



**PRODUCTIVIDAD DE LA BORREGA PELIBUEY DE ACUERDO CON SU
GENOTIPO PARA EL ALELO $FecG^E$ DEL GEN $GDF9$**

POR:

I. Z. S. P. ÁLVARO VARGAS CÁZAREZ

**Tesis presentada como requisito parcial para obtener el grado de
Maestro en Ciencias**

Área Mayor: Reproducción y Genética Animal

**Universidad Autónoma de Chihuahua
Facultad de Zootecnia y Ecología
Secretaría de Investigación y Posgrado**

Productividad de la borrega Pelibuey de acuerdo con su genotipo para el alelo $FecG^E$ del gen *GDF9*. Tesis presentada por Álvaro Vargas Cázares como requisito parcial para obtener el grado de Maestro en Ciencias, ha sido aprobada y aceptada por:

M. A. Luis Raúl Escárcega Preciado
Director de la Facultad de Zootecnia y Ecología

M. C. Antonio Humberto Chávez Silva
Secretario de Investigación y Posgrado

D. Ph. Pablo Fidel Mancillas Flores
Coordinador Académico

Ph. D. Felipe Alonso Rodríguez Almeida
Presidente

DICIEMBRE 14-2015

Fecha

Comité:

Ph. D. Felipe Alonso Rodríguez Almeida
D. Ph. María Eduvigis Burrola Barraza
D. Ph. Joel Domínguez Viveros
Ph. D. Alma Delia Alarcón Rojo

© Derechos Reservados

Álvaro Vargas Cázares
PERIFÉRICO FRANCISCO R. ALMADA
KM. 1, CHIHUAHUA, CHIH., MÉXICO
C.P. 31453

DICIEMBRE 2015

AGRADECIMIENTOS

Le agradezco a Dios por haberme acompañado en todos los momentos de mis estudios, por haberme dado fortaleza en los momentos de debilidad y por brindarme la oportunidad de llegar hasta este momento tan importante de mi formación profesional.

Le doy gracias a mi madre por ser el pilar más importante y demostrarme su apoyo y cariño incondicional en cada momento de mi vida. También por haberme inculcado los valores, darme la oportunidad de tener una excelente educación y ser el mejor ejemplo a seguir. A mis hermanos, por ser parte importante de mi vida y representar la unión familiar.

Le agradezco la confianza, tiempo, apoyo y paciencia al Ph. D. Felipe Alonso Rodríguez Almeida, quien ha sido mi mano derecha y quien me ha guiado en este complicado proceso. Así como por haberme dado la oportunidad de formar parte de sus investigaciones.

Al comité de grado: D. Ph. María Eduviges Burrola Barraza, Ph. D. Alma Delia Alarcón Rojo y D. Ph. Joel Domínguez Viveros, así como al D. Ph. Agustín Corral Luna y al Ph. D. Everardo González Rodríguez por apoyarme incondicionalmente durante mi formación profesional.

A mis compañeros y amigos: Normando Hernández Parra, Beatriz Castro Valenzuela, Daniel Contreras Benicio, Edwin Canul Santos, J. Guadalupe (Pollo) Pérez Álvarez y Cynthia González Trevizo, por haber hecho el papel de una verdadera familia en todo momento. Gracias por su apoyo, comprensión y, sobre todo, su amistad.

A mi compañera y amiga Claudia Patricia Pérez Camacho por haberme proporcionado la información previa de genotipificación y prolificidad de la población de ovejas Pelibuey utilizadas en la presente investigación.

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el financiamiento de mis estudios (Beca 292561), a la Facultad de Zootecnia y Ecología de la Universidad Autónoma de Chihuahua por la excelente formación recibida, al Programa Integral de Fortalecimiento Institucional (PIFI) de la SEP y al Consejo Nacional de Recursos Genéticos Pecuarios A. C. (CONARGEN) por las aportaciones económicas para el financiamiento de este proyecto, así como al Organismo de la Unidad Nacional de Ovinocultores (UNO) y los propietarios de los rebaños participantes, por proveer las facilidades necesarias para llevar a cabo esta investigación.

DEDICATORIA

Dedico esta tesis primeramente a Dios, por permitirme llegar a este momento tan especial y darme fuerzas para seguir adelante en cada momento de mi vida.

A mi madre, a Bety Castro Valenzuela y a cada miembro de mi familia y amigos, quienes siempre me brindan su apoyo en cada paso que doy.

A cada uno de mis asesores y docentes que de alguna forma contribuyeron en mi formación profesional, especialmente al Ph. D. Felipe Alonso Rodríguez Almeida, quien tuvo la confianza de dejar a mi cargo algunas de sus investigaciones. Espero que esta tesis refleje el tiempo que invirtieron en mí.

CURRICULUM VITAE

El autor nació el 31 de octubre de 1987 en la Ciudad de Madera, Chihuahua, México.

- | | |
|-------------|---|
| 2005-2011 | Estudios de licenciatura en la Universidad Autónoma de Chihuahua, obteniendo el título de Ingeniero Zootecnista en Sistemas de Producción. Chihuahua, Chih. |
| 2012 | Auxiliar administrativo del Departamento de Desarrollo Rural de la Presidencia Municipal de Temósachic, Chih. |
| 2012 | Supervisor de Resiembra de Pastizales. Departamento de Infraestructura Rural de Gobierno del Estado. Chihuahua, Chih. |
| 2013 – 2015 | Estudiante graduado del programa de Maestría en Ciencias de Reproducción y Genética de la Facultad de Zootecnia y Ecología de la Universidad Autónoma de Chihuahua. |

Miembro de:

- Asociación Mexicana para la Producción Animal y Seguridad Alimentaria, A. C.
- Sociedad Mexicana de Manejo de Pastizales.

RESUMEN

PRODUCTIVIDAD DE LA BORREGA PELIBUEY DE ACUERDO CON SU GENOTIPO PARA EL ALELO $FecG^E$ DEL GEN $GDF9$

POR:

I. Z. S. P. ÁLVARO VARGAS CÁZAREZ

Maestría en Ciencias

Secretaría de Investigación y Posgrado

Facultad de Zootecnia y Ecología

Universidad Autónoma de Chihuahua

Presidente: Ph. D. Felipe Alonso Rodríguez Almeida

En el presente estudio se evaluó la productividad de la borrega Pelibuey (PB) de acuerdo a su genotipo para $FecG^E$ del gen $GDF9$. Para ello, 153 borregas PB de cuatro rebaños fueron genotipificadas mediante discriminación alélica. El análisis del número de corderos nacidos (NCN) incluyó datos de 632 partos; para peso total de la camada al nacimiento (PTN), 502 partos de 152 borregas; y para peso total de la camada al destete (PTD), 454 partos de 144 borregas. El NCN fue 2.03 ± 0.18 en ovejas $FecG^{EE}$, 2.00 ± 0.14 en $FecG^{E+}$ y 1.52 ± 0.13 en $FecG^{++}$ ($P < 0.05$). El PTN en ovejas $FecG^{E+}$ y $FecG^{EE}$ fue 0.77 y 0.63 kg mayor ($P < 0.05$; respectivamente) que en borregas $FecG^{++}$. Ovejas $FecG^{E+}$ destetaron 4.08 y 4.09 kg más (25.21 ± 0.99 vs 21.13 ± 1.60 y 21.12 ± 1.12) y 0.14 y 0.30 corderos más (1.51 ± 0.10 vs 1.37 ± 0.16 y 1.21 ± 0.10) que ovejas $FecG^{EE}$ y $FecG^{++}$, respectivamente ($P < 0.05$). En cuanto al peso promedio del cordero al nacimiento (PPCN) y al destete (PPCD), corderos de

borregas $FecG^{++}$ pesaron 0.34 y 1.81 kg más ($P < 0.10$) que corderos de ovejas $FecG^{EE}$, respectivamente. No hubo diferencia ($P > 0.10$) entre corderos de ovejas $FecG^{E+}$ y los de borregas $FecG^{++}$. Ovejas $FecG^{E+}$ destetan mayor peso por camada que ovejas $FecG^{++}$, pero no así las $FecG^{EE}$. Existe potencial para la introgresión de $FecG^E$ de Pelibuey a razas especializadas de carne y de implementar esquemas de cruzamiento entre estas razas con Pelibuey para una producción de corderos más eficiente.

ABSTRACT

PRODUCTIVITY OF THE PELIBUEY EWE ACCORDING TO ITS GENOTYPE FOR THE *FecG^E* ALLELE OF THE *GDF9* GENE

BY:

ÁLVARO VARGAS CÁZAREZ

In the present study, productivity of the Pelibuey (PB) ewe was evaluated according to its genotype for the *FecG^E* allele of the *GDF9* gene. In order to accomplish this, 153 PB ewes from four different flocks were genotyped by allelic discrimination. The analysis of number of lambs born (NLB) included data from 632 lambings; for total weight of the litter at birth (TWB), data corresponds to 502 lambings of 152 ewes; and for total weight of the litter at weaning (TWW), data corresponds to 454 lambings of 144 ewes. Least squares means for NLN were 2.03 ± 0.18 for *FecG^{EE}* ewes, 2.00 ± 0.14 for *FecG^{E+}* ewes and 1.52 ± 0.13 for *FecG⁺⁺* ewes ($P < 0.05$). Averages of TWB in *FecG^{E+}* and *FecG^{EE}* ewes were 0.77 and 0.63 kg greater ($P < 0.05$; respectively) than in *FecG⁺⁺* ewes. The *FecG^{E+}* ewes weaned 4.08 and 4.09 kg more (25.21 ± 0.99 vs 21.13 ± 1.60 and 21.12 ± 1.12) and 0.14 and 0.30 more lambs (1.51 ± 0.10 vs 1.37 ± 0.16 and 1.21 ± 0.10) than the *FecG^{EE}* and *FecG⁺⁺* ewes, respectively ($P < 0.05$). Regarding the average weights of lambs at birth (AWLB) and at weaning (AWLW), lambs born from *FecG⁺⁺* ewes weighted 0.34 and 1.81 kg more ($P < 0.10$) at birth and at weaning than lambs born from *FecG^{EE}* ewes, respectively. No differences ($P > 0.10$) were observed between lambs from *FecG^{E+}* ewes and *FecG⁺⁺* ewes. Presence of the *FecG^E* allele in PB ewes increases NLB. *FecG^{E+}* ewes weaned more weight per litter than *FecG⁺⁺* ewes, but the *FecG^{EE}* ewes did

not. There is potential for introgression of the $FecG^E$ allele from Pelibuey into meat specialized breeds and for crossbreeding between those breeds and Pelibuey for efficient lamb production.



CONTENIDO

	Página
RESUMEN.....	vii
ABSTRACT.....	ix
LISTA DE CUADROS.....	xiv
LISTA DE GRÁFICAS.....	xv
LISTA DE FIGURAS.....	xvi
INTRODUCCIÓN.....	1
REVISIÓN DE LITERATURA.....	3
Sistemas de Producción de Ovinos en México.....	3
Sistemas extensivos.....	3
Sistemas intensivos.....	4
Sistemas semi-intensivos.....	5
Ovinocultura social.....	6
Importancia de los Ovinos de Pelo.....	6
Ingresos y Costos en los Sistemas de Producción Ovina.....	9
Productividad de la Borrega y sus Componentes.....	9
Tasa de producción de la hembra.....	10
Tasa reproductiva.....	10
Habilidad materna.....	10
Producción de leche.....	10
Tasa de crecimiento en los corderos.....	11
Tasa de mortandad del cordero.....	11
Mejora Genética en la Productividad de la Borrega.....	11



La Reproducción en la Productividad de la Borrega.....	13
Control Genético de la Prolificidad.....	14
Booroola (<i>FecB</i>).....	15
Gen de la proteína morfogenica ósea (<i>BMP15</i>).....	17
Woodlands (<i>FecX2^W</i>).....	17
Gen del factor 9 de crecimiento y diferenciación (<i>GDF9</i>)..	18
Funciones de la Proteína GDF9.....	19
MATERIALES Y MÉTODOS.....	28
Áreas de Estudio y Manejo de los Animales.....	28
Chihuahua.....	28
Tabasco.....	29
Jalisco1.....	30
Jalisco2.....	31
Descripción de los Animales y Genotipificación.....	31
Descripción de Variables Evaluadas.....	32
Número de corderos nacidos (NCN).....	32
Peso total de la camada al nacimiento (PTN).....	32
Peso promedio de cordero nacido (PPCN).....	32
Número de corderos destetados (NCD).....	32
Peso total de la camada al destete (PTD).....	32



Peso promedio de cordero destetado (PPCD).....	32
Tasa de mortandad (TM).....	32
Factores de Ajuste.....	33
Edición de la Base de Datos.....	34
Prolificidad y pesos al nacimiento.....	34
Productividad de la borrega y sus componentes.....	34
Análisis Estadístico.....	34
RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	39
Factores de Ajuste.....	39
Productividad de la Borrega y sus Componentes por Genotipo...	42
Productividad de la Borrega y sus Componentes por Rebaño.....	51
CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES.....	59
LITERATURA CITADA.....	60



LISTA DE CUADROS

Cuadro		Página
1	Genes con efecto mayor en prolificidad en ovejas.....	16
2	Medias estimadas de prolificidad por genotipo, determinadas por la variante <i>FecG^E</i> del gen <i>GDF9</i> en ovejas Santa Inés y Pelibuey.....	20
3	Estructura y distribución de las hembras utilizadas para los análisis de prolificidad (NCN), peso de la camada al nacimiento (PTN) y peso promedio de cordero nacido (PPCN) de acuerdo al rebaño de procedencia y genotipo para <i>FecG^E</i> del gen <i>GDF9</i>	35
4	Estructura y distribución de las hembras utilizadas para los análisis de número de corderos destetados (NCD), peso promedio de cordero destetado (PPCD) y peso de la camada al destete (PTD) de acuerdo al rebaño de procedencia y genotipo para <i>FecG^E</i> del gen <i>GDF9</i>	33
5	Animales utilizados para los análisis de prolificidad (NCN), peso de la camada al nacimiento (PTN), número de corderos destetados (NCD) y peso de la camada al destete (PTD), de acuerdo al genotipo de la hembra para el alelo <i>FecG^E</i> del gen <i>GDF9</i>	37
6	Factores de ajuste para peso al nacimiento por época de nacimiento y tipo de parto.....	43
7	Factores de ajuste para peso al destete agrupados por época de nacimiento y tipo de parto.....	44



LISTA DE GRÁFICAS

Gráfica		Página
1	Número de individuos de las diversas razas ovinas de pelo que se registraron en México entre 2009 y 2013.....	8
2	Medias de los cuadrados mínimos para peso al nacimiento de corderos por sexo, época y tipo de parto...	40
3	Medias de los cuadrados mínimos para peso al destete de corderos por sexo, época y tipo de parto.....	41
4	Medias de los cuadrados mínimos para prolificidad (NCN), peso promedio de cordero nacido (PPCN) y peso total de la camada al nacimiento (PTN) por genotipo para <i>FecG^E</i>	45
5	Medias de los cuadrados mínimos para número de corderos destetados (NCD), peso promedio de cordero destetado (PPCD) y peso total de la camada al destete (PTD) por genotipo para <i>FecG^E</i>	46
6	Tasa de mortandad de corderos de acuerdo al genotipo de la madre.....	49
7	Porcentajes de tipo de parto por genotipo.....	50
8	Medias de los cuadrados mínimos para prolificidad (NCN), peso promedio de cordero nacido (PPCN) y peso total de la camada al nacimiento (PTN) por rebaño.....	52
9	Medias de los cuadrados mínimos para prolificidad (NCD), peso promedio de cordero nacido (PPCD) y peso total de la camada al nacimiento (PTD) por rebaño.....	53
10	Tasa de mortandad de corderos por rebaño.....	55
11	Porcentajes de cada tipo de parto por rebaño.....	56



LISTA DE FIGURAS

Figura		Página
1	Modelos de acción de GDF9 y el heterodímero GDF9:BMP15 en la regulación de las funciones de las células de la granulosa.....	22
2	Representación esquemática de los genes de fecundidad (<i>Fec</i>) en la foliculogénesis y tasa de ovulación en ovejas.....	26
3	Relación entre el alelo <i>FecG^H</i> del gen GDF9 y la esterilidad en ovejas.....	27



INTRODUCCIÓN

La mayor parte de los ingresos en una unidad de producción ovina se da por la venta de corderos, mientras que la mayor parte de los costos corresponden al mantenimiento de la borrega, ya que alrededor del 70 % del alimento para producir un cordero es consumido por la borrega (Hogue, 1987). De esta manera, la productividad de la borrega o peso total de cordero destetado (PTD) por borrega expuesta, es uno de los rasgos económicos más importantes de la industria ovina, que incorpora tanto el desempeño reproductivo y materno de la borrega como el crecimiento neto y sobrevivencia del cordero (Rao y Notter, 2000; Vanimisetti *et al.*, 2007).

Aunque la prolificidad es una de las características que más influyen en la rentabilidad de la producción ovina (Kosgey *et al.*, 2003), ésta presenta baja heredabilidad (0.11), como ocurre con la mayoría de las características reproductivas, lo que hace que el mejoramiento genético basado en datos fenotípicos sea relativamente lento (Walkley y Smith, 1980). La prolificidad está determinada por el número de óvulos producidos en cada ciclo estral, número de ovocitos fertilizados, implantación y supervivencia embrionaria (Hanrahan *et al.*, 2004). A su vez, la tasa de ovulación está regulada genéticamente por la acción conjunta de un grupo de genes con efectos pequeños, aunque en algunos casos se ha identificado la acción de genes con un efecto mayor (Davis, 2004). Tal es el caso de algunas variantes alélicas del gen *GDF9*, el cual se expresa desde las primeras etapas del desarrollo folicular hasta la ovulación (Hanrahan *et al.*, 2004) y tiene efecto sobre el crecimiento folicular, la regulación de los andrógenos en las células de la teca y la biosíntesis de



colesterol en las células cumulares (Pangas y Matzuk, 2005; Orisaka *et al.*, 2006; Spicer *et al.*, 2008). Silva *et al.* (2010) identificaron un polimorfismo ($FecG^E$) en el gen *GDF9* que tiene efecto en la tasa de ovulación y, consecuentemente, en la prolificidad en ovejas Santa Inés en Brasil. Por su parte, Pérez-Ruiz (2012) encontró que $FecG^E$ se encuentra segregando en ovinos Pelibuey en México, y al igual que en ovejas Santa Inés, afecta la prolificidad. Pérez-Camacho *et al.* (2014) confirmaron ésto en otro estudio donde ovejas Pelibuey con una o ambas copias del alelo $FecG^E$ producen mayor número de corderos por parto que ovejas no portadoras.

El incremento en la tasa de ovulación y por tanto, la prolificidad puede aumentar la productividad de la borrega y ser económicamente rentable, siempre y cuando el nivel óptimo del número de corderos nacidos por parto (el cual difiere entre los diferentes sistemas de producción, animales, clima, cantidad y calidad del alimento disponible) no sea rebasado (Hohenboken y Clarke, 1981; Bradford, 1985; Amer *et al.*, 1999; Inounu *et al.*, 1999; Borg *et al.*, 2007; Jansson, 2014), ya que el incremento en la tasa de ovulación y prolificidad puede afectar adversamente el crecimiento y la sobrevivencia fetal del cordero, además de aumentar la dificultad al parto en las hembras y la tasa de mortandad predestete del cordero (Southey *et al.*, 2001; Gootwine *et al.*, 2007; Gootwine *et al.*, 2008). El objetivo del presente estudio fue evaluar la productividad de la borrega Pelibuey de acuerdo con su genotipo para $FecG^E$ del gen *GDF9*, bajo diferentes condiciones de producción.



REVISIÓN DE LITERATURA

Sistemas de Producción de Ovinos en México

En México existe gran variación en los sistemas de producción de ovinos, debido a que esta actividad está asociada tanto al recurso natural disponible como a la situación económica del productor y la unidad de producción (Galaviz-Rodríguez *et al.*, 2011). Además, existen grandes diferencias en cuanto al nivel de educación, ingresos económicos, así como gustos y objetivos de vida entre productores, factores que determinan la elección del sistema de producción para cada caso en particular (Partida *et al.*, 2013). Por otra parte, la variedad de climas y vegetación que presenta la república mexicana origina sistemas de producción con características propias para cada región (García, 2004; Francois y Pérez, 2005).

Sistemas extensivos. Estos sistemas se presentan cuando se cuenta con grandes extensiones de terreno, ya que la alimentación de las ovejas se basa en el aprovechamiento de los pastos nativos (Martín-Bellido *et al.*, 2001). Esqueda *et al.* (2008) mencionaron que el 2.6 % de los productores del estado de Chihuahua se encontraban bajo estas condiciones, sin tomar en cuenta la ovinocultura social. En México, por lo regular, los animales en este sistema se manejan en un solo grupo, sin separar por estado fisiológico, edad o sexo (Partida *et al.*, 2013). El control reproductivo y genético es deficiente, ya que el empadre se da por monta natural indiscriminada con hembras de todas las edades (Molina-Cervantes, 2005). Este sistema de producción presenta la ventaja de requerir un menor costo en alimentación, manejo y tecnología, pero generalmente sus rendimientos productivos son menores (Nuncio-Ochoa *et al.*,



2001), debido a que los pastizales presentan variación en cantidad y calidad del forraje durante el año. Además, en climas tropicales se puede presentar alta incidencia de parásitos gastrointestinales que afectan el crecimiento del cordero que sale a mercado (Oficialdegui, 2002; Eysker *et al.*, 2005). Macedo y Alvarado (2005) reportan, en ovejas Pelibuey bajo condiciones tropicales, valores promedio de prolificidad, número de corderos destetados y número de corderos muertos por vientre para la época de empadre primavera-verano de 1.55 ± 0.08 , 1.29 ± 0.09 y 0.25 ± 0.07 , y para otoño-invierno de 1.56 ± 0.15 , 1.15 ± 0.18 y 0.41 ± 0.16 , respectivamente.

Sistemas intensivos. Son explotaciones con alto uso de insumos y tecnología con el propósito de generar mayores ingresos económicos (Macedo y Arredondo, 2008). En el estado de Chihuahua, Esqueda *et al.* (2008) reportaron que el 35 % de los productores empresariales tenían sus explotaciones en condiciones de estabulación, de los cuales el 70 % dependían totalmente de la compra de insumos y el resto producían su propio forraje. En estos sistemas, la producción de corderos para abasto o pie de cría se realiza al ritmo más intenso posible y requiere de más instalaciones que los otros sistemas de producción (Nuncio-Ochoa *et al.*, 2001). La alimentación se basa en dietas integrales, balanceadas para contenido proteico y energético, proporcionada a libre acceso o bien con una mezcla de forrajes de excelente calidad con alimentos concentrados (Mendoza-Martínez *et al.*, 2007). Además, existen sistemas de producción intensivos en los que la alimentación se basa en un pastoreo tecnificado o rotacional, donde la mayor parte del alimento consumido por las ovejas proviene de especies vegetales plantadas en



praderas irrigadas (de Lucas-Tron *et al.*, 2003).

Un sistema de producción intensivo permite mantener un control reproductivo y genético, ya que los animales se agrupan de acuerdo a su estado fisiológico, edad y sexo (Pollott y Gootwine, 2004). Esto da lugar a que en este tipo de sistema se empleen técnicas de reproducción asistida como la monta natural dirigida, inseminación artificial y transferencia de embriones (Partida *et al.*, 2013). En cuanto a parámetros productivos como número de corderos nacidos por parto, peso al nacimiento y al destete del cordero en ovejas primaras Pelibuey y Blackbelly bajo un sistema de empadre controlado y confinamiento absoluto son de 1.53 ± 0.67 , 3.32 ± 0.85 y 13.55 ± 3.03 , respectivamente (Reyna *et al.*, 2003).

Los sistemas de producción intensiva presentan la desventaja de requerir mayores inversiones en tecnología, alimentación y manejo de los animales, pero regularmente son los que mejor organización e índices productivos tienen (Macedo y Castellanos, 2004).

Sistemas semi-intensivos. Representan una combinación del sistema de producción extensivo y el intensivo (Nuncio-Ochoa *et al.*, 2001). En el 2008, el 62 % de los sistemas de producción empresarial de ovinos del estado de Chihuahua se encontraban en condiciones semi-intensivas (Esqueda *et al.*, 2008), en donde la alimentación se basaba en el pastoreo de extensiones no tan grandes y se complementaba con alimentos concentrados. Generalmente estos sistemas requieren de inversión en tecnología e insumos a mayor escala que el sistema de producción extensivo (Partida *et al.*, 2013). Por lo regular, vientres y hembras de reemplazo se mantienen bajo pastoreo extensivo



mientras que corderos para abasto o pie de cría se mantiene en corral. Otra variante del sistema es el uso del pastizal con alta densidad de animales y corta duración en pastoreo, con finalización de corderos en corral (Molina-Cervantes, 2005). En cuanto a parámetros reproductivos de ovejas Pelibuey bajo condiciones semi-intensivas, Andrade-Montoya (2010) reporta una prolificidad de 1.72 ± 0.6 , edad al primer parto de 463.9 ± 1.72 d e intervalo entre partos de 297 ± 17.9 d. Aunque estos sistemas tienen la desventaja de tener más costos en alimentación e instalaciones que los sistemas totalmente extensivos, presentan mejores rendimientos productivos (Aréchiga *et al.*, 2008).

Ovinocultura social. Es la ovinocultura que se practica de forma tradicional, en ocasiones con productores temporales. Se realiza la explotación de rebaños a nivel de traspatio, carente de infraestructura bien diseñada y con deficientes sistemas de mejoramiento genético y alimentación, por lo que la rentabilidad en estos sistemas de producción es relativamente baja (Góngora-Pérez *et al.*, 2010).

Importancia de los Ovinos de Pelo

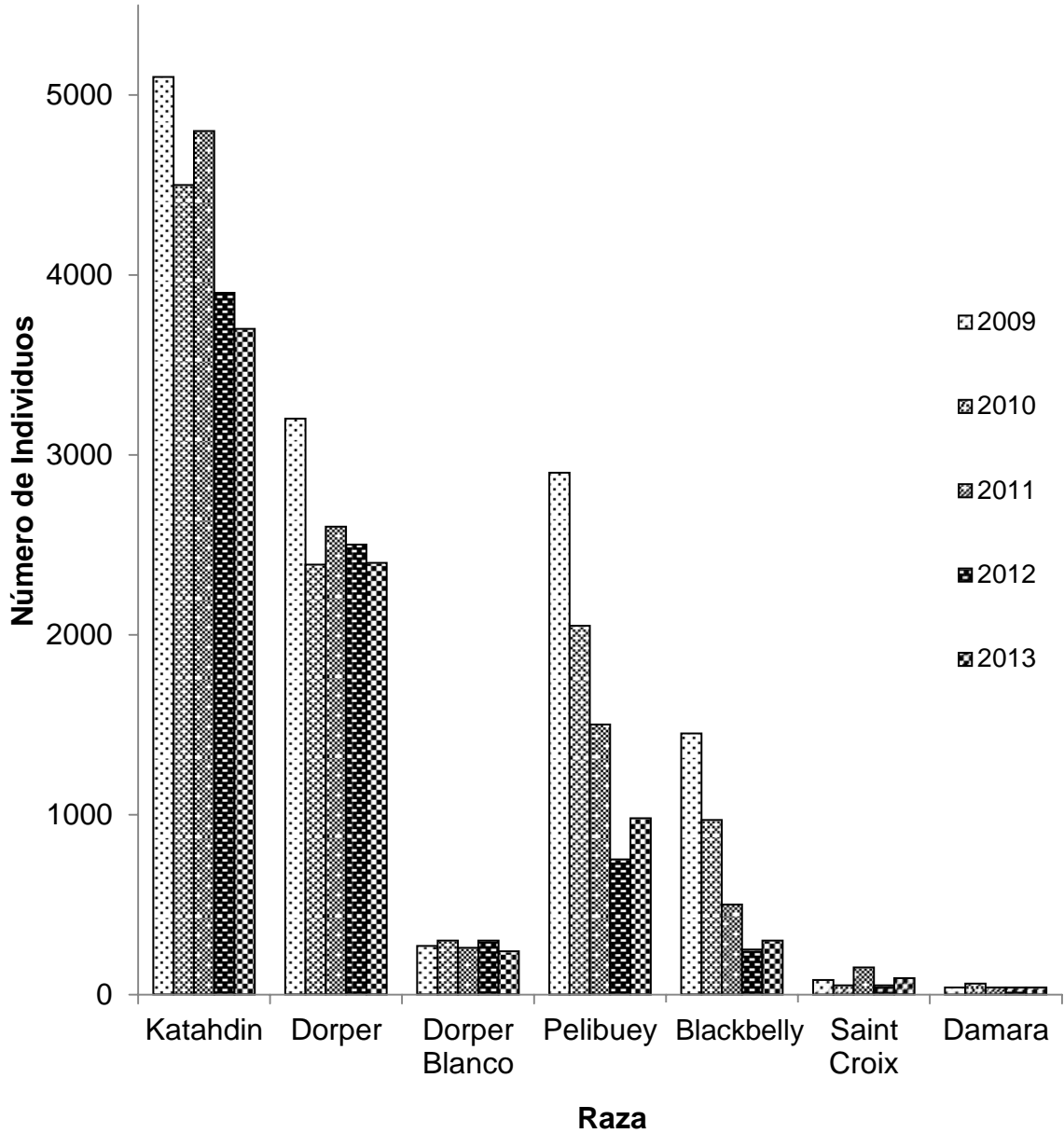
Después de que las fibras sintéticas sustituyeron a la lana ovina, la producción mundial de este producto se redujo en un 44 % entre el periodo de 1991 a 2009. Además, esto ocasionó un descenso continuo en el precio internacional de la lana (Piomena, 2009). En México, entre 1998 y 2009, el precio de la lana disminuyó en un 43 % (SHCP, 2015), lo que ha orillado a los productores de ovinos a buscar nuevas alternativas de mercado. Esto, más el incremento en la demanda de carne de ovino, ha motivado a productores nacionales a orientar la producción hacia la carne (Esqueda *et al.*, 2008), la cual



en México ha tenido un crecimiento promedio anual del 1.6 % entre 2009 y 2014 (SHCP, 2015).

La producción de ovinos carne es una actividad que se basa en gran medida en la explotación de razas de pelo, pues aunque no se cuenta con una cifra exacta, se estima que más del 50 % de la población nacional de ovinos es del tipo de pelo (Partida, 2007). En la última década, cerca del 80 % de los ovinos que se registran en el Organismo de Unidad Nacional de Ovinocultores (UNO) son razas de pelo (Domínguez-Viveros y Rodríguez-Almeida, 2014), de los que aproximadamente el 16 % de registros anuales pertenecen a ovinos de raza Pelibuey (Gráfica 1; Bolaños-Carranza, 2015).

El crecimiento en el número de ovinos de pelo se debe principalmente a sus características productivas, ya que muestran un reducido anestro estacional, o bien, en algunos casos ausencia del mismo, lo que permite mantener programas reproductivos durante la mayor parte del año sin la necesidad de aplicación de fármacos u otras estrategias (Arroyo *et al.*, 2007; Arroyo, 2011). Por otra parte, los ovinos de pelo tienen excelente habilidad reproductiva debido a que la prolificidad para este tipo de animales en México va de 1 a 4, dependiendo de la raza, manejo y ubicación (Segura *et al.*, 1996; Domínguez-Viveros y Rodríguez-Almeida, 2014). A nivel nacional, el número de corderos nacidos vivos de ovejas Pelibuey, Blackbelly, Dorper y Katahdin es de 1.82 ± 0.63 , 1.88 ± 0.61 , 1.49 ± 0.54 y 1.7 ± 0.57 , respectivamente. En cuanto a características productivas, el peso al destete de ovinos Pelibuey, Blackbelly, Dorper y Katahdin es de 17.3 ± 3.9 , 18.9 ± 3.63 , 25.0 ± 5.4 y 21.9 ± 5.0 kg, respectivamente. Además, la ganancia diaria posdestete (gr) en Pelibuey es de



Gráfica 1. Número de individuos de las diversas razas ovinas de pelo que se registraron en México entre 2009 y 2013.

Adaptado de Bolaños-Carranza (2015).



190 ± 68.9, 156.2 ± 66.1 para Blackbelly, 217.9 ± 69.5 para Dorper y 218 ± 77.4 para Katahdin (Domínguez-Viveros y Rodríguez-Almeida, 2014).

Por otra parte, se considera que los ovinos de pelo muestran mayor resistencia a condiciones medioambientales adversas y a enfermedades propias del medio tropical que los ovinos de lana, ya que el medio ambiente nativo de este tipo de animales presenta temperaturas elevadas con altos niveles de humedad relativa, alta exposición al parasitismo interno y la dieta consiste en el pastoreo de forrajes de baja calidad (Wildeus, 1997).

Ingresos y Costos en los Sistemas de Producción Ovina

En México, el 75.7 % de los ingresos generados por los sistemas de producción ovina corresponden a la venta de corderos, ya sea por venta de animales con peso de mercado, o bien por la venta de corderos al destete (Góngora-Pérez *et al.*, 2010). Además, la alimentación representa cerca del 60 % de los costos totales en los sistemas de producción pecuarios (Herd *et al.*, 2003) y alrededor del 70 % del alimento requerido para la producción de un codero es consumido por la borrega (Hogue, 1987).

Productividad de la Borrega y sus Componentes

La eficiencia en la producción de las empresas ovinas se define como el rendimiento en la tasa de producción por animal durante un periodo de tiempo (Dickerson, 1970), por lo que es importante conocer los rasgos que la integran para inducir su mejora a través de ellos. González-Reyna *et al.* (2003) señalan que la rentabilidad económica en los sistemas de producción ovina depende directamente de la eficiencia reproductiva y consecuentemente, de la productividad individual de la oveja.



Tasa de producción de la hembra. La eficiencia en la producción de corderos se puede mejorar incrementando el número de corderos por parto y con partos más frecuentes (González-Reyna *et al.*, 2003). Esto, debido a que el rendimiento reproductivo de la hembra ovina está dado por el número de corderos producidos a lo largo de su vida y éste se determina por la edad al primer estro, intervalo entre partos, prolificidad y vida útil (Dickerson, 1970; Díez *et al.*, 1993).

Tasa reproductiva. Incrementar la tasa reproductiva permite distribuir los costos de mantenimiento y producción de la hembra entre un mayor número de corderos. Asimismo, al acrecentar la cantidad de corderos nacidos se aumenta el número de corderos vendidos. Además, se disminuyen los costos de producción de hembras para reemplazo, pues el número de borregas de deshecho por infertilidad se reduce (Dickerson, 1970).

Habilidad materna. La madre proporciona el ambiente prenatal y predestete al cordero, por lo que la habilidad materna es un carácter complejo que incluye supervivencia prenatal y la forma de atención que la borrega presta a la cría después del parto hasta el destete (Bradford, 1972; Nowak y Poindron, 2006). De esta manera, el incremento en habilidad materna en las hembras reproductoras repercute en el número de corderos nacidos vivos y el número de corderos destetados (Holtmann y Bernard, 1969; Ramírez-Martínez *et al.*, 2011).

Producción de leche. Durante el periodo del parto al destete, la leche producida por la borrega es la principal fuente de alimento para los corderos. Por lo que el crecimiento, desarrollo y la salud del cordero pueden mermar si la



producción de leche de la hembra es insuficiente (Burris y Baugus, 1955; Ramsey *et al.*, 1994).

Tasa de crecimiento en los corderos. Al incrementar la tasa de crecimiento de los corderos, se puede mejorar el peso al destete, principalmente si éste se realiza a una edad fija. De esta manera, los costos totales de mantenimiento de la hembra se distribuyen entre más kilogramos de cordero destetado (Dickerson, 1990).

Tasa de mortandad del cordero. La tasa de mortandad es la proporción de corderos que mueren durante una etapa productiva, ya sea del nacimiento al destete, del nacimiento al sacrificio, o bien, del destete al sacrificio (Nava-López *et al.*, 2014). La mortandad es uno de los factores decisivos que determinan el éxito financiero de los sistemas de producción ovina (Macedo *et al.*, 2010).

Mejora Genética en la Productividad de la Borrega

Un aumento en la productividad y el rendimiento reproductivo mejora la eficiencia económica y biológica de las empresas de producción animal (Dickerson, 1970). En las explotaciones de ovinos para carne, la unidad de producción son los corderos y su peso. El incremento en la productividad de la borrega, definida como el peso total de corderos destetados por oveja, es uno de los factores que mayormente influyen en la economía de la producción de carne ovina. Es una característica que está compuesta tanto de características productivas del cordero (sobrevivencia y crecimiento), como características reproductivas y de habilidad materna de la hembra (fertilidad, prolificidad, desempeño y habilidad materna; Vanimisetti *et al.*, 2007). Por lo anterior, esta



característica puede ser utilizada como un índice biológico para mejorar la productividad total del rebaño (Snowder, 2002).

La selección por una característica compuesta puede ser más efectiva que la selección dada por cada componente de forma individual, debido a que la selección por una característica compuesta logra un balance entre las características que la componen y logra la adaptación del animal al sistema de producción. La selección individual por cada componente puede producir un desequilibrio con los demás componentes de la característica (Martin y Smith, 1980). Fogarty *et al.* (1985) reportan que el 35 % de la productividad de la borrega se atribuye a la fertilidad, 34 % a la supervivencia predestete, 14 % a la prolificidad, 10 % a la supervivencia neonatal y 7 % al peso del cordero al destete. Tadel (2009) por su parte, mencionó que en ovejas Menz y Horro, una de las características con mayor peso económico en la productividad de la borrega es la supervivencia del cordero, ya que él atribuye el 38 y 30 % a este componente, el 17 y 34 % a la prolificidad, 27 y 18.3 % al intervalo entre partos, 7 y 5.2 % a la mortandad embrionaria y 11 y 12.5 % para ganancia diaria de peso respectivamente. Lo anterior indica que el peso total destetado es una característica que engloba características complejas que están influidas en buena medida por el ambiente y la supervivencia del cordero por efectos maternos (Snowder y Fogarty, 2009).

Aunque la heredabilidad del peso total destetado es de baja a moderada (0.00 a 0.25), la variabilidad fenotípica para esta característica es alta, por lo que la selección para el mejoramiento genético del peso total destetado puede tener una respuesta favorable a la selección (Snyman *et al.*, 1997; Olivier *et al.*,



2001; Safari y Fogarty, 2003; Snowden y Fogarty, 2009; Rose *et al.*, 2012). Olivier *et al.* (2001) encontraron que la respuesta promedio por generación a la selección directa para peso total destetado en rebaños Merino localizados en Grootfontein Namibia y Carnarvon Sudáfrica fue de 9.3 y 6.37 kg/generación, respectivamente. Además, ellos concluyen que el criterio de selección que mejor se adecúa para incrementar el rendimiento reproductivo de la hembra es el peso total destetado.

La Reproducción en la Productividad de la Borrega

Se ha demostrado que en los sistemas de producción de carne de ovino existe mayor potencial para incrementar la eficiencia biológica y económica al realizar mejoramiento genético en las características reproductivas que en las características de crecimiento y composición corporal (Dickerson, 1978). Ercanbrack y Knight (1998) mencionaron que en la contribución de los componentes individuales para peso total destetado se atribuye un 37 % a la prolificidad, 27 % al número de corderos destetados, 17 % al peso del cordero al destete, 12 % a la fertilidad y 7 % a la viabilidad de la cría. En un análisis bioeconómico en ovejas Targhee, realizado por Borg *et al.* (2007), encontraron que el retorno económico de los costos de alimentación del rebaño es mayor al incrementar una desviación estándar genética aditiva en el número de corderos cosechados (106.5 %) que si se incrementa esto mismo para el peso del cordero al destete (103 %), o bien, para el peso del cordero al año (98 %), en comparación a un rebaño base o de referencia (100 %), lo cual resalta la importancia de la sobrevivencia del cordero nacido hasta el destete, no únicamente incrementar el número de corderos nacidos.



Mantener el número de corderos nacidos a un nivel óptimo es lo ideal, lo que puede variar de acuerdo al sistema de producción, clima, raza, cantidad y calidad del forraje disponible (Jansson, 2014). En un estudio realizado por Amer *et al.* (1999), cuantificaron los valores absolutos y el grado de variabilidad en los valores económicos para prolificidad en Nueva Zelanda, encontraron que el valor económico de la mejora genética de la prolificidad alcanza su mayor nivel cuando la prolificidad en los rebaños va de 1 a 1.4 corderos, y éste se reduce cuando los partos triples se presentan con mayor frecuencia que los simples (con un promedio para prolificidad de 1.5 a 1.7). Cuando se incrementó la proporción de partos cuádruples (con una prolificidad mayor a 2.3), los valores económicos para prolificidad alcanzaron valores de 0. Es por esto que para el mejoramiento genético de esta característica, se debe de definir el número óptimo de corderos nacidos y el desarrollo de planes de mejoramiento para estabilizar y mantener el nivel deseado de fecundidad (Notter, 2008).

Control Genético de la Prolificidad

La prolificidad es una característica que presenta baja heredabilidad (0.11; Safari *et al.*, 2005), como la mayoría de las características reproductivas. Además, es expresada por un solo sexo y se mide relativamente tarde en la vida del animal (Jansson, 2014). Por lo que el mejoramiento genético basado en datos fenotípicos puede ser lento (Notter, 2008).

La selección asistida con base en marcadores (MAS) o genes específicos con efecto mayor es una herramienta importante utilizada para mejorar en menor tiempo las características reproductivas o de baja heredabilidad (van der Werf, 2007), ya que permite llevar a cabo una selección



objetiva y confiable de las variaciones específicas del ADN que se encuentran relacionadas con un efecto sobre una característica en particular (López-Zabala *et al.*, 2007).

La tasa de ovulación está regulada genéticamente por la acción conjunta de un grupo de genes con efectos pequeños y, en algunos casos, por la acción de un gen con efecto mayor (Montgomery *et al.*, 2001; Davis, 2005; Luna y Alonso, 2014). Las variaciones dentro de la secuencia codificante de los genes conlleva a cambios en la secuencia de aminoácidos en las proteínas, lo que puede originar diferencias en la estructura y función de las mismas. Un polimorfismo representa una oportunidad cuando dicha diferencia genética contribuye a que los individuos tengan mejor aptitud biológica en determinadas condiciones ambientales (Checa, 2007). Los polimorfismos que mayormente influyen en la tasa de ovulación y, por consiguiente, en la prolificidad en ovinos se encuentran ubicados en los genes *Booroola*, *BMP15*, *Woodlands* y *GDF9* (Luna y Alonso, 2014), pero tienen diferentes efectos. Una visión general de las mutaciones se presenta en el Cuadro 1.

Booroola (*FecB*). Fue el primer gen reportado con efecto mayor en la tasa de ovulación. Es un miembro de la superfamilia de factores de crecimiento transformante β , descubierto en ovinos Merino Australiano (Davis *et al.*, 1982; Davis, 2005). La tasa de ovulación en ovejas portadoras y homocigotas para *FecB* se asocia a la maduración precoz de un gran número de folículos antrales que ovulan teniendo menor tamaño que los folículos de ovejas no portadoras (McNatty *et al.*, 1986). El descubrimiento de *FecB* abrió el camino a la MAS para el mejoramiento genético de la prolificidad en ovinos (Davis, 2005).



Cuadro 1. Genes con efecto mayor en prolificidad en ovejas

Gen	Nombre	Alelo	Cromosoma	Efecto en Tasa de Ovulación (TO) y Prolificidad (Pro)	Raza Fundadora	Referencia
<i>Booroola</i>	Booroola	<i>FecB</i>	6	B +: TO + 1.50 B B: TO + 3.00 Pro + 1.00 Pro + 1.50	Booroola Merino	Fogarty, 2009
<i>BMP15</i>	Inverdale	<i>FecX^I</i>	X	I +: TO + 1.00 I I: TO Infértil Pro + 0.60 Pro Infértil	Inverdale	Davis <i>et al.</i> , 1991
<i>BMP15</i>	Hanna	<i>FecX^H</i>	X	H +: TO + 1.0 H H: TO Infértil Pro + 0.60 Pro Infértil	Hanna	Davis, 2005
<i>BMP15</i>	Belclare	<i>FecX^B</i>	X	B +: TO + 1.00 B B: TO Infértil Pro - Pro Infértil	Belclare	Davis, 2005
<i>BMP15</i>	Galway	<i>FecX^G</i>	X	B +: TO + 0.70 B B: TO Infértil Pro - Pro Infértil	Belcalre y Cambridge	Davis, 2005
<i>BMP15</i>	Lacaune	<i>FecX^L</i>	X	L +: TO + 1.50 L L: TO Infértil Pro - Pro Infértil	Lacaune	Bodin <i>et al.</i> , 2007
<i>BMP15</i>	Rasa Aragonesa	<i>FecX^R</i>	X	R +: TO R R: TO Infértil Pro 1.30 Pro Infértil	Rasa Aragonesa	Monteagudo <i>et al.</i> , 2009
<i>FecX2</i>	Woodlands	<i>FecX2^w</i>	X	W +: TO + 0.40 W W: TO ≥ W + Pro + 0.25 Pro ≥ W +	Coopworth	Davis <i>et al.</i> , 2001
<i>GDF9</i>	High Fertility	<i>FecG^H</i>	5	H +: TO + 1.39 H H: TO Infértil Pro - Pro Infértil	Belcalre y Cambridge	Hanrahan <i>et al.</i> 2004
<i>GDF9</i>	Thoka	<i>FecG^T</i>	5	H +: TO + 1.39 H H: TO Infértil Pro - Pro Infértil	Icelandic	Davis, 2005; Nicol <i>et al.</i> , 2009
<i>GDF9</i>	Embrapa	<i>FecG^E</i>	5	E +: TO + 0.12 EE: TO + 1.00 Pro + 0.31 Pro + 0.65	Santa Inés	Silva <i>et al.</i> , 2011

Integrado de Davis (2005) y Jansson (2014).



Gen de la proteína morfogénica ósea (*BMP15*). La expresión de este gen es esencial para la fertilidad en ovejas Inverdale y Hanna. Las mutaciones en este gen pueden causar infertilidad (forma homocigota) o en su caso incrementar la tasa de ovulación (forma heterocigota; Galloway *et al.*, 2000). En 1990, Davis *et al.* (1991) encontraron que la prolificidad en ovejas Romney está determinada por un patrón hereditario ligado al sexo, localizado en el cromosoma X denominado Inverdale o *FecX^I*. Asimismo, en 1990, en ovejas Hanna se identificó otro gen con las mismas características hereditarias que Inverdale, el cual fue nombrado Hanna o *FecX^H*, y sus genotipos afectan la tasa de ovulación y el número de corderos nacidos (Davis, 2005). Por su parte, Hanrahan *et al.* (2004), al examinar ovejas Belclare y Cambridge encontraron mutaciones en el gen *BMP15* denominados Belclare (*FecX^B*) y Galway (*FecX^G*), los cuales también tienen influencia en la tasa de ovulación e infertilidad de la hembra. En un estudio realizado en ovejas de la Rasa Aragonesa, Monteagudo *et al.* (2009) encontraron una mutación en el gen *BMP15* que consiste en la delección de 17 pares de bases. Esta mutación fue denominada Rasa Aragonesa (*FecX^R*) y tiene como consecuencia que el 85 % de la secuencia de aminoácidos en la pre-proteína se vea modificada o suprimida y que hembrashomocigotas para *FecX^R* sean estériles.

Woodlands (*FecX^W*). Este gen fue descubierto en 1999 en un rebaño de ovejas Coopworth. Es un gen con efecto mayor en la tasa de ovulación y mantiene un patrón hereditario similar al Inverdale y Hanna (Davis *et al.*, 2001). Actualmente el mecanismo por el cual afecta la tasa de ovulación se



desconoce, pero se ha observado que la expresión de $FecX2^W$ incrementa la cantidad de pequeños folículos antrales (Feary *et al.*, 2007).

Gen del factor 9 de crecimiento y diferenciación (GDF9). Es un gen polimórfico localizado en el cromosoma 5 que abarca 2.5 kilobases (kb), conformado por dos exones (el primero de 397 pb y el segundo de 968 pb) y un intrón (1126 pb). Codifica para una proteína de 454 aminoácidos, donde el primer exón codifica el péptido-señal, la pro-región es codificada por ambos exones y la proteína madura biológicamente es determinada por el segundo exón (Bodensteiner *et al.*, 1999; Nicol *et al.*, 2009).

El gen *GDF9* se expresa en el ovocito desde las primeras etapas del desarrollo folicular hasta la ovulación (Mcgrath *et al.*, 1995; Hayashi *et al.*, 1999; Hanrahan *et al.*, 2004). En 2004, Hanrahan *et al.* (2004) reportaron 8 polimorfismos en el gen *GDF9* en ovejas Cambridge y Belclare (identificados como G1-G8), en donde tres de los ocho polimorfismos (G2, G3 y G5) no dan lugar a un aminoácido alterado, mientras que G1, G4, G6, G7 y G8 generan cambios en la secuencia de aminoácidos de la proteína. Al relacionarlos con infertilidad en la oveja, solo hembras homocigotas para G8 ($FecG^h$) presentan esterilidad y las hembras heterocigotas muestran mayor tasa de ovulación. Asimismo, Nicol *et al.* (2009) identificaron una mutación dentro de *GDF9* en ovejas Icelandic Thoka, a la cual le denominaron $FecG^T$, la cual aumenta la tasa de ovulación en hembras heterocigotas, pero causa infertilidad en ovejas homocigotas. Silva *et al.* (2010) identificaron un polimorfismo en el gen *GDF9* de ovinos Santa Inés, al que denominaron Embrapa ($FecG^E$) y tiene efecto en la tasa de ovulación y consecuentemente en la prolificidad, sin causar esterilidad



en alguno de sus genotipos. Por su parte, Pérez-Ruiz (2012) detectó a *FecG^E* segregando en ovinos Pelibuey en México y, de igual forma que en ovejas Santa Inés, reportó que parecía tener un efecto en la prolificidad, lo cual fue confirmado por Pérez-Camacho *et al.* (2014) en un estudio donde ovejas Pelibuey con una o ambas copias de *FecG^E* producen mayor número de corderos al nacimiento que ovejas no portadoras (Cuadro 2).

Funciones de la Proteína GDF9

Aunque las gonadotropinas son las principales hormonas que intervienen en el control del crecimiento y desarrollo folicular, existen otros factores que juegan papeles importantes dentro del proceso de la foliculogénesis (McNatty *et al.*, 1986; Pramod *et al.*, 2013). Como es el caso de la proteína morfogénica ósea (BMP15) y el factor 9 de crecimiento y diferenciación (GDF9), miembros de la superfamilia de factores crecimiento transformante β (TGF- β) secretados por el ovocito. Estas proteínas son secretadas por el ovocito en crecimiento, actúan como factores parácrinos ya que son reconocidas por receptores específicos en las células cumulares que rodean al ovocito, estimulando la comunicación bidireccional entre ambos tipos celulares (McNatty *et al.*, 2005). Las células de la granulosa son las encargadas de proporcionar los nutrientes esenciales al ovocito y participan tanto en el mantenimiento de arresto e inducción meiótica, como en la supresión transcripcional global del ovocito (McNatty *et al.*, 1984). Mientras que el ovocito juega un papel muy importante en la regulación del desarrollo y función de las células de la granulosa en todo el proceso de foliculogénesis (McNatty *et al.*, 2005). La proteína BMP15 es altamente homóloga a GDF9 y se expresa tanto en ovocitos de folículos

Cuadro 2. Medias estimadas de prolificidad por genotipo, determinadas por la variante $FecG^E$ del gen $GDF9$ en ovejas Santa Inés y Pelibuey

Genotipo	Santa Inés	Pelibuey	
	Media [95% IC] (Silva <i>et al.</i> , 2010)	Número de crías en 3 partos; [Intervalo posterior] (Pérez-Ruiz, 2012)	Media \pm EE (Pérez-Camacho, 2014)
$FecG^{EE}$	1.78 [1.69, 1.87]	6.10 [4.62, 7.66]	2.03 \pm 0.18
$FecG^{E+}$	1.44 [1.41, 1.48]	4.98 [2.17, 8.15]	2.00 \pm 0.14
$FecG^{++}$	1.13 [1.11, 1.16]	4.50 [2.55, 6.67]	1.52 \pm 0.13



primarios de ovejas, humanos y ratones como en hipófisis y testículos de ratones (Otsuka y Shimasaky 2002; McNatty *et al.*, 2005), actúa a través de una cascada de proteínas señalizadoras (vía Smad) responsables de un enorme rango de comportamientos fisiológicos a nivel celular, incluyendo el desarrollo y maduración de ovocitos (Luna y Alonso, 2014).

Asimismo, la vía de señalización de GDF9 involucra receptores tipo I y tipo II (Figura 1A), que para esta proteína están presentes en la membrana de las células de la granulosa (de Caestecker, 2004). Tras la unión de GDF9 al receptor tipo II (BMPRII), recluta y activa al receptor tipo I (ALK5-I) mediante fosforilación (Mazerbourg *et al.*, 2004). El complejo multimérico fosforila las proteínas de señalización intracelular llamadas Reguladores de Receptores Smads 2 y 3 (R-Smads 2 y 3), que posteriormente, al unirse con Smad 4 forman un complejo activo que se traslada al núcleo para interactuar con factores de transcripción específicos para regular la expresión de genes diana (Mazerbourg *et al.*, 2004; Thomas y Vanderhyden, 2006). Esta proteína es necesaria para la expansión de las células cumulares, ya que induce la expresión de genes como *Has2*, *Ptx3*, *Ptgs2* y *Grem1* (Pangas y Matzuk, 2005). Además, promueve la supervivencia folicular durante la transición a folículo antral por la supresión de apoptosis de células de la granulosa, ya que induce la expresión de PI3K/Akt en folículos pre-antrales (Orisaka *et al.*, 2006).

Por otra parte, investigaciones recientes han revelado acción sinérgica entre los productos de los genes *GDF9* y *BMP15* (McNatty *et al.*, 2005; Reader *et al.*, 2011; Mottershead *et al.*, 2012). En experimentos *in vitro* estos pueden llegar a formar heterodímeros y ser una molécula más activa que los

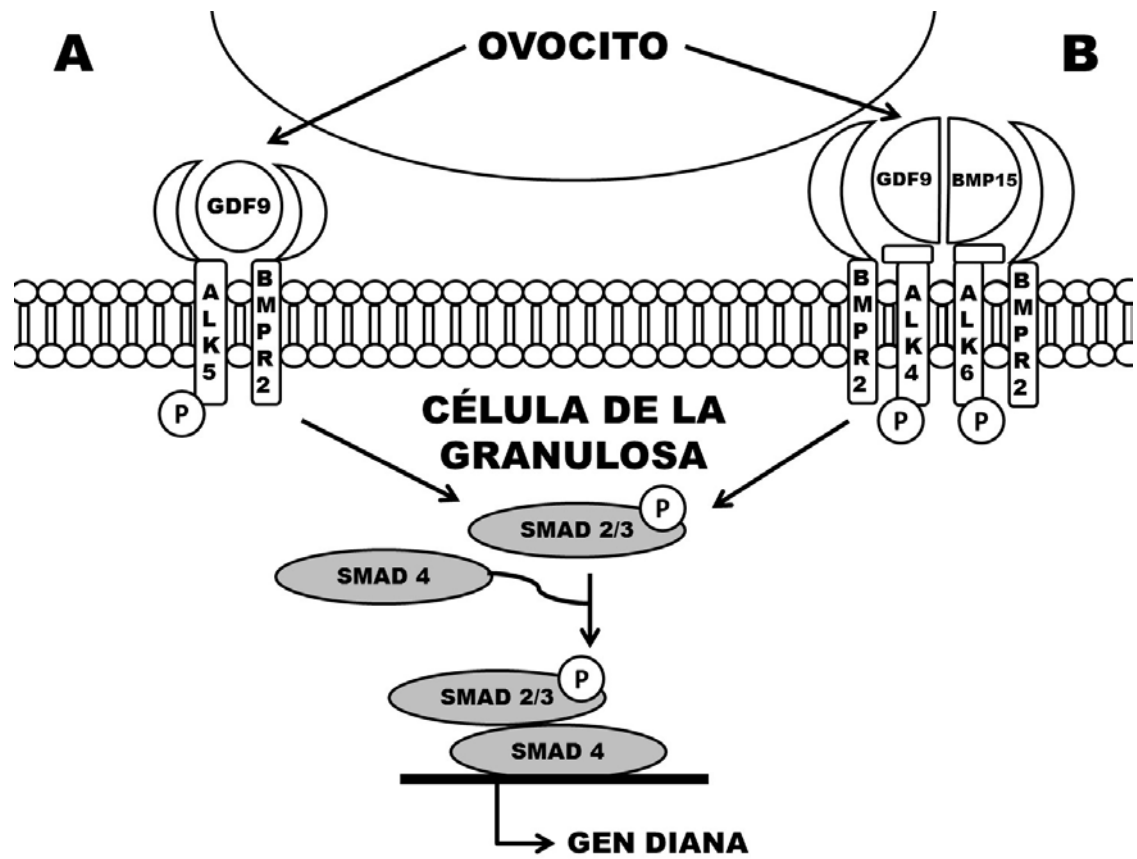


Figura 1. Modelos de acción de GDF9 (A) y el heterodímero GDF9:BMP15 (B) en la regulación de las funciones de las células de la granulosa.

Modificado de Gilchrist *et al.* (2008) y Peng *et al.* (2013).



homodímeros de GDF9 y BMP15 en células de la granulosa de ratones y humanos. Estos ligandos heterodiméricos siguen la vía de señalización de los TGF- β , se unen a un complejo de dos receptores tipo II (BMPR-II) y dos receptores tipo I (ALK-6 para BMP15 y, a diferencia de la proteína GDF9 por sí sola, el heterodímero utiliza ALK-4 como receptor tipo I para GDF9) ubicados en la membrana de las células de la granulosa (Figura 1B). El complejo multimérico fosforila a R-Smad 2 y 3, que al unirse con Smad 4 se trasladan al núcleo, donde al interactuar con factores de transcripción regula la expresión de genes relacionados con la expansión cumular (*Ptx3*, *Has2* y *Ptgs2*; Peng *et al.*, 2013).

Además, los genes de *GDF9* y *BMP15* controlan el metabolismo de las células cumulares, ya que se ha observado que la producción de colesterol en el ovocito de ratón es deficiente y mediante la secreción de estos factores la biosíntesis de colesterol es estimulada en las células cumulares al favorecer la expresión de *Mvk*, *Pmvk*, *Fdps*, *Sqle*, *Cyp51*, *Sc4mol* y *Ebp*, genes que codifican para enzimas que participan en dicho proceso (Su *et al.*, 2008).

Además, en las células de la teca, *GDF9* promueve proliferación celular, regula la producción de andrógenos y previene la diferenciación temprana de la teca interna durante el inicio del desarrollo folicular (Spicer *et al.*, 2008).

Por otra parte, cuando se presentan polimorfismos como *FecG^T* y *FecG^E* en el gen *GDF9*, se puede llegar a incrementar la tasa de ovulación en las ovejas (Davis, 2005; Silva *et al.*, 2010). Es posible que estas mutaciones afecten la formación de homodímeros y heterodímeros con BMP15 (Galloway *et al.*, 2000; Liao *et al.*, 2003; Peng *et al.*, 2013). Además, se ha visto que el



cambio de aminoácidos que originan mutaciones como la *FecG^H* ocasiona la pérdida de funcionalidad biológica de la proteína (Davis, 2005), dado que se encuentra situada en la región que codifica el sitio de unión de la proteína con el receptor tipo I, por lo que es posible que la mutación afecte la capacidad de unión al receptor (Hanrahan *et al.*, 2004).

Por lo anterior, las mutaciones en los genes GDF9 y BMP15 pueden disminuir la actividad del sistema de proteínas morfogénicas (BMP; Pérez-Ruiz, 2012), lo que trae como consecuencia un incremento en la tasa de ovulación de la oveja, ya que mutaciones en los genes de fecundidad (*Fec*) disminuyen la acción proliferativa de células de la granulosa en los primeros estadios del desarrollo folicular, teniendo como resultado mayor número de folículos con menor cantidad de células de la granulosa (Fabre *et al.*, 2006).

Al disminuir la funcionalidad del BMP, la acción inhibitoria de BMP a la acción de la FSH en las células de la granulosa se ve disminuida, lo que origina un incremento en la sensibilidad a FSH en dichas células. Además, favorece la expresión de enzimas esteroideogénicas, activina/inhibina y las subunidades del receptor de LH en folículos de menor tamaño en ovejas portadoras de *Fec* (Shackell *et al.*, 1993). El incremento en la sensibilidad a gonadotropinas en folículos antrales pequeños estimula su selección y mantenimiento, aun cuando las concentraciones de FSH circulante sean bajas. Cada folículo seleccionado mantiene menor cantidad de células de la granulosa con poca producción de estradiol e inhibina, pero al ser mayor cantidad de folículos seleccionados, en conjunto producen la misma cantidad de estradiol que el reducido número de folículos en ovejas no portadoras de *Fec*. Además, dada la retroalimentación



positiva del estradiol con la secreción de GnRH hace posible la ovulación y lutenización de mayor cantidad de folículos que en ovejas no portadoras de *Fec* (Figura 2; Fabre *et al.*, 2006).

Por último, parece ser que la actividad el sistema BMP regula la calidad y cantidad de óvulos producidos en ovejas (Hunter *et al.*, 2004), sin embargo cualquier extremo en este control puede ocasionar disfunción ovárica y por consiguiente esterilidad. Tal es el caso del alelo *FecG^H* del gen GDF9, donde la pérdida total de la funcionalidad de esta proteína lleva al arresto en la foliculogénesis (Figura 3. Fabre *et al.*, 2006).

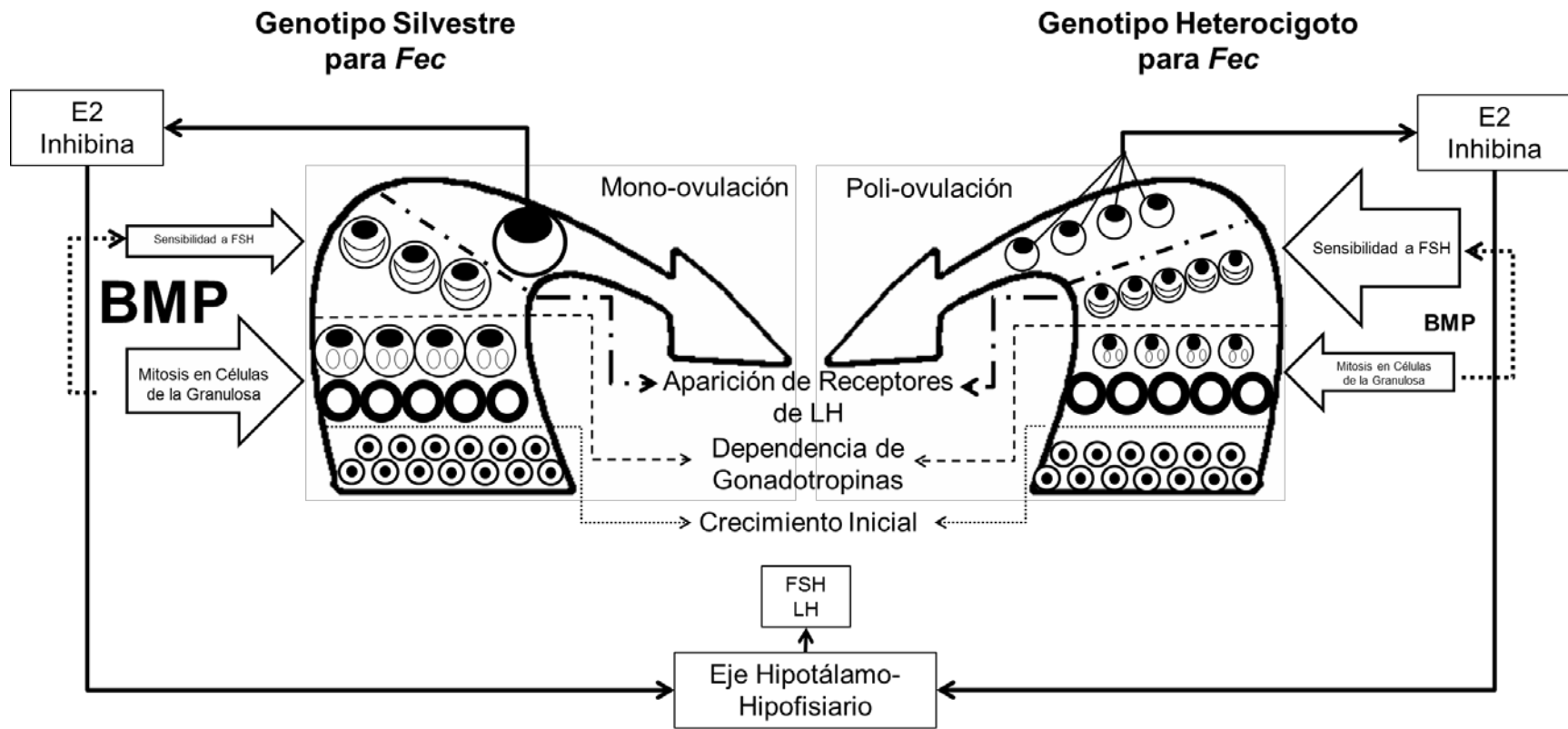


Figura 2. Representación esquemática de los genes de fecundidad (*Fec*) en la foliculogénesis y tasa de ovulación en ovejas.

La reducción en el sistema de señalización BMP en el ovario de ovejas portadoras de mutaciones en genes *Fec* (derecha), produce una disminución en la mitosis de las células de la granulosa y aumenta la sensibilidad de los folículos a FSH en comparación con ovejas no portadoras de mutaciones *Fec*. Modificado de Fabre *et al.* (2006).

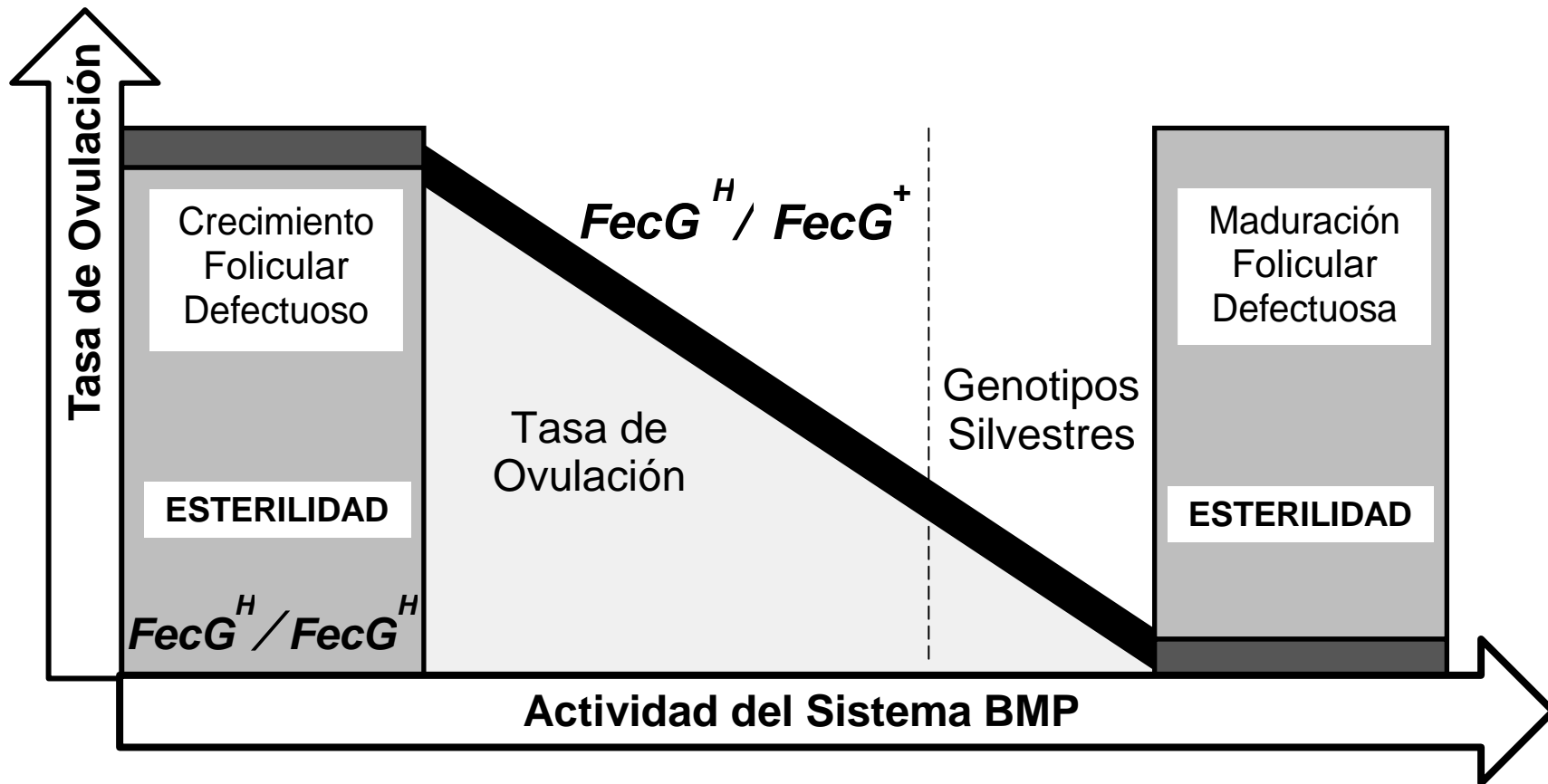


Figura 3. Relación entre el alelo $FecG^H$ del gen GDF9 y la esterilidad en ovejas.

Al disminuir la actividad del sistema BMP la tasa de ovulación se incrementa. Sin embargo, la pérdida de funcionalidad de la proteína origina que la actividad de BMP sea demasiado baja, lo que origina que la foliculogénesis se bloquee en las primeras etapas del desarrollo folicular. Adaptado de Fabre *et al.* (2006).



FACULTAD DE ZOOTECNIA Y ECOLOGÍA



MATERIALES Y MÉTODOS

Áreas de Estudio y Manejo de los Animales

En el presente estudio se analizaron animales y registros de cuatro unidades de producción (2 de Jalisco, 1 de Tabasco y 1 de Chihuahua), que cuentan con información productiva y reproductiva confiable, la cual fue analizada previamente al muestreo de los animales. Esto permitió incluir solo borregas y partos de borregas sin haber sido tratadas hormonalmente para sincronizar el estro y/o inducir la ovulación. Además, se procuró que las hembras muestreadas contaran con 2 o más partos (80 % de los partos analizadas fueron de ovejas con 2 o más partos). Asimismo, se procuró que los animales en cada rancho representaran diferentes sementales y que las unidades de producción contaran con diferentes líneas genéticas y diferentes condiciones de manejo (Pérez-Camacho, 2014). A continuación se describen las unidades de producción y las condiciones de manejo a las que están sometidos los animales:

Chihuahua. Se localiza en el municipio de Bachíniva, Chihuahua, en el km 69.5 de la carretera Cd. Cuauhtémoc a Bachíniva, a 28° 49' 0.21" de latitud norte y 107° 11' 53.21" de longitud oeste y una altitud de 2020 m, con un clima semi-seco templado, una temperatura media entre 8 y 14 °C y un rango de precipitación promedio anual de 400 a 600 mm (INEGI, 2009).

El rebaño se estableció en el 2003 con hembras de fundación y los machos se han venido adquiriendo de rebaños del estado de Jalisco, actualmente cuenta con 34 hembras Pelibuey y alrededor de 200 hembras Dorper de registro bajo un sistema de producción semi-intensivo, con pastoreo



de vientres y hembras en desarrollo durante la época de lluvias (julio a septiembre) y con suplementación estratégica a ovejas en el último tercio de gestación y durante la lactancia. El resto del año, las borregas adultas se manejan en confinamiento, donde la alimentación es a base de subproductos agrícolas (rastreo de maíz, paja de frijol, frijol y maíz quebrado de desecho) y complementación estratégica con heno de avena, heno de alfalfa y alimentos balanceados durante el último tercio de la gestación y la lactancia. Los animales se agrupan de acuerdo al estado fisiológico, edad y sexo, lo que permite mantener un empadre controlado y utilizar técnicas de reproducción asistida como la inseminación artificial y transferencia de embriones (sólo en Dorper). Los animales en crecimiento y desarrollo se manejan en estabulación, con alimentación a base de alfalfa, heno de avena y alimento concentrado con 17 y 14 % de proteína, respectivamente. La selección en este rebaño se hace principalmente con base en conformación, desarrollo y prolificidad.

Tabasco. Localizado en Ranchería Estanzuela Primera Sección, Municipio del Centro, Tabasco, en el km 16.5 de la carretera Villahermosa a Tepa, a 17° 52' 13.52" de latitud norte y 92° 55' 25.55" de longitud oeste y una altitud de 20 m sobre el nivel del mar, con un clima cálido (24 a 28 °C) y lluvias abundantes en verano, con un rango de precipitación anual de 1500 a 3000 mm (INEGI, 2009).

El rebaño inicio sus actividades en 1987 y actualmente maneja alrededor de 300 vientres Pelibuey de registro con genética principalmente del estado de Tabasco, donde el manejo de los animales se da en condiciones semi-intensivas. La alimentación se basa en el pastoreo de praderas con especies



nativas y pasto estrella de África (*Cynodon plectostachium*), con suplementación estratégica en corral de ovejas paridas y corderos y con un empadre continuo durante todo el año.

Jalisco1. Localizado en San Julián, Municipio del estado de Jalisco, en el km 6.5 de la carretera San Julián a San Diego de Alejandría, a 21° 0' 46.90" de latitud norte y 102° 5' 30.71" de longitud oeste y una altitud de 2093 m, con un clima templado subhúmedo (16 a 20 °C) con lluvias en verano y rango de precipitación anual de 700 a 1000 mm (INEGI, 2009).

Este rebaño se estableció en 1999 y actualmente cuenta con 120 vientres Pelibuey de registro, los cuales provienen de un rebaño fundador del estado de Jalisco, y posteriormente se incorporó genética de otros rebaños del estado de Jalisco, Colima y del Estado de México, principalmente a través de sementales. El manejo de los animales se da en condiciones semi-intensivas con pastoreo de vientres y corderas en desarrollo durante la temporada de lluvias. El resto del año, la alimentación es en base a rastrojo de maíz molido (con mazorca), con complementación estratégica dependiendo del estado fisiológico de los animales, además de la utilización de creep feeding en corderos. Se realiza un empadre controlado de 45 d, con un periodo de retiro de semental por 10 d y exposición a semental de repaso después de este tiempo. Este rebaño utiliza técnicas de reproducción asistida como inseminación artificial y transferencia de embriones en aproximadamente el 10 % de las hembras. La selección de los reproductores es con base a desempeño en crecimiento, conformación y prolificidad.



Jalisco2. Localizado en San José de García, Municipio Tepatitlán de Morelos, Jalisco, en el km 1.5 de la carretera San José de García a San Ignacio Cerro Gordo, a 20° 40' 36.45" de latitud norte y 102° 33' 21.89" de longitud oeste y una altitud de 1900 m, con un clima templado sub-húmedo (16 a 22 °C) con lluvias en verano y rango de precipitación anual de 700 a 1100 mm (INEGI, 2009).

El rebaño inició actividades en el 2000, con un reducido número de hembras procedentes de Tepatitlán Jalisco. Posteriormente se adquirieron sementales del centro ovino de esta localidad y de un rebaño localizado en San Jacinto en el estado de México. Actualmente el rebaño maneja 70 vientres Pelibuey de registro bajo un sistema de producción intensivo, donde la alimentación es a base de rastrojo de maíz con mazorca, con suplementación estratégica de acuerdo al estado fisiológico de los animales. Éste rebaño desde sus inicios ha llevado a cabo un estricto programa de mejora genética en características de conformación cárnica, parámetros productivos y énfasis en prolificidad. También utiliza reproducción asistida, como inseminación artificial y transferencia de embriones.

Descripción de los Animales y Genotipificación

Para los análisis de productividad y sus componentes se muestrearon 156 borregas Pelibuey con 633 partos en las cuatro unidades de producción antes descritas. Las muestras de sangre fueron colectadas en tarjetas FTA Whatman©. Su conservación se realizó a temperatura ambiente, de acuerdo a las recomendaciones del fabricante (GE Healthcare©). La extracción de DNA genómico se realizó mediante la técnica de fenol:cloroformo:alcohol isoamílico



25:24:1 y se conservó a $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$. Posteriormente se hizo la genotipificación por discriminación alélica mediante ensayo de PCR Tiempo Real (StepOnePlus) con las sondas FAMACTTCAAACAGTTTCT-TTTTMGBNFQ y VICTCAAACAGTGTCTTTTTMGBNFQ de Applied Biosystems Inc. (Foster City, CA, USA) de acuerdo al protocolo establecido por Pérez-Camacho *et al.* (2014).

Descripción de Variables Evaluadas

Número de corderos nacidos (NCN). Número de corderos nacidos en cada parto de las hembras genotipificadas.

Peso total de la camada al nacimiento (PTN). Suma de los pesos al nacimiento de los corderos por camada en cada parto de las hembras genotipificadas, ajustando previamente por sexo a equivalente macho. Esto dentro de tipo de parto y época de nacimiento.

Peso promedio de cordero nacido (PPCN). Se calculó como la división del PTN entre NCN en cada parto de las hembras genotipificadas.

Número de corderos destetados (NCD). Número de corderos destetados por camada en cada parto de las hembras genotipificadas.

Peso total de la camada al destete (PTD). Suma de los pesos al destete de los corderos por camada en cada parto de las hembras genotipificadas, ajustando previamente por sexo a equivalente macho. Esto dentro de tipo de parto y época de nacimiento.

Peso promedio de cordero destetado (PPCD). Se calculó como la división entre el PTD y NCD en cada parto de las hembras genotipificadas.

Tasa de mortandad (TM). Se calculó como la división entre en número de corderos muertos y NCN por cada genotipo y por unidad de producción.



Factores de Ajuste

Para ajustar los pesos por el sexo del codero al nacimiento y al destete, se generaron factores de ajuste aditivos, para lo cual se utilizó la información de 1,575 corderos Pelibuey de la base de datos del Organismo de la Unidad Nacional de Ovinocultores (UNO), los cuales pertenecían a 10 rebaños en los estados de Chiapas y Jalisco. Se identificaron 93 grupos contemporáneos, cada uno conformado por 10 o más corderos, nacidos en un periodo no mayor a 30 d y pesados al destete el mismo día en un mismo rebaño. Se procuró que en cada rebaño se tuvieran los tres tipos de parto (simple, doble y tres o más) y que éstos se distribuyeran en las tres épocas en las que se dividió el año (Época 1: Ago-Nov, Época 2: Dic-Mar, y Época 3: Abr-Jul).

Para el cálculo de los factores de ajuste se tomaron en cuenta solo animales cuya edad al destete oscilaba entre 60 y 90 d. En los factores de ajuste de peso al nacimiento se consideró solo el peso observado de los corderos al nacimiento. Mientras que para el factor de ajuste de pesos al destete, el peso de los corderos fue ajustado a 75 d de edad, mediante la siguiente relación (CONARGEN, 2010):

$$PD_{75} = \left(\frac{PD_{DO} - PD_{PN}}{ED} \right) \times 75 + PD_{PN}$$

Donde:

PD₇₅ = Peso destete ajustado de los corderos a los 75 d.

PD_{DO} = Peso destete observado del cordero.

PD_{PN} = Peso al nacimiento.

ED = Edad al destete del cordero.



Edición de la Base de Datos

Prolificidad y pesos al nacimiento. Para el análisis de NCN, se incluyeron las borregas genotipificadas y partos de las mismas en los que se contaba con el número de corderos nacidos, sin haber sido tratadas hormonalmente para sincronizar el estro y/o inducir la ovulación como se mencionó anteriormente (Pérez-Camacho, 2014). Mientras que para PTN y PPCN, solo se consideraron aquellas ovejas genotipificadas que contaban con información de peso al nacimiento (Cuadros 3 y 5).

Productividad de la borrega y sus componentes. Para el análisis de PTD, PPCD y NCD se tomaron en cuenta solo aquellas borregas genotipificadas, con partos en los que se contaba con historial y peso al destete de sus corderos (Cuadros 4 y 5). Se consideraron solo corderos cuya edad al destete estuviera dentro del rango de 60 a 90 d, ya que los registros individuales de los corderos fueron ajustados a los 75 ± 15 d de edad. Este ajuste de peso se realizó con base en el promedio de ganancia diaria del animal desde el nacimiento hasta el destete, como lo menciona la Guía Técnica de Programas de Control de Producción y Mejoramiento Genético en Ovinos de CONARGEN (2010).

Análisis Estadístico

El modelo, en el análisis previo donde se generaron los factores de ajuste aditivos, incluyó los efectos fijos de sexo, tipo de parto, época de nacimiento, estado, las interacciones dobles y triples que resultaron significativas ($P < 0.05$), así como el grupo contemporáneo dentro de estado por época de nacimiento. Los análisis se corrieron con PROC GLM de SAS (versión



FACULTAD DE ZOOTECNIA Y ECOLOGÍA



Cuadro 3. Estructura y distribución de las hembras utilizadas para los análisis de prolificidad (NCN), peso de la camada al nacimiento (PTN) y peso promedio de cordero nacido (PPCN) de acuerdo al rebaño de procedencia y genotipo para $FecG^E$ del gen $GDF9$

Rebaño/Genotipo	NCN*					PTN y PPCN			
	Hembras	Partos	RNP	PPA	Corderos	Hembras	Partos	PPA	Corderos
Chihuahua	31	117	1-9	3.77	202	31	112	3.61	194
<i>FecG^{EE}</i>	4	4	1-1	1.00	9	4	4	1.00	9
<i>FecG^{E+}</i>	15	66	1-8	4.40	123	15	63	4.20	118
<i>FecG⁺⁺</i>	12	47	1-9	3.92	70	12	45	3.75	67
Tabasco	30	129	1-8	4.30	194	28	65	2.32	100
<i>FecG^{EE}</i>	5	25	1-7	5.00	41	5	11	2.20	19
<i>FecG^{E+}</i>	11	44	1-8	4.00	75	9	19	2.11	35
<i>FecG⁺⁺</i>	14	60	1-6	4.29	78	14	35	2.50	46
Jalisco1	60	263	1-11	4.38	506	59	205	3.47	384
<i>FecG^{EE}</i>	13	49	1-9	3.77	100	12	36	3.00	70
<i>FecG^{E+}</i>	32	148	1-11	4.63	302	32	113	3.53	224
<i>FecG⁺⁺</i>	15	66	1-7	4.40	104	15	56	3.73	90
Jalisco2	34	124	1-11	3.65	259	34	120	3.53	250
<i>FecG^{EE}</i>	10	27	1-6	2.70	64	10	25	2.50	60
<i>FecG^{E+}</i>	17	69	1-11	4.06	153	17	67	3.94	148
<i>FecG⁺⁺</i>	7	28	1-9	4.00	42	7	28	4.00	42
Total	156	633	1-11	4.06	1161	152	502	3.30	928

*Pérez-Camacho, 2014.

RNP = Rango de número de partos de las hembras analizadas.

PPA = Promedio de número de partos de hembras analizadas.



Cuadro 4. Estructura y distribución de las hembras utilizados para los análisis de número de corderos destetados (NCD), peso promedio de cordero destetado (PPCD) y peso de la camada al destete (PTD) de acuerdo al rebaño de procedencia y genotipo para $FecG^E$ del gen $GDF9$

Rebaño/Genotipo	NCD, PPCD y PTD				
	Hembras	Partos	RNP	PPA	Corderos
Chihuahua	31	106	1-9	3.42	184
<i>FecG^{EE}</i>	4	4	1-1	1.00	9
<i>FecG^{E+}</i>	15	60	1-7	4.00	112
<i>FecG⁺⁺</i>	12	42	1-9	3.50	63
Tabasco	24	47	1-10	1.96	71
<i>FecG^{EE}</i>	5	6	1-9	1.20	11
<i>FecG^{E+}</i>	6	12	1-10	2.00	21
<i>FecG⁺⁺</i>	13	29	1-7	2.23	39
Jalisco1	59	205	1-9	3.47	384
<i>FecG^{EE}</i>	12	36	3-5	3.00	70
<i>FecG^{E+}</i>	32	113	1-8	3.53	224
<i>FecG⁺⁺</i>	15	56	1-6	3.73	90
Jalisco2	30	96	1-9	3.20	192
<i>FecG^{EE}</i>	9	20	1-6	2.22	45
<i>FecG^{E+}</i>	16	56	1-9	3.50	120
<i>FecG⁺⁺</i>	5	20	1-8	4.00	27
Total	144	454	1-10	3.15	831

RNP = Rango de número de partos de las hembras analizadas.

PPA = Promedio de número de partos de hembras analizadas.

Corderos* = Número de corderos descendientes de las hembras utilizadas.



Cuadro 5. Animales utilizados para los análisis de prolificidad (NCN), peso de la camada al nacimiento (PTN), número de corderos destetados (NCD) y peso de la camada al destete (PTD) de acuerdo al genotipo de la hembra para el alelo *FecG^E* del gen *GDF9*

Genotipo	NCN**					PPCN y PTN					NCD,PPCD y PTD				
	Hembras	Partos	RNP	PPA	Cord	Hembras	Partos	RNP	PPA	Cord	Hembras	Partos	RNP	PPA	Cord
<i>FecG^{EE}</i>	32	105	1-7	3.28	214	31	76	1-9	2.45	158	30	66	1-9	2.20	135
<i>FecG^{E+}</i>	75	327	1-11	4.36	653	73	262	1-11	3.59	525	69	241	1-10	3.49	477
<i>FecG⁺⁺</i>	48	201	1-9	4.19	294	48	164	1-9	3.42	245	45	147	1-9	3.27	219
Total	156	633	1-11	4.06	1161	152	502	1-11	3.30	928	144	454	1-10	3.15	831

**Pérez-Camacho, 2014.

RNP = Rango de número de partos de las hembras analizadas.

PPA = Promedio de partos de hembras analizadas.

Cord = Número de corderos descendientes de las hembras utilizadas.



FACULTAD DE ZOOTECCIA Y ECOLOGIA



9.2; SAS Institute, Inc., 1999). Los factores de ajuste fueron aditivos para expresar los pesos al nacimiento y al destete como si todos fueran de machos, con diferentes factores de ajuste por tipo de parto y época de nacimiento.

Para el análisis estadístico de las variables Poisson NCN y NCD se ajustó un modelo generalizado con PROC GLIMMIX de SAS (versión 9.2; SAS Institute, Inc., 1999), el cual incluyó los efectos fijos de año, época, rebaño, genotipo y sus dobles interacciones, así como la covariable edad y el efecto aleatorio de borrega dentro de rebaño por genotipo. La comparación de medias se realizó con la prueba de diferencia mínima significativa.

Para el análisis de las variables PTN y PTD, se ajustó un modelo lineal mixto que incluyó los efectos fijos de año, época, rebaño, genotipo, raza del macho de servicio dentro de rebaño, así como la covariable lineal y cuadrática edad, y el efecto aleatorio de borrega dentro de rebaño por genotipo. De igual forma, el análisis de las variables Peso Promedio de Cordero al Nacimiento (PPCN) y Peso Promedio del Cordero al Destete (PPCD) se realizó ajustando el mismo modelo que para PTN y PTD, pero incluyendo además el efecto fijo de la interacción de rebaño por época y en ambos casos se utilizó PROC MIXED de SAS (versión 9.2; SAS Institute, Inc., 1999).

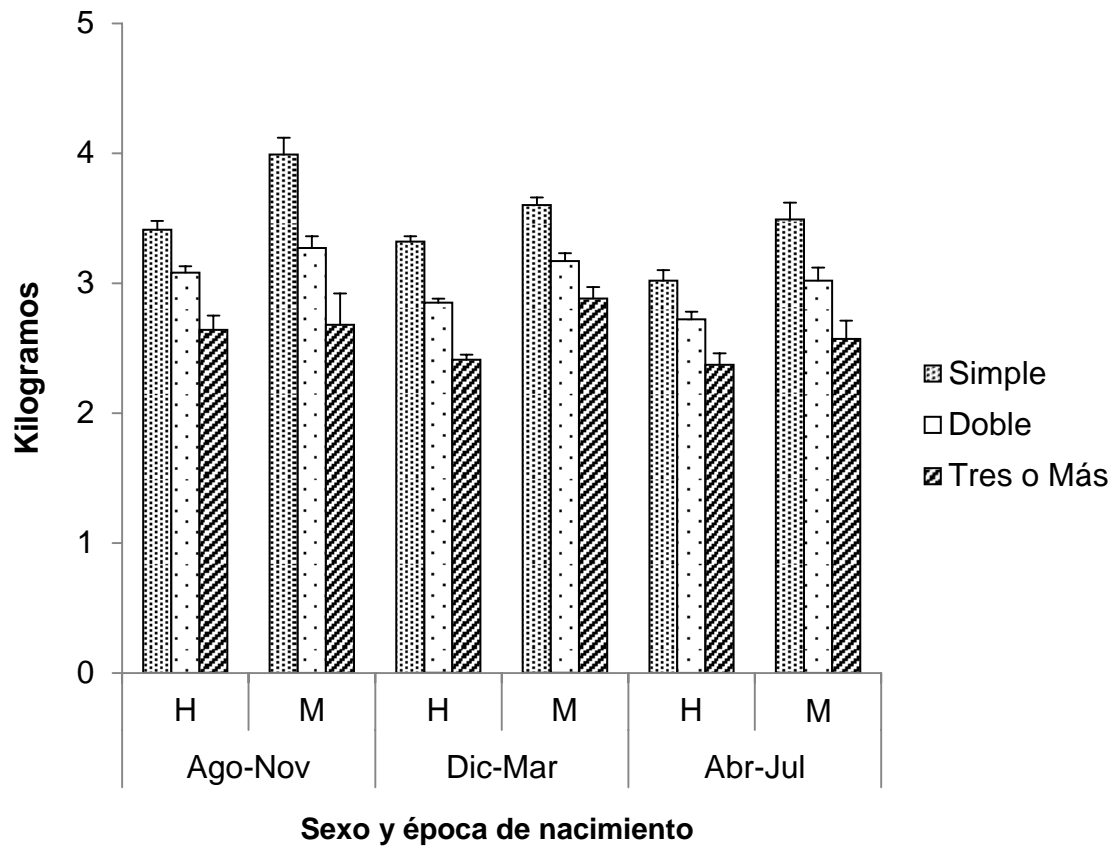


RESULTADOS Y DISCUSIÓN

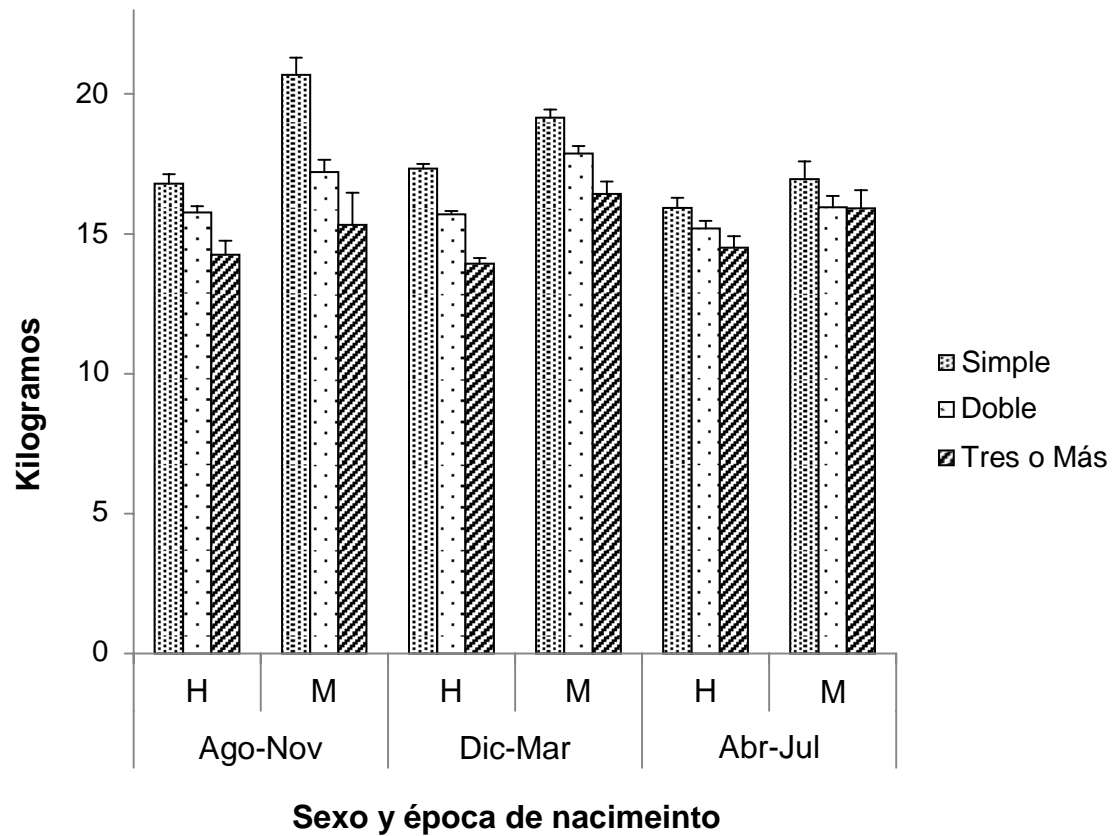
Factores de Ajuste

En las Gráficas 2 y 3 se muestran las medias de los cuadrados mínimos obtenidas para peso al nacimiento y al destete (respectivamente) de los corderos por sexo, época y tipo de parto. Dado que la interacción triple entre sexo, tipo de parto y época de nacimiento resultó significativa ($P < 0.05$) sobre el peso al nacimiento y destete de los corderos, los factores de ajuste por sexo se calcularon como las diferencias entre las medias de los cuadrados mínimos para machos y hembras dentro de cada subclase definida por los niveles de tipo de parto y época de nacimiento.

El efecto significativo de la interacción triple se atribuye a la diferencia en los cromosomas sexuales, tipo y niveles de hormonas de secreción (especialmente hormonas sexuales) que afectan tamaño y crecimiento corporal, depósito de grasa, musculatura y el tamaño de los huesos de los animales (Schanbacher *et al.*, 1980; Selaive-Villaruel *et al.*, 2008; Mohammadi *et al.*, 2010; Cloete *et al.*, 2012). Además, el tracto reproductivo de la oveja tiene capacidad finita para gestar los corderos descendientes, por lo que el incremento en el número de corderos nacidos por hembra tiene como consecuencia una disminución en el peso individual de cada cordero nacido (Gardner *et al.*, 2007). Robinson *et al.* (1977) mencionaron que el peso individual de corderos de partos dobles, triples y cuádruples es 13, 25 y 38 %, respectivamente, menor que el peso de corderos de partos simples. Además, la tasa de crecimiento predestete de corderos de partos múltiples es menor, ya que corderos de partos simples presentan mayor ganancia diaria de peso (entre



Gráfica 2. Medias de los cuadrados mínimos para peso al nacimiento de corderos por sexo (H= hembras y M=machos), época y tipo de parto.



Gráfica 3. Medias de los cuadrados mínimos para peso al destete de corderos por sexo (H: hembras y M: machos), época y tipo de parto.



8 y 26 %) que corderos de parto doble. Asimismo, corderos de partos simples son entre 8 y 26 % más pesados al destete que los de parto doble (Perón, 2008). Esto se da porque la producción de leche en la hembra es finita, y al amamantar camadas más grandes, el consumo de leche por cordero se reduce (Ramsey *et al.*, 1994). De igual forma, corderos con menor peso al nacimiento son más susceptibles a enfermedades y a mortandad neonatal (Iniguez *et al.*, 1986; Gardner *et al.*, 2007). Por otra parte, según Peón (2008), cuando existe variación notable en calidad y cantidad de alimento durante el año, las hembras que paren durante el periodo de abundancia de alimento producen corderos con mayor peso al nacimiento que aquellas hembras que paren en la época de escasez. Este mismo autor menciona que la época de parto influye significativamente en la ganancia diaria de peso predestete y, por consiguiente, en el peso al destete del cordero, ya que individuos que nacen en épocas de abundancia alcanzan hasta 11 % más peso que animales que nacen cuando existe déficit de nutrientes en los alimentos.

En los Cuadros 6 y 7 se presentan los factores de ajuste aditivos utilizados en el presente estudio, los cuales representan la cantidad de kilogramos que se adicionó a las hembras en cuanto a peso al nacimiento y peso al destete se refiere. Los pesos ajustados de los animales son los pesos en los que se basó esta investigación, ya que presentan una base común de comparación, que está libre del efecto sexo del cordero (Rivas *et al.*, 1983).

Productividad de la Borrega y sus Componentes por Genotipo

El genotipo para $FecG^E$ afectó significativamente la productividad de la borrega. En las Gráficas 4 y 5 se presentan las medias de los cuadrados



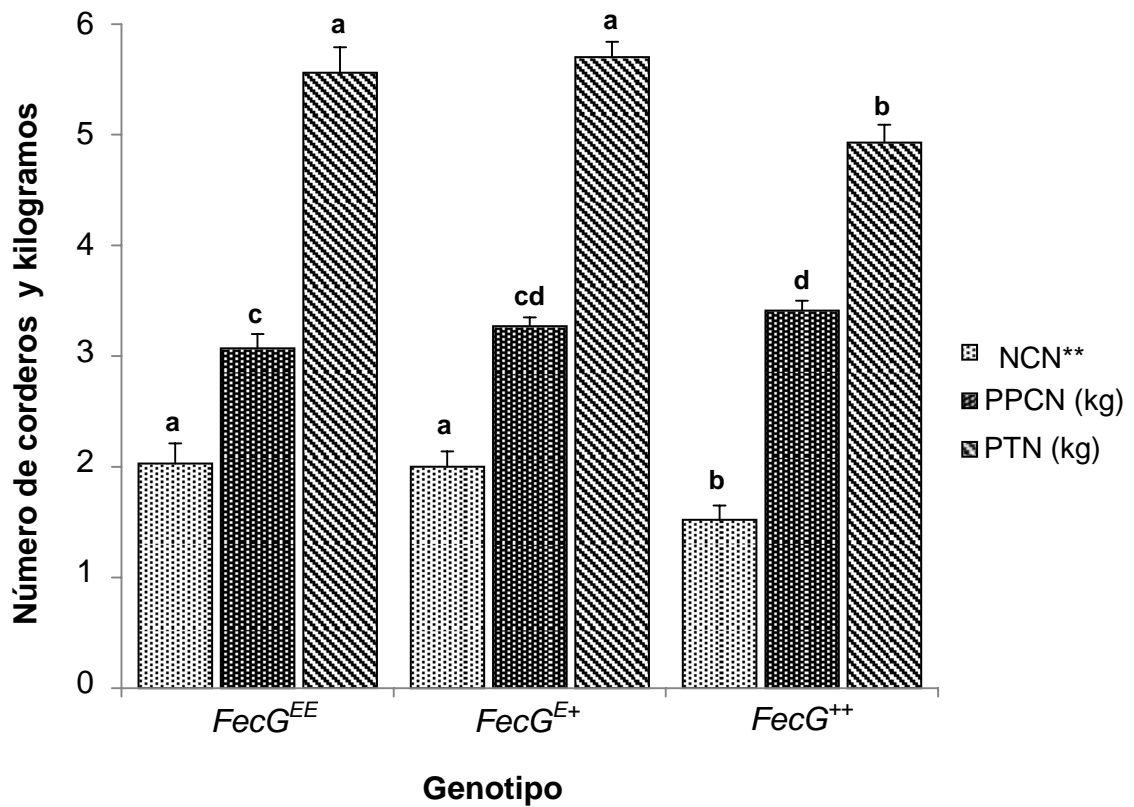
Cuadro 6. Factores de ajuste para peso al nacimiento por época de nacimiento y tipo de parto

Tipo de Parto	Época		
	Agosto-Noviembre	Diciembre-Marzo	Abril-Julio
Simple	0.58 ± 0.14	0.27 ± 0.10	0.47 ± 0.26
Doble	0.19 ± 0.07	0.32 ± 0.06	0.30 ± 0.10
Tres o Más	0.04 ± 0.15	0.47 ± 0.11	0.20 ± 0.15



Cuadro 7. Factores de ajuste para peso al destete agrupados por época de nacimiento y tipo de parto

Tipo de Parto	Época		
	Agosto-Noviembre	Diciembre-Marzo	Abril-Julio
Simple	3.89 ± 0.69	1.82 ± 0.51	1.03 ± 1.24
Doble	1.44 ± 0.36	2.18 ± 0.30	0.75 ± 0.49
Tres o Más	1.07 ± 0.70	2.49 ± 0.53	1.41 ± 0.71

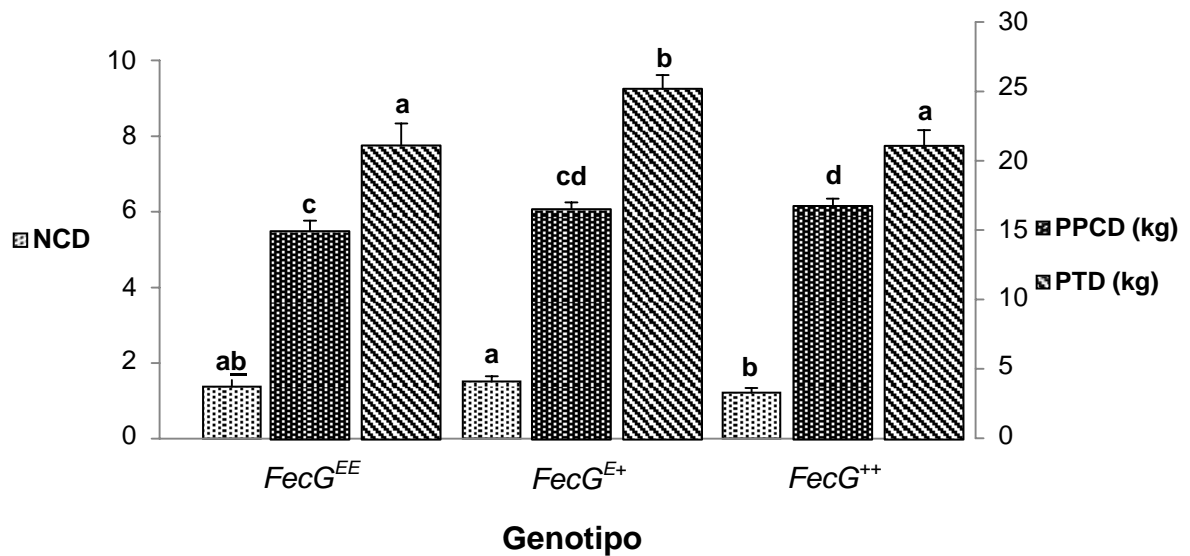


Gráfica 4. Medias de los cuadrados mínimos para prolificidad (NCN), peso promedio de cordero nacido (PPCN) y peso total de la camada al nacimiento (PTN) por genotipo para $FecG^E$.

**Pérez-Camacho, 2014.

^{ab} Literales diferentes indican diferencia ($P < 0.05$) entre medias.

^{cd} Literales diferentes indican tendencia a diferencia ($P < 0.10$) entre medias.



Gráfica 5. Medias de los cuadrados mínimos para número de corderos destetados (NCD), peso promedio de cordero destetado (PPCD) y peso total de la camada al destete (PTD) por genotipo para $FecG^E$.

^{ab} Literales diferentes indican diferencia ($P < 0.05$) entre medias de hilera en la misma columna.

^{cd} Literales diferentes indican tendencia a diferencia ($P < 0.10$) entre medias de hilera en la misma columna.



mínimos por genotipo para las diferentes variables relacionadas con la productividad de la borrega. Aunque no se encontró diferencia ($P > 0.05$) en NCN entre los genotipos $FecG^{EE}$ y $FecG^{E+}$ (2.03 ± 0.18 vs 2.00 ± 0.14 ; Pérez-Camacho, 2014), las ovejas $FecG^{E+}$ presentaron un mayor ($P < 0.05$) PTD (25.21 ± 0.99 kg) que las $FecG^{EE}$ (21.13 ± 1.60 kg), las cuales prácticamente destetaron el mismo peso que las $FecG^{++}$ (21.12 ± 1.12), a pesar de que el NCN en borregas $FecG^{EE}$ fue 33 % mayor ($P < 0.05$). En estudios realizados por Kumar *et al.* (2008) en borregas F_1 Galore X Malpura, se encontró que la productividad de la oveja con base al genotipo para el alelo $FecB$ es mayor en hembras heterocigotas ($FecB^{B+}$; 14.05 kg) que para animales $FecB^{BB}$ (12.94 kg) y $FecB^{++}$ (10.6 kg). Después, Arora *et al.* (2008) confirmaron esto en otro estudio, en el que las ovejas $FecB^{B+}$ F_1 Galore X Malpura destetaron 1.2 y 2.4 kg más por camada que borregas $FecB^{BB}$ y $FecB^{++}$, respectivamente.

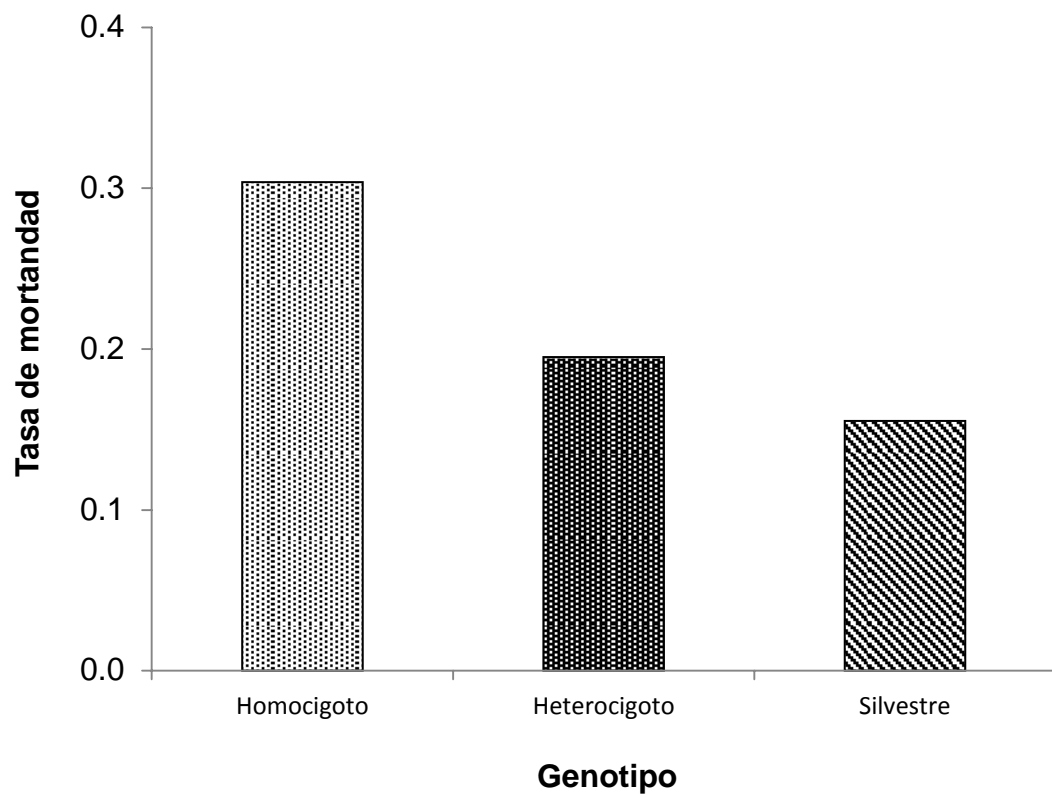
Un incremento en el número de corderos nacidos por parto tiene como consecuencia un aumento en el PTN (Hinch *et al.*, 1983; Gootwine, 2008), lo que coincide con los resultados encontrados en el presente estudio, dado que hembras $FecG^{EE}$ y $FecG^{E+}$ producen 0.51 y 0.48 más corderos nacidos ($P < 0.05$) y presentan mayor PTN (0.63 y 0.77 kg, respectivamente; $P < 0.10$) que ovejas $FecG^{++}$. No hubo diferencia ($P > 0.05$) en PTN entre los genotipos prolíficos ($FecG^{E+}$ y $FecG^{EE}$). Además, el PPCN y el PPCD fueron 0.34 y 1.81 kg menores (respectivamente; $P < 0.10$) en borregas $FecG^{EE}$ que en ovejas $FecG^{++}$, pero no hubo diferencia ($P < 0.10$) al comparar borregas $FecG^{E+}$ con ovejas $FecG^{EE}$ y $FecG^{++}$.

La diferencia en productividad entre los genotipos $FecG^{E+}$ y $FecG^{EE}$, así

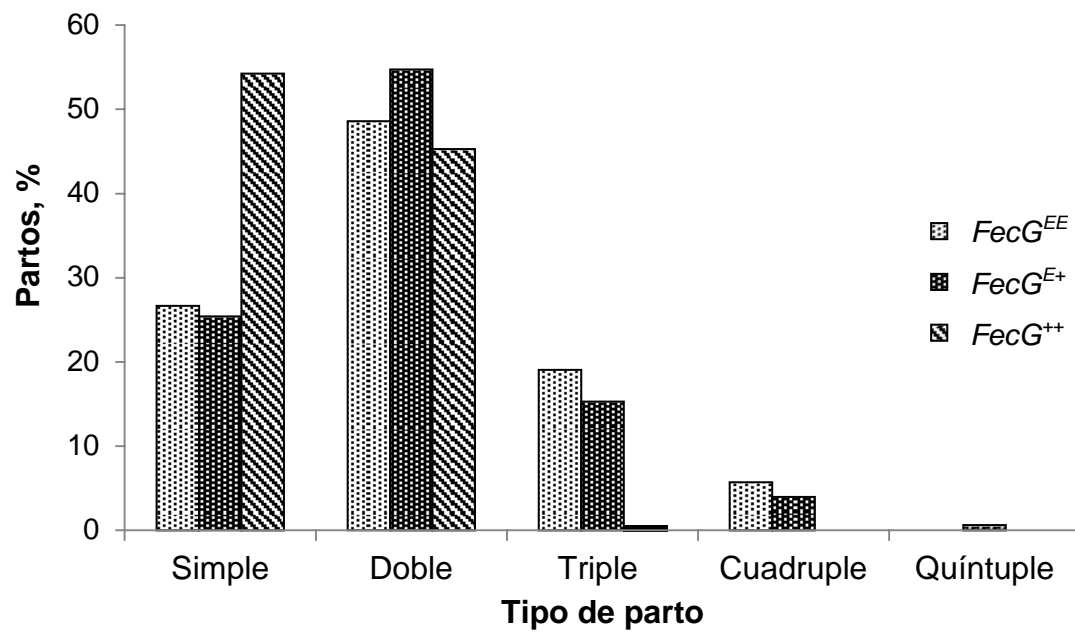


como la similitud entre $FecG^{EE}$ y $FecG^{++}$ puede deberse a que la tasa de mortandad en corderos descendientes de borregas $FecG^{EE}$ fue 0.11 y 0.15 mayor que la tasa de mortandad en corderos de ovejas $FecG^{E+}$ y $FecG^{++}$, respectivamente (Gráfica 6). Además, el 24.8 % de los partos de hembras $FecG^{EE}$ fue de tres o más corderos nacidos, mientras que para animales $FecG^{E+}$ este tipo de partos representaron el 19.9 % y solo el 0.5 % en borregas $FecG^{++}$ (Gráfica 7), lo que pudo influir en la elevada tasa de mortandad en corderos de borregas $FecG^{EE}$. Debido a que en hembras con partos de tres o más crías la tasa de mortandad aumenta significativamente (hasta en 24 y 33 %) en comparación con la tasa de mortandad en corderos de partos simples y gemelares (Iniguez *et al.*, 1986; Gootwine *et al.*, 2007; Macías-Cruz *et al.*, 2012), esto puede reducir drásticamente la productividad de la borrega, como ocurrió con el genotipo $FecG^{EE}$.

La diferencia en productividad de borregas $FecG^{E+}$ y $FecG^{++}$ se debió a que las hembras $FecG^{E+}$ produjeron 0.48 corderos más al nacimiento y a que la tasa de mortandad en corderos de ovejas $FecG^{E+}$ fue solamente 0.03 superior a la tasa de mortandad de los de borregas $FecG^{++}$, lo que originó que las ovejas $FecG^{E+}$ destetaran 0.31 corderos más por camada (Gráficas 5 y 6). Lo que coincide con otros estudios realizados (Hohenboken y Clarke, 1981; Bradford, 1985; Inounu *et al.*, 1999; Amer *et al.*, 1999; Notter, 2008), en los que se indica que el aumento en prolificidad puede incrementar la productividad de la oveja y ser económicamente rentable, siempre y cuando el nivel óptimo del número de corderos nacidos por parto no sea rebasado.



Gráfica 6. Tasa de mortandad de corderos de acuerdo al genotipo de la madre.



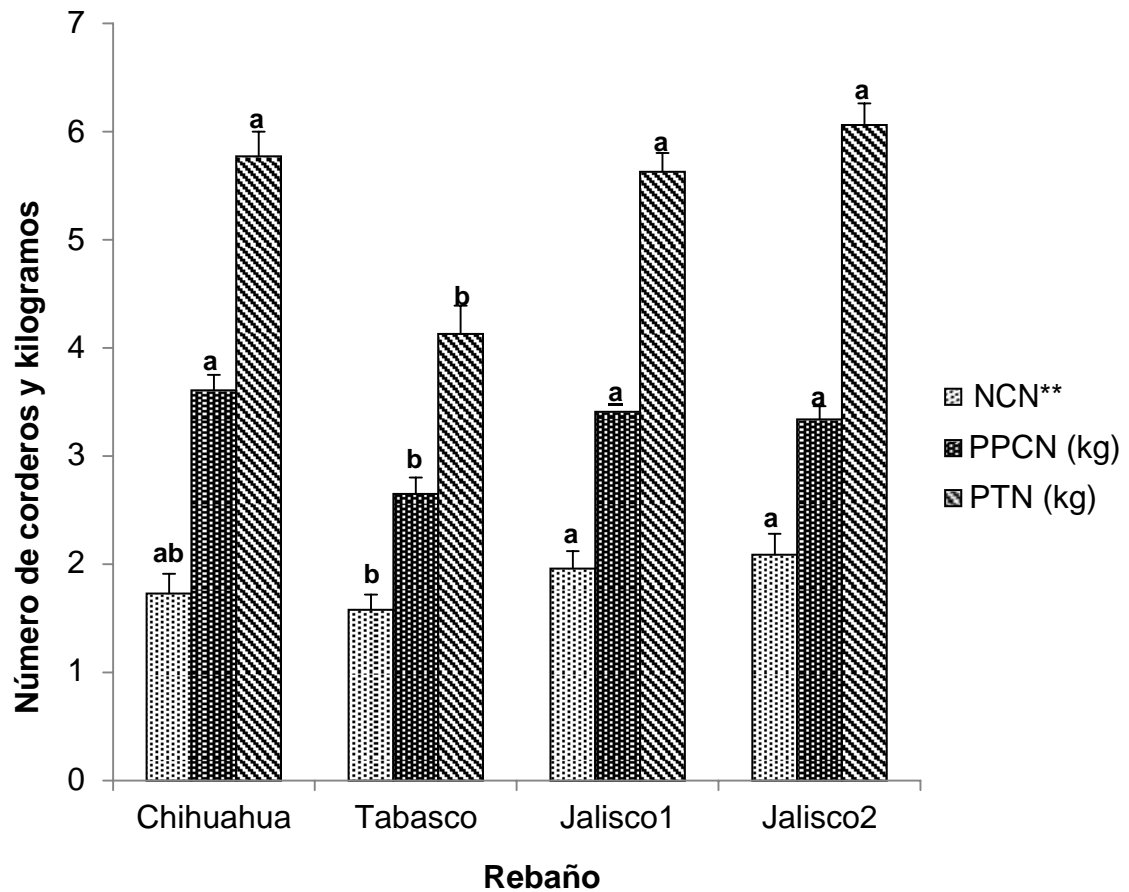
Gráfica 7. Porcentajes de tipo de parto por genotipo.



Aunque no se realizó un análisis de consanguinidad en el presente estudio, otro de los factores que podría afectar la tasa de mortandad en corderos de borregas $FecG^{EE}$ es el simple hecho de que la madre es homocigota. La homocigosis generada dentro de los rebaños por una elevada intensidad de selección para prolificidad, o bien, como consecuencia de la selección para prolificidad en rebaños con una población cerrada (incremento en consanguinidad), tiene como resultado un incremento en la homocigosis de hembras reproductoras y en los corderos producidos (Mandal *et al.*, 2004). Lamberson *et al.* (1982) mencionan que con el incremento en un punto porcentual en el coeficiente de consanguinidad, la sobrevivencia del cordero se reduce a los 7 y 90 d de edad (1.1 % y 1.3 %, respectivamente) y que el peso de cordero destetado por borrega expuesta disminuye en 0.59 kg.

Productividad de la Borrega y sus Componentes por Rebaño

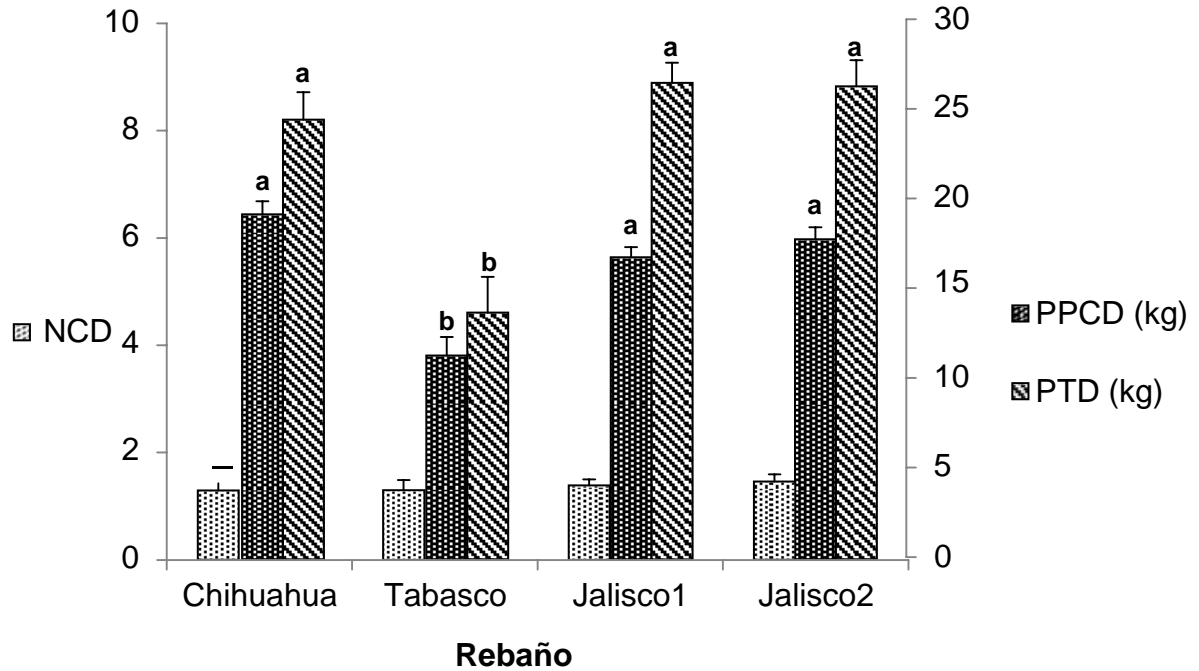
Las condiciones de producción afectaron significativamente la productividad de la borrega Pelibuey. En las Gráficas 8 y 9 se presentan las medias de los cuadrados mínimos por rebaño para los componentes y para la productividad de la borrega. El NCN en Tabasco fue 0.51 menor que en Jalisco2 y 0.38 menor que en Jalisco1 ($P < 0.05$), pero similar a Chihuahua (1.58 ± 0.14 vs 1.73 ± 0.18 ; $P > 0.05$). Además, el PPCN en Tabasco fue 0.96, 0.76 y 0.69 kg menor ($P < 0.05$) que en Chihuahua, Jalisco1 y Jalisco2, respectivamente, mientras que la diferencia fue estadísticamente no significativa entre estos últimos ($P > 0.05$). Esto repercutió en el PTN en Tabasco, ya que con un menor NCN y menor PPCN genera menor PTN (Donald y Russell, 1970; Gootwine *et al.*, 2008). Esto concuerda con los



Gráfica 8. Medias de los cuadrados mínimos para prolificidad (NCN), peso promedio de cordero nacido (PPCN) y peso total de la camada al nacimiento (PTN) por rebaño.

^{ab} Literales diferentes indican diferencia ($P < 0.05$) entre medias.

** Pérez-Camacho, 2014.



Gráfica 9. Medias de los cuadrados mínimos para prolificidad (NCD), peso promedio de cordero nacido (PPCD) y peso total de la camada al nacimiento (PTD) por rebaño.

^{ab} Literales diferentes indican diferencia ($P < 0.05$) entre medias.

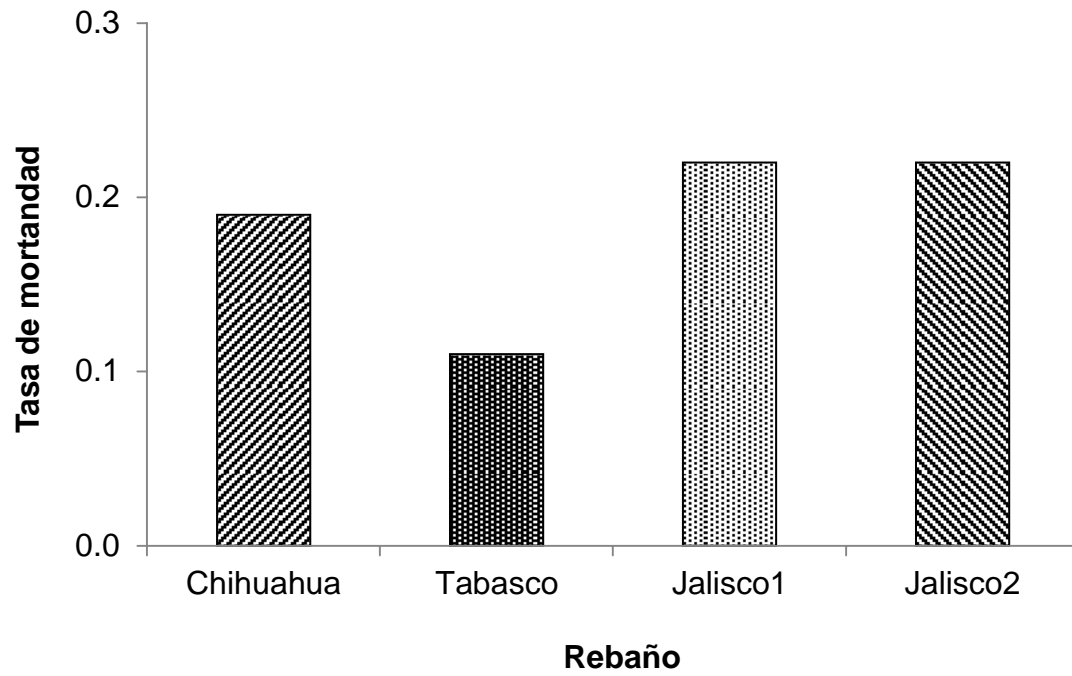


resultados encontrados por Dwyer *et al.* (2005), quienes mencionan que el PTN incrementa en promedio 3.34 kg en partos gemelares y 5.49 kg en partos triples en comparación con el PTN de partos simples.

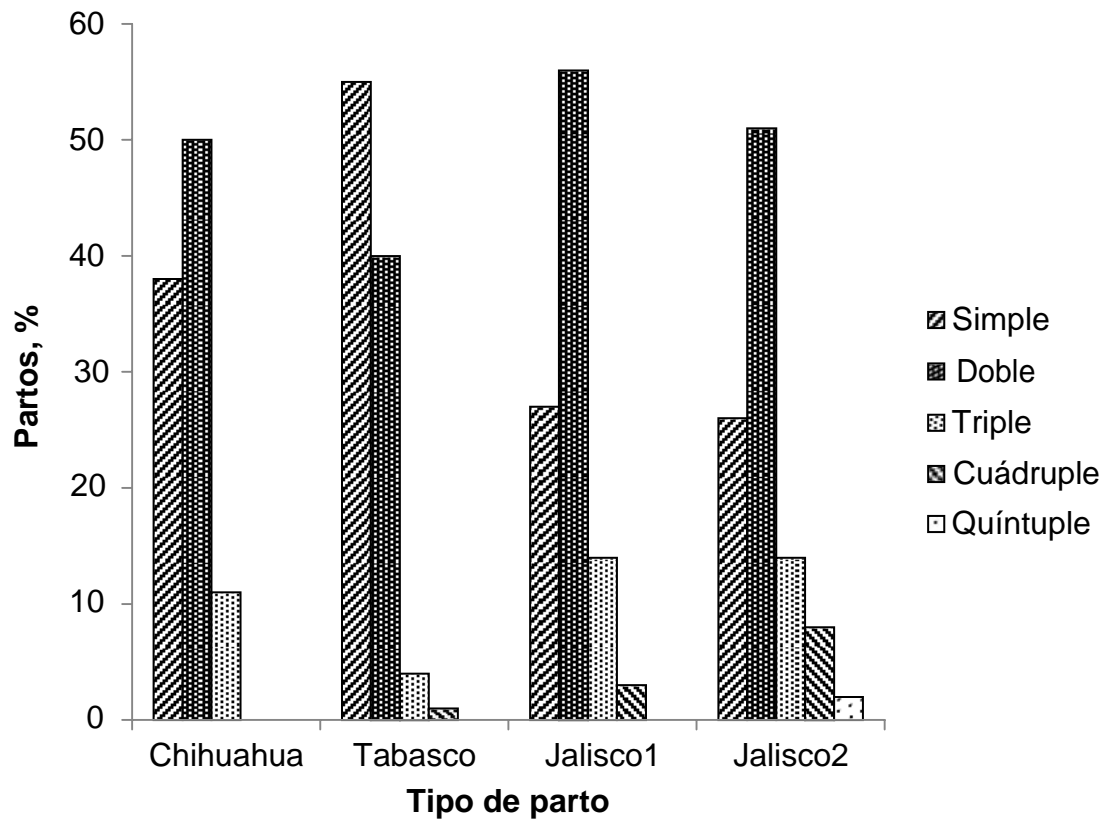
Aunque Tabasco presenta menor NCN ($P < 0.05$) que los rebaños de Jalisco, la diferencia en NCD fue no significativa entre los ranchos evaluados ($P > 0.05$), lo que puede deberse a que la tasa de mortandad en corderos de ovejas de Tabasco fue 0.08 y 0.11 menor que en Chihuahua y los rebaños de Jalisco, respectivamente (Gráfica 10). En Tabasco, solamente el 5 % de los partos fueron de 3 o más corderos, mientras que en Chihuahua, Jalisco1 y Jalisco2 estos representaron el 11 %, 17 % y 24 %, respectivamente (Gráfica 11), del total de los partos analizados, lo que reduce drásticamente la sobrevivencia del cordero (Iniguez *et al.*, 1986; Gootwine *et al.*, 2007; Macías-Cruz *et al.*, 2012).

A pesar de que la diferencia en NCD fue no significativa entre los rebaños evaluados ($P > 0.05$), Tabasco presenta 7.75, 5.40 y 6.38 kg menos ($P < 0.05$) en PPCD que los ranchos de Chihuahua, Jalisco1 y Jalisco2, respectivamente, mientras que la diferencia fue no significativa entre estos últimos ($P > 0.05$; Gráfica 9). Lo anterior originó que el PTD por borregas de Tabasco fuera 10.62, 12.63 y 12.45 kg menor ($P < 0.05$) al de las borregas de Chihuahua, Jalisco1 y Jalisco2.

La diferencia en las variables que componen la productividad de la borrega entre los rebaños puede deberse a que los niveles de producción de animales criados con base en pastos tropicales son más bajos que los obtenidos en zonas templadas, debido a que el consumo de proteína y energía



Gráfica 10. Tasa de mortandad de corderos por rebaño.



Gráfica 11. Porcentajes de cada tipo de parto por rebaño.



digestible es menor cuando se pastorean pastizales tropicales de baja productividad y de pobre calidad nutritiva (Humphreys, 2005; González-Garduño *et al.*, 2011), como es el caso de los pastizales naturales de Tabasco. Una nutrición inadecuada durante el empadre e inicios de la gestación disminuye el NCN, debido a que la tasa de ovulación y calidad de los ovocitos disminuye, lo que conlleva a un menor número de óvulos fecundados o bien, en su caso, incrementa el número de muertes embrionarias (Scaramuzzi y Radford, 1983; Smith, 1988; Somchit-Assavacheep, 2011). Algunos de los factores más importantes que determinan el peso al nacer en el ganado ovino son tanto la condición corporal de la hembra durante el empadre como la ingesta de proteína y energía en el último tercio de la preñez (Gardner *et al.*, 2007), debido a que el desarrollo del feto depende completamente de la madre para satisfacer sus necesidades metabólicas de crecimiento y desarrollo (Khan y Ludri, 2002).

Por otra parte, las diferencias entre los rebaños en PPCD y PTD pueden ser debidas a que climas con menor humedad suelen proporcionar un ambiente favorable para el desarrollo de los corderos (de Lucas-Tron *et al.*, 2003), como es el caso de los estados de Chihuahua y Jalisco (INEGI, 2013). Además, es ampliamente conocido que la humedad y altas temperaturas juegan un papel muy importante, tanto en la sobrevivencia embrionaria como en la parasitosis de los animales (Brown *et al.*, 1977; González-Garduño *et al.*, 2002; O'Connor *et al.*, 2006; González-Garduño *et al.*, 2011). El estado de Tabasco presenta estas condiciones durante la mayor parte del año (González-Garduño *et al.*, 2012; INEGI, 2013).



Otro de los factores que pudo haber influido en el bajo PTD y PPCD de Tabasco es que las hembras no produjeran la suficiente leche para que los corderos crecieran al mismo ritmo que los corderos de Chihuahua, Jalisco¹ y Jalisco². La producción de leche se ve afectada por el exceso de calor y humedad (Gootwine y Pollott, 2000), lo que puede provocar una disminución en el consumo de alimento, bajo contenido nutricional del mismo y los efectos directos del estrés calórico en la síntesis y secreción de la leche (Silanikove, 1992; Armstrong, 1994; Humphreys, 2005). En un estudio realizado por Torres-Hernandez y Hohenboken (1980) se encontró que por cada litro adicional de leche producido por la oveja, el peso del cordero de parto simple aumentó 0.11 kg, mientras que para cada cordero de parto gemelar el incremento de peso fue de 0.07 kg.



CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

La presencia de $FecG^E$ en ovejas Pelibuey resulta en un incremento en el número de corderos nacidos, tanto en borregas $FecG^{EE}$ como $FecG^{E+}$; sin embargo, bajo las condiciones del estudio, la productividad sólo se mejora en las del genotipo $FecG^{E+}$, ya que éstas destetan mayor peso por camada que las ovejas $FecG^{++}$, no así las $FecG^{EE}$.

Con base en lo antes mencionado, existe potencial para la introgresión de $FecG^E$ a razas cárnicas y adaptadas a ambientes difíciles, en condiciones de climas secos, para incrementar la productividad de las hembras. Asimismo, se pueden aprovechar sus efectos favorables en esquemas de cruzamiento de otras razas con la raza Pelibuey para obtener borregas comerciales más productivas.

Por otra parte, el sistema de producción y ubicación regional del mismo afecta notablemente la productividad de la borrega, ya que ovejas en ambientes favorables destetan mayor peso por camada que borregas en ambientes adversos, aunque esto aparentemente no afecta el efecto favorable de $FecG^E$, ya que en el presente estudio no se observó una interacción significativa, aunque se recomienda hacer el análisis con una muestra más amplia para poder confirmar esta situación.

El diseño de estrategias de mejoramiento genético para aprovechar mejor la mayor prolificidad en términos de su efecto en la producción total de cordero destetado por borrega parida debe ser acorde a las necesidades de cada sistema de producción.



LITERATURA CITADA

- Amer, P. R., J. C. McEwan, K. G. Dodds y G. H. Davis. 1999. Economic values for ewe prolificacy and lamb survival in New Zealand sheep. *Livest. Prod. Sci.* 58:5-90.
- Andrade-Montoya, A. M. 2010. Estudio de características reproductivas en un rebaño comercial de ovejas Pelibuey en Campeche, México. Tesis de Maestría. Institución de Enseñanza e Investigación en Ciencias Agrícolas Campus Montecillo. Colegio de Postgraduados. Texcoco, México.
- Aréchiga, C. F., J. I. Aguilera, R. M. Rincón, S. M. De Lara, V. R. Bañuelos y C. A. Meza-Herrera. 2008. Situación actual y perspectivas de la producción caprina ante el reto de la globalización. *Trop. Sub. Agr.* 9:1-14.
- Armstrong, D. 1994. Heat stress interaction with shade and cooling. *J. Dairy Sci.* 77: 2044-2050.
- Arora, A. L., A. K. Mishra y L. L. Prince. 2008. Consequences of introgression of the *FecB* gene into Malpura sheep in Rajasthan. En: Use of the *FecB* (Booroola) gene in sheep breeding programs, ACIAR Proc. No. 133. S. W. Walkden-Brown, J. H. J. van der Werf, C. Nimbkar, V. S. Gupta, eds. Canberra. Australia.
- Arroyo, J. 2011. Estacionalidad reproductiva de la oveja en México. *Trop. Sub. Agr.* 14:829-845.
- Arroyo, L. J., J. Gallegos-Sánchez, A. Villa-Godoy, J. M. Berruecos, G. Perera y J. Valencia. 2007. Reproductive activity of Pelibuey and Suffolk ewes at 19 north latitude. *Anim. Reprod. Sci.* 102: 24-30.
- Bodensteiner, K. J., C. M. Clay, C. L. Moeller y H. R. Sawyer. 1999. Molecular cloning of the ovine growth/differentiation factor-9 gene and expression of growth/differentiation factor-9 in ovine and bovine ovaries. *Biol. Reprod.* 60:381-386.
- Bodin, L., E. Di Pasquale, S. Fabre, M. Bontoux, P. Monget, L. Persani y P. Mulsant. 2007. A novel mutation in the bone morphogenetic protein 15 gene causing defective protein secretion is associated with both increased ovulation rate and sterility in Lacaune sheep. *Endocrinology.* 148: 393-400.
- Bolaños-Carranza, S. 2015. La raza Katahdin una alternativa para la ovinocultura en México.



- Katahdin raza suprema de ovinos de pelo. Ed. Esp. Rev. del Borrego. 7-11.
- Borg, R. C., D. R. Notter, L. A. Kuehn y R. W. Kott. 2007. Breeding objectives for Targhee sheep. *J. Anim. Sci.* 85:2815-2829.
- Bradford, G. E. 1972. The role of maternal effects in animal breeding: VII. Maternal effects in sheep. *J. Anim. Sci.* 35:1324-1334.
- Bradford, G. E. 1985. Selection for litter size. En *Genetic of Reproduction in Sheep*. R. B. Land and D. W. Robinson, eds. Butterworths. Londres, Inglaterra.
- Brown, D. E., P. C. Harrison, F. C. Hinds, J. A. Lewis y M. H. Wallace. 1977. Heat stress effects on fetal development during late gestation in the ewe. *J. Anim. Sci.* 44:442-446.
- Burris, M. J. y C. A. Baugus. 1955. Milk consumption and growth of suckling lambs. *J. Anim. Sci.* 14:186-191.
- Checa, C. M. A. 2007. Polimorfismos genéticos: Importancia y aplicaciones. *Rev. Inst. Nal. Enf. Resp. Méx.* 20:213-221.
- Cloete, J. J. E., L. C. Hoffman, B. Claasen y S. W. P. Cloete. 2012. Effect of production system on the growth rate, carcass characteristics and carcass composition of Dorper lambs. *Livest. Res. Rural. Dev.* 24.
- CONARGEN. 2010. Guía técnica de programas de control de producción y mejoramiento genético en ovinos. Consejo Nacional de los Recursos Genéticos Pecuarios A.C. México.
- Davis, G. H. 2005. Major genes affecting ovulation rate in sheep. *Genet. Sel. Evol.* 37:S11.
- Davis, G. H. 2004. Fecundity genes in sheep. *Anim. Reprod. Sci.* 82:247-253.
- Davis, G. H., K. G. Dodds, R. Wheeler y N. P. Jay. 2001. Evidence that an imprinted gene on the X chromosome increases ovulation rate in sheep. *Biol. Reprod.* 64: 216-221.
- Davis, G. H., G. W. Montgomery, A. J. Allison, R. W. Kelly y A. R. Bray. 1982. Segregation of a major gene influencing fecundity in progeny of Booroola sheep. *New Zealand J. Agri. Res.* 4:525-529.
- Davis, G. H., J. C. McEwan, P. F. Fennessy, K. G. Dodds y P. A. Farquhar. 1991. Evidence for the presence of a major gene influencing ovulation rate on the X chromosome of sheep. *Biol. Reprod.* 44:620-624.



- de Caestecker, M. 2004. The transforming growth factor- β superfamily of receptors. *Cytokine Growth F. R.* 15:1-11.
- de Lucas-Tron, J., L. A. Z. Quintero, E. G. Padilla, J. T. Pérez, A. Villa-Godoy y C. V. Peláez. 2003. Crecimiento predestete de corderos en sistemas intensivos de pastoreo y manejo reproductivo en el altiplano central de México. *Vet. Méx.* 34:235.
- Dickerson, G. 1970. Efficiency of animal production-molding the biological components. *J. Anim. Sci.* 30:849-859.
- Dickerson, G. 1978. Animal size and efficiency: basic concepts. *Anim. Prod.* 27:367-379.
- Dickerson, G. E. 1990. Componentes de la eficiencia en la producción de carne y leche. Página 15 en *Memorias de la Conferencia Internacional Sobre Sistemas y Estrategias del Mejoramiento Bovino en el Trópico*. Turrialba, Costa Rica.
- Díez P., F. J. Giráñdez, P Lavín y A. R. Mantcón. 1993. Rendimientos reproductivos en ovejas de raza Churra en condiciones prácticas de explotación. *Informacion Tecnica Económica Agraria (ITEA)*. 12: 459-461.
- Domínguez-Viveros, J. y F. A. Rodríguez-Almeida. 2012. Evaluaciones genéticas en ovinos; catálogo de sementales de alto valor genético 2013. Organismo Nacional de Ovinocultores. Chihuahua, México.
- Donald, H. P. y W. S. Russell. 1970. The relationship between live weight of ewe at mating and weight of newborn lamb. *Anim. Prod.* 12:273-280.
- Dwyer, C. M., S. K. Calvert, M. Farish, J. Donbavand y H. E. Pickup. 2005. Breed, litter and parity effects on placental weight and placentome number, and consequences for the neonatal behaviour of the lamb. *Theriogenology*. 63:1092-1110.
- Ercanbrack, S. K. y A. D. Knight. 1998. Responses to various selection protocols for lamb production in Rambouillet, Targhee, Columbia, and Polypay sheep. *J. Anim. Sci.* 76:1311.
- Esqueda, C. M., R. Carrillo, M. Royo, A. Estrada y R. González. 2008. Diagnóstico de la ovinocultura empresarial en cinco regiones del Estado de Chihuahua. Instituto Nacional de Investigación Forestal Agrícola y Pecuaria (INIFAP). México D. F., México.
- Eysker, M., N. Bakker, F. N. J. Kooyman y H. W. Ploeger. 2005. The possibilities and limitations of evasive grazing as a control measure for



- parasitic gastroenteritis in small ruminants in temperate climates. *Vet. Parasitol.* 129:95-104.
- Fabre, S., A. Pierre, P. Mulsant, L. Bodin, E. Di Pasquale, L. Persani y D. Monniaux. 2006. Regulation of ovulation rate in mammals: contribution of sheep genetic models. *Reprod. Biol. Endocrinol.* 4:20-31.
- Feary, E. S., J. L. Juengel, P. Smith, M. C. French, A. R. O'Connell, S. B. Lawrence y K. P. McNatty. 2007. Patterns of expression of messenger RNAs encoding GDF9, BMP15, TGFBR1, BMPR1B, and BMPR2 during follicular development and characterization of ovarian follicular populations in ewes carrying the Woodlands FecX2W mutation. *Biol. Reprod.* 77:990-998.
- Fogarty, N. M. 2009. A review of the effects of the Booroola gene (FecB) on sheep production. *Small Ruminant Res.* 85:75-84.
- Fogarty, N. M., G. E. Dickerson, y L. D. Young. 1985. Lamb production and its components in pure breeds and composite lines. III. Genetic parameters. *J. Anim. Sci.* 60:40-57.
- Francois M. J. y A. Pérez. 2005. La representatividad del Sistema Nacional de Áreas Naturales Protegidas (SINAP). *Gaceta Ecológica.* 74:5-14.
- Galaviz-Rodríguez, J. R., S. Vargas-López, J. L. Zaragoza-Ramírez, A. Bustamante-González, E. Ramírez-Bribiesca, J. D. D. Guerrero-Rodríguez, y J. S. Hernández-Zepeda. 2011. Evaluación territorial de los sistemas de producción ovina en la región nor-poniente de Tlaxcala. *Rev. Mex. Cienc. Pec.* 2:53-68.
- Galloway, S. M., K. P. McNatty, L. M. Cambridge, M. P. Laitinen, J. L. Juengel, T. S. Jokirantay O. Ritvos. 2000. Mutations in an oocyte-derived growth factor gene (BMP15) cause increased ovulation rate and infertility in a dosage-sensitive manner. *Nat. Genet.* 25:279-283.
- García, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía Universidad Nacional Autónoma de México. México D. F., México.
- Gilchrist, R. B., M. Lane, y J. G. Thompson. 2008. Oocyte-secreted factors: regulators of cumulus cell function and oocyte quality. *Hum. Reprod. Update.* 14:159-177.



- Gardner, D. S., P. J. Buttery, Z. Daniel, y M. E. Symonds. 2007. Factors affecting birth weight in sheep: maternal environment. *Reproduction*. 133:297-307.
- Góngora-Pérez, R. D., S. F. Góngora-González, M. Á. Magaña-Magaña y P. E. Lara. 2010. Caracterización técnica y socioeconómica de la producción ovina en el estado de Yucatán, México. *Agro. Mesoam*. 21:131-144.
- González-Garduño, R. G., G. T. Torrez-Hernández y M. C. Castillo-Álvarez. 2002. Crecimiento de corderos Blackbelly entre el nacimiento y el peso final en el trópico húmedo de México. *Vet. Méx*. 33:443.
- González-Garduño, R., G. Torres-Hernández, M. E. López-Arellano y P. Mendoza-deGives. 2012. Resistencia antihelmíntica de nematodos parásitos en ovinos. *Rev. Geografía Agrícola*. 1:63-74.
- González-Garduño, R., C. Córdova-Pérez, G. Torres-Hernández, P. Mendoza-de Gives y J. Arece-García. 2011. Prevalence of gastrointestinal parasites in slaughtered sheep at a slaughterhouse in Tabasco, México. *Vet. Mex*, 24:125-135.
- González-Reyna, A. G., M. D. J. Higuera-Marín, H. Hernandez-Amaro, P. C. Estrada-Bellman, E. Gutiérrez-Ornelas, J. Colins-Negrete y E. G. Cienfuegos-Rivas. 2003. Eficiencia productiva y punto de equilibrio para el costo del kilogramo de cordero al destete en ovinos de Pelo en el Noreste de México. *Livest. Res. Rural. Dev*. 12.
- Gootwine, E. 2008. Biological and economic consequences of introgressing the B allele of the FecB (Booroola) gene into Awassi and Assaf sheep. En *Use of the FecB (Booroola) gene in sheep-breeding programs*, ACIAR Proc. No. 133. S. W. Walkden-Brown, J. H. J. van der Werf, C. Nimbkar y V. S. Gupta, eds. Australian Centre for International Agricultural Research. Canberra, Australia.
- Gootwine, E., y G. E. Pollott. 2000. Factors affecting milk production in improved Awassi dairy ewes. *Hum. Reprod. Update*. 71:607-616.
- Gootwine, E., S. Reicher y A. Rozov. 2008. Prolificacy and lamb survival at birth in Awassi and Assaf sheep carrying the FecB (Booroola) mutation. *Anim. Reprod. Sci.*108:402-411.
- Gootwine, E., T. E. Spencer y F. W. Bazer. 2007. Litter-size-dependent intrauterine growth restriction in sheep. *Animal*.1:547-64.



- Hanrahan, J. P., S. M. Gregan, P. Mulsant, M. Mullen, G. H. Davis, R. Powell y S. M. Galloway. 2004. Mutations in the genes for oocyte-derived growth factors GDF9 and BMP15 are associated with both increased ovulation rate and sterility in Cambridge and Belclare sheep (*Ovis aries*). *Biol. Reprod.* 70:900-909.
- Hayashi, M., E. A. McGee, G. Min, C. Klein, U. M. Rose, M. V. Duin y A. J. Hsueh. 1999. Recombinant Growth Differentiation Factor-9 (GDF-9) Enhances Growth and Differentiation of Cultured Early Ovarian Follicles. *Endocrinology.* 140:1236-1244.
- Herd, R. M., J. A. Archer y P. F. Arthur. 2003. Reducing the cost of beef production through genetic improvement in residual feed intake: Opportunity and challenges to application. *J. Anim. Sci.* 81:9-17.
- Hinch, G. N., R. W. Kelly, J. L. Owens y S. F. Crosbie. 1983. Patterns of lamb survival in high fecundity Booroola flocks. Página 29 en *Memorias de la Annual Conference New Zealand Society of Animal Production*. Nueva Zelanda.
- Hogue, D. E. 1987. Frequent lambing systems. New techniques in sheep production. En I. F. M. Marai y F. B. Owen, eds. Butterworths, Londres, Inglaterra.
- Hohenboken, W. D. y S. E. Clarke. 1981. Genetic, environmental and interaction effects on lamb survival, cumulative lamb production and longevity of crossbred ewes. *J. Anim. Sci.* 53:966-976.
- Holtmann, W. B. y C. Bernard. 1969. Effect of general combining ability and maternal ability of Oxford, Suffolk and North Country Cheviot breeds of sheep on growth performance of lambs. *J. Anim. Sci.* 28:155-161.
- Humphreys, L. R. 2005. Tropical pasture utilization. Cambridge, U. K. Cambridge Univ. Press. Pp. 207.
- Hunter, M. G., R. S. Robinson, G. E. Mann, y R. Webb. 2004. Endocrine and paracrine control of follicular development and ovulation rate in farm species. *Anim. Reprod. Sci.* 82:461-477.
- INEGI. 2009. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. En: <http://www3.inegi.org.mx/sistemas/mexicocifras/> Consultado 6 Diciembre 2015.
- INEGI. 2013. Anuario estadístico y geográfico por entidad federativa. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. México. Pp. 744.



- Iniguez, L. C., G. E. Bradford y O. A. Mwai. 1986. Lambing Date and Lamb Production of Spring-Mated Rambouillet, Dorset and Finnsheep Ewes and Their F Crosses. *J. Anim. Sci.* 63:715-728.
- Inounu, I., Tiesnamurti, B. Subandriyo y H. Martojo. 1999. Produksi anak pada domba Prolifik. *J. Ilmu Ternak Vet.* 4:148-160.
- Jansson, T. 2014. Genes involved in ovulation rate and litter size in sheep. Tesis de Licenciatura. Faculty of Veterinary Medicine and Animal Science. Swedish University of Agricultural Sciences. Sveriges lantbruksuniversitet. Suecia.
- Khan, J. R. y R. S. Ludri. 2002. Changes in maternal blood glucose and plasma non-esterified fatty acid during pregnancy and around parturition in twin and single fetus bearing crossbred goats. *Asian Australasian J. Anim. Sci.* 15:504-508.
- Kosgey, I. S., J. A. M. Van Arendonk y R. L. Baker. 2003. Economic values for traits of meat sheep in medium to high production potential areas of the tropics. *Small Ruminant Res.* 50:187-202.
- Kumar, S., A. K. Mishra, A. P. Kolte, A. L. Arora, D. Singh y V. K. Singh. 2008. Effects of the Booroola (FecB) genotypes on growth performance, ewe's productivity efficiency and litter size in Garole x Malpura sheep. *Anim. Reprod. Sci.* 105:319-331.
- Lamberson, W. R., D. L. Thomas y K. E. Rowe. 1982. The effects of inbreeding in a flock of Hampshire sheep. *J. Anim. Sci.* 55:780-786.
- Liao, W. X., R. K. Moore, F. Otsuka y S. Shimasaki. 2003. Effect of intracellular interactions on the processing and secretion of bone morphogenetic protein-15 (BMP-15) and growth and differentiation factor-9 Implication of the aberrant ovarian phenotype of BMP-15 mutant sheep. *J. Biol. Chem.* 278:3713-3719.
- López-Zabala, R., H. Cano-Camacho, O. Chassin-Noria y M. G. Zavala-Páramo. 2007. Selección asistida por marcadores genéticos moleculares en especies animales de interés pecuario. *Cien. Notícola.* 46:43-56.
- Luna, P. C. y M. R. A. Alonso. 2014. Genes con efecto mayor sobre la fertilidad de ovejas: Revisión. *Rev. Mex. Cienc. Pec.* 5:107-130.
- Macedo, B. R. J., V. Arredondo, R. J. A. Rodríguez-Ramírez, J. C. Ramírez Rodríguez y B. López-Baños. 2010. Effect of production system, season



of lambing and sex on neonatal mortality of pelibuey lambs. *Trop. Sub. Agr.* 12:77-84.

Macedo, R. y A. Alvarado. 2005. Efecto de la época de monta sobre la productividad de ovejas Pelibuey bajo dos sistemas de alimentación en Colima, México. *Arch. Zootec.* 54:51-62.

Macedo, R. y V. Arredondo. 2008. Efecto del sexo, tipo de nacimiento y lactancia sobre el crecimiento de ovinos Pelibuey en manejo intensivo. *Arch. Zootec.* 57:220.

Macedo, R. y Y. Castellanos. 2004. Rentabilidad de un sistema intensivo de producción ovino en el trópico. *Avances en Investigación Agropecuaria.* 8:1-9.

Macías-Cruz, U., F. D. Álvarez-Valenzuela, H. A. Olgún-Arredondo, L. Molina-Ramírez y L. Avendaño-Reyes. 2012. Ovejas Pelibuey sincronizadas con progestágenos y apareadas con machos de razas Dorper y Katahdin bajo condiciones estabuladas: producción de la oveja y crecimiento de los corderos durante el período predestete. *Arch. Med. Vet.* 44: 29-37.

Mandal, A., K. P. Pant, P. K. Rout y R. Roy. 2004. Effects of inbreeding on lamb survival in a flock of Muzaffarnagari sheep. *Asian Australasian J. Anim. Sci.* 17:594-597.

Martin, T. G. y C. Smith. 1980. Studies on a selection index for improvement of litter weight in sheep. *Anim. Prod.* 31:81-85.

Martín-Bellido, M., M. Escribano-Sánchez, F. J. Mesías-Díaz, A. Rodríguez de Ledesma-Vega y F. Pulido-García. 2001. Sistemas extensivos de producción animal. *Arch. Zootec.* 50:465-489.

Mazerbourg, S., C. Klein, J. Roh, N. Kaivo-Oja, D. G. Mottershead, O. Korchynskyi y A. J. Hsueh. 2004. Growth differentiation factor-9 signaling is mediated by the type I receptor, activin receptor-like kinase 5. *Mol. Endocrinol.* 18:653-665.

McGrath, S. A., A. F. Esquela y S. J. Lee. 1995. Oocyte-specific expression of growth/differentiation factor-9. *Mol. Endocrinol.* 9:131-136.

McNatty, K. P., D. A. Heath, K. M. Henderson, S. Lun, P. R. Hurst, L. M. Ellis y D. C. Thurley. 1984. Some aspects of thecal and granulosa cell function during follicular development in the bovine ovary. *J. Reprod. Fertil.* 72:39-53.



- McNatty, K. P., J. L. Juengel, K. L. Reader, S. Lun, S. Myllymaa, S. B. Lawrence y M. P. Laitinen. 2005. Bone morphogenetic protein 15 and growth differentiation factor 9 co-operate to regulate granulosa cell function in ruminants. *Reproduction*. 129: 481-487.
- McNatty, K. P., S. Lun, D. A. Heath, K. Ball, P. Smith, N. L. Hudson y K. M. Henderson. 1986. Differences in ovarian activity between Booroolax Merino ewes which were homozygous, heterozygous and non-carriers of a major gene influencing their ovulation rate. *J. Reprod. Fertil.* 77:193-205.
- Mendoza-Martínez, G. D., F. X. Plata-Pérez, M. Ramírez-Mella, M. A. Mejía-Delgadillo, H. Lee-Rangel y R. Bárcena-Gama. 2007. Evaluación de alimentos integrales para el engorde intensivo de ovinos. *Rev. Cien. FCV-LUZ*. 17:66-72.
- Mohammadi, K., M. T. Beygi Nassiri, J. Fayazi y H. Roshanfekar. 2010. Effects of environmental factors on preweaning growth traits in Zandi lambs. *J. Anim. Vet. Adv.* 9:903-906.
- Molina-Cervantes, L. 2005. Aplicación de una mediada de salvaguarda, a las importaciones de cortes secundarios de carne congelada de ovino, como un impulso a la cadena productiva y de comercialización ovina en México. Tesis de Licenciatura. Instituto de Ciencias Económicas y Administrativas. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Hidalgo. México.
- Monteagudo, L. V., R. Ponz, M. T. Tejedor, A. Laviña y I. Sierra. 2009. A 17bp deletion in the Bone Morphogenetic Protein 15 (BMP15) gene is associated to increased prolificacy in the Rasa Aragonesa sheep breed. *Anim. Reprod. Sci.* 110:139-146.
- Montgomery, G. W., S. M. Galloway, G. H. Davis y K. P. McNatty. 2001. Genes controlling ovulation rate in sheep. *Reproduction*. 121:843-852.
- Mottershead, D. G., L. J. Ritter y R. B. Gilchrist. 2012. Signalling pathways mediating specific synergistic interactions between GDF9 and BMP15. *Mol. Hum. Reprod.* 18:121-128.
- Nava-López, V. M., J. Oliva-Hernández y J. A. Hinojosa-Cuéllar. 2014. Mortalidad de los ovinos de pelo en tres épocas climáticas en un rebaño comercial en la Chontalpa, Tabasco, México. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*. 22.



- Nicol, L., S. C. Bishop, R. Pong-Wong, C. Bendixen, L. E. Holm, S. M. Rhind y A. S. McNeilly. 2009. Homozygosity for a single base-pair mutation in the oocyte-specific GDF9 gene results in sterility in Thoka sheep. *Reproduction*. 138:921-933.
- Notter, D. R. 2008. Genetic aspects of reproduction in sheep. *Reprod. Dom. Anim.* 43:122-128.
- Nowak, R. y P. Poindron. 2006. From birth to colostrum: early steps leading to lamb survival. *Reprod. Nut. Dev.* 46:431-446.
- Nuncio-Ochoa, G., J. N. Toral, B. D. Hernández, F. E. Amezcua y E. B. S. Izaba. 2001. Caracterización de los sistemas de producción ovina en el estado de Tabasco. *Agrociencia*. 35:469-477.
- O'Connor, L. J., S. W. Walkden-Brown y L. P. Kahn. 2006. Ecology of the free-living stages of major trichostrongylid parasites of sheep. *Vet. Parasitol.* 142:1-15.
- Oficialdegui, R. 2002. Sistemas de producción a pasto con ovinos. *Arch. Lat. Prod. Anim.* 10:110-116.
- Olivier, W. J., M. A. Snyman, J. J. Olivier, J. B. Van Wyk y G. J. Erasmus. 2001. Direct and correlated responses to selection for total weight of lamb weaned in Merino sheep. *South African J. Anim. Sci.* 31:115-122.
- Otsuka, F. y S. Shimasaki. 2002. A novel function of bone morphogenetic protein-15 in the pituitary: selective synthesis and secretion of FSH by gonadotropes. *Endocrinology*. 143:4938-4941.
- Orisaka, M., S. Orisaka, J. Y. Jiang, J. Craig, Y. Wang, F. Kotsuji y B. K. Tsang. 2006. Growth differentiation factor 9 is antiapoptotic during follicular development from preantral to early antral stage. *Mol. Endocrinol.* 20:2456-2468.
- Pangas, S. A. y M. M. Matzuk. 2005. The art and artifact of GDF9 activity: cumulus expansion and the cumulus expansion-enabling factor. *Biol. Reprod.* 73:582-585.
- Partida, J. A., V. D. Braña, S. H. Jiménez, F. G. Ríos y R. G. Buendía. 2013. Producción de carne ovina. Centro Nacional de Investigación Disciplinaria en Fisiología y Mejoramiento Animal. Ajuchitlán, Querétaro, México.



- Partida, J. A. 2007. Antecedentes, desarrollo y perspectivas del borrego Pelibuey en México. *Rev. Acontecer Ovino-Caprino*. 37:4-12.
- Peng, J., Q. Li K. Wigglesworth, A. Rangarajan, C. Kattamuri, R. T. Peterson y M. M. Matzuk. 2013. Growth differentiation factor 9: bone morphogenetic protein 15 heterodimers are potent regulators of ovarian functions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 110:776-785.
- Pérez-Camacho, C. P., F. A. Rodríguez-Almeida, M. E. Burrola-Barraza y J. Domínguez-Viveros. 2014. Efecto de la mutación $FecG^E$ en el gen *GDF9* sobre la prolificidad en ovejas Pelibuey. Página 215 en Memorias del XVIII Congreso Internacional de Ovinocultura, Congreso Nacional Caprino. Puebla, México.
- Pérez-Ruiz, E. 2012. Factor 9 de crecimiento y diferenciación asociado al índice de prolificidad en la oveja Pelibuey. Tesis de Maestría. Institución de Enseñanza e Investigación en Ciencias Agrícolas Campus Montecillo. Colegio de Postgraduados. Texcoco, México.
- Perón, N. 2008. Crecimiento del ovino Pelibuey en Cuba: Revisión BibioGráfica. *Cien. Tec. Gan.* 2:117-131.
- Piomena. 2009. Situation, Outlook and opportunities for the supply and demand of apparel wool. Piomena Trust Trading as Piomena Analysis. Cooperative Research Centre for Sheep Industry Innovation. Australia.
- Pollott, G. E. y E. Gootwine, 2004. Reproductive performance and milk production of Assaf sheep in an intensive management system. *J. Dairy. Sci.* 87: 3690-3703.
- Pramod, R. K., S. K. Sharma, R. Kumar y A. Rajan. 2013. Genetics of ovulation rate in farm animals. *Vet. World*. 6:833-838.
- Ramírez-Martínez, M. G., R. Soto-González, P. Poindron-Massot, L. Álvarez-Ramírez, V. Méndez, J. de Jesús y A. M. Terrazas-García. 2011. Comportamiento maternal alrededor del parto y reconocimiento madre-cría en ovinos Pelibuey. *Vet. Méx.* 42:11-25.
- Ramsey, W. S., P. G. Hatfield, J. D. Wallace y G. M. Southward. 1994. Relationships among ewe milk production and ewe and lamb forage intake in Targhee ewes nursing single or twin lambs. *J. Anim. Sci.* 72:811-816.



- Rao, S. y D. R. Notter. 2000. Genetic analysis of litter size in Targhee, Suffolk, and Polypay sheep. *J. Anim. Sci.* 78:2113-2120.
- Reader, K. L., D. A. Heath, S. Lun, C. J. McIntosh, A. H. Western, R. P. Littlejohn y J. L. Juengel. 2011. Signalling pathways involved in the cooperative effects of ovine and murine GDF9+ BMP15-stimulated thymidine uptake by rat granulosa cells. *Reproduction.* 142:123-131.
- Reyna, A. G., M. D. J. H Marín, H. H. Amaro, P. C. E. Bellman, E. G. Ornelas, J. C. Negrete y E. G. C. Rivas. 2003. Eficiencia productiva y punto de equilibrio para el costo del kilogramo de cordero al destete en ovinos de Pelo en el Noreste de México. *Livest. Res. Rural. Dev.* 15:12.
- Rivas, L., L. Barrales, C. Crempien, F. Silva y J. Avendaño. 1983. Factores de ajuste para el peso de los corderos al destete. *Agr. Téc.* 43:85-89.
- Robinson, J. J., I. McDonald, C. Fraser y R. M. J. Crofts. 1977. Studies on reproduction in prolific ewes. *J. Agr. Sci.* 88:539-552.
- Rose, G., H. A. Mulder, J. H. J. van der Werf, A. N. Thompson, M. B. Ferguson y J. A. M. van Arendonk. 2012. Genetically, Merino ewes that lose less live weight during joining have a higher chance of having lambs but the total weight of the born lambs is not affected. Página 95 en *Memorias de New Zealand Society of Animal Production.* Nueva Zelanda.
- Safari, A. y N. M. Fogarty. 2003. Genetic parameters for sheep production traits. *NSW Agriculture.* Orange, Australia.
- Safari, E., N. M. Fogarty y A. R. Gilmour. 2005. A review of genetic parameter estimates for wool, growth, meat and reproduction traits in sheep. *Livest. Prod. Sci.* 92:271-289.
- Scaramuzzi, R. J. y H. M. Radford. 1983. Factors regulating ovulation rate in the ewe. *J. Reprod. Fertil.* 69:353-367.
- Schanbacher, B. D., J. D. Crouse y C. L. Ferrell. 1980. Testosterone influences on growth, performance, carcass characteristics and composition of young market lambs. *J. Anim. Sci.* 51:685-691.
- Segura, J. C., L. Sarmiento y O. Rojas. 1996. Productivity of Pelibuey and Blackbelly ewes in Mexico under extensive management. *Small Ruminant Res.* 21:57-62.
- Selaive-Villarroel, A. B., M. B. Maciel y N. M. D. Oliveira. 2008. Effects of weaning age and weight on lamb growth rate of Morada Nova breed



raised in a tropical extensive production system. *Ciência Rural*, 38: 784-788.

- Shackell, G. H., N. L. Hudson, D. A. Heath, S. Lun, L. Shaw, L. Condell, y K. P. McNatty. 1993. Plasma gonadotropin concentrations and ovarian characteristics in Inverdale ewes that are heterozygous for a major gene (FecX1) on the X chromosome that influences ovulation rate. *Biol. Reprod.* 48:1150-1156.
- SHCP. 2015. Panorama de la lana y carne de ovino. Financiera Nacional de Desarrollo Agropecuario, Rural, Forestal y Pesca. México.
- Silanikove, N. 1992. Effects of water scarcity and hot environment on appetite and digestion in ruminants: a review. *Livest. Prod. Sci.* 30:175-194.
- Silva, B. D. M., E. A. Castro, C. J. H. Souza, S. R. Paiva, R. Sartori, M. M. Franco y E. O. Melo. 2010. A new polymorphism in the Growth and Differentiation Factor 9 (GDF9) gene is associated with increased ovulation rate and prolificacy in homozygous sheep. *Anim. Genet.* 42:89-92.
- Smith, J. F. 1988. Influence of nutrition on ovulation rate in the ewe. *Australian J. Biol. Sci.* 41:27-36.
- Snowder, G. D. 2002. Composite trait selection for improving lamb production. *Sheep Goat Res. J.* 17:42-49.
- Snowder, G. D. y N. M. Fogarty. 2009. Composite trait selection to improve reproduction and ewe productivity: a review. *Anim. Prod. Sci.* 49:9-16.
- Snyman, M. A., J. J. Olivier, G. J. Erasmus y J. B. Van Wyk. 1997. Genetic parameter estimates for total weight of lamb weaned in Afrino and Merino sheep. *Livest. Prod. Sci.* 48:111-116.
- Somchit-Assavacheep, A. 2011. Influence of nutritional management on folliculogenesis in ewes. *Thai J. Vet. Med. Suppl.* 41:25-29.
- Southey, B. R., S. L. Rodríguez-Zas y K. A. Leymaster. 2001. Survival analysis of lamb mortality in a terminal sire composite population. *J. Anim. Sci.* 79:2298-2306.
- Spicer, L. J., P. Y. Aad, D. T. Allen, S. Mazerbourg, A. H. Payne y A. J. Hsueh. 2008. Growth differentiation factor 9 (GDF9) stimulates proliferation and inhibits steroidogenesis by bovine theca cells: influence of follicle size on responses to GDF9. *Biol. Reprod.* 78:243-253.



- Su, Y. Q., K. Sugiura, K. Wigglesworth, M. J. O'Brien, J. P. Affourtit, S. A. Pangas y J. J. Eppig. 2008. Oocyte regulation of metabolic cooperativity between mouse cumulus cells and oocytes: BMP15 and GDF9 control cholesterol biosynthesis in cumulus cells. *Development*. 135:111-121.
- Tadel, G. K. 2009. Estimates of economic values for important traits of two indigenous sheep breeds of Ethiopia. Tesis de Maestría. Faculty of Veterinary Medicine and Animal Science. Swedish University of Agricultural Sciences. Sveriges lantbruksuniversitet. Suecia.
- Thomas, F. H. y B. C. Vanderhyden. 2006. Oocyte-granulosa cell interactions during mouse follicular development: regulation of kit ligand expression and its role in oocyte growth. *Reprod. Biol. Endocrinol.* 4:1-8.
- Torres-Hernandez, G. y W. Hohenboken. 1980. Relationships between ewe milk production and composition and preweaning lamb weight gain. *J. Anim. Sci.* 50:597-603.
- van der Werf, J. H. J. 2007. Marker-assisted selection in sheep and goats. En: Guimaraes E. P., J. Ruane, B. Scherf, A. Sonnino y J. D. Dargie. Marker-assisted selection current status and future perspectives in crops, livestock, forestry and fish. Food and Agriculture Organization of the United Nations. 229-248.
- Vanimisetti, H. B., D. R. Notter y L. A. Kuehn. 2007. Genetic (co) variance components for ewe productivity traits in Katahdin sheep. *J. Anim. Sci.* 85:60-68.
- Walkley, J. R. W. y C. Smith. 1980. The use of physiological traits in genetic selection for litter size in sheep. *J. Reprod. Fertil.* 59:83-88.
- Wildeus, S. 1997. Hair sheep genetic resources and their contribution to diversified small ruminant production in the United States. *J. Anim. Sci.* 75:630-640.