



REVISIÓN POR INVITACIÓN [INVITED REVIEW]

LOS ÁCIDOS GRASOS DE LA DIETA AFECTAN LA FISIOLÓGÍA REPRODUCTIVA EN LA HEMBRA BOVINA: UNA REVISIÓN

[THE FATTY ACIDS OF DIET AFFECT THE REPRODUCTIVE PHYSIOLOGY IN BOVINE FEMALE: A REVIEW]

Ricardo Ortega Pérez¹, José Luis Espinoza Villavicencio¹*Alejandro Palacios Espinosa¹, Olivia Arjona López² and Elena Palacios Mechetnov²

¹Departamento de Zootecnia, Universidad Autónoma de Baja California Sur, Carretera al Sur, km. 5.5, CP 23080, La Paz, B.C.S., México. Email: jlvilla@uabcs.mx

²Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR). La Paz, B.C.S., México.

*Corresponding author

SUMMARY

Reproduction is the basis of bovine meat and milk production: As a direct result of reproduction, the cycles of calf and milk production are renewed. However, there are many limiting steps in this process as: low pregnancy rates and long open days that result in increasing parturition intervals. Reproductive efficiency in dairy and beef cattle is multifactorial. Nutrition is one of the most important factors affecting this efficiency, and some results have shown that feeding diverse sources of lipids and specifically, fatty acids (FA) can result in a better reproductive efficiency. As a nutrition strategy to improve reproductive efficiency, FA of the omega 3 (*n*-3) and omega 6 (*n*-6) families have been studied, and it has been shown that these FA can control follicular development, production of progesterone in the corpus luteum, and secretion of PGF2 α from the endometrium, increasing embryonic survival and pregnancy rates. The purpose of this revision is to analyze the possible mechanisms by which FA in the diet improve reproductive efficiency of cows, with especial emphasis on FA *n*-3 and *n*-6.

Key words: Cows; nutrition; fatty acids; reproduction.

RESUMEN

La reproducción puede ser considerada como el pilar principal de la cadena productiva, tanto para bovinos de carne como de leche. De la reproducción deriva un nuevo becerro para la venta y el comienzo de una nueva lactancia. Sin embargo, hay varias limitantes en el proceso reproductivo tales como: bajas tasas de preñez y períodos prolongados de servicio posparto que traen como consecuencia el aumento del intervalo entre partos. La eficiencia reproductiva en bovinos de leche y de carne es multifactorial y la nutrición es uno de los de mayor influencia. Existen evidencias de que el consumo de grasa y ácidos grasos (AG) en particular pueden mejorar la eficiencia reproductiva de la hembra bovina. Se ha estudiado algunos AG poliinsaturados, principalmente de los tipos omega-3 (*n*-3) y omega-6 (*n*-6) y se ha observado que a través de diferentes mecanismos de acción controlan el desarrollo folicular ovárico, la producción de progesterona en el cuerpo lúteo y la secreción de PGF2 α del endometrio, favoreciendo la sobrevivencia embrionaria y las tasas de preñez. La presente revisión tiene como objetivo analizar los posibles mecanismos de acción en que la suplementación de AG favorece la eficiencia reproductiva de las vacas, con especial énfasis en los AG *n*-3 y *n*-6.

Palabras claves: Vacas; nutrición; ácidos grasos; reproducción.

INTRODUCCIÓN

Los recursos económicos que ingresan en los hatos de bovinos para carne o leche dependen en gran parte de

la eficiencia reproductiva. La fertilidad de las vacas lecheras con alto potencial genético para producción láctea ha disminuido a nivel global. Algunas estrategias para minimizar el efecto de distintos

factores sobre el desempeño reproductivo de las vacas se basan en el uso de sustancias nutraceuticas. Dentro de estas, los AG poliinsaturados como el docosahexaenoico, eicosahexaenoico, araquidónico y linoleicos conjugados han sido estudiados en los últimos años. Esos AG de cadena larga son sintetizados en el cuerpo a partir del ácido α -linolénico y ácido linoleico a través de varias etapas que implican desaturación y elongación. Los AG α -linolénico y linoleico no pueden ser sintetizados por los animales (Lands, 1992), por lo tanto deben de consumirse en la dieta. La conversión de ácidos α -linolénico y linoleico a AG poliinsaturados de cadena larga es limitada (Pawlosky *et al.*, 2001). Sin embargo, existen evidencias de la ocurrencia de un metabolismo significativo en rumiantes y que las concentraciones de algunos de esos AG omega-3 en el plasma (Kemp *et al.*, 1998), carne (Scollan *et al.*, 2006), leche (Dewhurst *et al.*, 2003) y tejidos reproductivos (Kim *et al.*, 2001) son influenciadas por el consumo de ácidos α -linolénico y linoleico en la dieta.

Los AG benefician el sistema inmune y el sistema reproductivo, promoviendo con esto el reinicio temprano de la actividad ovárica posparto y la fertilidad (Thatcher *et al.*, 2010). Es posible que la reproducción del ganado sea más influenciada por el tipo de lípidos consumidos, que por el consumo total de grasa. Aunque los rumiantes hidrogenan en el rumen los AG poliinsaturados, limitando la cantidad de AG insaturados que serán absorbidos en el intestino delgado (Hess *et al.*, 2008), es posible que algunos AG insaturados pasen intactos por el rumen y se absorban en el intestino delgado, pudiendo mejorar la eficiencia reproductiva (Staples y Thatcher, 2005). Los mecanismos potenciales pueden incluir su efecto en el desarrollo folicular (Staples y Thatcher, 2005), producción de progesterona (Staples *et al.*, 1998), supresión de las señales luteolíticas en torno al reconocimiento materno de la preñez (Mattos *et al.*, 2000) y mejoramiento de la calidad del ovocito y del embrión (Cerri *et al.*, 2009).

El objetivo de esta revisión fue examinar algunos de los procesos reproductivos en la hembra bovina que pueden estar regulados por los lípidos, con especial énfasis en los AG $n-3$ y $n-6$.

FERTILIDAD Y AMBIENTE UTERINO

Se ha evaluado la posibilidad de que el consumo de AG insaturados $n-6$ (ácido linoleico) y $n-3$ (ácidos α -linolénico, eicosapentaenoico, docosahexaenoico) influya sobre la reproducción en vacas. Así, cuando se alimentaron vacas con 0.75 kg de lípidos de semilla de linaza rica en ácido α -linolénico ($n-3$), o semilla de girasol rica en ácido linoleico ($n-6$), la

preñez tendió a incrementarse en los animales del primer tratamiento (Ambrose *et al.* 2006). En otro estudio, la preñez en la segunda inseminación posparto fue mayor en vacas alimentadas con AG $n-3$ (Silvestre *et al.*, 2011).

Juchem *et al.* (2010) evaluaron el efecto de la suplementación de vacas antes y después del parto con sales de calcio de AG de cadena larga (Ca-AGCL) derivados del aceite de palma o una mezcla de ácidos linoleico y *trans*-octadecenoico. Las vacas alimentadas con AG insaturados tuvieron mayores tasas de preñez a los 27 (37.9 vs 28.6%) y 41 (35.5 vs 25.8%) días después de la inseminación artificial, comparadas con las vacas suplementadas con aceite de palma, respectivamente. Recientemente, Lopes *et al.* (2009) alimentaron vacas Nelore con 0.1 kg/d de AG poliinsaturados y observaron que se mejoró la tasa de preñez.

Analizando los datos de cinco estudios en los cuales se suplementó con ácido linoleico conjugado (8 g/d de CLA *trans*-10, *cis*-12) a vacas lecheras, se determinó que la probabilidad de preñez aumenta hasta en un 26% y el tiempo a la primera ovulación posparto se reduce en 8 días (de Veth *et al.*, 2009).

Estudios *in vitro* han demostrado que algunos AG $n-3$ (eicosapentaenoico y docosahexaenoico) disminuyen la biosíntesis de prostaglandinas de la serie 2 en células y tejidos (Mattos *et al.*, 2003). Asimismo, algunos isómeros del ácido linoleico conjugado inhiben la síntesis de PGF2 α (Harris *et al.*, 2001). Lo anterior resulta interesante debido a que, la mayor parte de las pérdidas embrionarias en el ganado bovino ocurren entre los días 8 y 16 después de la inseminación artificial (Sreenan *et al.*, 2001). Algunos embriones podrían no alcanzar un tamaño suficiente en ese momento para inhibir la síntesis de PGF2 α y sobreviene la luteolisis (Thatcher *et al.*, 1994). La pérdida de embriones en tales casos puede estar asociada con su incapacidad para inhibir la acción luteolítica de la PGF2 α durante el periodo crítico del reconocimiento materno de la gestación (Childs *et al.*, 2008a). En este contexto, la inhibición de la síntesis de PGF2 α podría incrementar las tasas de sobrevivencia embrionaria y preñez (Binelli *et al.*, 2001).

Los AG poliinsaturados $n-3$ como el eicosapentaenoico, pueden inhibir la síntesis uterina de PGF2 α a través de la competencia con el ácido araquidónico por las enzimas COX-1 y COX-2, o en el caso del ácido docosahexaenoico, compitiendo con el ácido araquidónico por las enzimas fosfolipasas A2 (Mattos *et al.*, 2000). Por eso, la harina de pescado incluida en la dieta de bovinos puede reducir la síntesis de PGF2 α y retrasar la regresión del cuerpo

lúteo, mejorando la sobrevivencia embrionaria y como consecuencia, la fertilidad (Staples *et al.*, 1998). Alimentar vacas con AG *n*-3 derivados de la harina de pescado reduce la concentración endometrial de ácido araquidónico, aumentando en el mismo tejido los niveles de ácido eicosapentaenoico y el total de AG *n*-3 (Bilby *et al.*, 2006b). Efectos similares han sido observados en vacas lecheras que consumieron harina de pescado o Ca-AGCL del aceite de pescado (Bilby *et al.* 2006a).

Alimentando una ración con el 2% de aceite de pescado rico en *n*-3 se redujo la concentración sanguínea periférica del metabolito de la PGF₂α (PGFM), indicando una secreción reducida de PGF₂α en el útero (Mattos *et al.* 2004). Lo anterior fue confirmado también en un estudio *in vitro* con células endometriales de vaca; en este trabajo, la adición de ácido eicosapentaenoico al medio de cultivo redujo la producción de PGF₂α endometrial de 88 a 40%, pero el efecto se revirtió conforme la proporción de AG *n*-6:*n*-3 en el medio de cultivo aumentó de 0 a 19% (Caldari-Torres *et al.*, 2006). Esta observación sugiere que la inhibición neta de la síntesis de PGF₂α uterina por los AG *n*-3 puede depender de la cantidad de AG *n*-6 que llegan al tejido secretor (Achard *et al.*, 1997). Un estudio reciente señala que, cuando se incluyó harina de pescado en la dieta de vacas Angus aumentó el contenido de ácidos eicosapentaenoico y docosahexaenoico en el tejido lúteo y se redujo el ácido araquidónico; esto puede reducir la síntesis intraluteal de PGF₂α después del apareamiento y resultar en un aumento de la fertilidad de las vacas (White *et al.*, 2012).

Los AG poliinsaturados *n*-3 aumentan la expresión del gen que codifica para receptores nucleares activados del proliferador de peroxisomas (García-Rojas *et al.*, 2010). Este grupo de factores de transcripción ha sido asociado con una reducción de la producción de PGF₂α por las células del endometrio (MacLaren *et al.*, 2006).

En los estudios de Coyne *et al.* (2008) en vaquillas suplementadas con AG *n*-3, se observó una mayor expresión del ARNm que codifica para la enzima PGE sintetasa. Esta enzima aumenta la síntesis de algunas prostaglandinas en el endometrio, entre ellas la PGE₂, considerada como mediador luteotrópico que facilita el establecimiento de la gestación (Pratt *et al.*, 1977).

Meier *et al.* (2009) colectaron tejido trofoblástico y endometrial de vacas lecheras en el día 17 de la preñez y lo incubaron en un medio enriquecido con ácidos docosahexaenoico, eicosapentaenoico o linoleico. Ninguno de los AG adicionados al medio de cultivo afectó la secreción de PGF₂α o PGE₂, pero

la proporción de PGF₂α: PGE₂ se redujo en comparación con el tejido cultivado en el medio sin AG.

A diferencia de los resultados obtenidos con el uso de AG *n*-3, la suplementación de vacas con ácido linoleico (*n*-6) aumentó la secreción uterina de PGF₂α (Cullens *et al.*, 2004). Si esto ocurre durante el periodo de transición previo al parto y/o en el puerperio temprano, puede aumentar el potencial del útero y de las células del sistema inmunológico para secretar eicosanoides, los cuales influyen en la salud uterina posparto y en la inmunocompetencia de la vaca (Santos *et al.*, 2008). Childs *et al.* (2008b) alimentaron vaquillas con una dieta rica en AG *n*-6 (frijol de soya entero) o AG *n*-3 (aceite de pescado) y observaron que en el día 15 del ciclo estral la concentración sérica del metabolito PGFM fue más elevada en el primer grupo. Esto es interesante si se sabe que promoviendo la secreción de PGF₂α durante el puerperio temprano se puede favorecer la involución uterina (García-Bojalil *et al.*, 1998).

Cuando se suplementaron vacas antes del parto con Ca-AGCL ricos en *n*-6, se redujo la incidencia de enfermedades en el posparto, tales como la retención de placentas, metritis y mastitis (Cullens *et al.* 2004). Esto fue constatado también por Juchem *et al.* (2010) en un estudio en donde compararon la inclusión de Ca-AGCL de aceite de palma o Ca-AGCL de ácidos linoleico y octadecenoico en la dieta de vacas Holstein. Ellos observaron tendencia a una reducción en la incidencia de metritis puerperal en los animales que consumieron los AG poliinsaturados. Así, tanto el ácido araquidónico, como sus precursores (ácido linoleico) incrementan la producción de prostaglandinas de la serie 2, mientras que los AG *n*-3 compiten con el ácido araquidónico y por ende reducen la síntesis de dichas prostaglandinas.

SECRECIÓN DE GONADOTROPINAS

Cuando los lípidos son incluidos en la dieta de vacas para incrementar la concentración de energía, puede mejorar el balance calórico en el animal e influir por esta u otra vía en la actividad hipofisaria-gonadal durante el periodo posparto (Harrison *et al.*, 1995). La energía proporcionada por los lípidos suplementarios incrementa la secreción de hormona luteinizante (LH) en animales que han estado consumiendo menos calorías de las requeridas (Sklan *et al.*, 1994). Sin embargo, no se ha definido con claridad algún mecanismo independiente de la energía para tal efecto.

De Luna *et al.* (1982), reportaron una respuesta positiva de la hipófisis al estímulo con hormona liberadora de gonadotropinas (GnRH) en vacas para

carne ovariectomizadas que se suplementaron con sebo de bovino; los resultados demostraron que las vacas suplementadas con grasa registraron mayores niveles séricos de LH que las del grupo testigo. Cuando se suplementaron vacas lecheras durante el periodo postparto temprano con Ca-AGCL de aceite de palma se observó que los niveles basales de LH a los 10 días posparto se incrementaron en respuesta al tratamiento (Lucy *et al.*, 1989). La secreción de LH en respuesta a la inyección de GnRH al día 10 del ciclo estral fue mayor en ovejas Pelibuey suplementadas con Ca-AGCL de aceite de palma durante 30 días, que en el grupo testigo (Espinoza *et al.*, 1997).

Otros estudios en vacas para carne han demostrado que ciertas dietas con alta concentración de lípidos (8% de extracto etéreo) no han afectado la secreción tónica de LH en respuesta a la inyección de GnRH (Morgan y Williams, 1989). Hightshoe *et al.* (1991), alimentaron vaquillas prepúberes utilizando Ca-AGCL de aceite de palma durante un periodo de 15 días y no observaron respuesta al tratamiento en lo que respecta a los niveles séricos de LH durante el pico de secreción ni en la concentración basal de la misma.

FISIOLOGÍA FOLICULAR

Otro mecanismo mediante el cual los lípidos del alimento pueden mejorar la fertilidad en el ganado es influyendo en el desarrollo folicular y en la ovulación (Lucy *et al.* 1993). El ácido linoleico (*n-6*) es el AG más abundante en el líquido folicular del bovino (Marei *et al.*, 2010) y los perfiles de AG en el fluido folicular son afectados por la actividad estrogénica del folículo (Renaville *et al.*, 2010).

Cuando Lucy *et al.* (1991) reemplazaron el grano de maíz, con Ca-AGCL de aceite de palma en la dieta de vacas lecheras desde el parto, aumentó el número de folículos medianos (6-9 mm) y de folículos > 15 mm dentro de los 25 días posparto. Además, el diámetro del folículo más grande fue mayor en las vacas alimentadas con Ca-AGCL de aceite de palma (18.2 vs 12.4 mm). Otro reporte indica que la alimentación de ovejas con Ca-AGCL de aceite de palma mejoró el número y el tamaño de los folículos preovulatorios, así como la tasa de ovulación (El-Shahat y Abo-El maaty, 2010).

En otros experimentos se observaron más folículos de la clase 1 (2 a 5 mm) en vacas suplementadas con aceite de pescado (Bilby *et al.*, 2006c) o Ca-AGCL de aceite de palma (Garnsworthy *et al.*, 2008a) que en las que consumieron una dieta sin grasa adicional. El número de folículos medianos (5 a 10 mm) fue más elevado en vacas para carne que consumieron

alimento con un contenido mayor de AG poliinsaturados (Thomas *et al.*, 1997) o en vacas lecheras consumiendo una dieta enriquecida con 5% de AG *n-3* derivados del aceite de pescado (Heravi-Moussavi *et al.*, 2007). Se ha demostrado que el diámetro del folículo dominante aumenta en vacas alimentadas con dietas ricas en AG poliinsaturados (Garnsworthy *et al.*, 2008b). El tamaño del folículo dominante fue mayor en vacas que consumieron AG poliinsaturados, comparadas con vacas suplementadas con AG monoinsaturados (Bilby *et al.*, 2006d).

SECRECIÓN DE HORMONAS ESTEROIDES

Las dietas hiperlipídicas, provocan en las vacas un incremento del colesterol en la sangre (Espinoza-Villavicencio *et al.*, 2010). El colesterol es el principal sustrato para la síntesis de progesterona en el cuerpo lúteo (Childs *et al.*, 2008c). De esta manera, la suplementación de AG puede incrementar la concentración de progesterona plasmática (Lopes *et al.*, 2009) y asociarse positivamente con las tasas de preñez ya que dicha hormona regula las secreciones endometriales (Gray *et al.*, 2001) y los cambios en la estructura endometrial que son fundamentales para el desarrollo adecuado del embrión (Wang *et al.*, 2007).

La literatura en el contexto de la progesterona y su relación con los AG poliinsaturados es inconsistente. En un estudio se observó un incremento de la producción de progesterona (*in vitro*) cuando se cultivaron células de la granulosa de cabras en un medio enriquecido con ácido linoleico, pero no con ácido α -linolénico (Coyral-Castel *et al.*, 2010). Estudios *in vitro* indican que el metabolismo de la progesterona puede ser inhibido por concentraciones altas de ácido α -linolénico (300 μ M) en el medio de cultivo (Piccinato *et al.*, 2010). Si esto ocurre *in vivo*, tal vez se relaciona con que, ciertos AG poliinsaturados pueden incrementar la concentración sérica de insulina y esta a su vez, reduce la expresión hepática de algunas enzimas del complejo citocromo P₄₅₀ que catabolizan la progesterona (Lemley *et al.*, 2008).

La relación de los AG poliinsaturados con la síntesis de hormonas esteroideas ha sido explicada con mayor detalle partiendo del efecto del ácido araquidónico en la maquinaria de la esteroidogénesis [proteína reguladora aguda de esteroideas (STAR), citocromo P450, etc.]; o a través de las prostaglandinas (Wathes *et al.*, 2007). La STAR tiene un papel crítico en la regulación de la síntesis de hormonas esteroideas (Stocco *et al.*, 2005). En células de Leydig por ejemplo, la inhibición de la secreción de ácido araquidónico impidió la síntesis de esteroideas, al parecer, bloqueando la actividad del sitio promotor del gen que codifica para la STAR, mientras que la

adición de ácido araquidónico exógeno al medio de cultivo revirtió esos efectos (Wathes *et al.*, 2007).

Es importante considerar que el efecto del ácido araquidónico sobre las hormonas esteroidales, posiblemente mediado por eicosanoides, puede ser inhibido por dietas ricas en AG poliinsaturados *n*-3. Así, se ha observado que en vaquillas para carne se redujo la concentración de ácido araquidónico en el tejido endometrial cuando estas fueron alimentadas con AG poliinsaturados *n*-3 (Childs *et al.*, 2008a; Childs *et al.*, 2008b). Existen evidencias de que la suplementación de ácido linoleico (*n*-6) incrementó la secreción uterina de PGF2 α (Cullens *et al.*, 2004) lo que pudo derivar de una mayor disponibilidad de ácido araquidónico en el endometrio. Bajo tales consideraciones se podría especular que una posible forma de actuar de los AG *n*-3 y *n*-6 en la esteroidogénesis es reduciendo o aumentando la disponibilidad de ácido araquidónico, respectivamente y como consecuencia la expresión del ARNm para la síntesis de la STAR.

DESARROLLO EMBRIONARIO

La eficiencia reproductiva en el ganado bovino lechero ha disminuido en los últimos 50 años. Varios factores contribuyen a este problema pero al parecer los dos más importantes son la pérdida de calidad del ovocito y del embrión (Leroy *et al.*, 2008). El embrión se debe de desarrollar de manera adecuada y prevenir la luteolisis produciendo suficiente interferón τ . El interferón τ estimula la expresión de genes en el endometrio para inhibir la síntesis de receptores de oxitocina y la producción final de PGF2 α , permitiendo así la permanencia del cuerpo lúteo (Bott *et al.*, 2010).

La competencia y calidad del ovocito y del embrión están relacionadas con el contenido de AG particulares en los fosfolípidos de la membrana celular (Santos *et al.*, 2008). Los AG más abundantes en la fracción fosfolipídica de la membrana del ovocito bovino son el palmítico (16:0) y el oleico (18:1). Los AG poliinsaturados representan menos del 20% del total, siendo el linoleico el más abundante de ellos (Santos *et al.*, 2008).

La proporción de AG saturados:AG poliinsaturados en las células de la granulosa (Adamiak *et al.*, 2005) y el ovocito (Wonnacott *et al.*, 2010) es mayor que en el plasma sanguíneo. Lo anterior sugiere la presencia de un mecanismo de captación selectivo en los folículos ováricos o la síntesis *de novo* de AG saturados a partir de acetato (Wonnacott *et al.*, 2010). Los AG pueden ser oxidados para usarse como fuente de energía durante la maduración del ovocito y

durante el periodo de desarrollo embrionario previo a la implantación (Ferguson y Leese, 2006).

Además del papel de los AG como fuentes de energía, tanto para el ovocito como para el embrión en etapas iniciales de su desarrollo (Sturmey *et al.*, 2009), el contenido de AG poliinsaturados en el ovocito puede afectar su maduración (Bender *et al.*, 2010), criopreservación y su capacidad de desarrollo subsecuente (Wathes *et al.*, 2007). Dentro de los AG *n*-3, el ácido linolénico ha sido implicado en el crecimiento y diferenciación del ovocito, en la regulación del arresto meiótico durante la etapa de vesícula germinal y en la prevención del rompimiento de la misma (Kim *et al.*, 2001).

Fouladi-Nashta *et al.* (2007) alimentaron vacas lecheras con 200 o 800 g/día de Ca-AGCL de aceite de palma y aspiraron los ovocitos transvaginalmente para ser madurados, fertilizados y cultivados *in vitro*. Las vacas que consumieron los niveles altos de lípidos tuvieron un mayor porcentaje de ovocitos que desarrollaron hasta la etapa de blastocisto. Dichos blastocistos tuvieron una mayor cantidad de células a causa de un incremento en la población de células del trofoectodermo.

Los embriones bovinos cultivados en presencia de acetoacetato y/o betahidroxibutirato fueron capaces de alcanzar la etapa de blastocisto (Gómez *et al.*, 2002), indicando que pueden usar cuerpos cetónicos, lípidos de cadena muy corta provenientes de la oxidación parcial de ácidos grasos, como una fuente primaria de energía. Esta evidencia, de que antes de implantarse los embriones pueden utilizar productos del metabolismo de los lípidos, sugiere que también pueden usar lípidos intracelulares como una fuente de energía (Sturmey *et al.*, 2009).

El tratamiento *in vitro* del complejo cúmulus-ovocito con ácido linolénico (*n*-3) incrementó el porcentaje de gametos que alcanzaron la segunda división meiótica, aumentó la división de los embriones y la producción de blastocistos; lo anterior, influyendo en los mecanismos moleculares que controlan la maduración nuclear del ovocito (Marei *et al.*, 2009). En un estudio posterior (Marei *et al.*, 2010) se observó que bajo condiciones *in vitro* el ácido linoleico (*n*-6) inhibió la expansión de las células del cúmulus, retrasó el desarrollo del ovocito hasta la metafase II y redujo la producción de blastocistos.

Cuando un grupo de vacas lactantes a las que se les superestimuló la ovulación fueron alimentadas con fuentes ricas en AG saturados, *n*-6 o *n*-3, la tasa de fertilización y el número de embriones transferibles no difirió; sin embargo, el desarrollo embrionario se incrementó en los animales que consumieron los AG

insaturados, comparado con las vacas que consumieron AG saturados (Thangavelu *et al.*, 2007). Cerri *et al.* (2009) suplementaron vacas lecheras entre los 25 días preparto y los 80 días posparto con Ca-AGCL de aceite de palma o ácido linoleico + ácido octadecaenoico. En el segundo grupo observaron una mayor proporción de embriones de calidad excelente y buena, además de un número más elevado de blastómeros. Por su parte, Childs *et al.* (2008b) alimentaron vacas con una dieta enriquecida con AG poliinsaturados *n-3* observando un número menor de embriones degenerados.

El ácido linoleico conjugado (CLA) es un término genérico de un grupo de AG de 18 carbonos con una doble ligadura conjugada. De manera específica, se ha mostrado que los isómeros *trans-10* y *cis-12* CLA inhiben la síntesis de lípidos como el ácido araquidónico (Bauman *et al.*, 2008). Lapa *et al.* (2011) investigaron el efecto de esos isómeros sobre la maduración *in vitro* de ovocitos de vaca. Ambos AG (*trans-10* y *cis-12* CLA) mejoraron la calidad morfológica de los embriones. Ese efecto fue asociado con una menor presencia de ácido araquidónico.

CONCLUSIONES

Las evidencias indican que al aumentar la disponibilidad de ácidos grasos para ser absorbidos en el intestino delgado de rumiantes, dichos nutrientes pueden alcanzar los tejidos reproductivos y mejorar la fertilidad. Los lípidos en cantidades moderadas en la dieta de bovinos, generalmente mejoran el establecimiento y el mantenimiento de la preñez, pero los beneficios en la fertilidad pueden ser limitados o nulos cuando aumenta la pérdida de peso por el uso de lípidos en el alimento. Las mejoras potenciales en la fertilidad de las vacas, causadas por el consumo de lípidos, generalmente han estado asociadas con un incremento del desarrollo folicular en el periodo posparto, un mayor diámetro del folículo ovulatorio, incremento en las concentraciones de progesterona durante la fase lútea del ciclo estral, alteración de los mecanismos de comunicación útero/embrión a través de la modulación de la síntesis de prostaglandinas. Varios estudios muestran claramente los efectos benéficos del incremento de lípidos en la dieta sobre el desarrollo potencial de ovocitos y del embrión. Algunos de esos efectos han sido más influenciados por el tipo de AG que por los lípidos totales. Las diferentes respuestas *in vivo* al consumo de AG en el alimento sugieren que los AG poliinsaturados de las familias *n-6* y *n-3* fueron los más benéficos. Los AG *n-6* incrementan la secreción de PGF 2α que juega un papel importante en la fisiología uterina durante el periodo posparto temprano. Los AG *n-3* reducen la síntesis de PGF 2α en el endometrio aumentando la

posibilidad de que la preñez sea reconocida, incrementando de esta manera la sobrevivencia embrionaria temprana. Más recientemente, algunos isómeros del ácido linoleico conjugado han mostrado efectos favorables en la fertilidad y en la maduración *in vitro* del ovocito bovino.

REFERENCIAS

- Achard, D., Gilbert, M., Benistant, C., Slama, S.B., DeWitt, D.L., Smith, W.L. and Lagarde, M. 1997. Eicosapentaenoic and docosahexaenoic acids reduce PGH synthase 1 expression in bovine aortic endothelial cells. *Biochemical and Biophysical Research Communications*. 241: 513-518.
- Adamiak, S.J., Mackie, K., Watt, R.G., Webb, R. and Sinclair, K.D. 2005. Impact of nutrition on oocyte quality: cumulative effects of body composition and diet leading to hyperinsulinemia in cattle. *Biology of Reproduction*. 73: 918-926.
- Ambrose, D.K., Kastelic, J.P., Corbett, R., Pitney, P.A., Petit, H.V., Small, J.A. and Zalkovic, P. 2006. Lower pregnancy losses in lactating dairy cows fed a diet enriched in α -linolenic acid. *Journal of Dairy Science*. 89: 3066-3074.
- Bauman, D.E., Perfield, J.W., Harvatine, K.J. and Baumgard, L.H. 2008. Regulation of fat synthesis by conjugated linoleic acid: lactation and the ruminant model. *Journal of Nutrition*. 138: 403-409.
- Bender, K., Walsh, S., Evans, A.C.O., Fair, T. and Brennan, L. 2010. Metabolite concentrations in follicular fluid may explain differences in fertility between heifers and lactating cows. *Reproduction*. 139: 1047-1055.
- Bilby, T.R., Block, J., do Amaral, B.C., Sa Filho, O., Silvestre, F.T., Hansen, P.J., Staples, C.R. and Thatcher, W.W. 2006d. Effects of dietary unsaturated fatty acids on oocyte quality and follicular development in lactating dairy cows in summer *Journal of Dairy Science*. 89: 3891-3903.
- Bilby, T.R., Guzeloglu, A., MacLaren, L.A., Staples, C.R. and Thatcher, W.W. 2006a. Pregnancy, bST and omega-3 fatty acids in lactating dairy cows: II. Gene expression related to maintenance of pregnancy. *Journal of Dairy Science*. 89: 3375-3385.

- Bilby, T.R., Jenkins, T., Staples, T.R. and Thatcher, W.W. 2006b. Pregnancy, bovine somatotropin, and dietary *n*-3 fatty acids in lactating dairy cows: III. Fatty acid distribution. *Journal of Dairy Science* 89: 3386-3399.
- Bilby, T.R., Sozzi, A., Lopez, M.M., Silvestre, F.T., Ealy, A.D., Staples, C.R. and Thatcher, W.W. 2006c. Pregnancy, bovine somatotropin, and dietary *n*-3 fatty acids in lactating dairy cows: I. ovarian, conceptus, and growth hormone-insulin-like growth factor system responses. *Journal of Dairy Science*. 89: 3360-3374.
- Binelli, M., Thatcher, W.W., Mattos, R. and Baruselli, P.S. 2001. Antiluteolytic strategies to improve fertility in cattle. *Theriogenology*. 56: 1451-63.
- Bott, R.C., Ashley, R.L., Henkes, L.E., Antoniazzi, A.Q., Bruemmer, J.E., Niswender, G.D., Bazer, F.W., Spencer, T.E., Smirnova, N.P., Anthony, R.V. and Hansen, T.R. 2010. Uterine vein infusion of interferon Tau (IFNT) extends luteal life span in ewes. *Biology of Reproduction*. 82: 725-735.
- Caldari-Torres, C., Rodriguez-Sallaberry, C., Greene, E.S. and Badinga, L. 2006. Differential effects of *n*-3 and *n*-6 fatty acids on prostaglandin F_{2α} production by bovine endometrial cells. *Journal of Dairy Science*. 89: 971-977.
- Cerri, R.L.A., Juchem, S.O., Chebel, R.C., Rutigliano, H., Bruno, R.G.S., Galvaõ, K.N., Thatcher, W.W. and Santos, J.E. 2009. Effect of fat source differing in fatty acid profile on metabolic parameters, fertilization, and embryo quality in high-producing dairy cows. *Journal of Dairy Science*. 92: 1520-1531.
- Childs, S., Carter, F., Lynch, C.O., Sreenan, J.M., Lonergan, P., Hennessy, A.A. and Kenny, D.A. 2008b. Embryo yield and quality following dietary supplementation of beef heifers with *n*-3 polyunsaturated fatty acids (PUFA). *Theriogenology*. 70: 992-1003.
- Childs, S., Hennessy, A.A., Sreenan, J.M., Wathes, C., Cheng, Z., Stanton, C., Diskin, M.G. and Kenny, D.A. 2008a. Effect of level of dietary *n*-3 polyunsaturated fatty acid supplementation on systemic and tissue fatty acid concentrations and on selected reproductive variables in cattle. *Theriogenology*. 70: 595-611.
- Childs, S., Lynch, C.O., Hennessy, A.A., Stanton, C., Wathes, D.C., Sreenan, J.M., Diskin, M.G. and Kenny, D.A. 2008c. Effect of dietary enrichment with either *n*-3 or *n*-6 fatty acids on systemic metabolite and hormone concentration and ovarian function in heifers. *Animal*. 2: 883-893.
- Coyne, G.S., Kenny, D.A., Childs, S.S., Sreenan, J.M. and Waters, S.M. 2008. Dietary *n*-3 polyunsaturated fatty acids alter the expression of genes involved in prostaglandin biosynthesis in the bovine uterus. *Theriogenology*. 70: 772-82.
- Coyral-Castel, S., Ramé, C., Fatet, A. and Dupont, J. 2010. Effects of unsaturated fatty acids on progesterone secretion and selected protein kinases in goat granulosa cells. *Domestic Animals Endocrinology*. 38: 272-283.
- Cullens, F.M., Staples, C.R., Bilby, T.R., Silvestre, F.T., Bartolome, J., Sozzi, A., Badinga, L., Thatcher, W.W. and Arthington, J.D. 2004. Effect of timing of initiation of fat supplementation on milk production, plasma hormones and metabolites, and conception rates of Holstein cows in summer. *Journal of Dairy Science*. 86 (Suppl. 1): 308 (Abstr.).
- De Luna, C.J., Brown, W.H., Ray, D.E. and Wegner, T.N. 1982. Effects of protected fat supplement on GnRH induced LH release in ovariectomized and early postpartum beef cow. *Journal of Animal Science*. 55 (Suppl. 1): 348 (Abstr.).
- de Veth, M.J., Bauman, D.E., Koch, W., Mann, G.E., Pfeiffer, A.M. and Butler, W.R. 2009. Efficacy of conjugated linoleic acid for improving reproduction: A multi-study analysis in early-lactation dairy cows. *Journal of Dairy Science*. 92: 2662-2669.
- Dewhurst, R.J., Fisher, W.J., Tweed, J.K. and Wilkins, R.J. 2003. Comparison of grass and legume silages for milk production. 1. Production responses with different levels of concentrate. *Journal of Dairy Science*. 86: 2598-2611.
- El-Shahat, K.H. and Abo-El maaty, A.M. 2010. The effect of dietary supplementation with calcium salts of long chain fatty acids and/or l-carnitine on ovarian activity of Rahmani ewes. *Animal Reproduction Science*. 117: 78-82.

- Espinoza, J.L., Ramirez-Godinez, J.A., Simental, S.S., Jiménez, J., Ramirez, R., Palacios, A. and De Luna, R. 1997. Effects of calcium soaps of fatty acids on serum hormones and lipid metabolites in Pelibuey ewes. *Small Ruminant Research*. 26: 61-68.
- Espinoza-Villavicencio, J.L., Ortega-Pérez, R., Palacios-Espinosa, A. y Guillén-Trujillo, A. 2010. Efecto de la suplementación de grasas sobre características productivas, tasas de preñez y algunos metabolitos de los lípidos en vacas para carne en pastoreo. *Archivos de Medicina Veterinaria*. 42: 25-32.
- Ferguson, E.M. and Leese, H.J. 2006. A potential role for triglyceride as an energy source during bovine oocyte maturation and early embryo development. *Molecular Reproduction and Development*. 73: 1195-1201.
- Fouladi-Nashta, A.A., Gutierrez, C.G., Gong, J.G., Garnsworthy, P.C. and Webb, R. 2007. Impact of dietary fatty acids on oocyte quality and development in lactating dairy cows. *Biology of Reproduction*. 77: 9-17.
- García-Bojalil, C.M., Staples, C.R., Risco, C.A., Savio, J.D. and Thatcher, W.W. 1998. Protein degradability and calcium salts of long chain fatty acids in the diets of lactating dairy cows: productive responses. *Journal of Dairy Science*. 81: 1374-1384.
- García-Rojas, P., Antaramian, A., González-Dávalos, L., Villarroya, F., Shimada, A., Varela-Echavarría, A. and Mora, O. 2010. Induction of peroxisomal proliferator-activated receptor γ and peroxisomal proliferator-activated receptor γ coactivator 1 by unsaturated fatty acids, retinoic acid, and carotenoids in preadipocytes obtained from bovine white adipose tissue. *Journal of Animal Science*. 88: 1801-1808.
- Garnsworthy, P.C., Lock, A., Mann, G.E., Sinclair, K.D. and Webb, R. 2008a. Nutrition, metabolism, and fertility in dairy cows: 2. Dietary fatty acids and ovarian function. *Journal of Dairy Science*. 91: 3824-3833.
- Garnsworthy, P.C., Sinclair, K.D. and Webb, R. 2008b. Integration of physiological mechanisms that influence fertility in dairy cows. *Animal*. 2: 1144-1152.
- Gómez, E., Duque, P., Díaz, E., Facal, H., Antolin, I., Hidalgo, C. and Díez, C. 2002. Effects of acetoacetato and D- β -hydroxybutyrate on bovine in vitro embryo development in serum free medium. *Theriogenology*. 57: 1551-1562.
- Gray, C.A., Taylor, K.M., Ramsey, W.S., Hill, J.R., Bazer, F.W., Bartol, F.F. and Spencer, T.E. 2001. Endometrial glands are required for preimplantation conceptus elongation and survival. *Biology of Reproduction*. 64: 1608-1613.
- Harris, M.A., Hansen, R.A., Vidsudhiphan, P., Koslo, J.L., Thomas, J.B., Watkins, B.A. and Allen, K.G. 2001. Effects of conjugated linoleic acids and docosahexaenoic acid on rat liver and reproductive tissue fatty acids, prostaglandins and matrix metalloproteinase production. *Prostaglandins, Leukotrienes and Essentials Fatty Acids*. 65: 23-29.
- Harrison, J.H., Kincaid, R.L., McNamara, J.P., Waltner, S., Loney, K.A., Riley, R.E. and Cronrath, J.D. 1995. Effect of whole cottonseeds and calcium salts of long-chain fatty acids on performance of lactating dairy cows. *Journal of Dairy Science*. 78: 181-193.
- Heravi-Moussavi, A.R., Gilbert, R.O., Overton, T.R., Bauman, D.E. and Butler, W.R. 2007. Effects of feeding fish meal and *n*-3 fatty acids on ovarian and uterine responses in early lactating dairy cows. *Journal of Dairy Science*. 90: 145-154.
- Hess, B.W., Moss, G.E. and Rule, D.C. 2008. A decade of developments in the area of fat supplementation research with beef cattle and sheep. *Journal of Animal Science*. 86: E188-E204.
- Hightshoe, R.B., Cochran, R.C., Corah, L.R., Kiracofe, G.H., Harmon, D.L. and Perry, R.C. 1991. Effects of calcium soaps of fatty acids on postpartum reproductive function in beef cows. *Journal of Animal Science*. 69: 4097-4103.
- Juchem, S.O., Cerri, R.L.A., Villaseñor, M., Galvão, K.N., Bruno, R.G.S., Rutigliano, H.M., DePeters, E.J., Silvestre, F.T., Thatcher, W.W. and Santos, J.E.P. 2010. Supplementation with calcium salts of linoleic and *trans*-octadecenoic acids improves fertility of lactating dairy cows. *Reproduction of Domestic Animals*. 45: 55-62.
- Kemp, B., Soede, N.M., Kankofer, M., Bevers, M., Taverne, M.A., Wensing, T. and Noordhuizen,

- J.P. 1998. Influence of linoleic/linolenic acid ratio in the diet of periparturient cattle on plasma concentrations of PGF₂ α metabolite and placental expulsion rate. *Theriogenology*. 49: 571-580.
- Kim, J.Y., Kinoshita, M., Ohnishi, M. and Fukui, Y. 2001. Lipid and fatty acid analysis of fresh and frozen-thawed immature and *in vitro* matured bovine oocytes. *Reproduction*. 122: 131-138.
- Lands, W.E. 1992. Biochemistry and physiology of n-3 fatty acids. *The FASEB Journal*. 6: 2530-2536.
- Lapa, M., Marques, C.C., Alves, S.P., Vasques, M.I., Baptista, M.C., Carvalhais, I., Silva, M., Horta, A.E.M., Bessa, R.J.B. and Pereira, R.M. 2011. Effect of trans-10 cis-12 conjugated linoleic acid on bovine oocyte competence and fatty acid composition. *Reproduction of Domestic Animals*. 46: 904-910.
- Lemley, C.O., Butler, S.T., Butler, W.R. and Wilson, M.E. 2008. Short communication: Insulin alters hepatic progesterone catabolic enzymes cytochrome P450 2C and 3A in dairy cows. *Journal of Dairy Science*. 91: 641-645.
- Leroy, J.L.M., Opsomer, G., Van Soom, A., Goovaerts, I.G.F. and Bols, P.E.J. 2008. Reduced fertility in high-yielding dairy cows: are the oocyte and embryo in danger? Part I: the importance of negative energy balance in high-yielding dairy cows and altered corpus luteum function to the reduction of oocyte and embryo quality in highyielding dairy cows. *Reproduction in Domestic Animals*. 43: 612-622.
- Lopes, N., Scarpa, A.B., Cappellozza, B.I., Cooke, R.F. and Vasconcelos, J.L.M. 2009. Effects of rumen-protected polyunsaturated fatty acid supplementation on reproductive performance of *Bos indicus* beef cows. *Journal of Animal Science*. 87: 3935-3943.
- Lucy, M.C., De La Sota, R.L., Staples, C.R. and Thatcher, W.W. 1993. Ovarian follicular populations in lactating dairy cows treated with recombinant bovine somatotropin (sometribove) or saline and fed diets differing in fat content and energy. *Journal of Dairy Science*. 76: 1014-1027.
- Lucy, M.C., Staples, C.R., Michel, F.M., Thatcher, W.W. and Bolt, D.J. 1991. Effect of feeding calcium soaps to early postpartum dairy cows on plasma prostaglandin F₂ α , luteinizing hormone, and follicular growth. *Journal of Dairy Science*. 74: 483-489.
- Lucy, M.C., Thatcher, W.W., Michel, F.J. and Staples, C.R. 1989. Effect of dietary calcium soaps of long chain fatty acids (Megalac) on plasma prostaglandin F metabolite (PGFM), LH, energy balance and follicular population in early postpartum dairy cattle. *Journal of Animal Science*. 67 (Suppl. 1): 389 (Abstr.).
- MacLaren, L.A., Guzeloglu, A., Michel, F. and Thatcher, W.W. 2006. Peroxisome proliferator-activated receptor (PPAR) expression in cultured bovine endometrial cells and response to omega-3 fatty acid, growth hormone and agonist stimulation in relation to series 2 prostaglandin production. *Domestic Animal Endocrinology*. 30: 155-169.
- Marei, W.F., Wathes, D.C. and Fouladi-Nashta, A.A. 2009. The effect of linolenic acid on bovine oocyte maturation and development. *Biology of Reproduction*. 81: 1064-1072.
- Marei, W.F., Wathes, D.C. and Fouladi-Nashta, A.A. 2010. Impact of linoleic acid on bovine oocyte maturation and development. *Reproduction*. 139: 979-988
- Mattos, R., Guzeloglu, A., Badinga, L., Staples, C.R. and Thatcher, W.W. 2003. Polyunsaturated fatty acids and bovine interferon- γ modify phorbol ester-induced secretion of prostaglandin F₂ α and expression of prostaglandin endoperoxide synthase-2 and phospholipase-A2 in bovine endometrial cells. *Biology of Reproduction*. 69: 780-787.
- Mattos, R., Staples, C.R., Arteché, A., Wiltbank, M.C., Diaz, F.J., Jenkins, T.C. and Thatcher, W.W. 2004. The effects of feeding fish oil on uterine secretion of PGF₂ α , milk composition, and metabolic status of periparturient Holstein cows. *Journal of Dairy Science*. 87: 921-932.
- Mattos, R., Staples, C.R. and Thatcher, W.W. 2000. Effects of dietary fatty acids on reproduction in ruminants. *Reproduction*. 5: 38-45.
- Meier, S., Ledgard, A.M., Sato, T.A., Peterson, A.J. and Mitchell, M.D. 2009. Polyunsaturated fatty acids differentially alter PGF₂ α and PGE₂ release from bovine trophoblast and

- endometrial tissues during short-term culture. *Animal Reproduction Science*. 111: 353-360.
- Morgan, A.R. and Williams, G.L. 1989. Effects of body condition and postpartum dietary lipid intake on lipid metabolism and pituitary function of beef cows. *Journal of Animal Science*. 67 (Suppl. 1): 385 (Abstr.).
- Pawlosky, R.J., Hibbeln, J.R., Novotny, J.A. and Salem Jr. N. 2001. Physiological compartmental analysis of α -linolenic acid metabolism in adult humans. *Journal of Lipid Research*. 42: 1257-1265.
- Piccinato, C.A., Sartori, R., Sangsritavong, S., Souza, A.H., Grummer, R.R., Luchini, D. and Wiltbank, M.C. 2010. In vitro and in vivo analysis of fatty acid effects on metabolism of 17 β -estradiol and progesterone in dairy cows. *Journal of Dairy Science*. 93: 1934-1943.
- Pratt, B.R., Butcher, R.L. and Inskeep, E.K. 1977. Antiluteolytic effect of the conceptus and of PGE2 in ewes. *Journal of Animal Science*. 45: 784-791.
- Renaville, B., Bacciu, N., Comin, A., Motta, M., Poli, I., Vanini, G. and Prandi, A. 2010. Plasma and follicular fluid fatty acid profiles in dairy cows. *Reproduction in Domestic Animals*. 45: 118-121.
- Santos, J.E.P., Bilby, T.R., Thatcher, W.W., Staples, C.R. and Silvestre, F.T. 2008. Long chain fatty acids of diet as factors influencing reproduction in cattle. *Reproduction in Domestic Animals*. 43: 23-30.
- Scollan, N., Hocquette, J.F., Nuernberg, K., Dannenberger, D., Richardson, I. and Moloney, A.P. 2006. Innovations in beef production systems that enhance the nutritional health value of beef lipids and their relationship with meat quality. *Meat Science*. 74: 17-33.
- Silvestre, F.T., Carvalho, T.S.M., Francisco, N., Santos, J.E.P., Staples, C.R., Jenkins, T.C. and Thatcher, W.W. 2011. Effects of differential supplementation of fatty acids during the peripartum and breeding periods of Holstein cows: I. Uterine and metabolic responses, reproduction, and lactation. *Journal of Dairy Science*. 94: 189-204.
- Sklan, D., Kaim, M., Moallem, U., Folman, Y. 1994. Effect of dietary calcium soaps on milk yield, body weight, reproductive hormones, and fertility in first parity and older cows. *Journal of Dairy Science*. 77: 1652-1660.
- Sreenan, J.M., Diskin, M.G. and Morris, D.G. 2001. Embryo survival rate in cattle: a major limitation to the achievement of high fertility. In: *Fertility in the high producing dairy cow*. BSAS Occasional Publication. pp 93-105.
- Staples, C.R., Burke, J.M. and Thatcher, W.W. 1998. Influence of supplemental fats on reproductive tissues and performance of lactating cows. *Journal of Dairy Science*. 81: 856-871.
- Staples, C.R. and Thatcher, W.W. 2005. Effects of fatty acids on reproduction of dairy cows. In: *Garnsworthy PC, Wiseman, J. (eds.). Recent Advances in Animal Nutrition*. Nottingham University Press, UK. pp. 229-256.
- Stocco, D.M., Wang, X., Jo, Y. and Manna, P.R. 2005. Multiple signaling pathways regulating steroidogenesis and steroidogenic acute regulatory protein expression: more complicated than we thought. *Molecular Endocrinology*. 19: 2647-2659.
- Sturmey, R.G., Reis, A., Leese, H.J. and McEvoy, T.G. 2009. Role of fatty acids in energy provision during oocyte maturation and early embryo development. *Reproduction in Domestic Animals*. 44: 50-58.
- Thangavelu, G., Colazo, M.G., Ambrose, D.J., Oba, M., Okine, E.K. and Dyck, M.K. 2007. Diets enriched in unsaturated fatty acids enhance early embryonic development in lactating Holstein cows. *Theriogenology*. 68: 949-957.
- Thatcher, W.W., Macmillan, K.L., Hansen, P.J. and Bazer, F.W. 1994. Embryonic losses: causes and prevention. In: *Fields, M.J.S. and Sand, R.S. (eds.). Factors affecting calf crop*. CRC Press. USA. pp. 135-153.
- Thatcher, W.W., Santos, J.E.P., Silvestre, F.T., Kim, I.H. and Staples, C.R. 2010. Perspective on physiological/endocrine and nutritional factors influencing fertility in post-partum dairy cows. *Reproduction in Domestic Animals*. 45: 2-14.
- Thomas, M.G., Bao, B. and Williams, G.L. 1997. Dietary fats varying in their fatty acid composition differentially influence follicular growth in cows fed isoenergetic diets. *Journal of Animal Science*. 75: 2512-2519.

- Wang, C.K., Robinson, R.S., Flint, A.P. and Mann, G.E. 2007. Quantitative analysis of changes in endometrial gland morphology during the bovine oestrous cycle and their association with progesterone levels. *Reproduction*. 134: 365-371.
- Wathes, D.C., Abayasekara, D.R. and Aitken, R.J. 2007. Polyunsaturated fatty acids in male and female reproduction. *Biology of Reproduction*. 77: 190-201.
- Wonnacott, K.E., Kwong, W.Y., Hughes, J., Salter, A.M., Lea, R.G., Garnsworthy, P.C. and Sinclair, K.D. 2010. Dietary omega-3 and -6 polyunsaturated fatty acids affect the composition and development of sheep granulosa cells, oocytes and embryos. *Reproduction*. 139: 57-69.
- White, N.R., Burns, P.D., Cheatham, R.D., Romero, R.M., Nozykowski, J.P., Bruemmer, J.E. and Engle, T.E. 2012. Fish meal supplementation increases bovine plasma and luteal tissue omega-3 fatty acid composition. *Journal of Animal Science*. 90: 771-778.

Submitted xxxx, 201x – Accepted xxxxx, 201x
Revised received xxxx, 201x