

ESTACIONALIDAD REPRODUCTIVA EN ANIMALES DOMÉSTICOS. NUEVAS PERSPECTIVAS EN EL GATO (*Felis silvestris catus*)

R Nuñez Favre^{1,2}, MC Bonaura^{1,3}, MC García Mitaceck^{1,2}, MC Stornelli¹, MA Stornelli¹, RL de la Sota^{1,2}

¹Cátedra y Servicio de Reproducción Animal, Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Nacional de La Plata. ²CONICET. ³CIC.

Resumen: Algunas especies de animales como los pequeños rumiantes y algunos roedores presentan un período de reposo sexual estacional de duración e intensidad variable. Esta estacionalidad está directamente relacionada con las horas luz diarias (fotoperiodo) a las que se hallan sometidos los animales y se evidencia en las localizaciones geográficas en las que existen marcadas variaciones en la duración del día durante el año. En el caso de los pequeños rumiantes, ambos sexos tienen una actividad sexual mínima en primavera-verano y máxima en otoño-invierno. En el felino doméstico (*Felis silvestris catus*) la estacionalidad ovulatoria y estral de la hembra se halla bien documentada y ocurre durante los días que presentan más de 12 horas de luz (primavera-verano). Sin embargo la estacionalidad reproductiva del gato ha sido definida recientemente. El presente trabajo tiene como finalidad revisar los estudios existentes en relación a la influencia del fotoperiodo natural y manejo artificial del mismo sobre la actividad reproductiva en diferentes especies con especial énfasis en el gato doméstico.

Palabras clave: Estacionalidad reproductiva, fotoperiodo, gato doméstico.

SEASONALITY OF REPRODUCTION IN DOMESTIC ANIMALS: NEW PERSPECTIVES IN DOMESTIC CATS (*Felis silvestris catus*)

Abstract: Some domestic and wild animals have seasonal reproduction performance due to photoperiod. This seasonality is observed in geographic locations where large differences between hours of light during the year are present and occurs as an adaptation to annual changes in the habitat. Small ruminants have sexual activity during fall and winter ceasing during spring and summer. In the domestic cat (*Felis silvestris catus*) the queen has ovarian activity during the long days of spring and summer (> 12 h light) ceasing during short days of fall and winter. However, seasonality in the male has been recently defined. The aim of this study was to present a review about natural and artificial photoperiod changes over reproductive activity in different species with special emphasis in the domestic cat.

Key words: Seasonal reproduction, photoperiod, domestic cat.

Fecha de recepción: 07/06/13

Fecha de aprobación: 29/08/13

Dirección para correspondencia: R. Nuñez Favre, Cátedra y Servicio de Reproducción Animal, Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Nacional de La Plata; B1900AVW La Plata

E-mail: astornel@fcv.unlp.edu.ar

ESTACIONALIDAD REPRODUCTIVA: INFLUENCIA DEL MEDIO AMBIENTE Y REGULACIÓN ENDOCRINA

A través de años de evolución, los mamíferos se han adaptado a vivir en casi cualquier hábitat. Los diferentes hábitats están sometidos, en mayor o menor medida, a fluctuaciones climáticas y variaciones en las horas de luz diaria, las cuales son más pronunciadas a medida que aumenta la latitud afectando la disponibilidad de alimentos. Los mamíferos que habitan regiones con diferencias marcadas en la cantidad de horas luz diarias a lo largo del año se adaptaron a estos cambios exhibiendo cambios cíclicos en su fisiología y comportamiento. De esta forma, el cambio adaptativo principal resulta en restringir la actividad reproductiva al momento del año en el cual es posible cubrir las demandas energéticas más altas (fines de la gestación, parto, lactancia y destete). Es así que la etapa reproductiva es coincidente con la mayor disponibilidad de alimento para asegurar la sobrevivencia de la cría.

En zonas templadas, las mencionadas condiciones medioambientales ocurren en primavera y principios de verano. En tanto, en regiones tropicales y áridas estas condiciones están asociadas principalmente a la temporada de lluvias (1, 2). Por otra parte, existe también un factor social dado por el estímulo táctil, señales visuales, auditivas y olfativas, a través de feromonas, que influyen sobre el estado reproductivo en ovinos, bovinos, roedores y cerdos (3-6). En ovinos, estas señales sexuales están dadas por la interacción entre machos y hembras. Las hembras al estimularse entre sí logran inducir ciclos estrales y adelantar el inicio de la temporada reproductiva.

Los machos producen un estímulo visual y olfativo sobre las hembras que, a través de feromonas, inducen ovulación de hembras en anestro tardío; así como también, retrasan el final de la temporada reproductiva. A su vez, las hembras inducen un aumento en el volumen testicular, la secreción de las glándulas anexas y los niveles de testosterona sobre los machos (6).

La manera en que cada animal interactúa con estos factores depende, de la especie, de su genética individual y de su estado reproductivo en ese momento específico. La influencia de los factores ambientales sobre la regulación de la actividad sexual de mamíferos ha sido ampliamente estudiada. Actualmente se sabe que la estacionalidad reproductiva en especies que habitan zonas templadas, está regida por el fotoperiodo, es decir por la variación en la cantidad de horas luz diarias a través del año. La variación en la duración de los días es uno de los factores más importantes en la regulación de la estacionalidad reproductiva debido a que se mantiene constante de un año a otro, siendo así altamente previsible, a diferencia de otros factores climáticos como la

temperatura y las lluvias que presentan mayores variaciones anuales (7). Es así, que los animales presentan periodos de actividad sexual seguidos por periodos de reposo, de duración e intensidad variable regulados ambos por el fotoperiodo (8).

La manera en la que los animales sincronizan la actividad reproductiva en un momento específico del año comienza a estudiarse a principios de siglo, a partir del interrogante de los anatomistas acerca de la relación entre glándula pituitaria y las gónadas. Con el paso del tiempo, se creó una subdisciplina orientada a estudiar los patrones regulatorios encefálicos. Las primeras comunicaciones de sustancias endocrinas neurales que regulan la actividad reproductiva datan de la década del 40 y fueron realizadas en ratas domésticas. A partir de ese momento el estudio sobre este tópico se extendió a otras especies y esta subdisciplina se transformó en especialización, la endocrinología reproductiva que, en un principio fue orientada hacia patrones bioquímicos y luego moleculares (2).

Actualmente el conocimiento en este área es inmenso y detallado. Es así, que se ha comprobado que el mecanismo por el cual el fotoperiodo regula la actividad reproductiva en animales de zonas templadas se encuentra relacionado estrechamente con la actividad de la glándula pineal y de su producto de secreción. De esta forma la cantidad de horas de luz diaria es captada a nivel ocular y transformada al ciclo diario de secreción de melatonina por la glándula pineal. La secreción nocturna de esta hormona refleja la duración de la noche, regulando así la secreción pulsátil de hormona liberadora de gonadotropina (GnRH) desde el hipotálamo. Así mismo las variaciones en la secreción de GnRH inducen variaciones en la secreción de hormona luteinizante (LH) responsable de la presencia o ausencia de ovulación en la hembra, y de variaciones en la producción espermática en el macho (9). Debido a que la melatonina no se almacena en la glándula pineal, la concentración sérica refleja fielmente su síntesis y liberación las cuales a su vez, están fuertemente ligadas al ciclo luz/oscuridad (10). Un cambio en la duración del tiempo de liberación de melatonina durante la noche, relacionado con la estación del año, estimula o frena el pulso de GnRH, la cual activa o suprime la liberación de LH y hormona folículo estimulante (FSH) hipofisarias, según la especie sea fotoperiódica positiva o negativa (9, 11, 12, 13). La estimulación o inhibición en la liberación de gonadotropinas está regulada por un mecanismo de retroalimentación negativo con sus productos finales de secreción (inhibina y testosterona).

En pequeños rumiantes que habitan zonas templadas, las variaciones fotoperiódicas son el factor medioambiental principal utilizado para regular la actividad reproductiva. En ovinos, la

raza determina la sensibilidad a estas variaciones fotoperiodicas, mientras que la temperatura y la disponibilidad alimentaria son considerados moduladores de la actividad reproductiva (14). Sin embargo, en zonas tropicales con variaciones fotoperiódicas mínimas, las ovejas presentan un ritmo endógeno que alterna períodos de actividad sexual y quiescencia no sincronizado entre animales ni con el calendario anual. En estas zonas, el rol principal del fotoperiodo sería el de sincronizar el ritmo endógeno de los ciclos estrales (10, 15, 16).

En términos generales, en regiones templadas las ovejas domésticas comienzan a ciclar a mediados del verano, cuando los días se están acortando. Estos ciclos estrales se repetirán de forma continua cada 17 días, de no mediar gestación, hasta mediados de invierno a medida que los días se alargan. En este momento los ciclos ovulatorios cesan y los animales se mantienen en anestro (17). Esta estacionalidad es regida por la acción de melatonina, estimulando la pulsatilidad de la hormona GnRH durante las noches largas de la temporada reproductiva (9).

En esta especie, el periodo de acortamiento así como el de alargamiento de los días son importantes para situar, en el momento del año adecuado, la temporada reproductiva del año siguiente. (18). De esta forma los cambios fotoperiódicos estacionales actuales sincronizan el ritmo endógeno reproductivo de la temporada siguiente.

Los machos acompañan la estacionalidad reproductiva de la hembra evidenciando cambios reproductivos 1,5 a 2 meses antes debido a que la sensibilidad al fotoperiodo es diferente (17). El cambio de días largos a días cortos produce un aumento en la secreción de gonadotrofinas relacionado con el aumento en la duración de las noches. Como cada pico secretorio de LH induce posteriormente un pico secretorio de testosterona, esta última aumentará su concentración en conjunto con la mayor pulsatilidad de LH (17). Como consecuencia de estas modificaciones endocrinológicas ocurre un aumento en el tamaño testicular y epididimal así como en la cantidad de espermatozoides presentes en el eyaculado, aproximadamente 2 a 3 semanas posteriores al cambio lumínico (19). Así mismo se ha comunicado un mayor tamaño de la vesículas seminales durante la época reproductiva (20).

Estos cambios estacionales modifican la concentración de hormonas gonadotróficas así como de otras hormonas como la prolactina, evidenciándose una disminución de esta hormona concomitante con el paso de días largos a días cortos al tiempo que los niveles de FSH, LH y posteriormente, testosterona se incrementan. La situación inversa se evidencia con el paso a días largos en donde prolactina es esencial en el de-

sarrollo mamario y la producción láctea (17, 21).

En los caprinos, las hembras presentan actividad sexual fuertemente estacional, ovulando cuando descienden las horas luz (22). En concordancia con la estacionalidad de las hembras, los machos cabríos muestran una marcada estacionalidad reproductiva, ocurriendo actividad sexual durante el otoño. Si bien los machos de esta especie presentan espermatogénesis continua, ocurren modificaciones cuantitativas y cualitativas durante el año. La disminución de la espermatogénesis durante la estación de reposo sexual provoca cambios en el tamaño testicular, así como también disminución en la actividad de las glándulas accesorias (23). Así mismo la concentración de testosterona sérica varía a través del año alcanzando niveles máximos desde comienzos del otoño hasta finales de primavera (24).

Así como sucede en otras especies, los felinos domésticos (*Felis silvestris catus*) que habitan zonas templadas, también evidencian estacionalidad reproductiva. Desde hace más de 3 décadas la gata ha sido clasificada como fotoperiódica positiva. Las gatas ciclan cuando los días presentan más de 12 horas luz y en concordancia con bajas concentraciones séricas de melatonina. Durante la temporada reproductiva los celos se manifiestan de forma ininterrumpida cada 14 a 19 días de no mediar gestación, pseudopreñez o enfermedad (25). Por el contrario, durante el invierno, cuando los días poseen menos de 8 horas de luz, la concentración sérica de melatonina aumenta, no se producen pulsos de GnRH y el eje hipofisario-gonadal está quiescente por lo que la actividad ovárica cesa y la hembra entra en anestro (26). Es así que puede inducirse el ciclo estral mediante el aumento artificial del fotoperiodo (27, 28, 29). Las concentraciones plasmáticas de melatonina están sincronizadas con las concentraciones plasmáticas de prolactina. Por lo que ambas hormonas se encuentran elevadas durante el fotoperiodo corto (estación no reproductiva) y bajas durante el fotoperiodo largo (estación reproductiva) (26, 30).

Si bien la estacionalidad reproductiva se encuentra claramente definida en la hembra felina desde hace décadas, hace solo pocos años que algunos investigadores sugirieron la influencia del fotoperiodo sobre la fisiología reproductiva de los machos. A fines de la década de los noventa, algunos autores comunicaron la ausencia de estacionalidad reproductiva en el gato (31). Sin embargo, estudios posteriores sugirieron una producción espermática estacional en machos felinos (32, 33, 34).

Así como ocurre en otras especies fotoperiódicas, los felinos domésticos presentan espermatogénesis continua mostrando solo variaciones en los parámetros seminales a lo largo del año, siendo éste el principal efecto del fotoperiodo. Ya en

la década del 80, Johnstone observó un aumento en el volumen seminal en eyaculados realizados durante la temporada reproductiva (35). Veinte años más tarde, la estacionalidad reproductiva en el gato doméstico fue sugerida por algunos autores quienes comunicaron que la cantidad y calidad de espermatozoides epididimales fue significativamente mayor en muestras provenientes de epidídimos de gatos castrados en días de más de 11 horas luz (36, 37). Dos años más tarde Reyna et al mostraron la ocurrencia de variaciones en la cantidad de espermatozoides testiculares en relación a la época del año (38). En concordancia con estos resultados, Blottner observó que si bien en todas las estaciones se mantiene la capacidad de producir semen, existieron variaciones en el peso testicular y en la cantidad de espermatozoides por testículo en muestras de animales castrados durante la primavera comparado con los estudiados en otoño-invierno. En este estudio también se encontraron diferencias en la motilidad y el porcentaje de espermatozoides normales en las mismas estaciones estudiadas (33). Así mismo, un estudio retrospectivo sobre morfología espermática realizado en Suecia, evidenció que el porcentaje de espermatozoides normales fue mayor en muestras seminales de gatos tomadas en ascenso lumínico (32). Similares resultados fueron hallados en Argentina, en donde también se evidenciaron variaciones estacionales en el desarrollo de la hilera seminal en gatos adultos castrados durante diferentes épocas del año, encontrándose un mayor desarrollo de la hilera seminal durante los meses con mayor cantidad de horas luz (39).

En la actualidad existe poca evidencia sobre la producción espermática del gato doméstico y cuál sería la calidad seminal en la época reproductiva de la hembra felina. Es así que, aún no se han definido los parámetros seminales del espermograma normal. Algunos autores han encontrado alrededor de 40% de espermatozoides morfológicamente normales en gatos mestizos, mientras que otros sugieren que el porcentaje sería mayor al 60% (32, 40, 41). Sin embargo, existe gran variabilidad entre diferentes gatos y entre muestras del mismo animal cuando se utiliza electroeyaculación (42, 43). Este hecho adquiere gran importancia al estimar los parámetros seminales normales para cada animal en particular, habiendo sido sugeridas al menos 5 evaluaciones repetidas en el tiempo para evaluar la fertilidad de un gato (35).

Un estudio reciente realizado con 43 gatos castrados en las últimas dos semanas de cada estación del año ha mostrado que los animales castrados en épocas con días en ascenso lumínico (invierno-primavera) presentaron un porcentaje de espermatozoides morfológicamente normales y de membrana plasmática íntegra significativa-

mente superior a los gatos castrados en descenso lumínico (verano-otoño). En concordancia, los animales castrados en ascenso lumínico mostraron una tendencia a tener un mayor porcentaje de espermatozoides con motilidad progresiva y una mayor cantidad de espermatozoides totales comparados con aquellos castrados en descenso lumínico (44).

En estudios realizados en los últimos años, las variaciones observadas en la calidad de los espermatozoides recuperados a través del año mostraron acompañar cambios histológicos testiculares. Si bien en todas las estaciones se evidenciaron túbulos seminíferos con diferentes grados de maduración, los animales castrados durante ascenso lumínico mostraron una mayor proporción de túbulos con espermátides maduras en comparación con los animales castrados en días con descenso lumínico. De manera inversa, en épocas con descenso lumínico se encontró una mayor proporción de túbulos con espermátides inmaduras. Así mismo, los animales castrados durante ascenso lumínico presentaron una mayor cantidad de células de Sertoli por túbulo y de células intersticiales de Leydig por campo, en comparación con los animales castrados en descenso lumínico (39, 44). No obstante la concentración de testosterona sérica mantuvo valores similares en los periodos evaluados (ascenso vs. descenso lumínico; $0,76 \pm 0,15$ vs. $0,59 \pm 0,19$ ng/dl; $P > 0,51$; (44). Así mismo y en concordancia con lo previamente descrito por otros autores se encontró gran variabilidad individual entre los animales muestreados (33, 45, 46).

En el gato doméstico se ha demostrado que la producción diaria de espermatozoides por gramo de testículo es de 16 millones y el peso promedio de cada testículo es de 1,2 gramos. La duración de la espermatogénesis es de 47 días, esto significa que cada 47 días los espermatozoides de la misma generación son eliminados hacia el epidídimo (47). En el epidídimo se produce la maduración espermática, mediante la cual los espermatozoides se capacitan para penetrar la zona pelúcida y fecundar al oocito. Así como también los espermatozoides listos para ser eyaculados se almacenan en la cola del epidídimo. Durante el pasaje por el epidídimo, la mayor parte del fluido testicular, rico en Na-Cl es reabsorbido e intercambiado por K con el fin de deshidratar y estabilizar la membrana del espermatozoide, ya que las altas concentraciones de Na promueven la capacitación y la reacción acrosómica. Las células epididimales también producen y secretan fosfatasa alcalina. Ésta puede utilizarse para diferenciar entre un eyaculado incompleto, conteniendo solo fluido proveniente de las glándulas accesorias, de un eyaculado completo, conteniendo además fluido epididimal (48). Este órgano presenta un epitelio

seudoestratificado en el cual pueden observarse tres tipos celulares (células principales, apicales y basales). En el gato doméstico, las células principales se dividen en células claras y oscuras. Esta característica tintorial observada al microscopio óptico podría relacionarse con diferencias en la fisiología de cada tipo celular. En invierno, se ha evidenciado una menor proporción de células oscuras y mayor de células claras, mientras que la situación inversa se observó durante los días de verano-otoño. Este hecho podría sugerir una mayor actividad celular epididimal, relacionada con la producción de factores implicados en la maduración espermática, en la etapa de mayor producción de espermatozoides (49). Así mismo, se ha evidenciado que animales castrados durante los meses de primavera y verano presentaron un mayor porcentaje de células PAS positivas. Este hallazgo se correlacionaría con una mayor actividad secretora del epidídimo en concordancia con la época de mayor producción espermática en el gato doméstico. Mostrando una mayor producción de mucopolisacáridos en la estación del año con días más largos (50).

REFRACTARIEDAD AL ESTÍMULO LUMÍNICO

En ovinos y caprinos además de estacionalidad en la actividad reproductiva también se ha evidenciado un fenómeno de insensibilidad al estímulo lumínico constante denominado foto-refractariedad. El mismo, se manifiesta luego de mantener a los animales durante periodos prolongados a una cantidad fija de horas luz diaria. Es decir, que a pesar de que los días cortos estimulan la actividad reproductiva, un periodo prolongado de días cortos induce insensibilidad al estímulo lumínico con el consiguiente cese de la actividad reproductiva (51). Así mismo, si los animales son mantenidos durante un largo periodo de días largos la actividad sexual comienza de manera espontánea como una adaptación al estímulo lumínico constante (52). Este fenómeno foto-refractario puede ser evitado exponiendo a los animales a periodos alternados de días largos y cortos. Este manejo es esencial para el control fotoperiódico de la actividad sexual en animales mantenidos en ambientes controlados (51, 53). Al realizar cambios lumínicos cada 30 o 60 días, los animales responden siempre al fotoperiodo del ambiente, manteniéndose la actividad reproductiva (54, 55). Esta alternancia mensual entre días cortos y largos es usada en carneros y chivos en centros de inseminación artificial, para inhibir el efecto foto-refractario obteniendo semen todo el año sin variaciones en la calidad espermática ni en la fertilidad. Mediante este manejo lumínico se ha logrado mantener la calidad seminal por 3 años consecutivos (55).

Los roedores también han mostrado presentar este fenómeno foto-refractario. Es así que, el hámster dorado (*Mesocricetus auratus*), el cual presenta actividad reproductiva durante los días largos de primavera-verano, evidencia refractariedad al estímulo lumínico constante. Esta refractariedad se manifiesta en algunos animales 10 a 12 semanas después de comenzado el periodo inhibitorio de días cortos, evidenciándose reactivación gonadal espontánea con activación espermatogénica y de los ciclos estrales. Esta reactivación gonadal se produce incluso en ausencia total de luz y estos animales son denominados foto-refractarios. Los animales foto-refractarios, no solo no responden al estímulo lumínico inhibitorio, sino que también son refractarios a la acción de melatonina exógena, posiblemente debido a insensibilidad de los tejidos blanco para esta hormona. Esta refractariedad puede ser revertida exponiendo a los animales a un periodo de 11 semanas de días largos luego de los cuales, tanto los machos como las hembras, vuelven a ser sensibles nuevamente al fotoperiodo corto (56, 57, 58).

Como se mencionara anteriormente, las variaciones fotoperiódicas determinan la estación reproductiva en gatos domésticos que habitan zonas templadas. No obstante, esta estacionalidad no se observa en gatas que habitan en zonas ecuatoriales ni en gatas mantenidas bajo fotoperiodo largo artificial durante 6 meses (59). Así mismo, nuestro grupo de trabajo ha observado que las gatas ciclan en forma continua durante más de un año si se las mantiene con 12 horas luz diaria sin presentar evidencia de refractariedad (Gimenez et al. datos no publicados). Sin embargo, el fenómeno foto-refractario comunicado en otras especies fue descrito recientemente en gatos machos. Un estudio realizado por nuestro grupo de trabajo evidenció este fenómeno en gatos mantenidos durante 18 meses con fotoperiodo estimulador (12 horas Luz-12 horas Oscuridad). En nuestro trabajo pudo observarse una disminución en la calidad seminal en todos los parámetros evaluados (motilidad, vigor, volumen, concentración espermática, cantidad de espermatozoides totales, porcentaje de espermatozoides vivos, porcentaje de espermatozoides con membrana plasmática íntegra y porcentaje de espermatozoides morfológicamente normales) manteniendo los animales una producción espermática basal. Estos animales fueron sometidos a fotoperiodo corto (8L-16O) durante 2 meses después de los cuales retornaron a fotoperiodo largo. Con este manejo lumínico todos los animales mostraron una significativa mejora de los parámetros seminales evaluados. De esta forma al igual que en otras especies estacionales la disminución en la calidad seminal inducida por un prolongado periodo estimulador pudo ser

revertida por el cambio a días cortos. Esto indica que para mantener una buena calidad seminal en gatos es necesario realizar un manejo lumínico adecuado para inhibir el efecto foto-refractario (60).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

En regiones templadas, los cambios foto-periódicos son la señal principal utilizado por pequeños rumiantes y roedores para estimular la actividad reproductiva (51, 57). En estas especies, durante la estación reproductiva, las hembras presentan ciclos estrales mientras que en los machos se observa un aumento del tamaño testicular, de las glándulas accesorias y una mejor calidad seminal. En el gato doméstico la estacionalidad ovulatoria y estral de la hembra se encuentra bien documentada (11). Sin embargo, en el macho la estacionalidad se ha definido recientemente. Es así que, si bien presentan espermatogénesis continua a través del año, acompañan la estacionalidad reproductiva de la hembra evidenciando una mejora de la calidad seminal durante la estación reproductiva (33, 44). Este hecho se evidencia también a nivel testicular con cambios en el desarrollo de la hilera seminal y de la cantidad de espermatozoides testiculares (38, 39). El manejo artificial del fotoperiodo es frecuentemente utilizado en pequeños rumiantes para inducir ciclos estrales a contra-estación, adelantar la pubertad en machos, así como para mejorar la calidad seminal en machos adultos utilizados en centros de inseminación artificial (51). Sin embargo, estas especies evidencian refractariedad a un fotoperiodo constante prolongado alterando su fisiología reproductiva. Es decir que, si bien los días cortos son necesarios para estimular la actividad reproductiva en ovinos y caprinos, un prolongado periodo de días cortos induce foto-refractariedad con el consecuente cese de la actividad reproductiva. Esta refractariedad puede ser revertida exponiendo a los animales a fotoperiodo largo, por lo que la alternancia entre días cortos y largos es esencial para mantener la actividad reproductiva (51, 53). Así como ocurre en pequeños rumiantes, recientemente se ha observado que, gatos domésticos expuestos a fotoperiodo largo constante, también evidencian foto-refractariedad. Esta refractariedad puede ser revertida exponiendo a los animales a fotoperiodo corto, luego del cual, al retornar a fotoperiodo de días largos la calidad seminal se restablece (60). Los estudios realizados en los últimos años han permitido aclarar los conocimientos sobre la fisiología reproductiva en felinos machos y han abierto nuevas perspectivas en el manejo productivo y reproductivo felino. Futuros estudios permitirán determinar el manejo lumínico adecuado para mantener la calidad seminal durante un tiempo prolongado en el gato doméstico, tal como se ha

logrado establecer en pequeños rumiantes (55).

BIBLIOGRAFÍA

1. Malpaux B. Knobil and Neill's Physiology of Reproduction, Third. Elsevier Inc. USA, 2006; 2231-2282.
2. Bronson F. Mammalian Reproductive Biology, The University of Chicago Press. Chicago, 1989.
3. Kirkwood RN, Forbes JM, Hughes PE. Influence of boar contact on attainment of puberty in gilts after removal of the olfactory bulbs. *J Reprod Fertil* 1981; 61 (1): 193-6.
4. Vandenberg JG. Acceleration of sexual maturation in female rats by male stimulation. *J Reprod Fertil* 1976; 46 (2): 451-3.
5. Rekwot PI, Ogwu D, Oyedipe EO, Sekoni VO. The role of pheromones and biostimulation in animal reproduction. *Anim Reprod Sci* 2001; 65 (3-4): 157-70.
6. O'Callaghan D, Donovan A, Sunderland SJ, Boland MP, Roche JF. Effect of the presence of male and female flockmates on reproductive activity in ewes. *J Reprod Fertil* 1994; 100 (2): 497-503.
7. Thiery JC, Chemineau P, Hernandez X, Migaud M, Malpaux B. Neuroendocrine interactions and seasonality. *Domest Anim Endocrinol* 2002; 23 (1-2): 87-100.
8. Malpaux B, Viguie C, Thiery J, Chemineau P. Contrôle photopériodique de la reproduction. in *INRA Prod. Anim.* 1996.
9. Malpaux B, Thiery JC, Chemineau P. Melatonin and the seasonal control of reproduction. *Reprod Nutr Dev* 1999; 39 (3): 355-66.
10. Malpaux B, Viguie C, Skinner DC, Thiery JC, Chemineau P. Control of the circannual rhythm of reproduction by melatonin in the ewe. *Brain Res Bull* 1997; 44 (4): 431-8.
11. Leyva H, Madley T, Stabenfeldt GH. Effect of light manipulation on ovarian activity and melatonin and prolactin secretion in the domestic cat. *J Reprod Fertil Suppl* 1989; 39: 125-33.
12. Claustrat B, Brun J, Chazot G. The basic physiology and pathophysiology of melatonin. *Sleep Med Rev* 2005; 9 (1): 11-24.
13. Vieyetz M. Fisiología veterinaria, 1. Interamericana McGraw-Hill. Nueva York, 1995; 696-706.
14. Aisen EG. Reproducción Ovina y Caprina, 1°. Inter-Médica. Buenos Aires, 2004; 1-10.
15. Karsch FJ, Robinson JE, Woodfill CJ, Brown MB. Circannual cycles of luteinizing hormone and prolactin secretion in ewes during prolonged exposure to a fixed photoperiod: evidence for an endogenous reproductive rhythm. *Biol Reprod* 1989; 41 (6): 1034-46.
16. Robinson JE, Karsch FJ. Timing the breeding season of the ewe: what is the role of daylength? *Reprod Nutr Dev* 1988; 28 (2B): 365-74.
17. Ortavant R, Bocquier F, Pelletier J, Ravault JP, Thimonier J, Volland-Nail P. Seasonality of reproduction in sheep and its control by photoperiod. *Aust J Biol Sci* 1988; 41 (1): 69-85.

18. Malpaux B, Robinson JE, Wayne NL, Karsch FJ. Regulation of the onset of the breeding season of the ewe: importance of long days and of an endogenous reproductive rhythm. *J Endocrinol* 1989; 122 (1): 269-78.
19. Lincoln GA, Peet MJ, Cunningham RA. Seasonal and circadian changes in the episodic release of follicle-stimulating hormone, luteinizing hormone and testosterone in rams exposed to artificial photoperiods. *J Endocrinol* 1977; 72 (3): 337-49.
20. Thimonier J. Control of seasonal reproduction in sheep and goats by light and hormones. *J Reprod Fertil Suppl* 1981; 30: 33-45.
21. Langford GA, Ainsworth L, Marcus GJ, Shrestha JN. Photoperiod entrainment of testosterone, luteinizing hormone, follicle-stimulating hormone, and prolactin cycles in rams in relation to testis size and semen quality. *Biol Reprod* 1987; 37 (2): 489-99.
22. Chemineau P, Guillaume D, Migaud M, Thiery JC, Pellicer-Rubio MT, Malpaux B. Seasonality of reproduction in mammals: intimate regulatory mechanisms and practical implications. *Reprod Domest Anim* 2008; 43 Suppl 2: 40-7.
23. Delgadillo JA, Leboeuf B, Chemineau P. Decrease in the seasonality of sexual behavior and sperm production in bucks by exposure to short photoperiodic cycles. *Theriogenology* 1991; 36 (5): 755-70.
24. Delgadillo JA, Cortez ME, Duarte G, Chemineau P, Malpaux B. Evidence that the photoperiod controls the annual changes in testosterone secretion, testicular and body weight in subtropical male goats. *Reprod Nutr Dev* 2004; 44 (3): 183-93.
25. Johnston SD, Root Kustritz MV, Olson PNS. *Canine and Feline Theriogenology*, W.B. Saunders Company. Philadelphia, Pennsylvania, 2001; 396-403.
26. Leyva H, Addiego L, Stabenfeldt G. The effect of different photoperiods on plasma concentrations of melatonin, prolactin, and cortisol in the domestic cat. *Endocrinology* 1984; 115 (5): 1729-36.
27. Leyva H, Madley T, Stabenfeldt GH. Effect of melatonin on photoperiod responses, ovarian secretion of oestrogen, and coital responses in the domestic cat. *J Reprod Fertil Suppl* 1989; 39: 135-42.
28. Michel C. Induction of oestrus in cats by photoperiodic manipulations and social stimuli. *Lab Anim* 1993; 27 (3): 278-80.
29. Hurni H. Daylength and breeding in the domestic cat. *Lab Anim* 1981; 15 (3): 229-33.
30. Verstegen JP. *Small animal reproduction and neonatology*, Cheltenham, United Kingdom., 1998; 105-111.
31. Spindler RE, Wildt DE. Circannual variations in intraovarian oocyte but not epididymal sperm quality in the domestic Cat. *Biol Reprod* 1999; 61 (1): 188-94.
32. Axner E, Linde Forsberg C. Sperm morphology in the domestic cat, and its relation with fertility: a retrospective study. *Reprod Domest Anim* 2007; 42 (3): 282-91.
33. Blottner S, Jewgenow K. Moderate seasonality in testis function of domestic cat. *Reprod Domest Anim* 2007; 42 (5): 536-40.
34. Stornelli MA. Basic and advanced evaluation of cat's semen. *Brazilian J. Anim. Reprod.* 2007; (31): 135-140.
35. Johnstone I. Electroejaculation in the domestic cat. *Aust Vet J* 1984; 61 (5): 155-8.
36. Tittarelli CM, Savignone CA, Stornelli MA, Stornelli MC, Desmarás E, de la Sota RL. Concentración y viabilidad de espermatozoides epididimales felinos en diferentes épocas del año. in VII Reunión Interamericana de Cátedras de Fisiología Animal. 2004 La Pampa.
37. Stornelli MA, Stornelli MC, Savignone CA, Tittarelli CM, Reyna JC, de la Sota RL. Influencia del fotoperiodo en la cantidad de espermatozoides epididimales en gatos. in I Congreso y IV Jornada Nacional de Felinos. 2004 Corrientes.
38. Reyna JC, Savignone CA, Stornelli MC, Tittarelli CM, Nuñez Favre R, de la Sota RL, Stornelli MA. Estudio de la concentración espermática testicular en diferentes estaciones del año en el gato doméstico. in X Congreso Argentino de la Sociedad Argentina de Ciencias Morfológicas. 2006 Tandil, Buenos Aires.
39. Stornelli MA, Reyna JC, Stornelli MC, Nunez Favre R, Savignone CA, Tittarelli CM, de la Sota RL. Seasonal changes in testicular cell morphology in domestic male cats (*Felis catus*). *Reprod Domest Anim* 2009; 44 Suppl 2: 287-90.
40. Wildt DE, Bush M, Howard JG, O'Brien SJ, Meltzer D, Van Dyk A, Ebedes H, Brand DJ. Unique seminal quality in the South African cheetah and a comparative evaluation in the domestic cat. *Biol Reprod* 1983; 29 (4): 1019-25.
41. Howard JG, Brown JL, Bush M, Wildt DE. Teraspermic and normospermic domestic cats: ejaculate traits, pituitary-gonadal hormones, and improvement of spermatozoal motility and morphology after swim-up processing. *J Androl* 1990; 11 (3): 204-15.
42. Pineda MH, Dooley MP, Martin PA. Long-term study on the effects of electroejaculation on seminal characteristics of the domestic cat. *Am J Vet Res* 1984; 45 (5): 1038-41.
43. Zambelli D, Cunto M. Semen collection in cats: techniques and analysis. *Theriogenology* 2006; 66 (2): 159-65.
44. Nuñez Favre R, Bonaura M, Tittarelli C, Mansilla-Hermann D, de la Sota R, Stornelli M. Effect of Natural Photoperiod on Epididymal Sperm Quality and Testosterone Serum Concentration in Domestic Cat (*Felis silvestris catus*). *Reprod Domest Anim* 2012; 47 Suppl 6: 232-4.
45. Tsutsui T, Murao I, Kawakami E, Ogasa A, Stabenfeldt GH. Androgen concentration in the blood and spermatogenic function of tom cats during the breeding season. *Nippon Juigaku Zasshi* 1990; 52 (4): 801-6.
46. Tsutsui T, Onodera F, Oba H, Mizutani T, Hori T. Plasma hormone levels and semen quality in male cats during non-breeding and breeding seasons. *Reprod Domest Anim* 2009; 44 Suppl 2: 291-3.
47. Franca LR, Godinho CL. Testis morphometry, seminiferous epithelium cycle length, and daily sperm

- production in domestic cats (*Felis catus*). *Biol Reprod* 2003; 68 (5): 1554-61.
48. Axner E. Sperm maturation in the domestic cat. *Theriogenology* 2006; 66 (1): 14-24.
49. Reyna JC, Nuñez Favre R, Savignone CA, Tittarelli CM, Stornelli MC, Guzzetti J, García Mitacek MC, Stornelli MA. Influencia del fotoperiodo sobre la cantidad de células claras y oscuras en el gato doméstico. in IX Jornadas de divulgación técnico-científicas. 2008 Santa Fe.
50. Savignone CA, Reyna JC, Stornelli MC, Tittarelli CM, Nuñez Favre R, García Mitacek MC, de la Sota RL, Stornelli MA. Presencia de mucopolisacáridos en el epitelio epididimal del gato doméstico en diferentes épocas del año. in XXIV Jornadas Científicas de la Asociación de Biología de Tucumán. 2007.
51. Chemineau P, Malpoux B, Delgadillo JA, Guérin Y, Ravault JP, Thimonier J, Pelletier J. Control of sheep and goat reproduction: use of light and melatonin. *Anim Reprod Sci* 1992; (30): 157-184.
52. Howles CM, Craigon J, Haynes NB. Long-term rhythms of testicular volume and plasma prolactin concentrations in rams reared for 3 years in constant photoperiod. *J Reprod Fertil* 1982; 65 (2): 439-46.
53. Almeida OF, Lincoln GA. Reproductive photorefractoriness in rams and accompanying changes in the patterns of melatonin and prolactin secretion. *Biol Reprod* 1984; 30 (1): 143-58.
54. Legan SJ, Karsch FJ. Photoperiodic control of seasonal breeding in ewes: modulation of the negative feedback action of estradiol. *Biol Reprod* 1980; 23 (5): 1061-8.
55. Delgadillo JA, Leboeuf B, Chemineau P. Maintenance of sperm production in bucks during a third year of short photoperiodic cycles. *Reprod Nutr Dev* 1993; 33 (6): 609-17.
56. Stetson MH, Watson-Whitmyre M, Matt KS. Termination of photorefractoriness in golden hamsters-photoperiodic requirements. *J Exp Zool* 1977; 202 (1): 81-8.
57. Stetson MH, Tate-Ostroff B. Hormonal regulation of the annual reproductive cycle of golden hamsters. *Gen Comp Endocrinol* 1981; 45 (3): 329-44.
58. Stetson MH, Watson-Whitmyre M, Tate-Ostroff B. Role of the pineal and its hormone melatonin in the termination of photorefractoriness in golden hamsters. *Biol Reprod* 1983; 29 (3): 689-96.
59. da Silva TF, da Silva LD, Uchoa DC, Monteiro CL, de Aguiar Thomaz L. Sexual characteristics of domestic queens kept in a natural equatorial photoperiod. *Theriogenology* 2006; 66 (6-7): 1476-81.
60. Nuñez Favre R, Bonaura M, Tittarelli C, Stornelli M, de la Sota RL. Effect of refractoriness to long photoperiod on sperm production and quality in tomcats. *Reprod Domest Anim* 2012; 47 Suppl 6: 235-7.