



Efeitos da suplementação com gordura protegida sobre a foliculogênese ovariana de ruminantes

Marcelo Alexandrino Leandro Gressler¹, Maria Inês Lenz Souza²

REVISÃO DE LITERATURA

¹ Mestrando, Ciência Animal, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (UFMS).

² Professora Adjunta, Departamento de Morfofisiologia, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (UFMS), Campo Grande, MS, Brasil.

marcelo.gressler@gmail.com

(Recibido: 18 mayo, 2009; aprobado: 17 junio, 2009)

RESUMO: A nutrição é um fator de extrema importância na capacidade de manutenção das funções metabólicas do organismo, como no processo reprodutivo, via secreção hormonal, de fatores de crescimento e de constituintes bioquímicos. A suplementação de lipídios pode ser uma estratégia efetiva para aumentar a densidade energética da dieta de fêmeas ruminantes. Com isto, pode-se engrandecer a síntese hormonal, inclusive a esteroidogênese folicular e luteal, e de prostaglandinas, via inibição de enzimas que atuam na conversão do ácido araquidônico, além de potencializar as ações de fatores de crescimento, especialmente o IGF-1, e o fornecimento de nutrientes para todos os eventos da foliculogênese ovariana.

Palavras chave: dinâmica folicular, fêmeas, gordura, nutrição.

Dietary fat supplementation effects on ovarian folliculogenesis in ruminants – Review of literature

ABSTRACT: Nutrition is a very important factor in organic metabolic functions, as well as the reproductive process, by hormonal secretion, growth factors and biochemical traits. Lipid supplementation can be an effective strategy for increasing energetic density of ruminant females' diets. Its can increase hormonal synthesis, even luteal and follicular steroidogenesis, and prostaglandin synthesis by means of inhibiting the enzymes that act in arachidonic acid conversion, and to increase growth factor actions, mainly IGF-1, and nutrients supply for all ovarian folliculogenesis events.

Key words: follicular dynamics, females, fat, nutrition.

Introdução

A produção animal envolve uma interação complexa entre genótipo, ambiente e manejo, onde o genótipo dita o potencial para produzir, o ambiente governa como este potencial pode ser expressado, e o manejo tem influência substancial sobre estes dois fatores anteriores (King, 1993). A nutrição é de extrema importância na capacidade de manutenção das funções metabólicas do organismo, como no processo reprodutivo, seja pela secreção hormonal ou de fatores de crescimento, e/ou constituintes bioquímicos, em todas as espécies (Riis, 1983; Robinson, 1996).

Variações nutricionais afetam o metabolismo, diretamente, por determinar o substrato exógeno para processos celulares e, indiretamente, por meio da estimulação ou inibição de fatores neuroendócrinos de regulação metabólica. A resposta neuroendócrina reflete-se nas concentrações hormonais e de nutrientes no plasma sanguíneo (Riis, 1983; Sgorlon et al., 2008), pois afeta muitos aspectos do desempenho reprodutivo em ruminantes, tais como idade à puberdade em ambos os sexos, taxa de fertilidade e de ovulação (Jorritsma et al., 2005; Castañeda-Gutiérrez et al., 2007), sobrevivência embrionária, parto, intervalo entre partos, desenvolvimento testicular e produção de espermatozoides (Blache et al., 2000; Martin et al., 2004; Whates et al., 2007; Santos et al., 2009). Os nutrientes da dieta promovem a programação e expressão de vias metabólicas que habilitam os animais a alcançarem seu potencial genético para reprodução (Robinson, 1996; Martin et al., 2004), manifestando seus efeitos em curto, médio ou longo prazo (Riis, 1983), sendo uma das ferramentas para melhorar a eficiência reprodutiva, juntamente com a indução e controle do estro (Hafez & Hafez, 2004; Santos et al., 2008).

Dentre os fatores nutricionais responsáveis pelas variáveis reprodutivas, pode-se destacar o efeito da proteína (Garcia-Bajalil et al., 1994), nível de vitamina A (Shaw et al., 1995), concentração de gordura (extrato etéreo) na dieta (Castañeda-Gutiérrez et al., 2007; Zachut et al., 2008; Cerri

et al., 2009), condição corporal e densidade energética da dieta (O'Callaghan & Boland, 1999; Ponter et al., 2006; NRC, 2007; Santos et al., 2009), os quais têm efeitos sobre os níveis plasmáticos de substâncias determinantes do perfil metabólico dos animais. Esta revisão tem por objetivo estudar os efeitos da suplementação com lipídios na função ovariana de ruminantes.

Uso de gorduras na alimentação de ruminantes

As gorduras e óleos são nutrientes essenciais na alimentação humana e animal, pois proporcionam uma fonte altamente concentrada de energia, além de serem componentes críticos da estrutura física e funcional das células, apesar da impossibilidade dos animais (diferentemente dos vegetais) em sintetizar estes ácidos graxos a partir de precursores estruturalmente mais simples, pela carência de enzimas específicas para isso (Cunningham & Klein, 2008; NRC, 2007; Wathes et al., 2007; Santos et al., 2008). A dieta de ruminantes alimentados basicamente com forrageiras tem baixo teor de lipídios (entre 1-4% da matéria seca – MS), representados, principalmente, pelos galactolípideos e triglicerídeos, sendo que níveis mais altos podem ser obtidos pela adição de gorduras ou de sementes oleaginosas na dieta, tendo-se o cuidado de não ultrapassar 6-7% da MS, o que inibiria a fermentação ruminal, através de uma inibição mecânica da ação da microflora celulolítica e de um efeito tóxico dos ácidos graxos insaturados sobre as membranas celulares bacterianas (Kozloski, 2002; NRC, 2007; Hess, 2008; Santos et al., 2008). Mais de 70% dos ácidos graxos presentes nos galactolípideos e triglicerídeos das sementes são insaturados (principalmente oleico, linoleico e linolênico), e uma fração deles é incorporada aos lipídios bacterianos, enquanto uma alta proporção dos ácidos graxos insaturados é biohidrogenada e flui do rúmen para o abomaso como ácidos graxos saturados livres, sem ser utilizados pela microflora ruminal (Kozloski, 2002; Hess, 2008). Existem várias fontes de gordura que podem ser utilizadas na dieta de ruminantes, desde o óleo de soja até gorduras de origem animal protegidas, disponíveis

comercialmente (Hightshoe et al., 1991; Mattos et al., 2000; Cerri et al., 2009; Santos et al., 2009) e sementes inteiras de oleaginosas (Talavera et al., 1985; Williams, 1989; Mattos et al., 2000). Os lipídios ou gorduras são compostos de ácidos graxos, pertencentes, em grande número, aos grupos dos ácidos graxos insaturados e saturados, sendo o estado de saturação ou não-saturação uma importante característica química e nutricional (NRC, 2007). O conteúdo de óleo das forragens e de vários grãos, embora seja usualmente baixo, possui altas proporções de ácidos graxos polinsaturados, em particular os ácidos linolênico C18:1 e linoleico C18:2, os quais são ácidos graxos essenciais na dieta, porque não podem ser sintetizados pelos animais e seres humanos (Mattos et al., 2000; NRC, 2007; Wathes et al., 2007; Huang et al., 2009). Os valores de energia relatados pelo NRC (2007) são cerca de duas vezes maiores para as fontes de gordura do que para os grãos, porém é importante assegurar que a utilização de outros componentes da dieta não seja muito afetada quando os suplementos de gordura são incluídos na mesma (Hess, 2008).

A suplementação lipídica melhora a eficiência alimentar, uma vez que há maior energia metabolizável nos lipídios em comparação aos carboidratos ou proteínas (Krehbiel et al., 1995; Huang et al., 2009). A inclusão de gordura na dieta de ruminantes, como forma de permitir um alto consumo de energia, nem sempre é um método eficaz, uma vez que altos níveis de gordura podem reduzir a digestão da matéria seca no rúmen, provocando, conseqüentemente, uma menor disponibilidade de energia (NRC, 2007; Titi & Awad, 2007; Santos et al., 2008; Huang et al., 2009; Sturmey et al., 2009). Se a capacidade dos microrganismos do rúmen para hidrogenação é excedida, ácidos graxos insaturados podem-se acumular no rúmen e interferir potencialmente com a fermentação (Cunningham & Klein, 2008; Viñoles et al., 2009).

A gordura protegida corresponde a ácidos graxos de cadeia longa que ficam livres num processo de cisão dos triglicerídeos em óleos vegetais. Os ácidos graxos reagem com sais de cálcio, unidos na forma de um sal (R-COO-Ca), popularmente conhecidos como sabões de cálcio (NRC, 2007).

A utilização de ácidos graxos essenciais, na forma de suplemento protegido (sais de cálcio), pode, também, servir como ferramenta para o aumento da eficiência reprodutiva de ruminantes. Um suplemento comercial de ácidos graxos de cadeia longa (gordura protegida; Megalac-E®), é capaz de suprir todas as necessidades energéticas não atendidas pelo restante da dieta, tendo, portanto, influência positiva na condição corporal do animal, na taxa de fertilidade e na produção de leite (Ghoreishi et al., 2007). A dieta lipídica tem sido mostrada como influenciante no status lipídico folicular e no microambiente oócito/embrião *in vivo* (Sturmey et al., 2009).

Uma gordura pode ser manufaturada para ter pouco ou nenhum efeito na fermentação do rúmen, e isto é descrito como gordura protegida no rúmen (GPR) ou gordura inerte no rúmen. As fontes mais comuns, comercialmente disponíveis, de GPR, incluem ácidos graxos hidrogenados e sais de cálcio de ácidos graxos de cadeia longa, o que disponibiliza ácidos graxos polinsaturados (CalCFA) para o intestino delgado (Sartori & Mollo, 2007). A utilização de cálcio, juntamente com a gordura na dieta, minimiza os efeitos negativos sobre a digestão da fibra em dietas ricas em forragem (>40% forragem; Palmquist & Jenkins, 1980). A combinação de sais de cálcio e ácidos graxos de cadeia longa (cálcio saponificado) tem sido muito utilizada como fonte de energia em dietas para vacas em lactação (Jenkins & Palmquist, 1984; Jorritsma et al., 2005; Castañeda-Gutiérrez et al., 2007; Cerri et al., 2009), ovelhas (Ghoreishi et al., 2007; Espinoza et al., 2008; Sgorlon et al., 2008; Huang et al., 2009; Santos et al., 2009; Viñoles et al., 2009) e cabras (Titi & Awad, 2007). Este composto mantém-se relativamente inerte no rúmen, em condições normais de pH, mas dissocia-se completamente nas condições ácidas do abomaso, aumentando a densidade energética da dieta sem afetar a utilização da forragem (Jenkins & Palmquist, 1984).

Zinn & Plascencia (1996) registraram melhoria na eficiência alimentar, como resultado dos maiores teores de energia metabolizável nos

lipídios em relação aos carboidratos e proteína, com o que também corroboram Ghoreishi et al. (2007) e Santos et al. (2009). Em alguns trabalhos foi evidenciado que, vacas alimentadas com Megalac® tiveram melhores índices de fertilidade do que as vacas alimentadas com outras gorduras ou outras fontes de energia (Staples et al., 1998; Santos et al., 2008). Por outro lado, Cerri et al. (2009) não verificaram influência do tipo de ácidos graxos da dieta sobre as respostas ovulatórias, o diâmetro do maior folículo e do corpo lúteo durante a sincronização de vacas. Titi & Awad (2007) também não obtiveram melhoria da performance reprodutiva de cabras suplementadas com gordura, somente observaram um aumento do peso dos cabritos ao nascimento. Em ovelhas bem nutridas, Afonso et al. (2008) não verificaram melhoria nos índices reprodutivos após a suplementação com gordura protegida no período pós-parto.

Óleos de plantas são ricos em ácidos linolênico e linoléico, que causam incremento da gliconeogênese pelo aumento da produção de propionato no rúmen (NRC, 2007; Cunningham & Klein, 2008). Por causa deste efeito, a concentração de insulina também pode aumentar. A insulina e o IGF-I têm estimulado a proliferação *in vitro* das células da granulosa (Spicer & Echternkamp, 1995) e são os sinais metabólicos para o retorno da atividade ovariana pós-parto em vacas de alta produção (Kawashima et al., 2007; Sartori & Mollo, 2007).

Ácidos graxos insaturados são componentes essenciais de todas as membranas celulares e a proporção de diferentes ácidos graxos insaturados nos tecidos do trato reprodutivo refletem o consumo na dieta (Wathes et al., 2007). A composição de ácidos graxos na dieta tem um papel crucial na determinação do efeito na reprodução, pois eles podem ter um papel chave na modulação do desenvolvimento folicular, secreção de PGs e esteroidogênese (Zachut et al., 2008).

Uma taxa de inclusão ótima de gordura suplementar é menor que 3% da MS, se a meta

for maximizar o uso de dietas à base de forragem, e limitada a $\leq 2\%$ do consumo da MS se a meta for prevenir a substituição do consumo de forragem pela ingestão de gordura suplementar, não devendo ultrapassar 4% da disponibilidade total de energia da dieta com o fornecimento de gordura (Hess, 2008).

A alimentação de vacas com fontes de gordura ricas em ácidos graxos insaturados n-6 (ácido linoléico) durante o final da gestação e lactação inicial engrandece o crescimento folicular, a secreção de prostaglandina uterina, a taxa de prenhez e a qualidade dos embriões, enquanto a suplementação com ácidos graxos insaturados n-3 (ácido linolênico), em vacas durante a lactação suprime a liberação de prostaglandinas uterinas e melhora a qualidade embrionária e a manutenção da prenhez (Santos et al., 2008).

Ações das gorduras da dieta sobre a foliculogênese ovariana

O ciclo estral é uma dinâmica endócrina contínua, iniciado pela ovulação, que leva à formação de um corpo lúteo e à secreção de progesterona. Durante a fase luteal do ciclo, a secreção tônica de gonadotrofinas prevalece. A regressão do corpo lúteo inicia a fase folicular, dominada pelo estradiol e por modificações endócrinas que levam ao pico pré ovulatório na secreção fásica de gonadotrofinas, resultando em outra ovulação (Hafez & Hafez, 2004; Campbell, 2009). A taxa de ovulação, em mamíferos, é determinada por uma complexa troca de sinais hormonais entre a hipófise e os ovários, e por uma modificação hormonal localizada dentro dos folículos ovarianos, incluindo o oócito e suas células somáticas adjacentes (Campbell, 2009).

As interações de cascatas sinalizadoras de hormônios esteróides e peptídicos, no ovário, são críticas para o crescimento folicular, a ovulação e a luteinização. Embora as gonadotrofinas tenham um papel primário no controle do crescimento e desenvolvimento folicular ovariano, outros fatores de crescimento além delas estão envolvidos no processo de foliculogênese,

necessitando de fatores peptídicos, produzidos pelas células da granulosa, os quais atuam como reguladores autócrinos, potencializando o efeito estimulatório do FSH sobre a atividade aromatase, ou de forma parácrina, regulando a produção de andrógenos nas células da teca, em resposta ao LH (Monniaux et al., 1997; Behl & Pandey, 1999; Richards et al., 2002; Campbell, 2009). A função folicular é conhecida como sendo dependente, não somente dos sinais gonadotróficos mas, também, dos perfis de hormônios metabólicos e fatores de crescimento, todos os quais podem influenciar a esteroidogênese folicular ovariana e a diferenciação celular e, com isto, a capacidade ovulatória (Spicer et al., 1995; Rhind & McNeilly, 1998; Viñoles et al., 2009). Modificações na dieta causam uma rápida e imediata alteração em vários agentes metabólicos humorais, incluindo glicose, insulina e IGF-1 (O'Callaghan et al., 2000; Castañeda-Gutiérrez et al., 2007; Espinoza et al., 2008; Viñoles et al., 2009). Ovelhas em moderada condição corporal, mas alimentadas acima de seus requerimentos para manutenção, via *flushing*, durante as semanas antes da ovulação e cobertura, têm taxas de parição mais altas que aquelas fêmeas em condição corporal similar, mas alimentadas com ração apenas para manutenção de peso vivo (Rhind & McNeilly, 1998).

Parece que modificações agudas na nutrição envolvem uma variedade de vias alternativas, possivelmente incluindo interações entre insulina, leptina e substratos energéticos, bem como alguns aminoácidos no fluido cérebro-espinal e no sangue (Blache et al., 2000; Castañeda-Gutiérrez et al., 2007; Szymanski et al., 2007; Viñoles et al., 2009), além dos hormônios tireoideanos (Todini, 2007). De forma semelhante, manipulações hormonais exógenas também alteram as concentrações de hormônios e produtos de metabolismo (King, 1993; Todini, 2007; Campbell, 2009). Estudos sugerem a melhora no desenvolvimento folicular ovariano e na função luteal observada em vacas suplementadas com gordura (Lucy et al., 1991; Thomas & Williams, 1996; Santos et al., 2008; Zachut et al., 2008; Cerri et al., 2009), por

aumentarem as concentrações basais de LH (Hightshoe et al., 1991; Szymanski et al., 2007). Em trabalhos onde a gordura foi utilizada na dieta de bovinos, houve aumento do número de folículos (Lucy et al., 1991; De Fries et al., 1998) ou, ainda, do tamanho do folículo maior (Lucy et al., 1991; De Fries et al., 1998; Moallen et al., 1999; Santos et al., 2008; Zachut et al., 2008).

A dieta pode alterar, significativamente, vias sinalizadoras endócrinas (O'Callaghan et al., 2000; Jorritsma et al., 2005; Castañeda-Gutiérrez, et al., 2007). As influências significativas exercidas pela nutrição sobre a função reprodutiva dão-se através de modificações no peso e na condição corporal, afetando os processos reprodutivos de foliculogênese e esteroidogênese (Santos et al., 2008). Isso ocorre com a utilização de dietas com altos níveis de energia ou de proteínas. Efeitos relacionados ao suprimento alimentar foram observados na duração dos ciclos estrais, na taxa de ovulação e na progesterona plasmática (Lamond et al., 1972). Rápidas modificações na composição da dieta podem afetar a homeostase metabólica e oxidativa das fêmeas (Sgorlon et al., 2008).

No ovário, o efeito da nutrição é estimular a foliculogênese, via modificações associadas com alterações intrafoliculares nos sistemas metabólicos glicose-insulina, IGF e leptina, os quais, uma vez estimulados, levam à supressão da produção de estradiol (Scaramuzzi et al., 2006). Ainda segundo estes autores, a consequência dessas ações diretas sobre o folículo é um reduzido *feedback* negativo no sistema hipotálamo-hipófise e uma secreção aumentada de FSH, que leva à estimulação da foliculogênese.

Mihm & Austin (2002) e Ghoreishi et al. (2007) sugeriram um mecanismo pelo qual uma dieta suplementada com gordura provocaria o incremento do número de folículos recrutados. Segundo estes autores, a adição de gordura aumenta o nível plasmático e folicular do colesterol ligado às lipoproteínas de alta densidade (HDL-colesterol), o qual, uma vez livre nas células luteais da granulosa, estimula a produção

de IGF-I e outros fatores de crescimento, com o que também corroboram Castañeda-Gutiérrez et al. (2007). Armstrong et al. (2001) descreveram que a composição da dieta altera a expressão de RNAm para a transdução de IGF ovariano, suportando a hipótese da regulação nutricional sobre o crescimento folicular. Também observaram que, novilhas recebendo dietas com alta energia, apresentaram uma diminuição na expressão de RNAm para codificação de proteínas de ligação ao IGF em folículos pequenos, o que disponibilizaria mais IGF livre nestes folículos; conseqüentemente, aumentando a sensibilidade ao FSH e a taxa de crescimento folicular.

Em um estudo realizado por Petit & Twagiramungu (2006), em vacas suplementadas com gorduras, houve aumentos na taxa de concepção, na ciclicidade, na concentração de progesterona e uma diminuição da mortalidade embrionária. Segundo Staples et al. (1998), vacas suplementadas com gordura no pós-parto retornam à atividade reprodutiva mais rapidamente, com o que corroboram Zachut et al. (2008), que encontraram, ainda, maior concentração de esteróides ovarianos e de tamanho nos folículos de vacas entre 50 e 70 dias pós-parto, suplementadas com ácidos graxos insaturados. Em ovelhas, Gun et al. (1992) demonstraram um efeito positivo sobre a taxa de ovulação, em fêmeas recebendo suplementação energética de curto período, antes e durante o início da fase de cobertura.

A progesterona, secretada pelo corpo lúteo, é essencial para o desenvolvimento da gestação. O momento em que ocorrem alterações no útero, após o estro e a cobertura, é controlado pelo tempo de elevação na concentração de progesterona aos níveis típicos da fase luteal, compatíveis com a manutenção de uma gestação (Hafez & Hafez, 2004). A suplementação com gordura aumenta a concentração de colesterol, precursor da síntese de progesterona, no líquido folicular, o que pode estar relacionado com o fato de que, células da granulosa colhidas dos folículos de vacas suplementadas, mostraram um aumento na secreção de progesterona e androstenediona

in vitro (Wehrman et al., 1991) e de estradiol, androstenediona e da taxa estradiol:progesterona em vacas 50-70 dias pós-parto (Zachut et al., 2008).

A ovulação de um folículo maior, como observado em vacas suplementadas com gordura, pode resultar em um corpo lúteo maior e com incremento da capacidade esteroideogênica (Sartori & Mollo, 2007). Vacas tratadas com suplementação de gordura desenvolveram aumento da concentração de progesterona no plasma, indicando uma maior disponibilidade de colesterol, o que resulta em uma maior secreção de progesterona (Staples et al., 1998). Conforme Petit et al. (2002), as vacas que foram suplementadas com gordura protegida, apresentaram elevados níveis de Ômega-3 e obtiveram um corpo lúteo de diâmetro maior. Isso levou os autores a concluir que, quando os níveis de ácido linoleico estão aumentados na alimentação, pode haver níveis baixos de $\text{PGF}_2\alpha$, melhorando as taxas de gestação. Os ácidos graxos insaturados podem influenciar os processos reprodutivos através de uma variedade de mecanismos; eles proporcionam os precursores para a síntese de prostaglandinas (PGs) e podem modular o modelo de expressão de muitas enzimas-chave envolvidas no metabolismo de esteróides e PGs (Wathes et al., 2007; Santos et al., 2008).

Neste sentido, sabe-se que o ácido linoleico, e os ácidos graxos polinsaturados de cadeia longa, eicosapentaenóico e docosahexaenóico, agem como inibidores competitivos, durante o metabolismo do ácido araquidônico pela enzima prostaglandina sintase, no processo de síntese das prostaglandinas. Acredita-se que o mecanismo de inibição ocorra pela competição do ácido linoléico com o ácido araquidônico, quando este liga-se à enzima cicloxigenase (Thatcher et al., 1995). Nos ruminantes a regressão luteal é causada pela secreção de $\text{PGF}_2\alpha$ liberada pelo endométrio em resposta à ocitocina produzida pelo corpo lúteo. A ocitocina, ligada ao seu receptor no tecido uterino, leva à ativação da fosfolipase C (PLC) e fosfolipase A_2 (PLA_2), as quais causam a liberação de ácido araquidônico e

seu metabolismo subsequente, via cicloxigenase, para síntese de $\text{PGF}_2\alpha$ (Thatcher et al., 1995; Staples et al., 1998; Wathes et al., 2007).

Oldick et al. (1997) administraram infusões de graxa amarela (com elevado índice de ácido linoleico) no abomaso de vacas leiteiras em lactação. As vacas infundidas com ácido linoleico liberaram menos $\text{PGF}_2\alpha$, em resposta a um desafio da ocitocina dado no dia 15 de um ciclo estral sincronizado, comparados com vacas que não receberam infusão. Assim, concluíram que a alimentação com dietas ricas em ácido linoleico constitui uma boa alternativa para inibir a síntese de $\text{PGF}_2\alpha$ no útero, com o que também concordam Petit et al. (2002) e Santos et al. (2008). Ovelhas alimentadas com diferentes percentuais de gordura protegida tiveram maiores concentrações plasmáticas de progesterona, colesterol, HDL e triacilglicerol do que aquelas que receberam gordura não protegida (Ghoreishi et al., 2007). Portanto, os ácidos graxos instaurados podem alterar a função de fatores de transcrição e afetar as enzimas celulares que regulam a síntese de PGs e esteróides (Wathes et al., 2007), o que foi confirmado por Zachut et al. (2008), que verificaram mais elevada expressão de RNAm para aromatase P450 na células da granulosa de vacas alimentadas com ácidos graxos insaturados em relação às vacas com dieta controle.

Um certo nível de reservas de gordura pode ser requerido para o efeito da suplementação sobre a taxa de ovulação (Blache et al., 2006). No entanto, os resultados de Viñoles et al. (2009) demonstraram que, ovelhas com diferenças de 0,6 ponto em seu escore de condição corporal, podem responder à suplementação de sete dias.

Durante o estabelecimento da gestação (reconhecimento materno-fetal) em vacas e ovelhas, o mecanismo antiluteolítico normal é mediado pela ação indireta do interferon τ ($\text{INF}\tau$), o qual é cogitado como principal responsável pela inibição da expressão dos receptores de ocitocina no endométrio (Hafez & Hafez, 2004). O possível mecanismo molecular utilizado pelo $\text{INF}\tau$ na inibição direta da síntese $\text{PGF}_2\alpha$ é sustentado pelos

achados que mostram uma inibição na expressão da cicloxigenase-2 e síntese de prostaglandina F nas células endometriais dos bovinos (Thatcher et al., 1994; Thatcher et al., 1995). O conteúdo de fosfolípidios da membrana celular exerce um papel vital no desenvolvimento do oócito durante e após a fertilização (Santos et al., 2008).

Mann et al. (1999) mostraram que, vacas com altas concentrações de progesterona no plasma durante o período crítico, produziram conceitos maiores e uma maior quantidade de $\text{INF}\tau$. Foi observado por Thatcher et al. (1994) um aumento na taxa de gestação em vacas suplementadas com gordura, o que pode dever-se à redução da secreção de $\text{PGF}_2\alpha$ pelo útero e diminuição da sensibilidade do corpo lúteo a ela. Suprimir a liberação de $\text{PGF}_2\alpha$ e manter o corpo lúteo são passos obrigatórios para estabelecer a gestação em vacas, e a falha nestes processos pode causar perda de mais de 40% nas gestações. Ainda para estes autores, reduzindo-se a liberação de $\text{PGF}_2\alpha$, através da suplementação de ácidos graxos polinsaturados na dieta, melhora-se a fertilidade pela redução de perdas embrionárias causadas pelo defeito na supressão da liberação de $\text{PGF}_2\alpha$ durante o início da gestação.

Uma dieta com ácidos graxos insaturados pode diminuir a síntese de $\text{PGF}_2\alpha$ por diferentes ações: diminuindo o precursor ácido araquidônico, aumentando a concentração de ácidos graxos que competem com o ácido araquidônico pela enzima prostaglandina H sintase (PGHS), e inibindo a PGHS e quebrando a cadeia de produção das prostaglandinas, incluindo a $\text{PGF}_2\alpha$ (Ghoreishi et al., 2007; Zachut et al., 2008).

Conclusões

A suplementação lipídica na dieta de ruminantes é uma forma eficaz de atender às demandas energéticas e, quando os lipídios estão na forma protegida em sais de cálcio contendo ácidos graxos de cadeia longa, aumentam seu potencial de absorção intestinal. Desta forma, proporcionam um incremento na síntese de

hormônios esteróides e de fatores de crescimento, com reflexos positivos na foliculogênese ovariana e na taxa de fertilidade.

Referências Bibliográficas

- Afonso, V.A.C.; Costa, R.L.D.; Fontes, R.S.; et al. Intervalo de partos em ovelhas da raça Santa Inês suplementadas com ácidos graxos. **Veterinaria y Zootecnia**, v.15, p.129, 2008.
- Armstrong, D.G.; McEvoy, T.G.; Baxter, G.; et al. Effect of dietary energy and protein on bovine follicular dynamics and embryo production in vitro: associations with the ovarian insulin-like growth factor system. **Biology of Reproduction**, v.64, p.1624-1632, 2001.
- Behl, R.; Pandey, R.S. Effect os recombinant insulin like growth factor-1 on caprine granulosa cell steroidogenesis, *in vitro*. **Small Ruminant Research**, v.33, p.165-169, 1999.
- Blache, D.; Chagas, L.M.; Blacberry, M.A.; et al. Review: Metabolic factors affecting the reproductive axis in male sheep. **Journal of Reproduction and Fertility**, v.120, p.1-11, 2000.
- Blache, D.; Zhang, S.; Martin, G.B. Dynamic and integrative aspects of the regulate of reproduction by metabolic status in male sheep. **Reproduction Nutrition and Development**, v.46, p.379-390, 2006.
- Campbell, B.K. The endocrine and local control of ovarian follicle development in the ewe. **Animal Reproduction**, v.6, n.1, p.159-171, 2009.
- Castañeda-Gutiérrez, E.; Benefield, B.C.; Veth, M.J.de; et al. Evaluation of the mechanism of action of conjugated linoleic acid isomers on reproduction in dairy cows. **Journal of Dairy Science**, v.90, n.9, p.4253-4264, 2007.
- Cerri, R.L.A.; Juchem, S.O.; Chebel, R.C.; et al. 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**, v.92, p.1520-1531, 2009.
- Cunningham, J.G.; Klein, B.G. **Tratado de fisiologia veterinária**. 4.ed. Rio de Janeiro: Elsevier, 2008. 710p.
- De Fries, C.A.; Neuendorff, D.A.; Randel, R.D. Fat supplementation influences postpartum reproductive performance in Brahman cows. **Journal of Animal Science**, v.76, p.864-870. 1998.
- Espinoza, J.L.; Palacios, A.; Ortega, R.; et al. Efecto de la suplementación de grasas sobre las concentraciones séricas de progesterona, insulina, somatotropina y algunos metabolitos de los lípidos en ovejas Pelibuey. **Archivos de Medicina Veterinária**, v.40, p.135-140, 2008.
- Garcia-Bajalil, C.M.; Staples, C.R.; Thatcher, W.W.; et al. Protein intake and development of ovarian follicles and embryos of superovulated nonlactating dairy cows. **Journal of Dairy Science**, v.77, p.2537-2548, 1994.
- Ghoreishi, S.M.; Zamiri, M.J.; Rowghani, E.; et al. Effect of a calcium soap of fatty acids on reproductive characteristics and lactation performance of fat-tailed sheep. **Pakistan Journal of Biological Sciences**, v.10, p.2389-2395, 2007.
- Gun, R.G.; Milne, J.A.; Senior, A.J.; et al. The effect of feeding supplements in the autumn on the reproductive performance of grazing ewes 1. Feeding of fixed amounts of supplements before and during mating. **Animal Production**, v.54, p.243-248, 1992.
- Hafez, E.S.E.; Hafez, B. **Reprodução animal**. 7.ed. Barueri: Manole, 2004. 513p.
- Hess, B. Suplementação de gordura para vacas de corte em reprodução. In: Curso novos enfoques na produção e reprodução de bovinos. 12, **Palestras...** Uberlândia, Conapec Jr., Uberlândia. CD-Rom, 2008.
- Hightshoe, R.B.; Cochran, R.C.; Corah, L.R.; et al. Effects of calcium soaps of fatty acids on postpartum reproductive function in beef cows. **Journal of Animal Science**, v.69, p.4097-4103. 1991.
- Huang, Y.; Schoonmaker, J.P.; Oren, S.L.; et al. Calcium salts of CLA improve availability of dietary CLA. **Livestock Science**, v.122, n.1, p.1-7, 2009.
- Jenkins, T.C.; Palmquist, D.L. Effect of fatty acids or calcium soaps on rumen and total nutrient digestibility of dairy rations. **Journal of Dairy Science**, v.67, p.978-986, 1984.
- Jorritsma, R.; Langendijk, P.; Kruip, T.A.M.; et al. Associations between energy metabolism, LH pulsatility and first ovulation in early lactating cows. **Reproduction in Domestic Animals**, v.40, p.68-72, 2005.
- Kawashima, C.; Fukihara, S.; Maeda, M.; et al. Relationship between metabolic hormones and ovulation of dominant follicle during the first follicular wave post-partum in high-producing

- dairy cows. **Reproduction**, v.133, p.155-163, 2007.
- King, G.J. **Reproduction in domesticated animals**. Amsterdam: Elsevier, 1993. 590p.
- Kozloski, G.V. **Bioquímica dos ruminantes**. Santa Maria: UFSM, Brasil, 2002. 140p.
- Krehbiel, C.R.; McCoy, R.A.; Stock, R.A.; et al. Influence of grain type, tallow level, and tallow feeding system on feedlot cattle performance. **Journal of Animal Science**, v.73, p.2916-2921, 1995.
- Lamond, S.R.; Gaddy, R.G.; Kennedy, S.W. Influence of season and nutrition on luteal plasma progesterone in Rambouillet ewes. **Journal of Animal Science**, v.34, n.5, p.626-629, 1972.
- Lucy, M.C.; Staples, C.R.; Michel, F.M.; et al. Effect of feeding calcium soaps to early postpartum dairy cows on plasma prostaglandin F2 alpha, luteinizing hormone, and follicular growth. **Journal of Dairy Science**, v.74, p.483-489, 1991.
- Mann G.E.; Lamming, G.E.; Robinson, R.S.; et al. The regulation of interferon-tau production and uterine receptors during early pregnancy. **Journal of Reproduction and Fertility**, supplement, v.54, p.317-328, 1999.
- Martin, G.B.; Rodger, J.; Blache, D. Nutritional and environmental effects on reproduction in small ruminants. **Reproduction, Fertility and Development**, v.16, p.491-501, 2004.
- Mattos, R.; Staples, C.R.; Thatcher, W.W. Effects of dietary fatty acids on reproduction in ruminants. **Reviews in Reproduction**, v.5, n.1, p.38-45, 2000.
- Mihm, M.; Austin, E.J. The final stages of dominant follicle selection in cattle. **Domestic Animal Endocrinology**, v.23, p.155-166, 2002.
- Moallen, U.; Folman, Y.; Sklan, D. Effect of calcium soaps of fatty acids and administration of somatotropin on milk production, preovulatory follicular development, and plasma and follicular fluid lipid composition in high yielding cows. **Journal of Dairy Science**, v.82, p.2358-2368, 1999.
- Monniaux, D.; Monget, P.; Besnard, N.; et al. Growth factors and antral follicular development in domestic ruminants. **Theriogenology**, v.47, p.3-12, 1997.
- NRC, National Research Council. **Nutrients requirements of sheep**. Washington: National Academies Press, 2007. 362p.
- O'Callaghan, D.; Boland, M.P. Nutritional effects on ovulation, embryo development and the establishment of pregnancy in ruminants. **Animal Science**, v.68, p.299-314, 1999.
- O'Callaghan, D.; Yaakub, H.; Hyttel, P.; et al. Effect of nutrition and superovulation on oocyte morphology, follicular fluid composition and systemic hormone concentrations in ewes. **Journal of Reproduction and Fertility**, v.118, n.2, p.303-326, 2000.
- Oldick, B.S.; Staples, C.R.; Thatcher, W.W.; et al. Abomasal infusion of glucose and fat effect on digestion, production, and ovarian and uterine functions of cows. **Journal of Dairy Science**, v.80, p.1315-1328, 1997.
- Palmquist, D.L.; Jenkins, T.C. Fat in lactation rations: review. **Journal of Dairy Science**, v.63, p.1-14, 1980.
- Petit, H.V.; Dewhurst, J.G.; Scollan, N.D.; et al. Milk production and composition, ovarian function and prostaglandin secretion of dairy cows fed omega-3 fats. **Journal of Dairy Science**, v.85, p.889-899, 2002.
- Petit, H.V.; Twagiramungu, H. Conception rate and reproductive function of dairy cows fed different fat sources. **Theriogenology**, v.66, p.1316-1324, 2006.
- Ponter, A.A.; Parsy, A.E.; Saadé, M.; et al. Effect of a supplement rich in linolenic acid added to the diet of post partum dairy cows on ovarian follicle growth, and milk and plasma fatty acid compositions. **Reproduction, Nutrition and Development**, v.46, p.19-29, 2006.
- Rhind, S.M.; McNeilly, A.S. Effects of level of food intake on ovarian follicle number, size and steroidogenic capacity in the ewe. **Animal Reproduction Science**, v.52, n.2, p.131-138, 1998.
- Richards, J.S.; Russell, D.L.; Ochsner, S.; et al. Novel signaling pathways that control ovarian follicular development, ovulation, and luteinization. **Recent Progress in Hormone Research**, v.57, p.195-220, 2002.
- Riis, P.M. **Dynamic biochemistry of animal production**. Amsterdam: Elsevier Science Publishers, v.A-3, 1983. 501p.
- Robinson, J.J. Nutrition and reproduction. **Animal Reproduction Science**, v.42, p.25-34, 1996.
- Santos, J.E.P.; Bilby, T.R.; Thatcher, W.W.; et al. Long chain fatty acids of diet as factors influencing reproduction in cattle. **Reproduction in Domestic Animals**, v.43, p.23-30, 2008.
- Santos, G.M.G.; Silva, K.C.F.; Casimiro, T.R.; et al. Reproductive performance of ewes mated in the spring when given nutritional supplements to enhance energy levels. **Animal Reproduction**,

- v.6, p.422-427, 2009.
- Sartori, R.; Mollo, M.R. Influência da ingestão alimentar na fisiologia reprodutiva da fêmea bovina. **Revista Brasileira de Reprodução Animal**, v.31, p.197-204, 2007.
- Scaramuzzi, R.J.; Campbell, B.K.; Downing, J.A.; et al. A review of the effects of supplementary nutrition in the ewe on the concentrations of reproductive and metabolic hormones and the mechanisms that regulate folliculogenesis and ovulation rate. **Reproduction Nutrition and Development**, v.46, p.1-16, 2006.
- Sgorlon, S.; Stradaoli, G.; Gabai, G.; et al. Variation of starch and fat in the diet affects metabolic status and oxidative stress in ewes. **Small Ruminant Research**, v.74, p.123-129, 2008.
- Shaw, D.W.; Farim, P.W.; Washburn, R. Effect of retinol palmitate rate and embryo quality in superovulated cattle. **Theriogenology**, v.44, p.51-58, 1995.
- Sklan, D.; Nagar, L.; Arielle, A. Effect of feeding different levels of fatty acids or calcium soaps of fatty acids on digestion and metabolizable energy in sheep. **Animal Science**, v.50, p.93-98, 1990.
- Spicer, L.J.; Echternkamp, S.E. The ovarian insulin and insulin-like growth factor system with an emphasis on domestic animals. **Domestic Animal Endocrinology**, v.12, n.3, p.223-45, 1995.
- Spicer, L.J.; Echternkamp, S.E.; Wong, E.A.; et al. Serum hormones, follicular fluid steroids, insulin-like growth factors and their binding proteins, and ovarian IGF mRNA in sheep with different ovulation rates. **Journal of Animal Science**, v.73, p.1152-63, 1995.
- Staples, C.R.; Burke, J.M.; Thatcher, W.W. Influence of supplemental fats on reproductive tissues and performance of lactating cows. **Journal of Dairy Science**, v.81, p.856-871, 1998.
- Steele, W. Intestinal absorption of fatty acids and blood lipid composition in sheep. **Journal of Dairy Science**, v.66, p.520-527, 1983.
- Sturmey, D.G.; Reis, A.; Leese, H.J.; et al. Role of fatty acids in energy provision during oocyte maturation and early embryo development. **Reproduction in Domestic Animals**, v.44, p.50-58, 2009.
- Szymanski, L.A.; Schneider, J.N.; Friedman, M.I.; et al. Changes in insulin, glucose and ketone bodies, but not leptin or body fat content precede restoration of luteinising hormone secretion in ewes. **Journal of Neuroendocrinology**, v.19, p.449-460, 2007.
- Talavera, F.; Park, C.S.; Williams, G.L. Relationships among dietary lipid intake, serum cholesterol and ovarian function in Holstein heifers. **Journal of Animal Science**, v.60, p.1045-1051, 1985.
- Thatcher W.W.; Meyer, M.D.; Danet-Desnoyers, G. Maternal recognition of pregnancy. **Journal of Reproduction and Fertility**, supplement, v.49, p.15-28, 1995.
- Thatcher W.W.; Staples, C.R.; Danet-Desnoyers, G.; et al. Embryo health and mortality in sheep and cattle. **Journal of Animal Science**, v.72, suppl.3, p.16, 1994.
- Thomas, M.G.; Williams, G.L. Metabolic hormone secretion and FSH-induced superovulatory responses of beef heifers fed dietary fat supplements containing predominantly saturated or polyunsaturated fatty acids. **Theriogenology**, v.45, p.451-458, 1996.
- Titi, H.H.; Awad, R. Effect of dietary fat supplementation on reproductive performance of goats. **Animal Reproduction**, v.4, n.1-2, p.23-30, 2007.
- Todini, L. Thyroid hormones in small ruminants: effects of endogenous environmental and nutritional factors. **Animal**, v.1, p.997-1008, 2007.
- Viñoles, C.; Meikle, A.; Martin, G.B. Short-term nutritional treatments grazing legumes or feeding concentrates increase prolificacy in Corriedale ewes. **Animal Reproduction Science**, v.113, n.1-4, p.82-92, 2009.
- Wathes, D.C.; Abayasekara, D.R.E.; Aitken, R.J. Polyunsaturated fatty acids in male and female reproduction. **Biology of Reproduction**, v.77, p.190-201, 2007.
- Wehrman, M.E.; Welsh, T.H.; Williams, G.L. Diet-induced hyperlipidemia in cattle modifies the intrafollicular cholesterol environment, modulates ovarian follicular dynamics, and hastens the onset of postpartum luteal activity. **Biology of Reproduction**, v.45, p.514-522, 1991.
- Williams, G.L. Modulation of luteal activity in postpartum beef cows through changes in dietary lipid. **Journal of Animal Science**, v.67, p.785-793, 1989.
- Zachut, M.; Arieli, A.; Lehrer, H.; et al. Dietary unsaturated fatty acids influence preovulatory follicle characteristics in dairy cows. **Reproduction**, v.135, p.683-692, 2008.
- Zinn, R.A.; Plascencia, A. Effects of forage level on the comparative feeding value of supplemental fat in growing-finishing diets for feedlot cattle. **Journal of Animal Science**, v.74, p.1194-1201, 1996.