR INRA-CNRS- Univ F. Rabelais, 37380 Nouzilly, France*

E-mail : joaldesa@yahoo.com

** Corresponding author*

RESUMEN

Algunas razas caprinas originarias o adaptadas a las latitudes subtropicales muestran una marcada estacionalidad de su actividad sexual y/o reproductiva. Esta estacionalidad provoca que la producción de leche, queso y cabrito sea también estacional. Para resolver este problema, es necesario conocer las características del ciclo anual de actividad sexual de los animales e identificar el factor del medio ambiente que controla el desarrollo de este ciclo anual de reproducción. En este artículo describiremos las reflexiones que nos permitieron desarrollar técnicas sustentables de control reproductivo en los caprinos locales del subtrópico mexicano: 1) Determinamos que las actividades sexual y endocrina de los machos y hembras son estacionales; 2) Identificamos que el fotoperiodo es el principal factor del medio ambiente que regula la estacionalidad sexual en ambos sexos; 3) Utilizamos el fotoperiodo para estimular la actividad sexual de los machos durante el periodo de reposo; 4) Los machos cabríos sexualmente activos se utilizaron para inducir y sincronizar la actividad estral y ovulatoria de las cabras anéstricas mantenidas en condiciones extensivas o en confinamiento, a través de la técnica de bioestimulación conocida como efecto macho; 5) Determinamos que la complementación alimenticia durante el efecto macho mejora la respuesta reproductiva de las cabras expuestas a los machos cabríos sexualmente activos. Estos resultados constituyen una manera original para controlar la actividad sexual de los caprinos utilizando el fotoperiodo, el efecto macho y la nutrición.

Palabras clave: Cabras; estacionalidad reproductiva; duración del día; melatonina; bioestimulación; alimentación.

SUMMARY

Some breed of goats originating or adapted to subtropical latitudes display large seasonal variations of their sexual and/or reproductive activity. This seasonality causes a seasonality of milk, cheese and meat production. To solve this problem it is necessary to have a deep knowledge of the annual sexual activity of animals and to identify the environmental factor controlling the timing of the annual reproductive cycle. In this review we will describe our approach to develop sustainable techniques to control reproductive activity in goats from subtropical Mexico: 1) The characteristics of the annual breeding season in both male and female goats were determined; 2) Photoperiod was identified as the major environmental factor controlling the timing of the annual breeding season; 3) Photoperiod treatments were used to stimulate the sexual activity of bucks during the non-breeding season; 4) Male goats rendered sexually active were used to induce and synchronize the estrous behavior and ovulatory activity of anestrus does in confined or grazing conditions by the male effect; 5) We determined that nutritional supplementation during the male effect improves the reproductive response of females exposed to the sexually active males. These results constitute an original manner to control the reproductive activity of goats using photoperiod, the male effect and nutrition.

Key words: Goats; reproductive seasonality; day length; melatonin; biostimulation; feeding.

INTRODUCCIÓN

Los caprinos tienen una gran capacidad de adaptación al medio ambiente, por lo que se localizan en latitudes tropicales, subtropicales, templadas y árticas. Debido a que se encuentran en diferentes zonas geográficas, que van desde zonas húmedas hasta zonas muy secas o desérticas, los caprinos han desarrollado diferentes estrategias reproductivas para asegurar la sobrevivencia de sus crías. En las latitudes templadas de los hemisferios norte y sur ($>40^\circ$), todas las razas caprinas locales presentan una marcada estacionalidad de su actividad sexual (Mohammad *et al.*, 1984; Chemineau *et al.*, 1992; Amoah *et al.*, 1996). En cambio, las razas caprinas locales o adaptadas a las latitudes subtropicales (23° - 40°) muestran diferencias en su actividad sexual anual. Algunas de estas razas presentan una marcada o moderada estacionalidad sexual, mientras que otras manifiestan actividad sexual todo el año (Walkden-Brown y Restall, 1996). La estacionalidad sexual y/o reproductiva, provoca que la producción, y por tanto, la oferta de los productos caprinos (leche, queso, cabrito) sea también estacional, lo que afecta a los productores, comercializadores y consumidores. Los precios de los productos caprinos disminuyen durante el periodo natural de producción al incrementarse la oferta, lo que reduce los ingresos de los productores. En cambio, los precios de estos productos se incrementan durante el periodo de baja producción debido a la disminución de la oferta. Los consumidores sólo obtienen productos frescos durante los meses de producción, pero el resto del año deben consumir productos que han sido procesados para su preservación, lo que modifica la calidad de los mismos (Chemineau *et al.*, 2007).

El conocimiento de las estrategias reproductivas de los caprinos y la identificación del factor principal del medio ambiente responsable del ciclo anual de reproducción en machos y hembras, es necesario para manipular su actividad reproductiva y tener la oportunidad de producir leche, queso y cabrito todo el año. En esta revisión describiremos los estudios hechos para determinar la estacionalidad sexual en los caprinos del subtrópico mexicano, e identificar el fotoperiodo como el factor principal responsable del desarrollo de esta estacionalidad sexual. Posteriormente describiremos cómo el fotoperiodo se utilizó en combinación con el efecto macho y la nutrición para desarrollar técnicas de control reproductivo sustentables en los caprinos adaptados a la Comarca Lagunera situada en el subtrópico mexicano.

CONDICIONES CLIMÁTICAS Y DESCRIPCIÓN DEL SISTEMA DE PRODUCCIÓN EN EL SUBTRÓPICO MEXICANO

En el hemisferio norte, las latitudes subtropicales se localizan entre 23.5° (Trópico de Cáncer) y 40° ; en el hemisferio sur, entre 23.5° (Trópico de Capricornio) y 40° . Estas latitudes subtropicales se caracterizan por tener al menos 8 meses con una temperatura ambiental promedio de 10°C o más; la época de lluvias es incierta y variable, por lo que en estas latitudes se encuentran desde desiertos hasta selvas tropicales. Los estudios descritos en el presente artículo se hicieron con cabras “criollas” o “locales” de la Comarca Lagunera ubicada en el subtrópico mexicano (Latitud, $26^\circ 23' \text{ N}$ y Longitud, $104^\circ 47' \text{ W}$). En esta latitud subtropical, el fotoperiodo varía de 13:36 h en el solsticio de verano a 10:24 h en el solsticio de invierno. La Comarca Lagunera se caracteriza por tener un clima seco con una temperatura promedio anual de 21°C , variando de 37°C (Mayo-Agosto) a 6°C (Diciembre-Enero). La precipitación promedio anual es de 266 mm (rango: de 163 a 504 mm) y la época de sequía se presenta de Noviembre a Mayo (Delgadillo *et al.*, 1999).

México tiene alrededor de 10 millones de cabras que se localizan en latitudes subtropicales y tropicales ($<23.5^\circ\text{N}$). La Comarca Lagunera es una importante área de producción caprina y tiene alrededor de 500,000 cabezas de ganado. La población caprina de la Comarca Lagunera se derivó de las razas españolas Murciano-Granadina y Malagueña. Estos animales se cruzaron con otras razas como la Alpina, Saanen, Toggenbourg y Anglo-Nubia en los últimos 60 años para mejorar la producción de leche y carne. Los animales que resultaron de estas cruces es la población caprina predominante en la Comarca Lagunera, y se denominan “criollos” o “locales”. En la Comarca Lagunera, la mayoría (90%) de los caprinos locales se mantienen en un sistema de producción extensivo, en el cual los animales se alimentan solo de la flora natural de los agostaderos, sin recibir un complemento alimenticio en el corral. La disponibilidad de la vegetación natural que consumen los caprinos disminuye drásticamente de Noviembre a Marzo (Sáenz-Escárcega *et al.*, 1991; Figura 1). En el sistema de producción extensivo de la Comarca Lagunera, los animales salen al campo en la mañana y regresan en la tarde. En la noche son alojados en instalaciones abiertas. Generalmente, las hembras permanecen todo el año junto con los machos, y cuando esto sucede, el 80 % de los partos ocurren de Noviembre a Marzo, lo que sugiere que la mayoría de las gestaciones ocurren entre junio y octubre. Las crías son amamantadas por las madres, destetadas y vendidas de 4 a 6 semanas de edad. Sin embargo, la venta de leche es considerada el

ingreso más importante que tienen los productores (Sáenz-Escárcega *et al.*, 1991).

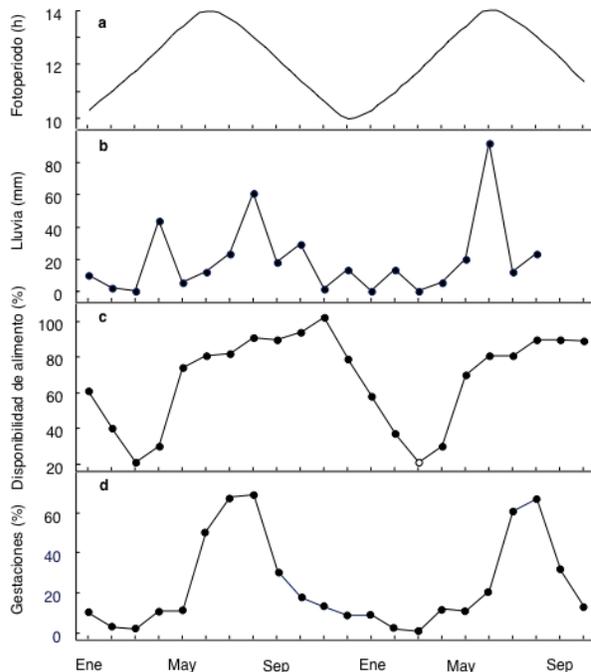


Figura 1. Variaciones anuales del fotoperiodo (a), lluvias (b), disponibilidad de alimento (c) y gestaciones (d) de las hembras caprinas de la Comarca Lagunera ubicada en el subtrópico mexicano (26°N). Las cabras estaban en contacto permanente con los machos en un sistema de producción extensivo (Adaptado de Sáenz-Escárcega *et al.*, 1991).

ESTACIONALIDAD REPRODUCTIVA DE LOS CAPRINOS ADAPTADOS A LATITUDES SUBTROPICALES

Machos cabríos

En los machos cabríos, el momento del año en que se desarrolla la estación sexual, así como la duración de ésta, varía de una raza a otra. Los machos de la raza Angora, por ejemplo, son muy estacionales y tanto la libido como la talla testicular alcanzan sus máximos valores en otoño (Ritar, 1991). En cambio, los machos cabríos productores de cashmere, Damascus y Rayini muestran una moderada estacionalidad reproductiva (Walkden-Brown *et al.*, 1994; Zamiri y Heidari, 2006; Ramadan *et al.*, 2009). En los machos cashmere, la estación sexual, caracterizada por altos niveles plasmáticos de testosterona y un fuerte olor, inicia al final de la primavera y termina al final del otoño

(Walkden-Brown *et al.*, 1994). Finalmente, los machos cabríos locales de Corea no son estacionales y su producción espermática no varía durante el año (Chang-Yong *et al.*, 2006).

En estudios observacionales en los machos de la Comarca Lagunera, se reportó una disminución del comportamiento sexual en Marzo y Abril (Sáenz-Escárcega *et al.*, 1991). Sin embargo, las actividades sexual y endocrina anuales, no se evaluaron en los mismos animales al estar separados de las hembras. Debido a que el reposo sexual coincidía con la temporada de sequía, y consecuentemente, con una drástica reducción de la disponibilidad y calidad del alimento en el campo, Sáenz-Escárcega *et al.* (1991) hipotetizaron que la subnutrición era el factor responsable de la disminución de la libido en Marzo y Abril, tal y como se había reportado en otras razas de ovinos y caprinos adaptados a latitudes subtropicales (Walkden-Brown *et al.*, 1994; Pérez-Clariget *et al.*, 1998). Para conocer si en los machos cabríos de la Comarca Lagunera la subnutrición era el factor responsable de la disminución de la libido en Marzo y Abril, el peso testicular, la secreción de testosterona y la producción espermática se determinaron en animales confinados y alimentados diariamente con alfalfa *ad libitum* y 200 g de concentrado comercial durante dos años consecutivos. Los machos se mantuvieron en corrales abiertos, provistos de sombra y bajo las variaciones naturales del fotoperiodo y la temperatura ambiental. En estos machos cabríos, el peso testicular, la secreción de testosterona y la producción espermática cuantitativa y cualitativa presentaron variaciones estacionales (Figura 2). Los valores más elevados de estas variables se registraron desde el final de la primavera (Mayo: inicio de la actividad sexual) hasta el final del Otoño (Diciembre: fin de la actividad sexual; Delgadillo *et al.*, 1999). Estos resultados demuestran que los machos cabríos de la Comarca Lagunera presentan variaciones estacionales en sus actividades sexual y endocrina aún cuando recibieron una ración alimenticia que cubrió satisfactoriamente sus necesidades nutricionales. Esto sugiere que la reducción de la alimentación observada en el campo a principios del año, no es el factor responsable de la aparición del periodo de reposo sexual en estos machos cabríos. Por tanto, la estacionalidad reproductiva en estos machos cabríos es un fenómeno controlado por otros factores del medio ambiente diferentes a la nutrición. Los machos cabríos locales de la Comarca Lagunera despliegan una estacionalidad reproductiva similar a la reportada en otros machos de razas de ovinos y caprinos adaptadas a latitudes subtropicales (Walkden-Brown *et al.*, 1994; Pérez-Clariget *et al.*, 1998).

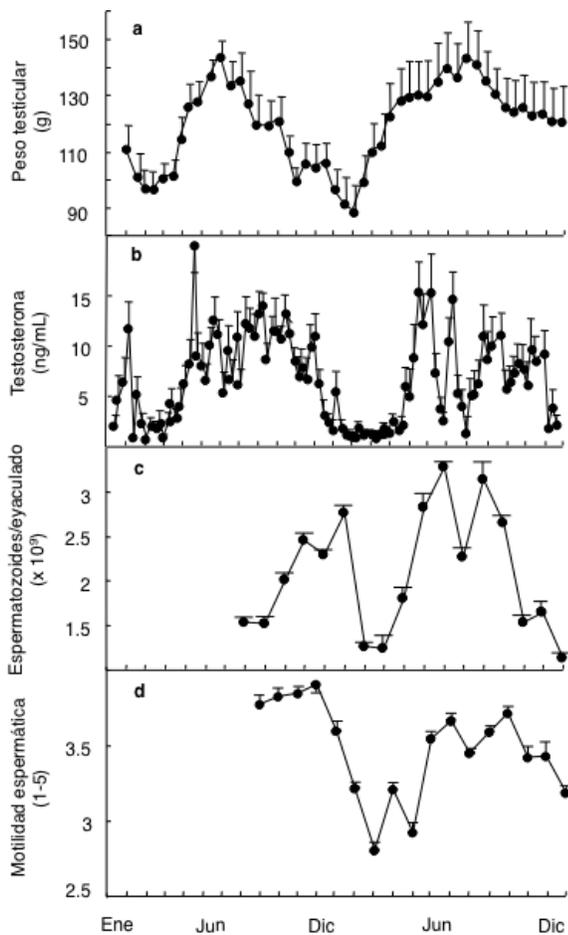


Figura 2. Variaciones estacionales (promedio \pm SEM) en el peso testicular (a), concentraciones plasmáticas de testosterona (b), número total de espermatozoides por eyaculado (c), y motilidad progresiva de los espermatozoides (d) en machos cabríos de la Comarca Lagunera ubicada en el subtrópico mexicano (26° N). Los machos cabríos estaban bien alimentados y confinados en corrales abiertos, provistos de sombra y bajo las variaciones naturales del fotoperiodo y temperatura ambiental (Adaptado de Delgadillo *et al.*, 1999).

Hembras caprinas

En las hembras caprinas originarias o adaptadas a las latitudes subtropicales, hay también diferencias en el periodo del año en que se desarrolla la estación sexual y la duración de ésta. En las cabras de Argentina y Australia, los estros y las ovulaciones inician en el Otoño y terminan en el Invierno (Restall, 1992; Rivera *et al.*, 2003). En cambio, las cabras locales de Chile solo presentan tres meses de anestro al final de la Primavera-inicio del Verano (Santa Maria *et al.*, 1990), mientras que las cabras Boer en África del Sur muestran una actividad estral todo el año, con un alto

porcentaje de hembras cíclicas durante el Otoño (Greyling, 2000). En las cabras de la Comarca Lagunera se asumió la existencia de un periodo de anestro de Marzo a Mayo, debido a una reducción marcada de partos entre Agosto y Octubre (Sáenz-Escárcega *et al.*, 1991). Sin embargo, la actividad ovulatoria no se evaluó en las hembras no gestantes aisladas de los machos. Debido a que el anestro coincidía con la temporada de sequía, y consecuentemente, con una drástica reducción de la disponibilidad del alimento en el campo, Sáenz-Escárcega *et al.* (1991) hipotizaron que la subnutrición era el factor responsable de los cambios en la actividad sexual anual de las cabras. Sin embargo, en la Comarca Lagunera, el anestro estacional de las cabras coincide con el incremento de la duración del día y el amamantamiento de las crías, ya que el 80 % de los partos ocurre de noviembre a marzo cuando las hembras permanecen en contacto todo el año con los machos (Sáenz-Escárcega *et al.*, 1991; Figura 1). El fotoperiodo creciente y las relaciones madre-crías son factores que podrían también estar involucrados en la presentación del anestro estacional en estas cabras, tal y como se reportó en otras razas de ovinos y caprinos (Peters y Lamming, 1990; McNeilly, 1994; Malpoux *et al.*, 2001). Para conocer si en las cabras de la Comarca Lagunera la subnutrición era el factor responsable de la estacionalidad sexual, la actividad ovulatoria se determinó en cabras alimentadas diariamente con 2.7 kg de alfalfa y 200 g de concentrado comercial durante dos años consecutivos. Las hembras permanecieron en corrales abiertos, provistos de sombra, aisladas de los machos y bajo las variaciones naturales del fotoperiodo y la temperatura ambiental. Además, se determinó la influencia del sistema de producción (extensivo-estabulado) sobre el ritmo anual de la secreción de la LH en cabras ovariectomizadas portadoras de un implante subcutáneo que liberaba constantemente estradiol 17β (OVX+E). En las cabras OVX+E, la secreción de LH es un índice de la actividad ovulatoria de las cabras intactas (Henniawatti *et al.*, 1995). Los niveles altos de LH coinciden con el periodo de ovulaciones y los niveles basales con el periodo de anovulación. Un grupo de cabras OVX+E se alimentó diariamente con 2.7 kg de alfalfa y 200 g de concentrado comercial. Las hembras se confinaron en corrales abiertos, provistos de sombra y bajo las variaciones naturales del fotoperiodo y la temperatura ambiental (sistema estabulado). Otro grupo de cabras OVX+E se incorporó a un rebaño de 120 cabras y 4 machos intactos, los cuales salían diariamente al campo y solo consumían la flora nativa de los agostaderos naturales (sistema extensivo). Las cabras intactas mostraron variaciones estacionales muy marcadas de su actividad ovulatoria (Figura 3). Cuando las hembras estuvieron aisladas de los machos, la estación sexual inició en Septiembre y terminó en Febrero (Duarte *et al.*, 2008). El inicio de la

actividad sexual en las cabras aisladas de los machos ocurrió 3 meses más tarde (Septiembre) que el inicio de la actividad reproductiva reportado en las cabras que permanecen en contacto con los machos todo el año (Junio; Sáenz-Escárcega et al., 1991). Esta diferencia se debe, muy probablemente, a que la presencia del macho adelanta el inicio de la estación sexual (Restall, 1992). Las cabras OVX+E, también presentaron variaciones estacionales en la secreción de LH independientemente si estuvieron en condiciones extensivas o en estabulación (Figura 3). Las variaciones en la secreción de la LH en las cabras OVX+E fueron consistentes con la actividad ovulatoria de las hembras intactas, con niveles plasmáticos elevados durante el periodo ovulatorio y niveles basales durante el periodo de anovulación. En el grupo en condiciones extensivas y en el estabulado, el inicio del incremento en la secreción de la LH no difirió y ocurrió en Agosto. En cambio, la disminución en la secreción de LH ocurrió un mes antes en las cabras mantenidas en condiciones extensivas (Enero) que en aquellas que permanecieron en estabulación (Febrero; Duarte et al., 2008). Estos resultados demostraron que las cabras de la Comarca Lagunera despliegan variaciones estacionales de sus actividades endocrina y ovulatoria, aún cuando recibieron una ración alimenticia que cubrió satisfactoriamente sus necesidades nutricionales. Lo anterior indicó que la reducción de la alimentación durante la temporada de sequía no es el factor responsable de las variaciones estacionales de la actividad sexual y endócrina de las cabras. Al parecer, la estacionalidad reproductiva de las cabras de la Comarca Lagunera es un fenómeno obligatorio controlado por otros factores medioambientales diferentes a la alimentación. La diferencia de un mes en la disminución de la LH entre las cabras OVX+E mantenidas en condiciones extensivas o en estabulación se debió, muy probablemente, a la drástica reducción en la disponibilidad del alimento al inicio de cada año de estudio (Sáenz-Escárcega et al., 1991). Esto sugiere que la nutrición es solamente un factor modulador de la estación sexual. En efecto, la secreción elevada de LH o la actividad ovulatoria de las ovejas y cabras bien alimentadas dura más que en las hembras subalimentadas (Forcada y Abecia, 2006; De Santiago-Miramontes et al., 2009; Zarazaga et al., 2011).

En conjunto, estos resultados demuestran que los machos cabríos y las hembras caprinas locales de la Comarca Lagunera manifiestan variaciones estacionales de sus actividades sexual y endócrina. La nutrición no parece ser el factor principal que controla el ciclo anual de reproducción en estos animales.

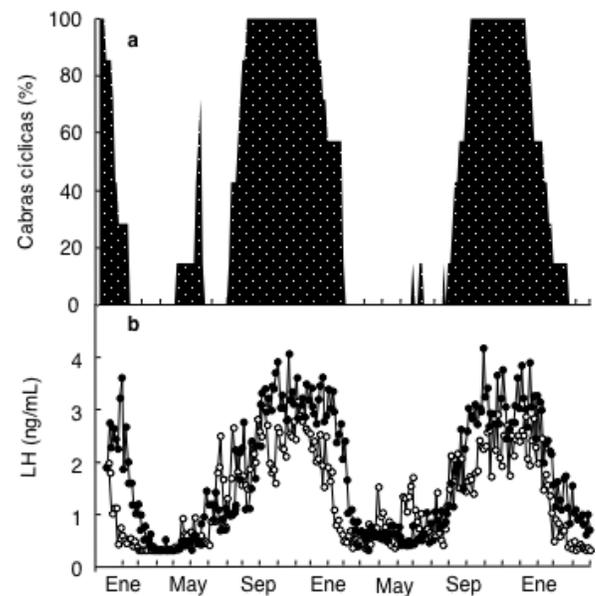


Figura 3. Variaciones estacionales de la actividad ovulatoria (a), y secreción de LH (b; media \pm SEM) en las hembras caprinas de la Comarca Lagunera ubicada en el subtropical mexicano (26°N). Un grupo de cabras intactas (a) y otro de cabras ovariectomizadas que portaban un implante subcutáneo que liberaba constantemente estradiol 17 β (OVX+E; ●) estaban bien alimentadas y confinadas en corrales abiertos, provistos de sombra y bajo las variaciones naturales del fotoperiodo y temperatura ambiental. Otro grupo de cabras OVX+E se integraron a un hato que estaba en condiciones de producción extensiva (○; Adaptado de Duarte et al., 2008).

EL FOTOPERIODO SINCRONIZA EL CICLO ANUAL DE REPRODUCCIÓN EN LOS CAPRINOS DEL SUBTRÓPICO MEXICANO

La repetibilidad del ciclo anual de reproducción observado en los caprinos locales de la Comarca Lagunera sugiere que el fotoperiodo sincroniza el inicio y final de la actividad sexual en estos animales. Para probar esta hipótesis, machos y hembras se sometieron a tres meses de días largos y tres meses de días cortos durante dos años consecutivos.

Machos cabríos

En los carneros subtropicales de la raza Merino sometidos a fotoperiodo artificial, la secreción de testosterona se incrementa durante los días cortos y disminuye durante los días largos (Poulton y Robinson, 1987). En los machos cabríos de la raza Angora adaptados a latitudes subtropicales, las alternancias cada mes entre días cortos y días largos modifican la estacionalidad observada en condiciones

naturales, lo que sugiere un papel importante del fotoperiodo en la sincronización del ciclo anual de reproducción (Morello *et al.*, 2004). Para saber si el fotoperiodo era el factor responsable de la actividad sexual anual de los machos cabríos de la Comarca Lagunera, la secreción de testosterona se determinó en machos que se sometieron, en una habitación fotoperiódica, a periodos de tres meses de días largos (14 horas de luz/día) y tres meses de días cortos (10 horas de luz/día) durante dos años consecutivos. Los machos testigo se confinaron en un corral abierto y provisto de sombra, bajo las variaciones naturales del fotoperiodo y temperatura ambiental. En los machos testigo, los niveles plasmáticos de testosterona se incrementaron en Mayo (inicio de la estación sexual) y disminuyeron en Diciembre (fin de la estación sexual), lo que concuerda con lo descrito anteriormente en machos de esta misma Comarca por Delgadillo *et al.* (1999). En cambio, en el grupo experimental, la secreción de testosterona se incrementó invariablemente durante los días cortos y disminuyó durante los días largos, tal y como se reportó en los corderos Soay y en los machos cabríos Alpinos sometidos a tratamientos fotoperiódicos similares (Figura 4; Lincoln y Short, 1980; Delgadillo y Chemineau, 1992; Delgadillo *et al.*, 2004). Estos resultados sugieren que en los machos cabríos de la Comarca Lagunera, el fotoperiodo es el factor principal que sincroniza el ciclo anual de reproducción. Además demuestran que el inicio de la estación sexual ocurre durante los días más largos del año (Mayo), lo que difiere de lo reportado en los machos cabríos adaptados a las latitudes templadas, en los cuales la estación sexual inicia en Septiembre (Delgadillo y Chemineau, 1992). Esta diferencia puede deberse a la manera en que el fotoperiodo sincroniza el ritmo endógeno de reproducción. En las latitudes templadas, los días largos de la primavera determinan el inicio de la estación sexual (Malpoux *et al.*, 1989). En las latitudes subtropicales, el fotoperiodo podría también sincronizar el inicio de la estación sexual. En efecto, en los machos cabríos de la Comarca Lagunera sometidos a 2.5 meses de días largos a partir del 1 de noviembre, el inicio de la estación sexual, determinado por la secreción de testosterona, ocurre en Febrero, mientras que en los machos en fotoperiodo natural, el inicio ocurre en Mayo (Delgadillo *et al.*, 2002). Estos datos sugieren que en los animales adaptados a los subtropicales, los días largos de la primavera determinan el inicio de la estación sexual, pero que a diferencia de los animales adaptados a latitudes templadas, el intervalo entre la percepción de la señal y la respuesta (inicio de la estación sexual) es más corto en los animales subtropicales que en los de latitudes templadas. Por esta razón, la estación sexual de los machos cabríos de la Comarca Lagunera inicia durante los días más largos del año, mientras que en los machos Alpinos y Saanen, este inicio ocurre durante los días decrecientes del otoño (Delgadillo *et al.*, 1999;

Delgadillo y Chemineau, 1992). En conjunto, estos resultados demuestran que en los machos cabríos de la Comarca Lagunera, el fotoperiodo está involucrado en la sincronización del ritmo anual de reproducción, tal y como se demostró recientemente en las cabras de esta misma región (Duarte *et al.*, 2010; Delgadillo *et al.*, 2011a).

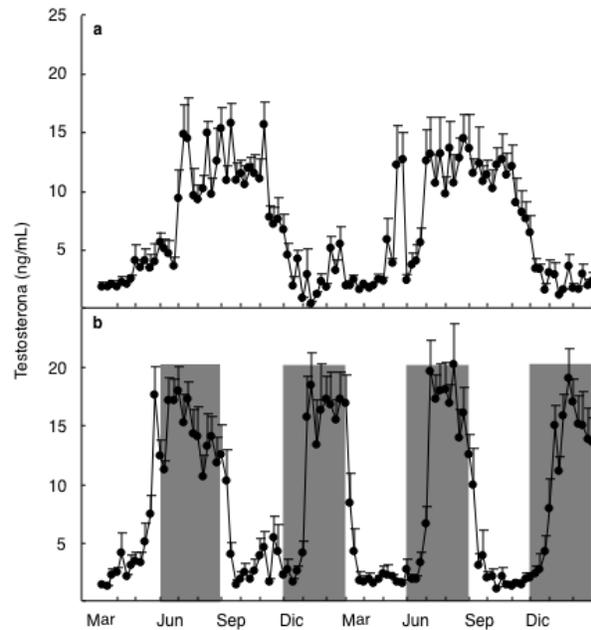


Figura 4. Variaciones de las concentraciones plasmáticas de testosterona (media \pm SEM) en los machos cabríos de la Comarca Lagunera ubicada en el subtropical mexicano (26° N). Un grupo de machos cabríos se confinó en un corral abierto provisto de sombra, bajo las variaciones naturales del fotoperiodo y temperatura ambiental (a). Otro grupo de machos se confinó en una cámara fotoperiódica y se sometió a periodos alternos de tres meses de días largos (14 horas de luz/día) y tres meses de días cortos (10 horas de luz/día), durante dos años consecutivos (b). Las áreas grises indican los meses de días cortos (Adaptado de Delgadillo *et al.*, 2004).

Hembras caprinas

En las ovejas y cabras adaptadas a latitudes subtropicales, se sugirió también que el fotoperiodo tenía un papel importante en el desarrollo del ritmo anual de reproducción. En las ovejas Merino, sólo una de cuatro hembras respondió adecuadamente cuando se sometieron a alternancias de días largos y días cortos, ovulando solamente durante los días cortos (Poulton y Robinson, 1987). En las ovejas locales de Egipto, la actividad sexual anual fue modificada por un tratamiento de días largos seguidos del uso de implantes subcutáneos que liberan melatonina,

hormona que produce un efecto “días cortos” (Aboul-Naga et al., 1992). Para saber si el fotoperiodo era el factor responsable de la actividad sexual anual de las hembras caprinas de la Comarca Lagunera, la actividad ovárica se determinó en cabras expuestas al mismo tratamiento fotoperiódico utilizado en los machos. Las hembras testigo se confinaron en un corral abierto y provisto de sombra, bajo las variaciones naturales del fotoperiodo y temperatura ambiental. Las hembras del grupo testigo mostraron variaciones estacionales de su actividad ovulatoria. La estación sexual inició en Septiembre y terminó en Febrero, lo que coincide con previos reportes en hembras mantenidas en otras latitudes subtropicales o templadas (Chemineau et al., 1992; Restall, 1992; Rivera et al., 2003). El grupo experimental también mostró periodos de ovulación y anovulación, pero estos periodos se presentaron en momentos diferentes a los observados en el grupo testigo. En el grupo experimental, las ovulaciones iniciaron invariablemente en los días cortos y terminaron en los días largos artificiales (Figura 5; Duarte et al., 2010). Estos resultados demostraron que en las hembras caprinas de la Comarca Lagunera, el fotoperiodo es el principal factor ambiental que controla el ritmo anual de reproducción, lo que coincide con reportes anteriores tanto en ovejas como en cabras adaptadas a latitudes templadas (Karsch et al., 1984; Gebbie et al., 1999; Gómez-Brunet et al., 2010).

En conjunto, estos resultados demuestran claramente que los caprinos locales del subtropico mexicano son sensibles al fotoperiodo y sugieren que este factor ambiental es el más importante en la sincronización del ritmo anual de reproducción tanto de los machos cabríos como de las hembras caprinas. Además, sugieren que el fotoperiodo puede ser usado para inducir y sincronizar la actividad sexual en ambos sexos, tal y como se ha usado en las razas de origen templado (Chemineau et al., 2007).

CONTROL DE LA ACTIVIDAD SEXUAL DE LOS CAPRINOS DEL SUBTRÓPICO MEXICANO

En las razas ovinas y caprinas que se originaron en latitudes templadas, la actividad sexual puede ser inducida en los periodos de reposo utilizando días largos seguidos de días cortos o un tratamiento con melatonina, hormona secretada por la glándula pineal (Hanif y Williams, 1991; Donovan et al., 1994; Sweeney et al., 1997; Zarazaga et al., 2009). Nosotros probamos varios tratamientos fotoperiódicos para estimular la actividad sexual de los machos cabríos durante el periodo de reposo. Sin embargo, no probamos estos tratamientos fotoperiódicos en las hembras caprinas porque en la Comarca Lagunera, la mayoría de las cabras se alojan durante las noches en instalaciones precarias, haciendo difícil el uso de estos

tratamientos. En las hembras caprinas decidimos estimular la actividad sexual durante el anestro estacional al exponerlas a machos, técnica de control reproductivo conocida como efecto macho (Chemineau et al., 2006; Delgadillo et al., 2009, 2011b). En efecto, la exposición de las cabras a un macho cabrío, induce un incremento en la secreción de LH en los primeros 15 minutos de contacto, provocando la ovulación de 3 a 5 días después del primer contacto entre los dos sexos (Delgadillo et al., 2009; Vielma et al., 2009). Varios factores pueden modificar la respuesta de las cabras al efecto macho, incluyendo la intensidad del comportamiento sexual de los machos. De hecho, una limitante del efecto macho es que cuando se efectúa a la mitad del anestro estacional, la proporción de hembras que ovulan es baja o inexistente, probablemente por el débil comportamiento sexual de los machos que se encuentran también en reposo sexual (Restall, 1992; Flores et al., 2000; Delgadillo et al., 2006). Considerando esta limitante del efecto macho, determinamos si los machos inducidos a una intensa actividad sexual al someterlos a tratamientos fotoperiódicos, serían capaces de mejorar la respuesta de las cabras expuestas al efecto macho.

Días largos, melatonina y efecto macho

Los machos testigo se confinaron en corrales abiertos, provistos de sombra y bajo las variaciones naturales del fotoperiodo y la temperatura ambiental. Los machos experimentales se alojaron en las mismas condiciones que los testigos, y se expusieron a días largos artificiales (16 h de luz/día) del 1 de Noviembre al 15 de Enero. El 16 de Enero, los machos del grupo experimental recibieron dos implantes subcutáneos de melatonina y se expusieron al fotoperiodo natural. El tratamiento de días largos seguidos de melatonina estimuló la secreción de LH y testosterona, el comportamiento sexual y la producción espermática de los machos de Febrero a Abril, meses que corresponden al periodo natural de reposo sexual (Delgadillo et al., 2001). De Febrero a Abril, los valores de estas variables fueron superiores en los machos tratados que en los testigo. Posteriormente determinamos si estos machos sexualmente activos podían mejorar la respuesta de las cabras expuestas al efecto macho. Para ello, tres machos tratados con días largos y melatonina, y tres machos testigo que se encontraban en reposo sexual, se pusieron en contacto con cabras anéstricas. Los machos tratados estimularon la ovulación en todas las hembras (40/40) en los primeros 11 días de contacto entre sexos. En cambio, solo 2 cabras de 34 ovularon al ser expuestas a los machos testigo (Flores et al., 2000). Estos fueron nuestros primeros resultados que demostraron que el fotoperiodo y la melatonina podían ser utilizados para estimular la actividad sexual de los machos, y que

éstos a su vez podían inducir y sincronizar la actividad sexual de las cabras en anestro estacional.

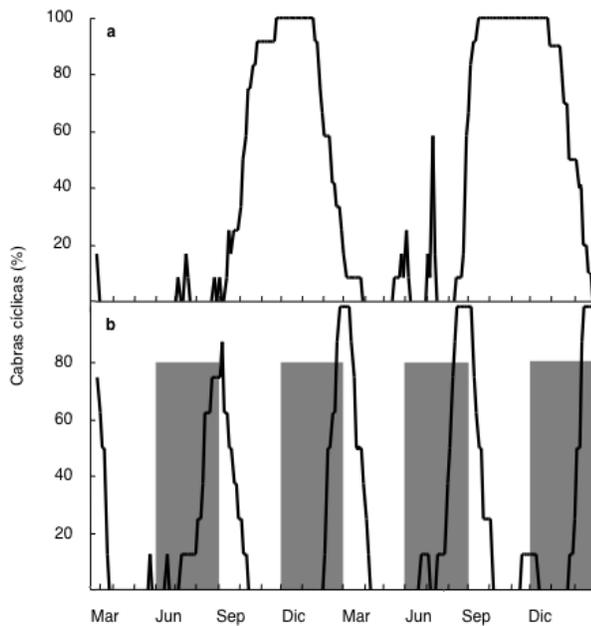


Figura 5.

Figura 5. Variaciones de la actividad ovulatoria en las hembras caprinas de la Comarca Lagunera ubicada en el subtrópico mexicano (26°N). Un grupo de hembras se confinó en un corral abierto provisto de sombra, bajo las variaciones naturales del fotoperiodo y temperatura ambiental (a). Otro grupo de hembras se confinó en un cámara fotoperiódica y se sometió a periodos alternos de tres meses de días largos (14 horas de luz/día) y tres meses de días cortos (10 horas de luz/día), durante dos años consecutivos (b). Las áreas en gris indican los meses de días cortos (Adaptado de Duarte *et al.*, 2010).

Días largos y efecto macho

Para simplificar el tratamiento fotoperiódico utilizado en los machos cabríos, determinamos si la melatonina era necesaria para estimular la actividad sexual de éstos. Durante el tratamiento de días largos, los machos perciben 16 horas de luz por día. Cuando los días largos se suspenden el 16 de Enero, los machos se exponen al fotoperiodo natural creciente, y reciben aproximadamente 11-12 horas de luz por día. Esta duración del día es más corta que la que perciben durante los días largos artificiales, y es probable que este cambio pueda estimular la actividad sexual de los machos, tal y como se demostró en ovejas (Robinson y Karsch, 1987). Dos grupos de machos se expusieron a días largos artificiales en corrales abiertos provistos de sombra (16 horas de luz/día) del 1 de Noviembre al 15

de Enero. El 16 de Enero, los días largos se suspendieron y los machos de un grupo recibieron dos implantes subcutáneos de melatonina (grupo testigo positivo), mientras que los machos del otro grupo no se implantaron (grupo experimental). Los machos de un tercer grupo (grupo testigo negativo) se confinaron en corrales abiertos, provistos de sombra y bajo las variaciones naturales del fotoperiodo y la temperatura ambiental. La concentración plasmática de testosterona no difirió en los dos grupos de machos expuestos a los días largos artificiales, pero fue más elevada que la observada en los machos testigo de Febrero a Abril, meses que corresponden al periodo natural de reposo sexual. Estos resultados demostraron que la melatonina no es necesaria para estimular la actividad endocrina de los machos cabríos (Figura 6; Delgadillo *et al.*, 2002). Posteriormente verificamos la capacidad de los machos tratados solamente con días largos para inducir la actividad sexual de las cabras en anestro estacional. Para ello, dos machos tratados y dos testigos se pusieron en contacto con dos grupos de hembras anovulatorias. La proporción de cabras que ovularon fue mayor en las expuestas a los machos tratados (19/19), que en aquellas expuestas a los machos testigo (0/20; Delgadillo *et al.*, 2002). Resultados similares se obtuvieron recientemente con animales de la raza Alpina localizados en la Comarca Lagunera (Delgadillo y Vélez, 2010). Los machos Alpinos se sometieron a 2.5 meses de días largos a partir del 1 de Diciembre. El efecto macho se realizó en Mayo. La proporción de hembras que parieron fue mayor en las expuestas a los machos tratados (36/45; 80 %), que en aquellas expuestas a los machos testigo (3/45; 7 %). Además, es interesante señalar que los machos tratados solamente con días largos son capaces de estimular la actividad reproductiva de las cabras mantenidas en condiciones extensivas. En efecto, dos grupos de cabras anovulatorias se pusieron en contacto con machos tratados con días largos y machos testigo no tratados (n=2/grupo). Los machos y las hembras de cada grupo permanecieron todo el tiempo juntos, y cada grupo tuvo ruta diferente para salir al campo durante los 15 días consecutivos que duró el estudio. Esta separación de los grupos se hizo para evitar un efecto del tratamiento de los machos sobre las cabras. Durante la noche, los animales de cada grupo permanecieron separados por lo menos 300 m. La proporción de cabras que presentaron comportamiento estral fue superior en el grupo en contacto con los machos tratados (18/20; 90 %), que en aquellas en contacto con los machos no tratados (9/20; 45 %; Rivas-Muñoz *et al.*, 2007). Estos resultados demostraron que los machos tratados únicamente con días largos son capaces de estimular la actividad sexual y/o reproductiva en la mayoría de las cabras mantenidas en condiciones extensivas y en confinamiento.

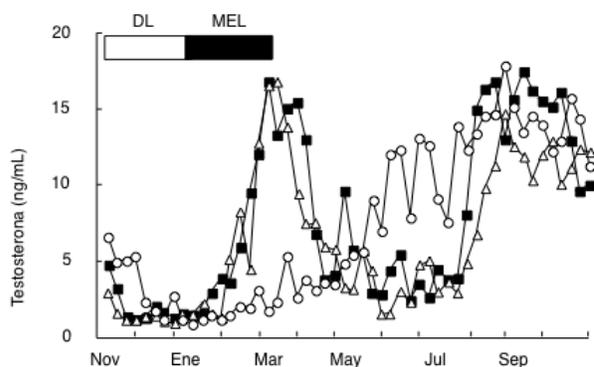


Figura 6. Variaciones de las concentraciones plasmáticas de testosterona (media \pm SEM) en los machos cabríos de la Comarca Lagunera ubicada en el subtrópico mexicano (26° N). Todos los machos se confinaron en corrales abiertos provistos de sombra, y bajo las variaciones naturales de la temperatura ambiental. Un grupo de machos se sometieron a las variaciones naturales del fotoperiodo (○). Otros dos grupos de machos se sometieron a días largos artificiales (16 horas de luz/día) del 1 de Noviembre al 15 de Enero. El 16 de Enero, los machos de un grupo recibieron 2 implantes subcutáneos de melatonina (Δ), mientras que los machos del otro grupo se sometieron a las variaciones naturales del fotoperiodo (\blacksquare). El periodo de días largos (DL) y la aplicación de melatonina (MEL) se indican en la parte superior de la figura (Adaptado de Delgado et al., 2002).

Otra limitante del efecto macho es el tiempo de contacto que debe haber entre los dos sexos. En ovinos se demostró que el contacto entre machos y hembras debe ser continuo (24 horas por día) durante al menos 13 días para estimular la ovulación en la mayoría de las ovejas. En efecto, solo el 18 % de las hembras ovularon cuando se expusieron a los machos por 24 horas, mientras que el 51 % y el 61 % de ellas lo hicieron cuando estuvieron en contacto con los machos por 4 y 13 días, respectivamente (Signoret et al., 1982/83). En este contexto, es interesante resaltar que los machos cabríos tratados con días largos no solamente mejoran la respuesta las cabras expuestas al efecto macho, sino que además permiten reducir el tiempo de contacto diario entre los dos sexos sin disminuir la respuesta reproductiva de las hembras. En efecto, el contacto diario entre los dos sexos se redujo de 16 a 12, 8 y 4 horas por día durante 15 días consecutivos. Los porcentajes de hembras paridas no difirieron entre las cabras que tuvieron un contacto diario con los machos por 16 (78%), 12 (72%), 8 (61%) o 4 (67%) horas (Bedos et al., 2010). Estos resultados demuestran que los machos sexualmente activos pueden hacer más eficiente el efecto macho al aumentar el número de cabras estimuladas por un macho.

Finalmente, es interesante mencionar que en la Comarca Lagunera, como en otras latitudes subtropicales, las cabras mantenidas en condiciones extensivas presentan una condición corporal muy baja durante la temporada seca, la cual coincide con el anestro estacional. La condición corporal puede modificar la respuesta de las hembras sometidas al efecto macho, ya que la proporción de hembras que ovulan o manifiestan estro es mayor en las hembras con alta que con baja condición corporal (Scaramuzzi y Martin, 2008). En las cabras de baja condición corporal (1.7 ± 0.6 ; escala: 1 flaca; 4 obesa), un complemento alimenticio compuesto de 1100 g de alfalfa henificada, 150 g de maíz quebrado y 100 g de soya, mejora la respuesta de las cabras expuestas a los machos sexualmente activos. En efecto, la proporción de cabras gestantes fue más elevada (83%) en las que recibieron, durante 21 días (día 0: día introducción de los machos en el grupo de cabras), el complemento alimenticio después del pastoreo, que aquellas que no la recibieron (50%; Fitz-Rodríguez et al., 2009).

Estos resultados demuestran que los días largos artificiales seguidos o no de la inserción subcutánea de implantes de melatonina estimulan la actividad sexual de los machos cabríos en el periodo de reposo. Estos tratamientos fotoperiódicos pueden utilizarse en instalaciones abiertas, lo que hace más fácil y económico su uso en latitudes subtropicales, en donde se registran temperaturas ambientales elevadas en el periodo de reposo sexual. Lo más importante es que los machos tratados pueden estimular la actividad sexual de las cabras mantenidas en condiciones extensivas o en confinamiento. En nuestras condiciones de producción, las cabras no necesitan ser sometidas a un tratamiento fotoperiódico para obtener una alta respuesta reproductiva al someterlas al efecto macho, tal y como se hace en los caprinos de la raza Alpina mantenidos en latitudes templadas (Chemineau et al., 1986; Pellicer-Rubio et al., 2007). La respuesta ovulatoria en la mayoría de las cabras expuestas a los machos sexualmente activos puede deberse a que el tratamiento fotoperiódico estimula la secreción de la testosterona, el olor y el comportamiento sexual, mejorando la calidad de las señales emitidas por los machos durante el efecto macho (Delgado et al., 2006; Murata et al., 2009). Recientemente se demostró que el comportamiento sexual desplegado por los machos sometidos a días largos contribuye a mantener una elevada secreción de LH en las hembras, permitiendo que una alta proporción de éstas ovule al ser expuestas a los machos cabríos sexualmente activos (Vielma et al., 2009).

CONCLUSIÓN

En este artículo se demuestra que el conocimiento de las características reproductivas de los caprinos, y la

identificación del factor medioambiental que sincroniza el ritmo anual de reproducción, son fundamentales para desarrollar técnicas pertinentes para programar la actividad sexual de los caprinos. En nuestro caso, la identificación del fotoperiodo como el factor principal que controla el ritmo anual de reproducción de los caprinos subtropicales, nos permitió el desarrollo de técnicas originales para controlar la actividad sexual de las cabras. La manipulación del fotoperiodo, de las relaciones socio-sexuales y la nutrición, aseguran un control sustentable de la reproducción de los caprinos en latitudes subtropicales.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a todos los miembros del Centro de Investigación en Reproducción Caprina que participaron en los experimentos descritos en este manuscrito. Asimismo agradecen a Dolores López su invaluable apoyo secretarial y administrativo durante el desarrollo de los experimentos descritos. Los experimentos de este artículo fueron financiados por la “International Foundation of Science (Referencia: B/2071-3F)”; el “Programa de Intercambio entre México (ANUIES, SEP, CONACYT) y Francia (ECOS; Referencia: M02-A04 y M95-B05)” y “SEP-PROMEP (Red temática de colaboración académica: Conducta sexual y reproductiva en caprinos y ovinos)”.

REFERENCIAS

- Aboul-Naga, A.M., Aboul-Ela, M.B., Hassan, F. 1992. Manipulation of reproductive activity in subtropical sheep. *Small Ruminant Research*. 7:151-160.
- Amoah, E.A., Gelaye, S., Guthrie, P., Rexroad, Jr. C.E. 1996. Breeding season and aspects of reproduction of female goats. *Journal of Animal Science*. 74:723-728.
- Bedos, M., Flores, J.A., Fitz-Rodríguez, G., Keller, M., Malpoux, B., Poindron, P., Delgadillo, J.A. 2010. Four hours of daily contact with sexually active males is sufficient to induce fertile ovulation in anestrous goats. *Hormones and Behavior*. 58: 473-477.
- Chang-Yong, C., Jung-Gon, K., Sang-Rae, C., Dong-Soo, S., Young-Keun, K.S., Balasubramanian, Sang-Yong, C., Gyu-Jin, R. 2006. Influence of season, extenders, slow and rapid freezing on seminal characters in Korean native bucks. *Reproduction in Domestic Animals*. 41:55-60.
- Chemineau, P., Norman, T.E., Ravault, J.P., Thimonier, J. 1986. Induction and persistence of pituitary and ovarian activity in the out-of-season lactating dairy goats after a treatment combining a skeleton photoperiod, melatonin and the male effect. *Journal of Reproduction and Fertility*. 78:497-504.
- Chemineau, P., Daveau, A., Maurice, F., Delgadillo, J.A. 1992. Seasonality of estrus and ovulation is not modified by subjecting female Alpine goats to a tropical photoperiod. *Small Ruminant Research*. 8:299-312.
- Chemineau, P., Pellicer-Rubio, M.T., Lassoued, N., Khaldi, G., Monniaux, D. 2006. Male-induced short oestrous and ovarian cycles in sheep and goats: a working hypothesis. *Reproduction, Nutrition and Development*. 46:417-429.
- Chemineau, P., Malpoux, B., Brillard, J.P., Fostier, A. 2007. Seasonality of reproduction and production in farm fishes, birds and mammals. *Animal*. 1:419-432.
- Delgadillo, J.A., Chemineau, P. 1992. Abolition of seasonal release of luteinizing hormone and testosterone in Alpine male goats (*Capra hircus*) by short photoperiodic cycles. *Journal of Reproduction and Fertility*. 94:45-55.
- Delgadillo, J.A., Canedo, G.A., Chemineau, P., Guillaume, D., Malpoux, B. 1999. Evidence for an annual reproductive rhythm independent of food availability in male Creole goats in subtropical northern Mexico. *Theriogenology*. 52:727-737.
- Delgadillo, J.A., Carrillo, E., Morán, J., Duarte, G., Chemineau, P., Malpoux, B. 2001. Induction of sexual activity of male creole goats in subtropical northern Mexico using long days and melatonin. *Journal of Animal Science*. 79:2245-2252.
- Delgadillo, J.A., Flores, J.A., Véliz, F.G., Hernández, H.F., Duarte, G., Vielma, J., Poindron, P., Chemineau, P., Malpoux, B. 2002. Induction of sexual activity of lactating anovulatory female goats using male goats treated only with artificial long days. *Journal of Animal Science*. 80:2780-2786.
- Delgadillo, J.A., Cortez, M.E., Duarte, G., Chemineau, P., Malpoux, B. 2004. Evidence that the photoperiod controls the annual changes in testosterone secretion, testicular and body weight in subtropical male goats. *Reproduction, Nutrition and Development*. 44: 183-193.
- Delgadillo, J.A., Flores, J.A., Véliz, F.G., Duarte, G., Vielma, J., Hernandez, H., Fernandez I.G. 2006. Importance of the signals provided by the buck for the success of the male effect in goats.

- Reproduction, Nutrition and Development. 44:391-400.
- Delgadillo, J.A., Gelez, H., Ungerfeld, R., Hawken, P.A.R., Martin, G.B. 2009. The "male effect" in sheep and goats: revisiting the dogmas. *Behavioural Brain Research*. 200: 304-314.
- Delgadillo, J.A., Vélez, L.I. 2010. Stimulation of reproductive activity in anovulatory Alpine goats exposed to bucks treated only with artificially long days. *Animal*. 4:2012-2016.
- Delgadillo, J.A., De la Torre-Villegas, S., Arellano-Solis, V., Duarte, G., Malpaux B. 2011a. Refractoriness to short and long days determines the end and onset of the breeding season in subtropical goats. *Theriogenology*. 76:1146-1151.
- Delgadillo, J.A., Ungerfeld, R., Flores, J.A., Hernandez, H., Fitz-Rodríguez, G. 2011b. The ovulatory response of anoestrous goats exposed to the male effect in the subtropics is unrelated to their follicular diameter at male exposure. *Reproduction of Domestic Animals*. 46:687-691.
- De Santiago-Miramontes, M.A., Malpaux, B., Delgadillo, J.A. 2009. Body condition is associated with a shorter breeding season and reduced ovulation rate in subtropical goats. *Animal Reproduction Science*. 114:175-182.
- Donovan, A., Boland, M.P., Roche, J.F., O'Callaghan, D. 1994. The effect of supplementary long days, a subcutaneous melatonin implant and exposure to a ram on the onset of the breeding season in ewes. *Animal Reproduction Science*. 34:231-240.
- Duarte, G., Flores, J.A., Malpaux, B., Delgadillo, J.A. 2008. Reproductive seasonality in female goats adapted to a subtropical environment persists independently of food availability. *Domestic Animal Endocrinology*. 35:362-370.
- Duarte, G., Nava-Hernández, M.P., Malpaux, B., Delgadillo, J.A. 2010. Ovulatory activity of female goats adapted to the subtropics is responsive to photoperiod. *Animal Reproduction Science*. 120:65-70.
- Fitz-Rodríguez, G., De Santiago-Miramontes, M.A., Scaramuzzi, R.J., Malpaux, B., Delgadillo, J.A. 2009. Nutritional supplementation improves ovulation and pregnancy rates in female goats managed under natural grazing conditions and exposed to the male effect. *Animal Reproduction Science*. 116:85-94.
- Flores, J.A., Vélez, F.G., Pérez-Villanueva, J.A., Martínez de la Escalera, G., Chemineau, P., Poindron, P., Malpaux, B., Delgadillo, J.A. 2000. Male reproductive condition is the limiting factor of efficiency in the male effect during seasonal anestrus in female goats. *Biology of Reproduction*. 62:1409-1414.
- Forcada, F., Abecia, J.A. 2006. The effect of nutrition on the seasonality of reproduction in ewes. *Reproduction, Nutrition and Development*. 46:355-365.
- Gebbie, F.E., Forsyth, I.A., Arendt, J. 1999. Effects of maintaining solstice light and temperature on reproductive activity, coat growth, plasma prolactin and melatonin in goats. *Journal of Reproduction and Fertility*. 116:25-33.
- Gómez-Brunet, A., Santiago-Moreno, J., Toledano-Díaz, A., López Sebastián, A. 2010. Evidence that refractoriness to long and short daylengths regulates seasonal reproductive transitions in Mediterranean goats. *Reproduction in Domestic Animals* 45: 338-343.
- Greyling, J.P.C. 2000. Reproduction traits in Boer goat doe. *Small Ruminant Research* 36: 171-177.
- Hanif, M., Williams, H.L.L. 1991. The effect of melatonin and light treatment on the reproductive performance of yearling Suffolk rams. *British Veterinary Journal*. 147:49-56.
- Henniawati, Restall, B.J. Scaramuzzi, R.J. 1995. Effect of season on LH secretion in ovariectomized Australian cashmere does. *Journal of Reproduction and Fertility*. 103: 349-356.
- Karsch, F.J., Bittman, E.L., Foster, D.L., Goodman, R.L., Legan, S.J., Robinson, J.E. 1984. Neuroendocrine basis of seasonal reproduction. *Recent Progress Hormone Research*. 40:185-232.
- Lincoln, G.A., Short, R.V. 1980. Seasonal breeding: nature's contraceptive. *Recent Progress Hormone Research*. 36:1-52.
- Malpaux, B., Robinso, J.E., Wayne, N.L., Karsch, F.J. 1989. Regulation of the onset of the breeding season of the ewe: importance of long days and of an endogenous reproductive rhythm. *Journal of Endocrinology*. 122:269-278.
- Malpaux, B., Migaud, M., Tricoire, H. Chemineau, P. 2001. Biology of mammalian photoperiodism and the critical role of the pineal gland and melatonin. *Journal of Biological Rhythms*. 16:336-347.

- McNeilly, A.S. 1994. Suckling and control of gonadotrophin secretion (eds E Knobil and JD Neill), pp. 1179-1212. Rev. Press. Ltd, New York, USA.
- Mohammad, W.A., Grossman, M., Vathauer, J.L. 1984. Seasonal breeding in the United States dairy goats. *Journal of Dairy Science*. 67:1813-1822.
- Morello, H., Alvarez, H., Medina, V., Bogado, M., Quintana, M., Venturino, A., Aisen, E. 2004. Artificial photoperiodic cycles for semen collection from male Angora goats during the non-breeding season. *Reproduction, Fertility and Development*. 16:523.
- Murata, K., Wakabayashi, Y., Kitago, M., Ohara, H., Watanabe, H., Tamogami, S., Warita, Y., Yamagishi, K., Ichikawa, M., Takeuchi, Y., Okamura, H., Mori, Y. 2009. Modulation of gonadotrophin-releasing hormone pulse generator activity by the pheromone in small ruminants. *Journal of Neuroendocrinology*. 21:346-350.
- Pellicer-Rubio, M.T., Leboeuf, B., Bernelas, D., Forgerit, Y., Pougard, J.L., Bonné, J.L., Senty, E., Chemineau, P. 2007. Highly synchronous and fertile reproductive activity induced by the male effect during deep anoestrus in lactating goats subjected to treatment with artificially long days followed by natural photoperiod. *Animal Reproduction Science*. 98:241-258.
- Pérez-Clariget, R., Forsberg, M., Rodríguez-Martínez, H. 1998. Seasonal variation in live weight, testes size, testosterone, LH secretion, melatonin and thyroxine in Merino and Corriedale rams in a subtropical climate. *Acta Veterinaria Scandinavica*. 39:35-47.
- Peters, A.R., Lamming, G.E. 1990. Lactational anoestrus in farm animals. *Oxford Reviews of Reproductive Biology*. 12:244-285.
- Poulton, A.L., Robinson, T.J. 1987. The response of rams and ewes of three breeds to artificial photoperiod. *Journal of Reproduction and Fertility*. 79:609-626.
- Ramadan, T.A., Taha, T.A., Samak, M.A., Hassan, A. 2009. Effectiveness of exposure to longday followed by melatonin treatment on semen characteristics of Damascus male goats during breeding and non-breeding seasons. *Theriogenology*. 71:458-468.
- Restall, B.J. 1992. Seasonal variation in reproductive activity in Australian goats. *Animal Reproduction Science*. 27:305-318.
- Ritar, A.J. 1991. Seasonal changes in LH, androgens and testes in the male Angora goat. *Theriogenology*. 36:959-972.
- Rivas-Muñoz, R., Fitz-Rodríguez, G., Poindron, P., Malpoux, B., Delgadillo, J.A. 2007. Stimulation of estrous behavior in grazing female goats by continuous or discontinuous exposure to males. *Journal of Animal Science*. 85:1257-1263.
- Rivera, G.M., Alanis, G.A., Chaves, M.A., Ferrero, S.B., Morello, H.H. 2003. Seasonality of estrus and ovulation in Creole goats of Argentina. *Small Ruminant Research* 48:109-117.
- Robinson, J.E., Karsch, F.J. 1987. Photoperiodic history and a changing melatonin pattern can determine the neuroendocrine response of the ewe to daylength. *Journal of Reproduction and Fertility*. 80:159-165.
- Santa Maria, A., Cox, J., Muñoz, E., Rodríguez, R., Caldera, L. 1990. Estudio del ciclo sexual, estacionalidad reproductiva y control del estro en la cabra Criolla en Chile. Final Research Coordination Meeting. FAO, Bogotá, Colombia, pp. 363-385.
- Sáenz-Escárcega, P., Hoyos, F.G., Salinas, G.H., Espinoza, A.J., Guerrero, B.A., Contreras, G.E. 1991. Establecimiento de módulos caprinos con productores cooperantes. In *Evaluación de Módulos Caprinos en la Comarca Lagunera* (ed S. Flores), pp. 24-34. Matamoros, Coahuila, México.
- Scaramuzzi, R.J., Martin, G.B. 2008. The importance of interactions among nutrition, seasonality and socio-sexual factors in the development of hormone-free methods for controlling fertility. *Reproduction in Domestic Animals*. 43:129-136.
- Signoret, J.P., Fulkerson, W.J., Lindsay, D.R. 1982/83. Effectiveness of testosterone-treated wethers and ewes as teasers. *Applied Animal Ethology*. 9:37-45.
- Sweeney, T., Donovan, A., Roche, J.F., O'Callaghan, D. 1997. Variation in the ability of a long day followed by a short day photoperiod signal to initiate reproductive activity in ewes at different times of the year. *Journal of Reproduction and Fertility*. 109:121-127.
- Vielma, J., Chemineau, P., Poindron, P., Malpoux, B., Delgadillo, J.A. 2009. Male sexual behavior contributes to the maintenance of high LH pulsatility in anestrous female goats. *Hormones and Behavior*. 56:444-449.

- Walkden-Brown, S.W., Restall, B.J., Norton, B.W., Scaramuzzi, R.J., Martin, G.B. 1994. Effect of nutrition on seasonal patterns of LH, FSH and testosterone concentration, testicular mass, sebaceous gland volume and odour in Australian cashmere goats. *Journal of Reproduction and Fertility*. 102:351-360.
- Walkden-Brown, S.W., Restall, B.J. 1996. Environmental and social factors affecting reproduction. In VI International Conference on Goats (eds International Academic Publishers), pp. 762-775.
- Walkden-Brown, S.W., Bocquier, F. 2000. Nutritional regulation of reproduction in goats. In 7th International Conference on Goats (eds L Gruner and Y Chebert), Vol 1, pp. 389-395.
- Zamiri, M.J., Heidari, A.H. 2006. Reproductive characteristics of Rayani male goats of Kerman province in Iran. *Animal Reproduction Science*. 96:176-185.
- Zarazaga, L.A., Gatica, M.C., Celi, I., Guzmán, J.L., Malpoux, B. 2009. Effect of melatonin implants on sexual activity in Mediterranean goat females without separation from males. *Theriogenology*. 72:910-918.
- Zarazaga, L.A., Celi, I., Guzmán, J.L., Malpoux, B. 2011. The response of luteinizing hormone secretion to photoperiod is modified by the level of nutrition in female Mediterranean goats. *Animal Reproduction Science*. 126:83-90.

Submitted September 07, 2011– Accepted September 30, 2011
Revised received October 10, 2011