

Artículo original:

ESTRATEGIAS PARA EL CONTROL DE LA ESTACIONALIDAD REPRODUCTIVA EN LOS PEQUEÑOS RUMIANTES: FOTOPERIODO, MELATONINA Y EFECTO MACHO

Strategies for the control of reproductive seasonality in small ruminants: photoperiod, melatonin and male effect

I. Celi

*Laboratorio de Biotecnología Reproductiva,
Universidad Nacional Agraria La Molina,
Lima-Perú.*

*E-mail:
irma_celi@yahoo.com*

*Palabras Clave:
Efecto macho, melatonina, fotoperiodo, cabras*

INTRODUCCIÓN

La estacionalidad es una estrategia adaptativa mediante la cual las especies animales, mantenidas en su hábitat natural, definen sus periodos de actividad reproductiva según las variaciones de horas de luz diurna a lo largo del año (fotoperiodo), la situación geográfica (latitud), temperatura, disponibilidad de alimento, interacciones sociales, etc. Esta adaptación genética crea estrategias reproductivas encaminadas a condicionar que la época de partos se produzca en la estación del año en donde las condiciones ambientales, climáticas y de alimentación sean más favorables para el crecimiento y desarrollo de las crías (Karsch *et al.*, 1984). En los ovinos y caprinos, sobre todo en zonas de latitud alta (>40°), el periodo reproductivo se inicia con la luz decreciente del otoño y el periodo de anestro estacional con el inicio de los días crecientes de la primavera (Malpaux *et al.*, 1996). Este periodo de inactividad sexual constituye un importante factor al limitar la productividad de la especie. Como consecuencia de los ciclos reproductivos de estas especies se producen importantes variaciones en la producción de leche y carne que provoca, a su vez, importantes variaciones en el precio pagado a los productores y/o en la disponibilidad de los diferentes productos destinados al consumo humano.

Respecto al fotoperiodo, en caprinos y ovinos, otro elemento que puede regular de manera importante los ciclos reproductivos y la expresión de los mismos, resulta en la presencia de otros animales con actividad sexual manifiesta; en otras palabras, la presencia de machos o hembras activos en un rebaño puede acelerar el inicio de la actividad sexual (Martin *et al.*, 1986; Álvarez *et al.*, 1999). Esta estimulación es conocida como “efecto macho” (Chemineau, 1987); asimismo, este efecto macho, asociado o con a los implantes de melatonina, puede tener un efecto importante sobre la fertilidad en las hembras (Celi *et al.*, 2013).

En esta revisión, nos centraremos en los mecanismos fisiológicos involucrados en estas variaciones estacionales de la actividad reproductiva así como en los métodos que permitan el control de las cubriciones, especialmente mediante la utilización de melatonina, tratamientos fotoperiódicos y la necesidad de utilización del efecto macho.

EL FOTOPERIODO: PRINCIPAL RESPONSABLE DE LA ESTACIONALIDAD REPRODUCTIVA

Los pequeños rumiantes, sobre todo los explotados de manera extensiva, se caracterizan por tener una producción estacional. Entre los principales factores medioambientales, como son la temperatura o la disponibilidad de alimentos, el fotoperiodo o variación diaria del número de horas de luz es el factor más repetible a lo largo de los años. Este hecho, junto a que los animales que se localizan en latitudes bajas, o cerca del Ecuador, muestran actividad reproductiva casi durante todo el año mientras que los animales que se encuentran en latitudes caracterizan por

importantes variaciones de su actividad reproductiva a lo largo del año, han puesto de manifiesto la importancia del papel del fotoperiodo en el control de la actividad reproductiva (Figura1).

Si bien la nutrición se considera como un factor importante que afecta a la función reproductiva en los pequeños rumiantes, influenciando el inicio de la ciclicidad ovárica post-parto en ovejas (Restall y Starr, 1977) y en las cabras (Walkden-Brown *et al.*, 1994a,b). No obstante, en el trabajo realizado por Zarazaga *et al.* (2005), demostraron que el estado nutricional no es una limitante para el inicio de la actividad reproductiva en hembras

caprinas mediterráneas.

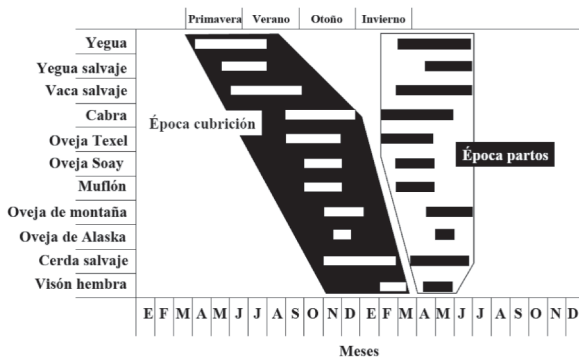


Figura 1. Evolución de la actividad reproductiva a lo largo del año de diferentes especies estacionales. La época de cubriciones de cada una de indica mediante rectángulos blancos y la época de partos mediante rectángulos de color negro. Adaptado de Ortavant et al. (1985).

El poder controlar esta estacionalidad y lograr que las hembras presenten una actividad sexual durante los periodos de anestro ha sido la principal meta en las investigaciones realizadas al respecto en los pequeños rumiantes. El interés de los tratamientos fotoperiódicos y de la administración de melatonina exógena para el control de la estacionalidad se ha incrementado tras la identificación de esta hormona como el mensajero entre la información fotoperiódica y la actividad reproductiva, tanto en el ovino como en el caprino (Arendt *et al.*, 1983; Bittman *et al.*, 1983) y por su capacidad de imitar los días cortos que son los que estimulan la actividad reproductiva.

Los tratamientos utilizados para el control de la reproducción mediante la luz y la melatonina se han basado en los siguientes principios: (1) para poder estimular la actividad reproductiva mediante el fotoperiodo y la melatonina, tiene que existir una alternancia entre días largos y días cortos; (2) los días cortos, que son responsables de estimular la reproducción, pueden ser reemplazados por un adecuado tratamiento usando melatonina cuando los animales hayan percibido un incremento de su duración o días largos durante la primavera y verano. Por lo tanto, la secreción de melatonina mediante el uso de implantes, lo que hace es “imitar” el efecto de los días cortos en lugar de enmascarar el efecto inhibitorio de los días largos (O’Callaghan *et al.*, 1991); (3) la fotorrefractoriedad es uno de los hechos que determinan el inicio de la inactividad sexual (Robinson y Karsch, 1984) y puede ser interrumpida mediante la exposición previa de los animales a un tratamiento de días largos; (4) los días largos puede ser modificados por una estructura fotoperiódica en la cual, mediante 1 ó 2 horas de luz extra en un momento determinado del periodo de oscuridad, permita estimular la fase fotosensible y permita que el animal interprete los días largos pero con una duración de luz menor (Thimonier *et al.*, 1985).

UTILIZACIÓN DE TRATAMIENTOS FOTOPERIODICOS

Desde la determinación de que el fotoperiodo tiene un papel importante en el control de la actividad reproductiva en los pequeños rumiantes (Bittman *et al.*, 1983), se han realizado numerosos estudios para intentar modificar su alternancia

natural con el fin de desencadenar la actividad reproductiva (Chemineau *et al.*, 1986, 1999; Delgadillo *et al.*, 2003; Zarazaga *et al.*, 2011a, 2011b).

El uso de los tratamientos fotoperiódicos es realizado generalmente en centros de inseminación artificial, en donde es necesario contar con una producción de semen constante a lo largo del año y los machos son mantenidos en edificios cerrados, ya que esto facilita el control del encendido y apagado de las luces (Gatica, 2012). En estos centros de inseminación artificial, la alternancia de un mes de días largos (16 horas de luz: 8 horas de oscuridad) con uno de días cortos (8 luz: 16 oscuridad) ha resultado ser muy eficaz (Pelletier y Almeida, 1987), permitiendo mantener una buena producción de semen y de alta calidad a lo largo del año y produciendo un 70% más de dosis seminales que aquellos machos mantenidos en un fotoperiodo natural (Delgadillo *et al.*, 1991). De igual forma, en razas caprinas Mediterráneas, la utilización de dos meses de días largos seguidos de dos de días cortos, ha permitido que la producción espermática media por eyaculado sea prácticamente constante a lo largo del año (Arrebola *et al.*, 2010).

Así como tiene un buen funcionamiento en ambientes cerrados, estos tratamientos pueden aplicarse igualmente en edificios abiertos (Figura 2). En estos últimos se puede seguir el mismo principio que en los alojamientos cerrados, es decir, con los animales sometidos a una alternancia de 2,5-3 meses de días largos seguidos de días cortos, siendo los primeros los que inicien el protocolo de preparación de los animales para el posterior efecto de los segundos (Chemineau *et al.*, 1986, 1988; Malpoux *et al.*, 1989). De esta manera, los animales alojados en edificios abiertos se pueden aplicar de 2 a 3 meses de días largos seguidos de un implante de melatonina, siempre y cuando esos días largos se realicen en el momento adecuado del año, que en zonas templadas suele ser cuando los días son más cortos entre el final del otoño y el comienzo del invierno (Delgadillo *et al.*, 2001). Igualmente, otra manera de realizar este tipo de tratamientos fotoperiódicos en edificios abiertos podría ser sin la necesidad de usar implantes de melatonina; para ello, el tratamiento fotoperiódico debería hacerse lo suficientemente temprano en el ciclo fotoperiódico anual como para que al final del tratamiento de días largos todavía queden días lo suficientemente cortos como para que los animales puedan interpretarlos (Delgadillo *et al.*, 2002). De este modo, la efectividad de este tratamiento permite en cabras, cuando es asociado al efecto macho (del que se hablará más adelante), una fertilidad de un 76% (Chemineau *et al.*, 1988). De igual forma, en latitudes subtropicales permite incrementar la libido y producción espermática de los machos tratados con fotoperiodo artificial (Flores *et al.*, 2000; Delgadillo *et al.*, 2001).

En general, la utilización exclusiva de fotoperiodo artificial para inducir la actividad sexual requiere del empleo de métodos adicionales basados generalmente en la manipulación de la estructura social del grupo, como sería la utilización del efecto macho (Chemineau, 1987; Ungerfeld *et al.*, 2004). Todo ello, hace que el tratamiento de utilización exclusiva del fotoperiodo como medio para desencadenar la actividad sexual durante el anestro estacionario, sea una alternativa de interés, sobre todo en explotaciones de tipo ecológico, que siguiendo la normativa que se aplique en cada país, la reproducción debe basarse en métodos naturales, estando prohibida la sincronización de celo usando hormonas u otros productos químicos artificiales, incluso la aplicación de más de 4 horas adicionales de luz artificial (Pérez *et al.*, 2004).

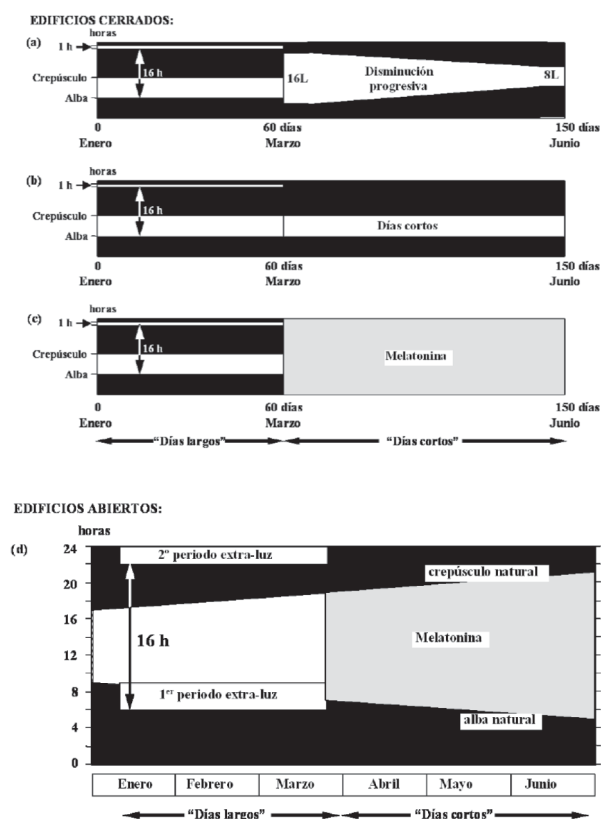


Figura 2. Tratamientos fotoperiódicos para controlar la actividad sexual de los pequeños rumiantes en edificios cerrados o abiertos (Adaptado de Chemineau *et al.*, 1992).

UTILIZACIÓN DE MELATONINA

El interés por la utilización de melatonina exógena para el control de la reproducción en pequeños rumiantes se incrementó una vez que fue demostrado claramente el papel que tiene en la actividad reproductiva (Gatica, 2012). Conociendo esto, se ensayaron diferentes vías de aplicación buscando siempre que las concentraciones de melatonina en sangre se incrementaran durante un periodo de tiempo relativamente largo.

La administración de melatonina exógena, en la mayor parte de la bibliografía referida a ovinos y caprinos, se ha realizado durante el anestro estacionario, aunque existen algunos trabajos que dicen que cuando esta hormona se administra durante la estación sexual tiene un efecto positivo ya que adelanta el inicio de la siguiente estación reproductiva (Jordan *et al.*, 1990). El uso de la melatonina generalmente está asociada al efecto macho, de manera que Chemineau *et al.* (1988), trabajando con cabras Alpinas, mostraron que la respuesta ovulatoria es mayor cuando las cabras con implantes melatonina son sometidas al efecto macho. En los ovinos, Forcada *et al.* (2009) indica que, aunque no está bien descrito el mecanismo, el efecto macho tiene influencia en la tasa de ovulación, tanto en ovejas cíclicas como en aquellas en anestro. Igualmente, Zúñiga *et al.* (2002), han mostrado que en ovejas tratadas o no con melatonina un mes y medio antes de la introducción de los machos, un efecto significativo del

tratamiento sobre la tasa de ovulación y que la interacción melatonina/ciclicidad fue más efectiva al momento de mejorar la tasa de ovulación en ovejas cíclicas, mientras que la mejora observada en ovejas cíclicas se debe más que todo al propio efecto macho. Conociendo esto, es posible afirmar que la combinación del efecto macho con el tratamiento con melatonina parece ser adecuado para la cubrición de razas de reducida estacionalidad en primavera, en donde suele haber un cierto porcentaje de animales cíclicos. Sin embargo esto también va a depender de que tan sexualmente activos estén los machos, por lo que Delgado *et al.* (2001, 2002) sugieren que es necesario estimular la actividad sexual de los machos, ya sea usando fotoperiodo artificial o la combinación del fotoperiodo artificial con melatonina.

En caprinos y ovinos, la vía comúnmente utilizada es bajo la forma de implantes subcutáneos que se aplican en la base de la oreja y que contienen 18 mg de melatonina; estos implantes inducen unos niveles plasmáticos de la hormona de 100 a 300 pg/ml durante unos 70 a 100 días (Malpoux *et al.*, 1997). Estos implantes proporcionan una liberación continua de la hormona, elevan los niveles basales de melatonina en el plasma, pero no eliminan la secreción endógena normal de la misma por la glándula pineal durante la noche (Lincoln y Ebling, 1985; Nowak *et al.*, 1990). Este modo de aplicación hace que esta melatonina exógena proporcione una información fotoperiódica que es interpretada por los animales tratados como de días cortos (Malpoux *et al.*, 1997), siempre y cuando los animales hayan percibido un número suficiente de días largos o crecientes. Por ello, el momento de aplicación de los implantes de melatonina es uno de los puntos clave a la hora de analizar su efectividad. Estos días largos, previos al inicio del tratamiento, pueden ser provocados mediante el encendido de las luces durante el periodo del año en el que los días son más cortos, o mediante la estimulación de la fase fotosensible situada alrededor de 16 horas después del alba (Figura 2, Chemineau *et al.*, 1992).

El inicio del tratamiento comienza en torno al solsticio de verano (junio, latitud norte), principalmente cuando se trabaja con razas procedentes de latitudes altas (Moore *et al.*, 1988; Haresign, 1992), obteniéndose en general buenos resultados, tanto en adelanto de la estación sexual como en la mejora de la tasa de ovulación y prolificidad. En estudios realizados en Australia con ovinos muestran que el momento óptimo para la inserción de implantes de melatonina (asociado a efecto macho) es de 3 a 6 semanas antes de la introducción de los machos, lo que mejora la actividad estral y ovulatoria de los animales tratados (Williams *et al.*, 1986). En España, el uso de implantes en razas ovinas Mediterráneas ha tenido mejores resultados cuando se aplican al inicio del equinoccio de primavera, pero dicha efectividad se anula cuando las ovejas son implantadas en momento próximos al solsticio de verano (Forcada y Abecia, 2000). Además, cuando los implantes son colocados en torno a esas fechas, su máxima efectividad se logra cuando se ha realizado una separación física entre los lotes tratados y control (Forcada *et al.*, 2000). En cuanto a la duración del tratamiento, Nowak y Rodway (1987) señalan que la duración óptima del tratamiento con implantes subcutáneos de melatonina en ovinos es alrededor de 70 días, aunque Forcada *et al.* (1999) muestran resultados positivos a partir de los 30 días post-colocación, momento en que se juntan los machos con las hembras.

En cuanto al caprino, si bien su utilización es permitida desde el año 2009, los resultados vienen a ser muy similares a los obtenidos en ovinos. Así como ocurre en razas ovinas procedentes del norte de Europa, se recomienda su colocación alrededor del solsticio de verano (Chemineau *et al.*, 1986; 1988; 1992). En razas Mediterráneas se han tenido que aplicar en momento similares al ovino; por ejemplo, en raza Murciano-Granadina se ha descrito que la colocación de implantes de melatonina en el equinoccio de primavera (marzo en el hemisferio norte) muestra mejores resultados en cuanto a la fertilidad alcanzada, comparado con otros tratamientos hormonales como progesterona inyectada o bajo la forma de esponjas intravaginales (Grasa-Bañón, 2009). En otro estudio realizado con la raza Florida, se registraron mejores porcentajes de preñez en hembras implantadas con melatonina y asociadas al efecto macho, con la colocación del implante en diferentes momentos del anestro estacionario (Martín *et al.*, 2009). En otro trabajo realizado con cabras Payoyas implantadas con melatonina en el solsticio de invierno, mejoraron su fertilidad al ser sometidas al efecto macho; además se pudo observar que la productividad fue mejor en las cabras implantadas frente a las que no lo estaban (Celi *et al.*, 2013).

Sobre la separación de machos y hembras, el periodo de tiempo a utilizar debe ser superior al empleado en ovinos, lográndose muy buenos resultados con una separación que oscile entre los 35 y 80 días (Chemineau *et al.*, 1986; 1988; 1992). El motivo puede ser que en la cabra, los días cortos tardan más tiempo en inducir actividad ovulatoria que en la oveja (80 días para cabra y 50 días para oveja; Chemineau *et al.*, 1988). Sin embargo, en un trabajo realizado en la raza Payoya se observó que la estimulación de la secreción de LH se produce aproximadamente a los 45 días de iniciados los días cortos (Zarazaga *et al.*, 2011a; 2011b) y a los 31 días de la colocación del implante de melatonina (Zarazaga *et al.*, 2011c).

LA BIOESTIMULACIÓN EN EL CONTROL DE LA ACTIVIDAD REPRODUCTIVA: EL EFECTO MACHO

En caprinos y principalmente en ovinos se ha documentado ampliamente que la exposición repentina a machos en anestro estacional frente a un macho sexualmente activo incrementa rápidamente la frecuencia de pulsos de LH (Álvarez y Zarco, 2001; Delgadillo *et al.*, 2008) y la ovulación ocurre entre 40 y 50 horas después de la primera exposición; ambos eventos, en la mayoría de los casos, se acompañan por una conducta estral (Flores *et al.*, 2000; Álvarez y Zarco, 2001; Delgadillo *et al.*, 2008). En ovejas y cabras en anestro estacionario, la introducción repentina del macho provoca el reinicio de la actividad cíclica y del total de las hembras expuestas al macho, un porcentaje alto ovula dentro de los primeros 3 a 5 días. Delgadillo *et al.* (2009) señalan que la introducción de los machos puede realizarse en forma intermitente, sin necesidad de mantener separados a machos y hembras durante periodos de tiempo prolongados. En ambas especies, la introducción del macho da como resultado un aumento en la frecuencia de liberación de pulsos de LH (Figura 3), seguido por un pico preovulatorio de la misma gonadotropina y ovulación (Poidron *et al.*, 1980; Martín *et al.*, 1986; Chemineau, 1987). En la cabra la secreción

de LH pasa de 0,3 pulsos antes de la introducción del macho, a una frecuencia de 2,2 pulsos durante 3 horas seguidas luego de introducir el macho; la amplitud de los pulsos se aumenta de igual forma, pasando de 0,5 ng/ml a 1,7 ng/ml luego de introducido el macho (Figura 3) (Chemineau *et al.*, 1986).

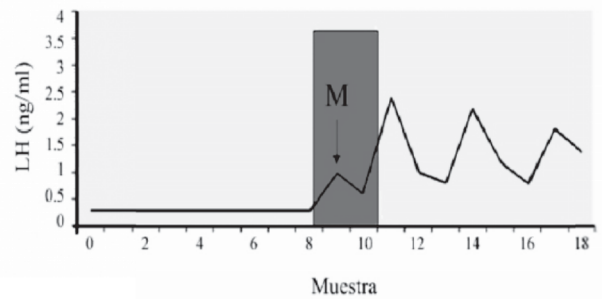


Fig. al momento de la introducción del macho (M) en la cabra doméstica. El recuadro naranja resalta el aumento en la concentración de LH que se produce alrededor de la introducción del macho. Las muestras sanguíneas fueron tomadas cada 20 minutos [Chemineau *et al.* (1986); citado por Álvarez (2000)].

En el caso del caprino, el cambio en la secreción pulsátil de LH culmina con la ovulación de más del 95% de las hembras dentro de los primeros 3 días luego de la introducción del macho (Chemineau *et al.*, 1986). La primera ovulación inducida por la presencia del macho se asocia con la presentación de una conducta estral aproximadamente en el 60% de los casos, dicha ovulación es seguida por un ciclo corto con una duración de 3 a 8 días en aproximadamente el 75% de las hembras (Chemineau, 1987). Después del ciclo corto se presenta una segunda ovulación cuyo cuerpo lúteo es de duración normal y que en el 90% de las hembras se acompaña de conducta estral. Así, todas las fases lúteas de duración normal permiten que la próxima ovulación se acompañe de conducta estral en todos los casos (Martín *et al.*, 1986; Chemineau, 1987).

En trabajos realizados por Delgadillo *et al.* (2008), sugieren que la respuesta al efecto macho está dada, además, por una interacción entre genotipo y ambiente. En cuanto al efecto en la fertilidad, la primera ovulación inducida por el efecto macho es menor que en la segunda. Ello se puede explicar como una probable consecuencia de los ciclos cortos que generalmente siguen a la primera ovulación inducida (Martín *et al.*, 1986; Chemineau, 1987; Flores *et al.*, 2000) y se puede asumir que la calidad del cuerpo lúteo no permite el establecimiento de la gestación, lo que no sucede en la segunda ovulación, siendo en esta última donde se logran fertilidades y tasas ovulatorias similares a las que se observan en las hembras que previamente se encontraban ciclando (Chemineau, 1987; Martínez *et al.*, 1998). Además, entre otros factores está la libido y señales olfativas de los machos, siendo la respuesta mayor cuando el contacto es directo que solamente por el olor (Walkden-Brown *et al.*, 1993a). En cuanto a las vocalizaciones, Delgadillo *et al.* (2008) y Vielma *et al.* (2005) sugieren que estas estimulan el inicio del estro

en cabras en anestro.

Existen estudios que demuestran que la respuesta de las hembras expuestas al efecto macho varía con la estación del año, con la duración de contacto entre los dos sexos, la experiencia sexual de los machos y si las hembras han parido o no. Del mismo modo, se ha demostrado que la separación previa entre los dos sexos por lo menos 3 semanas es necesaria para obtener respuesta (Gatica, 2012). Hay que tener en cuenta que la eficiencia del efecto macho tiene como que ver con la profundidad del anestro en que se encuentren las hembras, de manera que la respuesta puede ser baja o ausente cuando el efecto macho se realiza en pleno anestro estacionario y mejora si se hace al final del mismo (Flores *et al.*, 2000).



Figura 4. Macho detectando celo en un rebaño

En ovejas en contacto con los machos, la introducción de un nuevo macho indujo la ovulación de la misma manera (85%) que en aquellas previamente separadas de los machos (86%) (Cushwa *et al.*, 1992). En cuanto a la duración del contacto, en cabras se ha demostrado que estando en contacto 16 horas diarias durante 10 días, solamente ovulaba el 19% de las hembras, mientras que el 95% lo hizo estando en contacto continuo con el macho (Walkden-Brown *et al.*, 1993b). Utilizando machos activos, se ha demostrado que se puede estimular cabras en anestro con sólo 4 horas de contacto diario y asegurar un buen efecto (Bedos *et al.*, 2010). Del mismo modo, el uso de machos sexualmente activos puede mejorar la eficiencia del efecto macho en los diferentes meses del anestro estacionario (Delgadillo *et al.*, 2008), llegando a demostrar que la separación entre ambos sexos no siempre es necesaria, siempre y cuando se introduzcan machos activos, y mejor aún si estos no son conocidos previamente por las hembras (Delgadillo *et al.*, 2009).

Finalmente, existe el llamado “efecto hembra”, que en ovinos se ha demostrado que, en ausencia del fotoperiodo, las hembras pueden utilizar información social para iniciar su actividad reproductiva en el momento apropiado del año (Wayne *et al.*, 1989), y ello sucede aún en ausencia total del macho (Sunderland *et al.*, 1990). Esta respuesta al efecto hembra ha demostrado ser tan eficiente como la obtenida con el efecto macho o con el uso de progestágenos (80%) (Walkden-Brown *et al.*, 1993a; Álvarez *et al.*, 1999), pero otros estudios se ha visto que el efecto es menor (Álvarez, 2000) y al .

igual que en el efecto macho, los estímulos olfativos (feromonales) podrían estar involucrados en la estimulación sexual de las hembras en celo hacia las otras hembras (Zarco *et al.*, 1995; Álvarez, 2000). Se podría decir que el efecto hembra probablemente juega un papel de soporte y de refuerzo para el efecto macho, mejorando el grado de sincronía en el inicio de la actividad reproductiva.

CONCLUSIONES

Como conclusión podemos decir que para controlar eficientemente la reproducción en los pequeños rumiantes es importante contar con el conocimiento de la estacionalidad sexual de los mismos y sobre todo contar con la opción de poder aplicar el tratamiento más conveniente de acuerdo al lugar donde nos encontremos. En el caso del fotoperiodo, la modificación de este factor medioambiental nos permitirá inducir la actividad sexual en los animales durante el anestro estacionario. El uso de los tratamientos fotoperiódicos, acompañados o no de la aplicación de implantes de melatonina, son capaces de inducir la actividad sexual de las hembras en anestro mediante el efecto macho.

REFERENCIAS

1. Álvarez RL, 2000. Efecto de la anosmia y la conducta social sobre la secreción de LH y ovulación de cabras anéstricas inducidas a ciclar mediante el efecto hembra (*Tesis de Maestría*). México (DF) México: Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. UNAM, 13-17.
2. Álvarez RL, Zarco QL, 2001. Los fenómenos de bioestimulación sexual en ovejas y cabras. *Veterinaria México*, 32: 117-129.
3. Álvarez RL, Ducoing WAE, Zarco QL, Trujillo GAM, 1999. Conducta estral, concentraciones de LH y función lútea en cabras en anestro estacional inducidas a ciclar mediante el contacto con cabras en estro. *Veterinaria México*, 30: 25-31.
4. Arendt J, Symons AM, Laud CA, Pryde SJ, 1983. Melatonin can induce early onset of the breeding season in ewes. *Journal of Endocrinology*, 97: 395-400.
5. Arrebola F, López MD, Mesa O, Chentouf M, Sánchez M, Martín RA, Redondo F, Pérez C, 2010. Influencia del estado productivo de las cabras de raza Florida, en los resultados de fertilidad en inseminación artificial. En: Actas de las XXXII Jornadas Científicas de la Sociedad Española de Ovinotecnia y Caprinotecnia. Almería, España, 163-168.
6. Bedos M, Flores JA, Fitz-Rodríguez G, Keller M, Malpoux B, Poindron P, Delgadillo JA, 2010. Four hours of daily contact with sexually active males is sufficient to induce fertile ovulation in anestrus goats. *Hormones and Behavior*, 58: 473-477.
7. Bittman EL, Dempsey RJ, Karsch FJ, 1983. Pineal melatonin secretion drives the reproductive response to daylength in the ewe. *Endocrinology*, 113: 329-336.
8. Celi I, Gatica MC, Guzmán JL, Gallego-Calvoa L, Zarazaga LA, 2013. Influence of the male effect on the reproductive performance of female Payoya goats implanted with melatonin at the winter solstice. *An. Reprod.Sc.*, 137:183-8.

9. Chemineau P, 1987. Possibilities for using bucks to stimulate ovarian and oestrus cycles in anovulatory goats. *Livestock Production Science*, 17: 135-147.
10. Chemineau P, Normant E, Ravault JP, Thimonier J, 1986. Induction and persistence of pituitary and ovarian activity in the out-of-season lactating dairy goat after a treatment combining a skeleton photoperiod, melatonin and the male effect. *Journal of Reproduction and Fertility*, 78: 497-504.
11. Chemineau P, Pelletier J, Guérin Y, Colas G, Ravault JP, Touré G, Almeida G, Thimonier J, Ortavant R, 1988. Photoperiodic and melatonin treatments for the control of seasonal reproduction in sheep and goats. *Reproduction, Nutrition and Development*, 28: 409-422.
12. Chemineau P, Malpoux B, Guérin Y, Maurice F, Daveau A, Pelletier J, 1992. Lumière et mélatonine pour la maîtrise de la reproduction des ovins et des caprins. *Annales de Zootechnie*, 41: 247-261.
13. Chemineau P, Baril G, Leboeuf B, Maurel MC, Roy F, Pellicer-Rubio M, Malpoux B, Cognie Y, 1999. Implications of recent advances in reproductive physiology for reproductive management of goats. *Journal of Reproduction and Fertility*, 54: 129-142.
14. Cushwa WT, Bradford GE, Stabenfeldt GH, Berger YM, Dally MR, 1992. Ram influence on ovarian and sexual activity in anestrus ewes: effects of isolation of ewes from rams before joining and date of ram introduction. *Journal of Animal Science*: 70: 1195-200.
15. Delgadillo JA, Leboeuf B, Chemineau P, 1991. Decrease in the seasonality of sexual behavior and sperm production in bucks by exposure to short photoperiodic cycles. *Theriogenology*, 36: 755-770.
16. Delgadillo JA, 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.
17. Delgadillo JA, Flores JA, Véliz FG, Hernández HF, Duarte G, Vielma J, Poindron P, Chemineau P, Malpoux B, 2002. Induction of sexual activity in lactating anovulatory female goats using male goats treated only with artificially long days. *Journal of Animal Science*, 80: 2780-2786.
18. Delgadillo JA, Flores JA, Véliz FG, Duarte G, Vielma J, Poindron P, Malpoux B, 2003. Control de la reproducción de los caprinos del subtrópico mexicano utilizando tratamientos fotoperiódicos y efecto macho. *Veterinaria México*, 34: 69-79.
19. Delgadillo JA, Flores JA, Véliz FG, Hernández HF, Duarte G, Vielma J, 2008. La calidad del estímulo emitido por el macho determina la respuesta de las cabras sometidas al efecto macho. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 9: 39-45.
20. Delgadillo JA, Gelez H, Ungerfeld R, Hawken PA, Martin GB, 2009. The 'male effect' in sheep and goats - revisiting the dogmas. *Behavior Brain Research*, 200: 304-314.
21. Flores JA, Véliz FG, Pérez-Villanueva JA, Martínez De La Escalera G, Chemineau P, Poindron P, Malpoux B, Delgadillo JA, 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.
22. Forcada F, Abecia JA, 2000. Control de la actividad reproductiva en el ovino. *Mundo Ganadero*, 122: 62-64.
23. Forcada F, Abecia JA, Lozano JM, Ferrer LM, Lacasta D, 1999. The effects on reproductive performance on the short and medium term on the combined use of exogenous melatonin and progestagen pessaries in ewes with a short seasonal anoestrus period. *Veterinary Research Communications*, 23: 257-263.
24. Forcada F, Abecia JA, Zúñiga O, Martino A, 2000. Posibilidades de aplicación práctica de la melatonina en el control de la actividad reproductora del ganado ovino. *Ovis*, 71: 65-86.
25. Forcada F, Abecia A, Casao A, Vázquez I, 2009. Interacciones ambientales sobre la reproducción en el ganado ovino. 2º Congreso Internacional en Ciencias Veterinarias y Zootecnia. Universidad de Puebla, México, 40.
26. Gatica MC, 2012. Utilización de fotoperiodo artificial, melatonina exógena y/o efecto macho para la mejora de los parámetros reproductivos de caprinos mediterráneos. Tesis Doctoral. Universidad de Huelva, España, pp. 233.
27. Grasa-Bañón M, 2009. Estudio de campo de tratamientos reproductivos en una explotación intensiva de caprinos Murciano Granadino. En: *Actas de las XXXIV Jornadas Científicas de la Sociedad Española de Ovinotecnia y Caprinotecnia*. Barbastro, España, 372-375.
28. Haresign W, 1992. Responses of ewes to melatonin implants: importance of the interval between treatment and ram introduction on the synchrony of mating, and effects on ovulation rate. *Animal Production*, 54: 41-45.
29. Jordan BT, Hanrahana JP, Roche JF, 1990. The effect of melatonin implantation in the middle of the breeding season on the subsequent reproductive activity of Scottish Blackface ewes. *Animal Reproduction Science*, 23: 41-48.
30. Karsch FJ, Bittman EL, Foster DL, Goodman RL, Legan SJ, Robinson JE, 1984. Neuroendocrine basis of seasonal reproduction. *Recent Progress in Hormone Research*, 40: 185-232.
31. Lincoln GA, Ebling FJ, 1985. Effect of constant-release implants of melatonin on seasonal cycles in reproduction, prolactin secretion and moulting in rams. *Journal of Reproduction and Fertility*, 73: 241-253.
32. Malpoux B, Robinson JE, Wayne NL, Karsch FJ, 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.
33. Malpoux B, Viguié C, Skinner DC, Thiéry JC, Pelletier J, Chemineau P, 1996. Seasonal breeding in sheep: Mechanism of action of melatonin. *Animal Reproduction Science*, 42: 109-117.
34. Malpoux B, Viguié C, Skinner DC, Thiéry JC, Chemineau P, 1997. Control of the circannual rhythm of reproduction by melatonin in the ewe. *Brain Research Bulletin*, 44: 431-438.
35. Martin GB, Gognié Y, Pearce DT, 1986. The physiological response of anovulatory ewes to the introduction of rams - a review. *Livestock Production Science*, 15: 219-247.
36. Martínez RRD, Cruz LC, Rubio GI, Zarco QLA, 1998. Influencia del carnero sobre la ocurrencia de estros en la oveja Pelibuey. *Veterinaria México*, 29: 111-115.

37. Moore RW, Miller CM, Dow BW, Staples LD, 1988. Effects of melatonin on early breeding of high and low prolificacy ewes. En : *Proceedings of the New Zealand Society of Animal Production*, 48: 109-111.
38. Nowak R, Rodway RG, 1987. Length fo melatonin exposure and onset of ovarian activity in anoestrous ewes. *Journal of Reproduction and Fertility*, 80: 343-347.
39. Nowak R, Young IR, McMillen IC, 1990. Emergence of the diurnal rhythm in plasma melatonin concentrations in newborn lambs delivered to intact or pinealectomized ewes. *Journal of Endocrinology*, 125: 97-102.
40. O'Callaghan D, Karsch FJ, Boland MP, Roche JF, 1991. Role of short days in timing the onset and duration of reproductive activity in ewes under artificial photoperiods. *Biology of Reproduction*, 44: 23-28.
41. Ortavant R, Pelletier J, Ravault JP, Thimonier J, Volland-Nail P, 1985. Photoperiod: main proximal and distal factor of the circannual cycle of reproduction in farm animals. In: *Oxford Reviews of Reproductive Biology*, Clarendon Press, Oxford, Vol. 7, pp. 305-345.
42. Pelletier J, Almeida G, 1987. Short light cycles induce persistent reproductive activity in Ile-de-France rams, *Journal of Reproduction and Fertility Supplement*, 34: 215-226.
43. Pérez C, Rodríguez V, Caballero I, Mata C, 2004. Posibilidades de manejo reproductivo en caprino de leche, bajo condiciones de producción ecológica. En: *I Conferencia Internacional de ganadería ecológica en el sur de Europa*. Ed. SEAE y Diputación de Zamora, 345-352.
44. Poidron P, Cognié Y, Gayerie F, Orgeur P, Oldham CM, Ravault JP, 1980. Changes in gonadotrophins and prolactin levels in isolated (seasonally or lactationally) anovular ewes associated with ovulation caused by the introduction of rams. *Physiology and Behavior*, 25: 227-236.
45. Restall y Starr, 1977. The influence of season on lambing and lactation on reproductive activity and plasma LH concentrations in Merino ewes. *Journal of Reproduction and Fertility*, 49: 297-303.
46. Robinson JE, Karsch FJ, 1984. Refractoriness to inductive day lengths terminates the breeding season of the Suffolk ewe. *Biology of Reproduction*, 31: 656-663.
47. Sunderland SJ, O'Callaghan D, Boland MP, Roche JF, 1990. Social cues can alter the time of reproductive transition in ewes. *Journal of Reproduction and Fertility*, 5: 28.
48. Thimonier J, Briey V, Ortavant R, Pelletier J, 1985. Daylength measurement in sheep. *Biology of Reproduction*, 32: 36.
49. Ungerfeld R, Forsberg M, Rubianes E, 2004. Overview of the response of anoestrous ewes to the male effect. *Reproduction, Fertility and Development*, 16: 479-490.
50. Vielma J, Hernandez H, Véliz FG, Flores JA, Duarte G, Malpaux B, Delgado JA, 2005. Buck vocalizations stimulate estrous behavior in seasonal anovulatory female goats. *Reproduction in Domestic Animals*, 40: 360-368.
51. Walkden-Brown SW, Restall BJ, Henniawati, 1993a. The male effect in the Australian Cashmere goat 1. Ovarian and behavioral response of seasonally anovulatory does following the introduction of bucks. *Animal Reproduction Science*, 32: 41-53.
52. Walkden-Brown SW, Restall BJ, Henniawati, 1993b. The male effect in the Australian cashmere goat. 2. Role of olfactory cues from the male. *Animal Reproduction Science*, 32: 55-67.
53. Walkden-Brown SW, Restall BJ, Norton BW, Scaramuzzi RJ, Martin GB, 1994a. Effecto 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.
54. Walkden-Brown SW, Restall BJ, Norton BW, Scaramuzzi RJ, 1994b. The 'female effect' in Australian cashmere goats: effect of season and quality of diet on the LH and testosterone response of bucks to oestrous does. *Journal of Reproduction and Fertility*, 100: 521-531.
55. Wayne NL, Malpaux B, Karsch FJ, 1989. Social cues can play a role in timing onset of the breeding season of the ewe. *Journal of Reproduction and Fertility*, 87: 707-713.
56. Williams AH, McPhee S, Ayton BM, Staples LD, 1986. Dose dependent effects of continuous melatonin administration on the seasonal pattern of oestrous cyclicity and ovulation rate in corriedale ewes. En: *Proceedings of the Australian Society of Reproductive Biology*, 8: 27.
57. Zarazaga LA, Guzmán JL, Domínguez MC, Pérez MC, Prieto R, 2005. Effect of plane of nutrition on seasonality of reproduction in Spanish Payoya goats. *Animal Reproduction Science*, 87: 253-267.
58. Zarazaga LA, Celi I, Guzmán JL, Malpaux B, 2011a. 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.
59. Zarazaga LA, Celi I, Guzmán JL, Malpaux B, 2011b. Enhancement of the male effect on reproductive performance in female Mediterranean goats with long day and/or melatonin treatment. *The Veterinary Journal*, 192: 441-444.
60. Zarazaga LA, Celi I, Guzmán JL, Malpaux B, 2011c. The role of nutrition in the regulation of luteinizing hormone secretion by the opioidergic, dopaminergic and serotonergic system in female Mediterranean goat. *Biology of Reproduction*, 84: 447-454.
61. Zarco QL, Rodríguez EF, Angulo MRB, Valencia MJ, 1995. Female to female stimulation of ovarian activity in the ewe. *Animal Reproduction Science*, 39: 251-258.
62. Zúñiga O, Forcada F, Abecia JA, 2002. The effect of melatonin implants on the response to the male effect and on the subsequent cyclicity of Rasa Aragonesa ewes implanted in April. *Animal Reproduction Science*, 72: 165-174