

SECREÇÃO DE ESTERÓIDES OVARIANOS, EM OVELHAS MISTIÇAS DE RAÇAS EXPLORADAS PARA CORTE, EM DISTINTOS MOMENTOS REPRODUTIVOS, NO ESTADO DE SÃO PAULO¹

MARIA INÊS LENZ SOUZA,² LUIS FERNANDO URIBE-VELÁSQUEZ,³ EUNICE OBA,⁴
OCILON GOMES DE SÁ FILHO⁵ E ALCIDES DE AMORIM RAMOS⁵

-
1. Trabalho suportado financeiramente por FAPESP, São Paulo, SP
2. Departamento de Morfofisiologia, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal do Mato Grosso do Sul.
E-mail: mariaines@nin.ufms.br (autor correspondente)
3. Departamento de Salud Animal, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad de Caldas, Manizales, Caldas, Colombia
4 Departamento de Produção e Exploração Animal, FMVZ/UNESP, Botucatu, SP, Brasil
5. Departamento de Reprodução Animal e Radiologia Veterinária, FMVZ/UNESP, Botucatu, SP, Brasil.

RESUMO

Para definir existência ou não, na latitude 22°53'S e longitude 46°29'W, de estacionalidade reprodutiva sobre a esteroidogênese ovariana, avaliaram-se as concentrações plasmáticas de estradiol (E₂) e progesterona (P₄), no ciclo estral, nas estações consideradas reprodutiva e não-reprodutiva. Ovelhas adultas tiveram o estro induzido e/ou sincronizado, com dispositivo de progesterona intravaginal (CIDR®/13 dias) e injeção de 500 UI de eCG (IM), no momento da retirada do dispositivo, em dois momentos do ano: Experimento 1 – estação não-reprodutiva, setembro e outubro; Experimento 3 – estação reprodutiva, fevereiro e março, mais um estro natural; Experimento 2 – estação reprodutiva, janeiro. Em todos os experimentos colheu-se sangue, por venopunção jugular, diariamente, pela manhã, em todo ciclo estral, para determinação dos esteróides ovarianos. Os níveis médios de E₂ (20,05 ± 11,12 pg/

mL) e de P₄ (3,58 ± 2,38 ng/mL) evidenciaram diferenças significativas entre dias do ciclo estral (p<0,0001), experimentos (p<0,0001) e animais (p<0,0001). As concentrações plasmáticas de E₂ apresentaram-se mais elevadas no estro sincronizado durante a estação não-reprodutiva, em relação aos valores do estro sincronizado na estação reprodutiva e do estro natural, demonstrando crescimento e desenvolvimento foliculares contínuos, compatíveis com ovulação, durante o ciclo reprodutivo, nos diferentes momentos do ano. Já os níveis plasmáticos de P₄ foram maiores na estação reprodutiva, seguidos daqueles da estação não-reprodutiva e menores no estro natural. Os resultados indicam função esteroidogênica normal, folicular e lútea, ao longo do ano, sem influência estacional, nesta latitude, comprovando a ausência de uma estação de anestro e permitindo o manejo reprodutivo das fêmeas no ano todo.

PALAVRAS-CHAVES: Estacionalidade reprodutiva, estradiol, ovinos, progesterona.

ABSTRACT

OVARIAN STEROIDS SECRETION, IN BEEF CROSSBREED EWES, AT DISTINCT MOMENTS OF YEAR, IN SÃO PAULO STATE

To define possible seasonality reproductive in ovarian steroidogenesis at latitude 22°53'S and longitude 46°29'W, evaluated oestradiol (E₂) and progesterone (P₄) plasma concentrations, during the estrus cycle, at seasons considerate reproductive and non breeding, adult ewes were induced and/or synchronized with progesterone intra-vaginal dispenser

(CIDR®/13 days) and 500 IU of eCG (IM) injected upon device removal, at two periods throughout the year (experiment 1 – non breeding season, September and October; experiment 3 – breeding season, February and March), and natural estrus (experiment 2 – breeding season, January). In all experiments, blood samples were collected daily, in the

morning, via jugular vein puncture during the estrous cycle to determine ovarian steroids plasma concentrations. The mean E_2 (20.05 ± 11.12 pg/mL) and P_4 (3.58 ± 2.38 ng/mL) concentrations evidenced differences between days of estrous cycle ($p < 0.0001$), experiments ($p < 0.0001$) and animals ($p < 0.0001$). The mean oestradiol plasma levels have higher concentrations during synchronized estrus on September and October (non breeding season) than at the breeding season (February and March) or during the natural estrus period (January). These patterns of hormone concentrations revealed

that follicular growth and development remained constant, compatible with ovulation, throughout reproductive cycle on different periods during either the synchronized or natural estrus. The mean progesterone plasma concentrations were higher during synchronized estrus at the breeding season, followed by the non breeding season, and lower during natural estrus period. In conclusion, normal steroidogenic function, follicular and luteal, was observed throughout the year, which revealed an absence of seasonal influence within the related latitude, without anestrus season.

KEY WORDS: Oestradiol, progesterone, reproductive seasonality, sheep.

INTRODUÇÃO

O ciclo estral é uma dinâmica endócrina contínua, em que os hormônios esteróides ovarianos têm uma profunda influência sobre a síntese e liberação das gonadotrofinas, FSH e LH, seja por modificação na secreção de GnRH do hipotálamo ou por efeitos diretos sobre os gonadotrofos na hipófise anterior (WILEY et al., 1997; SOUZA et al., 1998; EVANS et al., 2001; RUBIANES et al., 2005; DRUMMOND, 2006), na dependência de condições fotoperiódicas favoráveis. Os estrógenos regulam, diretamente, a foliculogênese, a ovulação, a formação do corpo lúteo, a expressão dos receptores para gonadotrofinas nas células da granulosa, a apoptose destas e a produção de esteróides pelas células da teca, da granulosa e lúteas (JANSEN et al., 2001; ROSENFELD et al., 2001). Duas elevações maiores no E_2 circulante foram observadas por HAUGHER et al. (1977), durante o ciclo estral na fêmea ovina. A maior delas ocorreu no início da fase lútea, isto é, do quarto ao sexto dia após o pico de LH, enquanto a outra durante o segundo ou terceiro dia antes do pico pré-ovulatório de LH. Já durante a fase lútea, o E_2 permaneceu em nível basal, sem alterações consistentes. As ovelhas avaliadas por ZIEBA et al. (2000) apresentaram concentrações plasmáticas de E_2 mais altas durante a fase lútea final, em função dos altos níveis de FSH, do que nas anteriores. Isso foi relacionado, por esses autores, com a dinâmica de crescimento folicular em ondas, estimulada pelo FSH para o crescimento e a maturação foliculares. A produção de E_2 , em

ovelhas da raça Finn avaliadas por BARTLEWSKI et al. (2000), foi marcadamente suprimida durante o anestro, com as concentrações periféricas permanecendo baixas. Por outro lado, a habilidade dos folículos ovarianos para sintetizar E_2 não diferiu entre estação reprodutiva e a de anestro, como verificado pelos níveis de atividade da enzima aromatase nas células da granulosa e as concentrações de esteróides no fluido folicular (McNATTY et al. (1984).

A P_4 é o maior controlador da secreção tônica de LH no ciclo estral da ovelha, com sua ação mais amplamente exercida em união com outros esteróides ovarianos, como E_2 (HAUGHER et al., 1977; URIBE-VELÁSQUEZ et al., 2002), inibindo, fortemente, o eixo reprodutivo neuroendócrino (SKINNER et al., 2000). O estro não ocorre, até os níveis de P_4 declinarem a cerca de 1 ng/mL de plasma (STABENFELDT et al., 1969; JOHNSON et al., 1996). Durante o ciclo estral, o corpo lúteo ovino exibe modificações dinâmicas na sua composição celular, estrutura e função, e corpos lúteos colhidos do mesmo animal, por ZIEBA et al. (2000), apresentaram diferenças nos níveis de P_4 e E_2 , demonstrando a existência de heterogeneidade individual e intraovariana entre estas estruturas, ao longo do ciclo estral natural. No anestro, as concentrações séricas de P_4 são baixas, com aumentos esporádicos, acima dos níveis basais, podendo ser observados (BARTLEWSKI et al., 2000). A concentração de P_4 circulante ao longo do ciclo estral na ovelha foi mais baixa no dia dois, com um pequeno aumento entre o quinto e o nono dias, seguido por um incremento abrupto

entre o décimo e o décimo sexto dia, caindo, também abruptamente, no décimo sétimo dia, seguido pelo estro (STABENFELDT et al., 1969). Em cabras, o sangue colhido no dia do estro (dia 0) e nos dias três, seis, nono, 12°, 15°, 18° e 21° do ciclo estral, por URIBE et al. (1996), apresentou valores de P_4 sérica mais baixos ao estro, aumentando do terceiro ao décimo segundo dia, quando ocorreu o pico, diminuindo em seguida, até o 21° dia.

O objetivo deste trabalho foi determinar o perfil endócrino em fêmeas ovinas mantidas na latitude 22°53'S, durante momentos reprodutivos no ano, considerados como de maior e de menor ciclicidade, quanto aos níveis plasmáticos dos esteróides ovarianos E_2 e P_4 , visando definir a existência ou não de estacionalidade na secreção desses hormônios.

MATERIAL E MÉTODOS

Durante dois anos, ovelhas cruzas de Suffolk e Ile de France foram utilizadas nos meses de maior (março a abril) e de menor (setembro e outubro) atividade reprodutiva, para a latitude de 22°53'S e longitude 46°29'W, na região de Botucatu, SP, Brasil. Independente do experimento, os animais foram mantidos sob confinamento, em baias, com três fêmeas cada uma, e recebiam 1,50 kg/cabeça/dia de uma mistura concentrada contendo 20,00% de proteína bruta e 5,05% de fibra bruta; 2,00 kg/cabeça/dia de feno de "Coast cross" (*Cynodon dactylon* (L.) Pers. Cv), e mistura mineral e água *ad libitum*.

No Experimento I, submeteram-se treze ovelhas, nos meses de setembro e outubro, estação não-reprodutiva, à indução do estro com progesterona intravaginal através do Controlled Internal Drug Release dispenser (CIDR)¹, por treze dias e aplicação intramuscular de 500 UI de gonadotrofina coriônica eqüina² (eCG) Novormon 5000, Syntex S.A., Buenos Aires, Argentina), no momento da retirada dos dispositivos. O acompanhamento das fêmeas para a ocorrência de estros foi feito, a partir da remoção do CIDR®, com o auxílio de rufiões, diariamente, levados às baias, duas vezes

ao dia, pela manhã e à tarde, a fim de registrar o dia do estro para cada ovelha que porventura respondesse ao tratamento hormonal. A partir deste dia (dia 0), fizeram-se colheitas diárias de sangue, por venopunção jugular, em tubos com vácuo, contendo anticoagulante,³ para quantificar-se E_2 e P_4 . As colheitas eram feitas pela manhã, antes da primeira alimentação, desde o dia do estro até o dia anterior ao próximo. Uma vez colhido, o sangue foi centrifugado, sendo o plasma separado em três alíquotas, em *eppendorf*, para armazenagem em *freezer* a -20 °C até o momento das dosagens hormonais, por radioimunoensaio (RIA).

No Experimento 2, realizado a partir do mês de janeiro, na estação reprodutiva, usaram-se quinze ovelhas, durante um ciclo estral natural. Duas vezes ao dia, manhã e tarde, rufiões eram passados nas baias, visando à identificação de fêmeas que estivessem em estro (dia 0). A partir de então, colheram-se amostras de sangue, seguindo-se os procedimentos descritos para o Experimento I.

No Experimento 3, as quinze ovelhas do Experimento 2, imediatamente após o seu término, ainda na estação reprodutiva (meses de fevereiro e março), foram submetidas à sincronização do estro mediante o uso de progesterona intravaginal e eCG intramuscular, e o ciclo estral endocrinologicamente avaliado, de forma idêntica à descrita para o Experimento 1.

Todas as amostras foram quantificadas em seus níveis plasmáticos de E_2 e P_4 , através de procedimentos de radioimunoensaio, utilizando-se *kits* comerciais,⁴ no Laboratório de Endocrinologia do Departamento de Reprodução Animal e Radiologia Veterinária, FMVZ, UNESP.

Os dados foram submetidos às análises estatísticas com ajuste para estações (reprodutiva e não-reprodutiva) e regressão dos momentos do ciclo estral, visando definir os perfis das características estudadas e os momentos de definição

1. AHI Plastic Moulding Company, Hamilton, NZ.

2. Novormon 5000, Syntex S.A., Buenos Aires, Argentina.

3. Vacutainer Systems®, Becton Dickinson Vacutainer Systems Europe, BP 37-38241 MEYLAN Cedex – France.

4. E_2 - 3rd Generation Estradiol RIA DSL-39100, Diagnostic Systems Laboratories, Corporate Headquarters, 445 Medical Center Blvd. Webster, Texas, 77598-4217 e P_4 - Coat-A-Count Progesterone, solid phase, Diagnostic Products Corporation, 5700 West 96th Street, Los Angeles, CA 90045-5597, USA.

dos eventos fisiológicos a elas ligados, conforme o seguinte modelo estatístico:

$$Y_{ij} = \mu + E_i + b_1M + b_2M^2 + \Sigma_{ij},$$

em que: Y_{ij} = característica estudada para o $j^{\text{ésimo}}$ momento da $i^{\text{ésima}}$ estação; μ = média experimental; E_i = efeito da $i^{\text{ésima}}$ estação para $i = 1$ (estação não reprodutiva) e $i = 2$ (estação reprodutiva); b_1 , b_2 = coeficiente de regressão linear e quadrática dos momentos sobre as características; Σ_{ij} = erro experimental. Para as diferenças entre as médias nas estações estudadas aplicou-se o teste de Tukey a 5% de probabilidade, assim como para as diferenças entre os momentos (SAS, 1996).

RESULTADOS

O E_2 apresentou uma média \pm dp de $20,05 \pm 11,12$ pg/mL, com diferenças significativas ($p < 0,0001$) entre os dias do ciclo estral, entre os experimentos e entre os animais. Na comparação dos níveis de E_2 entre os experimentos (Figura 1), os três diferiram entre si, com médias maiores no estro induzido durante a estação não-reprodutiva ($37,94$ pg/mL), em relação ao estro sincronizado na estação reprodutiva ($25,36$ pg/mL) e ao cio natural, que teve a média mais baixa ($10,32$ pg/mL).

Na Figura 2 observa-se que as concentrações de E_2 são elevadas no dia do estro ($33,92$ pg/mL), caíram no dia primeiro ($21,16$ pg/mL), voltando a aumentar até o quarto dia ($35,04$ pg/mL), reduzindo-se a seguir e mantendo-se constantes até o dia 14. No dia 15 apresentaram uma queda brusca aos níveis basais ($17,17$ pg/mL), permanecendo assim no 16º dia ($16,88$ pg/mL), recomeçando a incrementar, ligeiramente, no 17º dia.

Com relação à P_4 , com média \pm dp de $3,58 \pm 2,38$ ng/mL, também houve uma ampla variação ao longo do ciclo estral. As concentrações modificaram-se, significativamente ($p < 0,0001$), entre os dias do ciclo estral, entre os experimentos e entre os animais. Entre os três experimentos (Figura 1), a P_4 apresentou variação, com valor mais elevado ao estro sincronizado na estação reprodutiva ($5,62$ ng/mL), seguido dos níveis estro induzido na estação não-reprodutiva ($3,62$ ng/mL) e do cio natural ($2,61$ ng/mL).

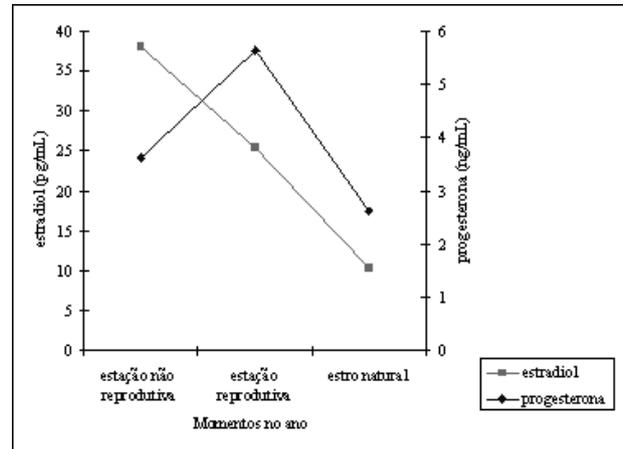


FIGURA 1. Concentrações plasmáticas médias de estradiol (pg/mL) e de progesterona, em ovelhas mestiças de raças exploradas para corte, em três momentos distintos: estro induzido (estação não-reprodutiva), ciclo estral natural e ciclo estral seguido à sincronização do estro (estação reprodutiva).

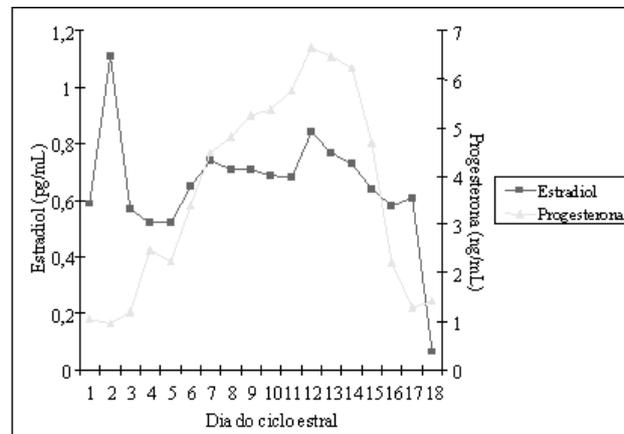


FIGURA 2. Concentrações plasmáticas médias de estradiol e de progesterona, em ovelhas mestiças de raças exploradas para corte, ao longo do ciclo estral.

DISCUSSÃO

Está bem estabelecido que o crescimento e o desenvolvimento folicular são contínuos e seqüenciais durante a vida reprodutiva na ovelha, o que pode ser percebido em todos os animais estudados, através de seus perfis hormonais, nos diferentes momentos do ano, seja com estro sincronizado ou natural (Figura 1). Evidenciou-se que os folículos continuaram a crescer, sintetizar e secretar E_2 até a atresia ou a ovulação, com formação de

corpo lúteo e a conseqüente síntese e secreção de P_4 , conforme já descrito (McNATTY et al., 1984; SOUZA et al., 1998; JANSEN et al., 2001; URIBE-VELÁSQUEZ et al., 2002; RUBIANES et al., 2005).

As maiores médias de E_2 durante a estação não-reprodutiva contrariam os achados de BARTLEWSKI et al. (2000), que descreveram forte supressão da síntese e secreção de E_2 durante o anestro em ovelhas da raça Finn. Por outro lado, estão em consonância com aqueles descritos por McNATTY et al. (1984), ao registrarem que a habilidade dos folículos ovarianos para sintetizar e secretar E_2 é similar na estação reprodutiva em comparação à de anestro.

Os perfis de secreção de E_2 , mostrados nas Figuras 1 e 2, evidenciam que, inicialmente, junto ao(s) folículo(s) ovulatório(s), ocorreu o crescimento de um número maior de folículos que manteve os níveis de E_2 mais elevados por um período mais longo de tempo, do dia zero ao quarto. No decorrer do ciclo, os folículos que cresceram e entraram em atresia, durante as duas ou três ondas seguintes, não promoveram picos na secreção do E_2 , fato este somente identificado na última fase do ciclo, quando o próximo folículo ovulatório estava em crescimento e o corpo lúteo em regressão, levando à ausência de *feedback* negativo da P_4 . Esse achado corrobora com os descritos por EVANS et al. (2001) e RUBIANES et al. (2005). De forma distinta à curva de secreção aqui apresentada pelo E_2 , duas elevações no E_2 circulante foram observadas por HAUGHER et al. (1977), durante o ciclo estral ovino, sendo a maior delas no início da fase lútea e a outra, entre o segundo e o terceiro dia que antecedeu ao pico pré-ovulatório de LH. Durante a fase lútea, o estradiol manteve-se baixo, sem alterações consistentes, exceto uma ligeira elevação entre os dias nove e onze após o pico de LH. ZIEBA et al. (2000) apresentaram concentrações plasmáticas de E_2 mais altas durante o final da fase lútea em relação aos demais períodos do ciclo estral na ovelha, o que está em desacordo com os registros feitos neste trabalho. Ainda, durante a fase lútea, uma quantidade elevada de E_2 foi liberada quando alta concentração de FSH estava presente, o que, em geral, os autores

relacionam à dinâmica de crescimento folicular em ondas, condição esta estimulada pelo FSH, com o que também concordam BARTLEWSKI et al. (2000), URIBE-VELÁSQUEZ et al. (2002) e RUBIANES et al. (2005). Ressalte-se que, neste trabalho, isto não foi observado em nenhum dos três momentos.

Com relação à P_4 , as concentrações plasmáticas foram mais elevadas no estro sincronizado na estação reprodutiva. Entende-se que os níveis mais baixos verificados no estro natural são compatíveis com o fato de não haver influência de progesterona exógena, como é o caso durante a indução e a sincronização do estro.

Os dias dentro dos experimentos que mais apresentaram variações nas concentrações de P_4 ($p < 0,05$) foram: zero (estro), um, dois e dezesseis. Considerando-se os níveis médios ao longo do ciclo estral, observam-se aumentos progressivos desde o dia três, até atingir o máximo entre os dias 11° (6,64 ng/mL) e 12° (6,47 ng/mL; Figura 2). Estes valores estão em concordância com aqueles descritos por BARTLEWSKI et al. (2000), SKINNER et al. (2000) e RUBIANES et al. (2005), os quais concluíram que a dinâmica das modificações endócrinas que ocorrem durante a fase lútea do ciclo estral envolve o aumento da secreção de P_4 , progressivamente, desde a ovulação até a metade do ciclo. Houve, ainda, períodos de queda continuada, próximo à luteólise, entre o décimo sexto (1,29 ng/mL) e o décimo sétimo dias (1,43 ng/mL), e nos dias zero (1,06 ng/mL) e um (0,96 ng/mL), coincidindo com o momento dia do estro, em que a concentração de E_2 estava mais elevada. Estes momentos distintos de síntese e secreção de P_4 foram estabelecidos, há algumas décadas, por STABENFELDT et al. (1969), que dividiram o ciclo estral ovino de dezessete dias em vários períodos. Os achados deste trabalho corroboram com os destes autores, nas fases folicular e lútea. O primeiro período corresponde ao crescimento e formação do corpo lúteo, com pequena atividade secretória, do dia dois ao quinto; um segundo, entre os dias seis e nove, com aumentada capacidade de síntese e de P_4 ; o terceiro, entre os dias 10 e 16, quando a síntese e secreção é máxima, e o quarto período, no dia 17, de regressão do corpo lúteo,

com síntese e secreção em queda. No presente experimento encontrou-se um aumento progressivo da P_4 pelo corpo lúteo até os dias 11 e 12 e, posteriormente, uma queda, também continuada, até aos níveis basais pré-ovulatórios (<1 ng/mL; STABENFELDT et al., 1969; JOHNSON et al., 1996; WILEY et al., 1997).

A concentração de P_4 circulante, ao longo do ciclo estral, apresenta similaridade, no perfil de sua curva (Figura 2), aos resultados de STABENFELDT et al. (1969), em ovelhas, e por URIBE et al. (1996), em cabras, ainda que não exista uma coincidência quanto aos dias. SOUZA et al. (1998) afirmam que a dinâmica das modificações endócrinas que ocorrem durante a fase lútea do ciclo estral envolve o aumento da secreção de P_4 , progressivamente, desde a ovulação até a metade do ciclo, e a redução na frequência de pulsos de LH, para valores incompatíveis com a ovulação. Os resultados deste trabalho evidenciam que, independentemente do período do ano, as fêmeas apresentaram ovulação com formação de corpo lúteo ativo, assegurando a evidenciada pela esteroidogênese ovariana, necessária à manutenção da ciclicidade reprodutiva.

CONCLUSÕES

Os níveis plasmáticos dos esteróides ovarianos E_2 e P_4 , em ovelhas mestiças de raças exploradas para corte, apresentaram-se compatíveis com atividade esteroidogênica ovariana, em todos os momentos estudados, demonstrando não haver, na latitude estudada, influência estacional sobre esta função reprodutiva das fêmeas.

REFERÊNCIAS

- BARTLEWSKI, P.M.; VANDERPOL, J.; BEARD, A.P.; COOK, S.J.; RAWLINGS, N.C. Ovarian antral follicular dynamics and their associations with peripheral concentrations of gonadotropins and ovarian steroids in anoestrous Finnish Landrace ewes. **Animal Reproduction Science**, New York, v. 58, n. 3-4, p. 273-281, 2000.
- DRUMMOND, A.E. The role of steroids in follicular growth. **Reproductive Biology and Endocrinology**, Corvallis, v. 4, p. 1-11, 2006.
- EVANS, A.O.C.; DUFFY, P.; QUINN, K.M.; KNIGHT, P.G.; BOLAND, M.P. Follicular waves are associated with transient fluctuations in FSH but not oestradiol or inhibin-A concentrations in anoestrous ewes. **Animal Science**, Neston, v. 72, n. 3, p. 547-554, 2001.
- HAUGER, R.L.; KARSCH, F.J.; FOSTER, D.L. A new concept for control of the estrous cycle of the ewe based on the temporal relationships between luteinizing hormone, estradiol and progesterone in peripheral serum and evidence that progesterone inhibits tonic LH secretion. **Endocrinology**, Bethesda, v. 101, n. 3, p. 807-817, 1977.
- JANSEN, H.T.; WEST, C.; LEHMAN, M.N.; PADMANABHAN, V. Ovarian estrogen receptor- β (ER β) regulation I. Changes in ER β messenger RNA expression prior to ovulation in the ewe. **Biology of Reproduction**, Madison, v. 65, n. 3, p. 866-872, 2001.
- JOHNSON, S.K.; DAILEY, R.A.; INSKEEP, E.K.; LEWIS, P.E. Effect of peripheral concentrations of progesterone on follicular growth and fertility in ewes. **Domestic Animal Endocrinology**, Auburn, v. 13, n. 1, p. 69-79, 1996.
- McNATTY, K.P.; HUDSON, N.L.; HENDERSON, K.M.; LUN, S.; HEATH, D.A.; GIBB, M.; BALL, K.; McDIARMID, J.M.; THURLEY, D.C. Changes in gonadotrophin secretion and ovarian antral follicular activity in seasonality breeding sheep throughout the year. **Journal of Reproduction and Fertility**, Cambridge, v. 70, p. 309-321, 1984.
- ROSENFELD, C.S.; WAGNER, J.S.; ROBERTS, R.M.; LUBAHN, D.B. Intraovarian actions of oestrogen. **Reproduction**, Cambridge, v. 122, n. 2, p. 215-226, 2001.
- RUBIANES, E.; UNGERFELD, R.; MENCHACA, A. Bases fisiológicas del ciclo estral y algunas técnicas de manejo reproductivo. In: CONGRESO INTERNACIONAL DE OVINOS Y CAPRINOS, 2., 2005. Bogotá, Colombia. **Conferencias... Bogotá**. CD-ROM.
- SAS INSTITUTE INC. SAS/STAT, **User's Guide**, release 6.11.ed. Cary: SAS Institute, 1996.
- SKINNER, D.C.; HARRIS, T.G.; EVANS, N.P. Duration and amplitude of the luteal phase progesterone increment times the estradiol-induced luteinizing hormone surge in ewes. **Biology of Reproduction**, Madison, v. 63, n. 4, p. 1135-1142, 2000.
- SOUZA, C.J.H.; CAMPBELL, B.K.; BAIRD, D.T. Follicular waves and concentrations of steroids and inhibin A in ovarian venous blood during the luteal phase of the oestrous cycle in ewes with an ovarian autotransplant. **Journal of Endocrinology**, Bristol, v. 156, n. 3, p. 563-572, 1998.

STABENFELDT, G.H.; HOLT, J.A.; EWING, L.L. Peripheral plasma progesterone levels during the ovine estrous cycle. **Endocrinology**, Bethesda, v. 85, n. 1, p. 11-15, 1969.

URIBE, L.F.V.; TORRES, C.A.A.; CECON, P.R. Concentrações séricas de progesterona (P4), colesterol e HDL em cabras mestiças leiteiras púberes durante o ciclo estral. In: PANVET, 15., 1996. Campo Grande, Brasil. **Abstracts...** Campo Grande, 1996. p. 390.

URIBE-VELÁSQUEZ, L.F.; OBA, E.; LARA-HERRERA, L.C.; SOUZA, M.I.L.; VILLA-VELÁSQUEZ, H.; TRINCA, L.A.; FERNANDES, C.A.C. Respostas endócrinas e ovarianas associadas com o folículo dominante da primeira

onda folicular em ovelhas sincronizadas com CIDR ou PGF_{2α}. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 31, n. 2, p. 944-953, 2002.

WILEY, T.M.; CÁRDENAS, H.; POPE, W.F. Effect of the rate of progesterone decline at luteolysis on the ovulatory follicles and subsequent estrous cycle length in ewes. **Animal Reproduction Science**, New York, v. 46, n. 1-2, p. 79-87, 1997.

ZIEBA, D.A.; MURAWSKI, M.G.; WIERZCHÓŚ, E. The role of the luteal steroid hormones in the regulation of the estrous cycle of high fecundity Olkuska sheep. **Animal Reproduction Science**, New York, v. 58, n. 1-2, p. 87-98, 2000.

Protocolado em: 3 ago. 2007. Aceito em: 24 jun. 2008.