

MECANISMO FISIOLÓGICO DEL ANESTRO POSPARTO EN LA VACA

Duración de la preñez del bovino es de 280 a 290 días, la vaca tiene menos de 3 meses para quedar preñada nuevamente, a fin de alcanzar la meta descripta previamente.

Por: Rodolfo Carlos STAHRINGER, Rodolfo Carlos STAHRINGER

La realidad productiva actual exige una máxima eficiencia en la producción agropecuaria a fin de mejorar su rentabilidad. Dentro de la actividad ganadera bovina para cría, uno de los pilares para mejorar la eficiencia es acercarse a la producción ideal de destetar un ternero por vaca por año. Dado que la duración de la preñez del bovino es de 280 a 290 días, la vaca tiene menos de 3 meses para quedar preñada nuevamente, a fin de alcanzar la meta descripta previamente. La necesidad de lograr un servicio fértil rápidamente después del parto, se contraponen con la existencia de un período prolongado que se caracteriza por la ausencia de ciclos ováricos luego de la parición (anestro) en la vaca con cría al pie.

El anestro posparto de la vaca de cría se caracteriza por una baja secreción de hormona luteinizante (LH), tanto en lo que hace a concentración media como así también en pulsos cada 6 horas (Short et al., 1990). Los diversos factores que influyen sobre la duración del anestro posparto de la vaca de cría han sido descriptos. Los de mayor relevancia son el estímulo del amamantamiento (Williams, 1990), el nivel nutricional y la condición corporal (Randel, 1990; Short et al., 1990), la raza (Tervit et al., 1977) y la edad y dificultad al parto (Dziuk y Bellows, 1983).

Para comenzar revisaremos algunas de las principales características hormonales del anestro posparto. A partir de los trabajos de Zawadoswsky y colaboradores (1935) se pudo determinar que ovarios no son la causa primaria del anestro posparto, ya que era posible producir ovulación mediante la inyección de orina de mujer embarazada y emulsión de hipófisis.

A fin de dilucidar el rol de las gonadotropinas hipofisarias en el anestro posparto bovino, se estudiaron las concentraciones séricas de hormona luteinizante (LH) determinándose que las mismas son bajas en el último tercio de la gestación y el período temprano del posparto en vacas de cría (Arije et al, 1974). La elevación en las concentraciones séricas basales y el inicio de un patrón episódico en la liberación de LH preceden al inicio de la ciclicidad estral (Lamming et al, 1981). El final del anestro posparto ocurre cuando la frecuencia de pulsos de LH es menor a uno por hora y la concentración media de LH es mayor de 1 ng/ml (Schallenberger et al., 1985).

Las concentraciones plasmáticas de hormona foliculo estimulante (FSH) son bajas en el período previo al parto, pero se regularizan al día 5 posparto (Lamming et al, 1981). Por esta razón se considera que FSH no sería limitante para el reinicio de la ciclicidad ovárica. Walters y colaboradores (1982) atribuyen la ausencia de inhibición en la secreción de FSH a la falta de desarrollo de folículos en los ovarios, lo que produce una ausencia del feedback negativo de la inhibina.

Se puede hipotetizar que existirían cuatro causas probables para las bajas concentraciones séricas de LH a saber: a) bajo contenido de LH en adenohipófisis; b) insensibilidad de la

Ficha de contenido

Temas

Sanidad animal

Unidades

EEA Colonia Benítez

Autores

Rodolfo Carlos

STAHRINGER

Rodolfo Carlos

STAHRINGER

Fecha de publicación:

Miércoles, 30 Octubre,

2013

Palabras clave

Reproducción animal

Áreas geográficas

alcanzadas

Argentina

Chaco

Colonia Benítez

adenohipófisis a los estímulos externos; c) insuficiente estímulo del factor liberador de gonadotropinas hipotalámico (GnRH) y d) baja frecuencia o amplitud de los pulsos de GnRH. El contenido de LH hipofisario está muy reducido en vacas preñadas (Nalbandov y Casida, 1940). El contenido hipofisario de LH es bajo al parto y se incrementa a niveles normales el día 30 posparto (Webb et al, 1977). El contenido hipofisario de FSH no varía entre día 1 y 45 posparto (Cermak et al, 1982). Se ha determinado que ni el nivel energético de la dieta ni el destete temporario del ternero por 48 horas alteraron el contenido de LH hipofisario en vacas a los 30 días posparto (Connor et al., 1990).

La respuesta a la administración de GnRH alcanza su máximo entre los días 20 y 30 posparto (Webb et al, 1977). La baja sensibilidad de la hipófisis a GnRH durante el posparto temprano ha sido atribuida a los elevados niveles de esteroides presentes durante la preñez (Lamming et al., 1981).

Esto no sería consecuencia de una baja en el número de receptores de GnRH en hipófisis sino de la baja en los depósitos de LH (Nett et al., 1987).

Se ha asociado los pulsos de GnRH con pulsos de LH en ovinos (Clarke y Cummings, 1982) y bovinos (Williams et al., 1996). En este último trabajo se ha podido observar un incremento en los pulsos de GnRH asociado al incremento de los pulsos de LH a las 48 horas del destete del ternero en vacas en anestro posparto. Los depósitos de GnRH a nivel hipotalámico no variaron entre días 1 y 45 posparto (Nett, et al, 1988). Asimismo se ha reportado un descenso del contenido de GnRH en el área hipotalámica luego del destete en vacas en anestro que recibieron un adecuado nivel de energía en la dieta durante el parto (Connor et al., 1990).

Otro factor importante durante el posparto bovino es la recuperación del eje hipotálamo-hipofisario de los elevados niveles de esteroides presentes durante la preñez. El 17β estradiol, juega un papel muy importante en esta supresión, a pesar de que progesterona por sí sola es capaz de disminuir la frecuencia de los pulsos de GnRH (Goodmann y Karsch, 1980). Con la expulsión del feto y la placenta, se produce una caída abrupta de los niveles circulantes de progesterona y estradiol (Comline et al., 1974).

Las concentraciones séricas de progesterona caen 1 a 3 días previo al parto con la lisis del CL (Edqvist et al,1973), manteniéndose por debajo de 1 ng/ml durante el posparto temprano. Un incremento por sobre 1 ng/ml ha sido descrito 2 a 4 días antes del reinicio de los ciclos estruales (Arije et al, 1974). Vacas Brahman que presentaron esta característica mostraron ciclos estruales de duración normal con cuerpo lúteo, mientras que las que no presentaron el aumento de progesterona sérica tuvieron ciclos cortos sin formación de un cuerpo lúteo (Velez, 1991).

Los estrógenos presentan elevadas concentraciones séricas durante la última parte de la preñez alcanzando su pico entre las 24 y las 48 horas previas al parto (Edqvist et al., 1973). Las concentraciones de 17β estradiol permanecen bajas y comienzan a subir alrededor del día 15 posparto (Arije et al., 1974). Esto ocurre simultáneamente con la detección de primer folículo dominante (Murphy et al, 1990). Velez (1991) observaron que vacas con intervalo posparto más prolongado presentaban concentraciones séricas de estrógenos más elevadas durante los primeros 21 días posparto.

El parto está asociado a un incremento en las concentraciones plasmáticas de prostaglandina $F2\alpha$ (PGF 2α ; Malven, 1984), que actúan en la lisis del cuerpo lúteo. Estas concentraciones son normalmente expresadas como metabolito de la PGF 2α (PGFM) permaneciendo elevadas por aproximadamente 20 días posparto. (Lindell et al, 1982). El pico de PGFM en vacas de carne se produce el día 2 posparto y desciende rápidamente hasta el día 5 posparto continuando su declinación en forma lenta hasta el 21 posparto (Velez, 1991). La duración del incremento de PGFM ha sido correlacionada al tiempo de involución uterina (Lindell et al., 1982).

Hay factores que modifican la secreción de PGFM posparto. Las vacas primíparas presentan menores concentraciones plasmáticas de PGFM que las pluríparas, mientras que vacas con terneros hembra tuvieron menor secreción de PGFM que aquellas con terneros machos (Guthrie et al., 1990). Por otro lado, la raza del padre también afecta las concentraciones plasmáticas de PGFM en el posparto temprano Guibault et al., (1985). Las vacas Brahman primíparas no mostraron un incremento en PGFM luego de masaje uterino el día 35 posparto como se observó en vacas pluríparas (Wann y Randel, 1990). Asimismo no hubo disminución en la duración del intervalo posparto luego del masaje uterino o aplicación de PGF2? en vacas primíparas pero sí en pluríparas (Tolleson y Randel, 1988).

Se ha postulado que la secreción de PGF2? debe bajar a un determinado umbral para permitir el reinicio de la actividad cíclica (Kindahl et al, 1982). Se ha sugerido que la PGF2? uterina puede tener una acción indirecta sobre la actividad ovárica a través del eje hipotálamo-hipofisario (Steffan et al., 1990). Peters (1989) encontró un incremento en la frecuencia de secreción de LH pero de menor amplitud en algunas vacas posparto tratadas con PGF2?. Villeneuve y colaboradores (1988) observaron que al tratar vacas posparto con una infusión de PGF2? aumentó el diámetro del folículo mayor en ambos ovarios.

Existen numerosos trabajos que muestran que las concentraciones séricas elevadas de cortisol ejercen una acción negativa sobre la secreción de LH en el bovino (Moberg, 1991). Las concentraciones séricas medias de cortisol descienden levemente entre la primera y cuarta semana (Humphrey et al., 1983). Asimismo se ha podido demostrar que las concentraciones de cortisol se incrementan 10 minutos después de un episodio de un amamantamiento en vacas de cría. La altura de este pico de cortisol disminuye a medida que los días posparto transcurren (Ellicot et al, 1979).

La acción inhibitoria de los opiáceos sobre la reproducción fue descrita por primera vez por Menninger-Lerchenthal (1934) al determinar que la adicción a la morfina produce amenorrea y esterilidad. Posteriormente se determinó que estos efectos eran mediados a través de receptores opiodes y se pudo identificar el grupo de los llamados opiodes endógenos (EOP), entre los que se encuentran la encefalina y la β -endorfina (Hughes et al., 1975). Se ha sugerido que la acción inhibitoria sobre la reproducción de los EOP se produce a través de una inhibición a nivel hipotalámico de la secreción de LH (Malven, 1986).

Se ha determinado que en ovejas el amamantamiento incrementa las concentraciones de β -endorfina en sangre tomada del sistema porta-hipofisario (Gordon et al., 1987). La administración de naloxone (un inhibidor de los EOP) incrementó la secreción de LH en vacas de cría lactantes (Gregg et al, 1986). Una dosis más alta de naloxone fue necesaria para obtener respuesta el día 14 posparto que los días 28 y 42 posparto (Whisnant et al, 1986). Una infusión de naloxone por 8 horas mostró que EOP no sólo inhiben la concentración media de LH sino también la frecuencia y amplitud de los pulsos de LH (Whisnant et al, 1986a). Naloxone también elevó la secreción de LH luego del tratamiento con esteroides a niveles similares a la preñez a vacas ovariectomizadas (Rund et al, 1990). Luego de un destete de 48 horas, naloxone no fue efectivo para producir un incremento en la secreción de LH, reforzando la idea de la asociación entre el amamantamiento y la inhibición de LH por EOP. Asimismo aquellas vacas que no respondieron al destete con un incremento de la secreción de LH, si lo hicieron a naloxone (Whisnant et al, 1986b). Por otro lado, la administración de morfina después de un destete de 36 horas en vacas posparto disminuyó la concentración media y la frecuencia de pulsos de LH (Peck et al, 1988).

El amamantamiento es un estímulo exteroceptivo que tiene un rol fundamental en la regulación de la reproducción de los mamíferos (McNeilly, 1988). Su efecto en animales de interés pecuario, varía desde una inhibición total, como ocurre en la cerda, hasta un efecto irrelevante como en la oveja (Lamming, 1978). La vaca productora de carne ocupa una posición intermedia entre los dos extremos planteados previamente.

Se ha intentado separar los efectos de las demandas energéticas de la lactancia, de la glándula mamaria y del amamantamiento sobre el anestro posparto del bovino. Para ello se compararon los intervalos posparto de vacas con ternero al pie, vacas sin ternero al pie y vacas mastectomizadas sin ternero al pie (Short et al., 1972). Ajustando la alimentación de tal forma que todos los animales mantuvieran su peso, se observó que la duración del anestro posparto fue más prolongada en las vacas con cría al pie, seguidas por las sin cría al pie y siendo más corto en las mastectomizadas. Asimismo se observó que si se comparaba vacas de carne amamantadas con otras ordeñadas, este último grupo presentaba estro más rápidamente después del parto (Lamming et al., 1981). Se considera que la frecuencia, duración e intensidad del amamantamiento son factores primarios para determinar la duración del anestro posparto, ya que si se exacerban dichos estímulos, éste se prolonga (Wettemann et al., 1978). Por otro lado, disminuyendo el número de amamantamientos por debajo de 2 por día, se puede acortar substancialmente la duración del intervalo anovulatorio posparto (Randel, 1981).

Los estímulos nerviosos provenientes del pezón no serían los causales de la inhibición de la secreción de hormona luteinizante (LH) durante el período de anestro posparto. Estímulos mecánicos, eléctricos o térmicos de las neuronas sensoriales del pezón no fueron capaces de simular los estímulos del amamantamiento ni de impedir el incremento de LH que ocurre después del destete en vacas de cría (Cutshaw et al., 1991). El recubrimiento físico del pezón (McVey y Williams, 1991) o la denervación total de la ubre (Williams, 1993) no lograron prevenir la inhibición de la liberación de LH producida por el amamantamiento ni disminuir el intervalo parto-primera ovulación.

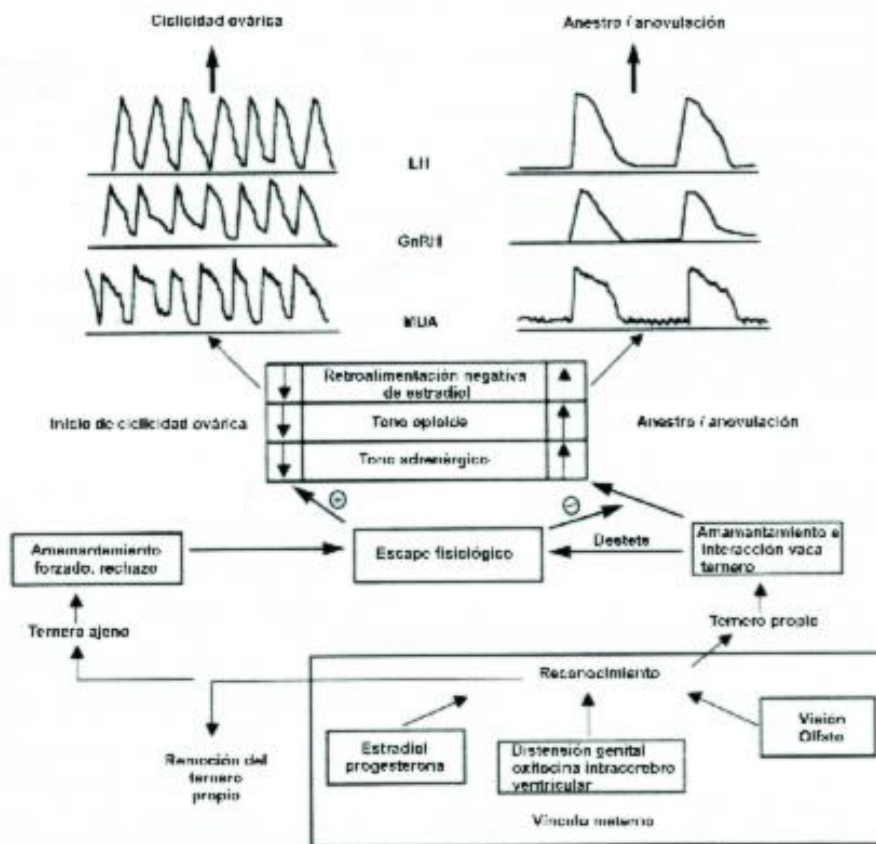
La información presentada previamente indica que en la vaca de cría existe otro mecanismo no asociado a la estimulación de la glándula mamaria, que relaciona el amamantamiento del ternero con la prolongación del anestro posparto. Se ha observado que vacas mastectomizadas mantenidas con sus terneros presentaban períodos anovulatorios similares a los de vacas intactas que amamantaban su ternero (Viker et al., 1989). Los terneros mantenidos con las vacas mastectomizadas exhibían un pseudo-amamantamiento, que consiste en un posicionamiento del ternero en forma paralela reversa o perpendicular con cabeceo, manipulación oral de la piel de la pierna o flanco. Si por el contrario, se elimina el contacto oral directo con la zona inguinal de la vaca mediante una restricción de los movimientos del ternero, el estado anovulatorio no se mantiene (Stevenson et al., 1994). Estos hallazgos indicarían que la mera percepción de ser amamantada podría ser suficiente para prolongar el período de anestro.

Dado que la vaca sólo permite el amamantamiento por su propio ternero se consideró probable que las señales exteroceptivas responsables por el mantenimiento de la supresión de la liberación de LH eran el resultado del vínculo maternal vaca-ternero (Silveira et al., 1993). Esta hipótesis fue confirmada experimentalmente al mostrarse que el amamantamiento forzado de vacas por terneros ajenos cada 6 horas por 4 días producía incrementos similares en la concentración y frecuencia de pulsos de LH que los observados en vacas destetadas. Asimismo el intervalo hasta el reinicio de la actividad luteal en ambos grupos de vacas era similar. Cuando se realizó el amamantamiento forzado con el ternero propio de la vaca a intervalos de 6 horas, las hembras mantuvieron los bajos niveles de secreción de LH, típicos de las vacas en anestro.

A fin de investigar las señales asociadas al mantenimiento del vínculo maternal entre la vaca y el ternero se realizaron trabajos sobre el rol de los sentidos visual y olfativo en la supresión de la secreción de LH inducida por el amamantamiento (Griffith y Williams, 1996). Estos trabajos permitieron demostrar que la integridad de cualquiera de los dos sentidos (visión u olfato) durante amamantamientos controlados permitían a la vaca reconocer a su propio ternero. En estas condiciones, las vacas mantenían su habilidad de continuar con la supresión de la liberación de LH asociada al amamantamiento. Sin embargo, cuando se impedía la percepción por ambos sentidos (vista y olfato) durante el amamantamiento, la vaca no reconocía a su ternero como propio durante los episodios de amamantamiento y incrementaba la secreción de LH (frecuencia de pulsos y concentración) iniciando un patrón de secreción similar al que muestran las vacas destetadas.

Los trabajos presentados resaltan la importancia del vínculo maternal entre vaca y ternero en el mantenimiento del anestro posparto inducido por el amamantamiento e indican la intervención del sistema nervioso central en el mismo. Asimismo se destaca la importancia de la visión y el olfato para el reconocimiento del ternero, poniendo en marcha los mecanismos que mantienen la inhibición de la secreción de LH y por ende el estado anovulatorio de la vaca de cría en posparto. En la figura 1, se presenta en forma gráfica la interrelación entre los distintos factores que se describieron en los párrafos precedentes.]

Figura 1. Modelo describiendo el rol del neonato, comportamiento maternal, amamantamiento y interacciones vaca-ternero en la regulación neuroendócrina del generador de pulsos hipotalámico durante el período posparto de la vaca de cría. El diagrama muestra la formación del vínculo maternal con el neonato como resultado de distintas señales fisiológicas y hormonales asociadas el período tardío de la gestación, parto y el neonato mismo. Luego el amamantamiento de la vaca de su propio ternero resulta en un incremento de los tonos opiode y adrenérgico, aumento de la sensibilidad a la retroalimentación negativa con estradiol, supresión del eje hipotálamo-hipofisario y mantenimiento del estado anovulatorio. Por el contrario, el regreso a la ciclicidad ovárica normal ocurre cuando las claves exteroceptivas necesarias asociadas con el amamantamiento y la interacción vaca-ternero están ausentes (destete, amamantamiento forzado por ternero ajeno) o no son más efectivas (escape fisiológico natural). Esto refleja la desinhibición del eje hipotálamo-hipofisario, el reinicio de actividad eléctrica multifocal (MUA), y de pulsos de GnRH y LH. A pesar de que no han sido medidos en la vaca, las actividades de los MUA y GnRH son asumidas de acuerdo a lo verificado en el mono rhesus (Knobil, 1981) y oveja (Wise, 1990) (Reproducido de Williams y Griffith, 1995).



Bibliografía

Arije, G.E. Wiltbank, J.N. y Hopwood, M.L. 1974. Hormone levels in pre-and post-parturient beef cows. J. Anim. Sci. 39:338-351.

- Cermak, D.L., Braden, T., Manns, J., Niswender, G.D. y Nett, T.M. 1983. Contents of hypothalamic GnRH, pituitary FSH and LH and pituitary receptors for GnRH and estradiol in postpartum suckled beef cows. *J. Anim. Sci.* 57 (Suppl. 1):322 Abstr.
- Clarke, I.J. y Cummings, J.T. 1982. The temporal relationship between gonadotropin releasing hormone and luteinizing hormone and luteinizing hormone secretion in ovariectomized ewe, *Endocrinology* 111:1737-1744.
- Comline, R.S., Hall, L.W., Lavelle, B.B., Nathanielsz, R. Y Silver, M. 1974. Parturition in the cow: evidence changes in animals with chronically implanted catheters in foetal and maternal circulation. *J. Endocrinol.* 63:451-463.
- Connor, H.C., Houghton, P.L., Lemenager, R.P., Malven, P.V., Parfet, J.R. y Moss, G.E. 1990. Effect of dietary energy, body condition and calf removal on pituitary gonadotropins, gonadotropin-releasing hormone (GnRH) and hypothalamic opioids in beef cows. *Dom. Anim. Endocrinol.* 7:403-411.
- Cutshaw, J.L., Hunter, J.F. y Williams, G.L. (1991). Effect of transcutaneous thermal and electrical stimulation of the teat on pituitary luteinizing hormone, prolactin and oxytocin secretion in ovariectomized, oestradiol-treated beef cows following acute weaning. *Theriogenology* 37:915-934.
- Dziuk, P.J. y Bellows, R. A. (1983) Management of reproduction of beef cattle, sheep and pigs. *J. Anim. Sci.* (Suppl. 2):355-379.
- Edqvist, L.E., Ekman, L. Gustafsson, B. And Johansson, E.D. 1973. Peripheral plasma levels of oestrogens and progesterone during late bovine pregnancy. *Acta Endocrinol.* 72:81-88.
- Ellicot, A. R., D. Gimenez, D. M. Henricks and T. E. Kiser. 1979. Influence of suckling on cortisol levels in beef heifers. *J. Anim. Sci.* 49 (Suppl. 1): 295.
- Goodman, R.L. y Karsch, E.J. 1980. Pulsatile secretion of luteinizing hormone: differential suppression by ovarian steroids. *Endocrinology* 107:1286-1291.
- Gordon, K., M.B. Renfree, R.E. Short and I.J. Clarke. 1987. Hypothalamo-pituitary portal blood concentrations of β -endorphin during suckling in the ewe. *J. Reprod. Fert.* 79:397-406.
- Gregg, D.W., G.E. Moos, R.E. Hudgens, and P.V. Malven. 1986. Endogenous opioid modulation of luteinizing hormone and prolactin secretion in postpartum ewes and cows. *J. Anim. Sci.* 63:838-846.
- Griffith, M.K. y Williams, G.L. (1996) Roles of maternal vision and olfaction in suckling-mediated inhibition of luteinizing hormone secretion, expression of maternal selectivity, and lactational performance in beef cows. *Biology of Reproduction* 54:761-768.
- Guibault, L.A., Thatcher, W.W. y Wilcox, C. J. 1985. Periparturient endocrine changes of conceptus and maternal units in Holstein hifers bearing genetically different conceptuses. *J. Anim. Sci.* 61:1505-1517.
- Guthrie, M.J. Naivar, K.A., Velez, J.S., Neuendorff, D.A. y Randel, R.D. 1990. Plasma concentrations of 13,14-dihydro-15-keto prostaglandin F₂ during the first 27 days after calving in first-calf and mature cows. *J. Anim. Sci.* 68 (Suppl. 1):422 Abstr.
- Houghton, P.L., Lemenager, R.P., Horstman, L.A., Hendrix, K.S. y Moss, G.E. (1990). Effects of body composition, pre- and postpartum energy level and early weaning on reproductive performance of beef cows and preweaning calf gain. *J. Anim. Sci.* 68:1438-1448.

- Hughes, J., T.W. Smith, H.W. Kosterlitz, L.S. Forthergill, B.A. Morgan and H.R. Morris. 1975. Identification of two related pentapeptides from the brain with potent opiate agonist activity. *Nature* 258:577-579.
- Humphrey, W.D., Kaltenbach, C.C., Dunn, T.G., Koritnik, D.R. y Niswender, G.D. 1983. Characterization of hormonal patterns in the beef cow during postpartum anestrus. *J. Anim. Sci.* 56: 445-456.
- Kindahl, H., Edqvist, L.E., Larsson, K. y Mlamqvist, A. 1982. Influence of prostaglandins on ovarian function postpartum. In: H. Karg and E. Schallenberger Eds.) *Factors influencing fertility in the postpartum cow* (Current topics in Veterinary Medicine and Animal Science) Vol. 20. P.173-198. Martinus Nijhoff, The Hague, The Netherlands.
- Lamming, G.E., Walters, D.C. y Peters, A.R. (1981). Endocrine patterns of the postpartum cow. *J. Reprod. Fert. (Suppl. 30):155-169.*
- Lamming, L.E. (1978). Reproduction during lactation. En: D.B. Crighton, N.B. Haynes, G.R. Foxcroft, G.E. Lamming. (Ed.) *Control of Ovulation*, Butterworth, London, 345 p.
- Lindell, J.O., Kindahl, H., Jansson, L. Y Edqvist, L.E. 1982. Postpartum release of prostaglandin F2? an uterine involution in the cow. *Theriogenology* 17:237-245.
- Makarechian, M.P. y Arthur, F. (1990). Effects of body condition and temporary calf removal on reproductive performance of range cows. *Theriogenology* 34:435-442.
- Malven, P.V. 1984. Pathophysiology of the puerperium: definition of the problem. *Proc. 10th Int. Congr. Anim. Reprod. An A.I. VollV (III)* p. 1-15 Urbana- Champaign, IL.
- Malven, P.V. 1986. Inhibition of pituitary LH release resulting from endogenous opioid peptides. *Dom. Anim. Endocrinol.* 3:135-142.
- McNeilly, A.S. (1988). Suckling and the control of gonadotropin secretion. En: E. Knobil, J.D. Neill (Ed.) *The Physiology of Reproduction*. Raven Press, New York, 2414 p.
- Mc Vey, W.R. Jr y Williams, G.L. (1991). Mechanical masking of neurosensory pathways at the calf-teat interface: endocrine, reproductive and lactational features of the suckled anestrous cow. *Theriogenology* 35: 931-941.
- Moberg, G.P. 1991. How behavioral stress disrupts the endocrine control of reproduction in domestic animals. *J. Dairy Sci.* 74:304317.
- Murphy, M.G. Boland, M.P. y Roche, J.F. 1990. Pattern of follicular growth and resumption of ovarian activity in post-partum beef cows. *J. Reprod. Fert.* 90:533-542.
- Nalbandov, A. y Casida, L.E. 1940. Gonadotropic action of pituitaries from pregnant cows. *Endocrinology* 27:559-564.
- Nett, T.M. 1987. Function of the hypothalamic-hypophyseal axis during the postpartum period in ewes and cows. *J. Reprod. Fert. (Suppl. 34)* 201-220.
- Nett, T.M., Cermak, D., Braden, T., Manns, J. y Niswender, G.D. 1988. Pituitary receptors for GnRH and estradiol and pituitary content of gonadotropins in beef cows. II. Changes during the postpartum period. *Dom. Anim. Endocrinol.* 5: 81-89.

- Pace, M.M. y Sullivan, J.J. (1980). Effect of Synchro-Mate-B treatment (SMB) and calf separation on beef cattle estrus and pregnancy rates. *J. Anim. Sci.* 51 (Suppl. 1):312.
- Peck, D.D., Thompson, F.N., Jernigan, A. y Kiser, T. 1988. Effect of morphine on serum gonadotropin concentrations in postpartum beef cows. *J. Anim. Sci.* 66:2930-2938.
- Peters, A.R. 1989. Effecto of prostaglandin F2? on hormone concentrations in dairy cows after parturition. *Vet. Rec.* 124-127.
- Randel, R.D. (1990). Nutrition and postpartum rebreeding in cattle. *J. Anim. Sci.* 68:853-862.
- Randel, R.D. (1981). Effect of once-daily suckling on postpartum interval and cow-calf performance of first-calf Brahman X Hereford heifers. *J. Anim. Sci.* 53:755-757.
- Schallenberger, E. y Walters, D.L. 1985. Endocrine mechanisms contributing to postpartum anoestrus in dairy and beef cattle. In: F. Ellenberger and F. Elsasser (Eds.). *Endocrine Causes of Seasonal and Lactational Anestrus in Farm Animals*. pp. 206-214 Martinus Hijhoff, Dordrecht, The Netherlands.
- Short, R.E., Bellows, R.A., Staigmiller, R.B., Berardinelli, J.G. y Custer, E.E. (1990). Physiological mechanisms controlling anestrus and infertility in postpartum beef cattle. *J. Anim. Sci.* 68:799-816.
- Short, R.E., Bellows, R.A., Moody, E.L. y Howland, B.E. (1972). Effects of suckling and mastectomy on bovine postpartum reproduction. *J. Anim. Sci.* 34:70-76.
- Silveira, P.A., Spoon, R.A., Ryan, D.P. y Williams, G.L. (1993). Maternal behaviour as a requisite link in suckling-mediated anovulation in cows. *Biology of Reproduction* 49:1338-1346.
- Steffan, J., Chaffaux, S. y Bost, F. 1990. Roles des prostaglandines au cours du post-partum chez la vache. Perspectives therapeutiques. *Rec. Med. Vet.* 166:13-18.
- Stevenson, J.S., Knoppel, E.L., Minton, J.E., Salfen, B.E. y Garverick, H.A. (1994). Estrus, ovulation, luteinizing hormone and suckling-induced hormones in mastectomized cows with and without unrestricted presence of the calf. *Journal of Animal Science* 72:690-699.
- Tervit, H.R., Smith, H.F. y Kaltenbach, C.C. (1977). Postpartum anestrus in beef cattle: a review. *Proc. N. Zeal. Soc. Anim. Prod.* 37:109-121.
- Tolleson D,R. Y Randel, R.D. 1988. Effects of alfaprostol and uterine manipulation on postpartum interval and pregnancy rate to embryo transfer in Brahman influenced beef cows. *Theriogenology* 29:555-560.
- Velez, 1991. Endogenous release of prostaglandin F2? during postaprtum period and its relationship with resumption of ovarian activity in mature Brahman cows. M.S. Thesis. Texas A&M Univ., College Station, TX.
- Viker, S.D., Mc Guire W.J., Wright, J.M., Beeman, K.B. y Kiracofe, G.H. (1989). Cow-calf association delays postpartum ovulation in mastectomized cows. *Theriogenology* 32:467-474.
- Villeneuve, P., Dufour, J.J. y Guibault, L.A. 1988. Influence of infusion of prostaglandin F2? and weaning on sur¿face ans hitologic populations of ovarian follicles in early postpartum beef cows. *J. anim. Sci.* 66:3174-3184.
- Walters, D.L., Short, R.E., Convey, E.M., Staigmiller, R.B., Dunn, T.G. y Kaltenbach, C.C. 1982. Pituitary and ovarian function in pospartum beef cows. II. Endocrine changes prior to ovulation in suckled and unsuckled post-partum cows compared in cycling cows. *Biol Reprod.* 26:647-653.

- Wann, R.A y Randel, R.D. 1990. Effect of uterine manipulation 35 days after parturition on plasma concentration of 13,14-dihydro-15-keto-prostaglandin F2?. J. Anim. Sci. 68:1389-1398.
- Webb, R., Lamming, G.E., Haynes, N.B., Hafs, H.D. y Manns, J. 1977. Response of cyclic and postpartum suckled cows to injections of synthetic LH-RH. J. Reprod. Fert. 50:203-210.
- Wettemann, R.P., Turman, E.J., Wyatt, R.D. y Totusek, R. (1978). Influence of suckling intensity on reproductive performance of range cows. J. Anim. Sci. 47:342-350.
- Whisnant, C.S., T.E. Kiser, F.N. Thompson and C.R. Barb. 1986a. Naloxone infusion increases pulsatile luteinizing hormone release in postpartum beef cows. Dom. Anim. Endocrinol. 3:49-54.
- Whisnant, C.S., T.E. Kiser, F.N. Thompson and C.R. Barb. 1986b. Influence of calf removal on serum luteinizing hormone response to naloxone in the postpartum beef cow. J. Anim. Sci. 63:561-569.
- Williams, G.L. (1990). Suckling as a regulator of postpartum rebreeding in cattle: a review. J. Anim. Sci. 68:831-852.
- Williams, G.L., Mc Vey, W.R. Jr, y Hunter, J.F. (1993). Mammary somatosensory pathways are not required for suckling-mediated inhibition of luteinizing hormone secretion and ovulation in cows. Biology of Reproduction in cows.
- Williams, G.L. y Griffith, M.K. (1995). Sensory and behavioural control of gonadotrophin secretion during suckling-mediated anovulation in cows. Journal of Reproduction and Fertility Supplement 49:463-475.
- Williams, G.L., Gazal, O.S., Guzman Vega, G.A y Stanko, R.L. (1996). Mechanisms regulating suckling-mediated anovulation in the cow. Anim. Reprod. Sci. 42: 289-297.
- Zawadosky, M.M., Eskin, I.A. y Ovsjannikov, G.F. 1935. The regulation of the sexual cycle in cows. Trudy-Din.Razv 9:75-81.

FUENTE

<http://inta.gob.ar/documentos/mecanismos-fisiologicos-del-anestro-posparto-en-la-vaca-de-cria>