

Anatomofisiologia do ciclo estral de fêmeas bovinas

Fabiana Andrade Melo-Sterza

Evelyn Rabelo Andrade

Mariane Gabriela Cesar Ribeiro Ferreira

Ériklis Nogueira

Christopher Junior Tavares Cardoso

O objetivo deste capítulo é revisar os conhecimentos sobre a dinâmica de crescimento e desenvolvimento dos folículos ovarianos, e relacioná-los com a ultrassonografia. O que se conhece hoje sobre dinâmica folicular é devido, em grande parte, a essa técnica. A primeira hipótese de que o ciclo estral ocorresse em um padrão de ondas foliculares foi levantada por Rajakoski (1960), ao fazer análises histológicas do tecido ovariano. No entanto, os maiores avanços sobre o conhecimento da fisiologia da reprodução de fêmeas bovinas foram registrados no final da década de 1980, quando a ultrassonografia e os exames laboratoriais de maior eficácia começaram a ser empregados (ADAMS et al., 1992; GINTHER et al., 1989a).

Esses conhecimentos foram fundamentais para o desenvolvimento e o aperfeiçoamento de biotécnicas da reprodução assistida, como a sincronização do estro para a realização da inseminação artificial em tempo fixo (IATF) e a transferência de embriões em tempo fixo (TETF), a superovulação de doadoras de embriões e o controle do ciclo estral de doadoras de oócitos. Apesar dos grandes avanços obtidos, algumas questões relacionadas à dinâmica folicular ainda não foram esclarecidas, o que vem motivando o interesse de diversos pesquisadores (CARVALHO et al., 2008; CUMMINS et al., 2012; ENDO et al., 2012), interessados em melhorar, cada vez mais, a eficiência reprodutiva dos rebanhos bovinos.

Diferenciação sexual

O sexo cromossômico do animal é determinado no momento da fecundação. Cada oócito carrega um cromossomo sexual X, enquanto o espermatozoide pode carregar um cromossomo sexual X ou Y. A formação de embriões do sexo feminino se dará quando o oócito for fecundado por espermatozoide que carrear um cromossomo X (fêmeas normais são constituídas por dois cromossomos do tipo X: XX), enquanto embriões do sexo masculino serão formados após a fecundação do oócito por espermatozoide carreador de cromossomo do tipo Y (XY). No entanto, no início do desenvolvimento embrionário, todos os embriões são fenotipicamente iguais, ou seja, ainda não sofreram diferenciação sexual.

Depois de completado o estímulo para a diferenciação sexual, inicia-se uma cascata de acontecimentos que promove alterações na regulação gênica e nas interações moleculares diferenciais de embriões XX ou XY. Esse estímulo envolve a secreção testicular de dois hormônios principais: o hormônio antimülleriano (AMH) e a testosterona, os quais inibem o desenvolvimento de características femininas e promovem a diferenciação das características masculinas (SWAIN; LOVELL-BADGE, 1999).

Em bovinos, o início da migração dos órgãos sexuais ocorre aproximadamente aos 48 dias de gestação. Nessa fase, são denominados de “tubérculos genitais”. A partir do 48º dia, tem início a migração do tubérculo genital em direção ao umbigo, nos machos, e à cauda, nas fêmeas, originando o pênis e o clitóris, respectivamente (CURRAN et al., 1989; VIGIER et al., 1976). O tubérculo genital para a identificação do sexo fetal é observado, por ultrassonografia, em sua posição definitiva aos 56 dias nos machos e aos 53 dias nas fêmeas (BARROS; VISINTIN, 2001). No Capítulo 2, serão apresentadas imagens ultrassonográficas de fetos machos e fêmeas.

Anatomia e fisiologia do aparelho genital feminino

O aparelho genital feminino dos bovinos é formado por ovários, tubas uterinas ou ovidutos, útero, vagina e vulva (Figura 1).

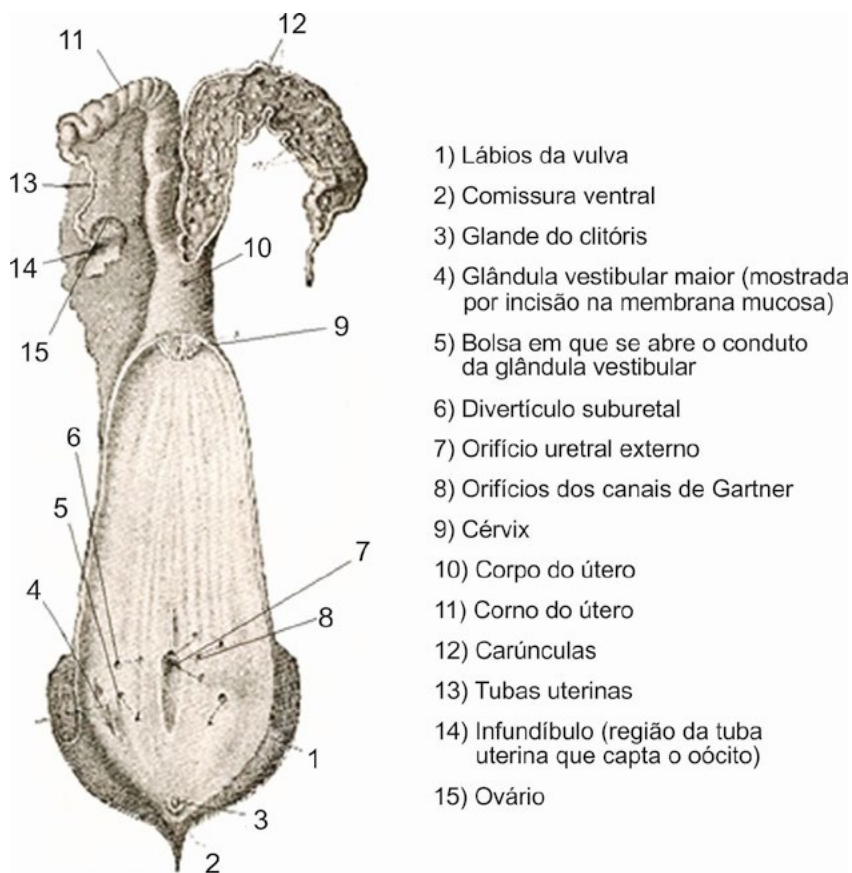


Figura 1. Aparelho genital da vaca em vista dorsal, em que o corno uterino direito, a vagina e a vulva estão abertos.

Fonte: Sisson e Grossman (1986).

Ovários

Os ovários são responsáveis pela secreção de hormônios esteroides sexuais e de outros hormônios/fatores locais que exercem o controle endócrino das funções reprodutivas, e também pela gametogênese (produção de oócitos). São estruturas pares, localizadas na cavidade pélvica (animais jovens) ou abdominal (fêmeas multíparas). Apresentam forma ovoide, ligeiramente achatada, que varia conforme a fase do ciclo estral. Em média, cada ovário bovino mede de 3,5 cm x 2,5 cm e seu peso varia de 15 g a 20 g. Os ovários ficam presos à parede dorsal do abdômen pelo mesovário, uma parte do ligamento largo.

Histologicamente, os ovários possuem duas regiões: a cortical e a medular. A medula ovariana é localizada na porção mais interna do ovário (com exceção dos equídeos) e consiste do arranjo irregular de tecido conjuntivo e extenso sistema nervoso e vascular. A região cortical contém folículos ovarianos, em vários estádios de desenvolvimento, e corpos lúteos. O hilo ovariano é o local de entrada e saída de vasos sanguíneos.

O folículo é a unidade morfofuncional do ovário, sendo constituído por um oócito circundado por células somáticas (células da granulosa e tecais). De acordo com o grau de desenvolvimento, os folículos podem ser divididos em: a) folículos pré-antrais ou não cavitários; e b) folículos antrais ou cavitários. Os folículos ovarianos pré-antrais armazenam a grande maioria dos oócitos presentes no ovário. Entretanto, 99% deles não chegam à ovulação, sendo eliminada por um processo conhecido por "atresia folicular". Estima-se a existência de uma população de 143.929 folículos pré-antrais em fetos *Bos indicus* e de 285.155 em fetos *Bos taurus*, os quais são reduzidos para uma população de 70 mil a 80 mil folículos pré-antrais em fêmeas de aproximadamente 12 meses de idade (SILVA-SANTOS et al., 2011). Folículos pré-antrais não são visualizados por ultrassonografia.

Depois da ovulação, ou seja, depois da liberação do oócito pelo folículo, com a conseqüente perda do líquido folicular, forma-se uma glândula endócrina transitória, denominada “corpo lúteo” (CL). Imediatamente antes da ovulação, a membrana basal desintegra-se entre as células da granulosa e da teca interna, eliminando a barreira física existente entre elas. Com a ruptura do folículo, rompem-se os vasos sanguíneos do seu interior e é criado um coágulo sanguíneo na cavidade formada após a ovulação. Essa estrutura, que recebe o nome de “corpo hemorrágico”, permanece no ovário até o terceiro dia do ciclo estral. As células da granulosa e da teca interna sofrem luteinização, que culmina com a formação de células esteroideogênicas grandes e pequenas, oriundas, respectivamente, das células da granulosa e da teca interna. Se não houver estabelecimento da prenhez, o corpo lúteo regredirá e formará uma cicatriz, que recebe o nome de *corpus albicans*.

Ovidutos

Os ovidutos – também denominados de “trompas uterinas”, “trompas de falópio”, “tubas uterinas” e “salpinges” – são divididos anatomicamente em infundíbulo (mais próximo do ovário), ampola (intermediário) e istmo (ligação com o útero). Os ovidutos estão situados entre o útero e os ovários, e são sustentados pela mesosalpinge (porção do ligamento largo que sustenta o oviduto). Seu diâmetro é muito menor que o dos cornos uterinos.

As células epiteliais podem ser ciliadas (auxiliam na movimentação do oócito e são em maior número no infundíbulo) e não ciliadas, ou seja, possuem microvilos, mas têm função secretora, com o objetivo de favorecer a capacitação espermática e a nutrição dos gametas.

Suas principais funções são: a) capturar oócitos liberados pelo ovário (na região do infundíbulo – Figura 1); b) transportar os espermatozoides e promover um ambiente adequado à fecundação (na região da ampola) e as primeiras divisões celulares; e c) transportar os embriões para o útero.

Útero

As funções do útero são as seguintes: a) transportar os espermatozoides até o ponto de fecundação na trompa; b) proporcionar um ambiente favorável à capacitação espermática; c) fornecer condições nutritivas para o blastocisto, até que se complete a implantação; d) proporcionar nutrição e proteção ao feto; e) participar dos processos mecânicos do parto, por meio da contração do miométrio (camada muscular do útero); e f) produzir hormônios (prostaglandina).

Esse órgão encontra-se quase inteiramente na cavidade abdominal. Suas margens estão unidas à parede pélvica e abdominal pelo ligamento largo. Ele é composto de dois cornos: um corpo relativamente longo e uma cérvix, também chamada de "colo". Na vaca, os cornos apresentam comprimento médio de 35 cm a 40 cm, e seu diâmetro diminui gradualmente, no sentido do oviduto, permitindo uma união suave com os cornos.

A parede uterina divide-se em três camadas: a mucosa (ou endométrio), que delimita o interior do útero e é altamente glandular; a muscular ou miométrio; e a serosa, ou perimétrio.

Cada um dos cornos uterinos apresenta aproximadamente quatro fileiras com quinze carúnculas, podendo alcançar até cem. As carúnculas são descritas como proeminências ovais. No útero não gravídico, medem cerca de 15 mm de comprimento. Tornam-se de 80 a 100 vezes maiores durante a gestação, chegando a medir de 10 cm a 12 cm de comprimento. A face profunda possui um hilo, no qual penetram os vasos, e o restante da superfície tem uma aparência esponjosa, por conta das criptas, que recebem as vilosidades coriônicas.

O colo ou cérvix faz a conexão entre a vagina e o corpo uterino. Tem as seguintes funções: a) produzir muco cristalino durante o estro e tampão mucoso na gestação; b) proteger o útero contra a penetração de partículas micro- e macroscópicas; e c) participar da seleção dos espermatozoides.

A estrutura da cérvix assemelha-se à de um esfíncter e apresenta aproximadamente 10 cm de comprimento total. Suas paredes são muito densas, sendo que sua espessura pode ultrapassar 3 cm. O conduto cervical é irregular, caracterizado pelo entrelaçamento de projeções superficiais, denominadas “anéis cervicais”. Os anéis cervicais são em número de três a sete, e o último deles projeta-se na vagina. O canal cervical normalmente está fechado e é de difícil dilatação, relaxando-se apenas durante o estro, quando as células caliciformes secretam muco, o qual também sela esse canal no animal prenhe (DYCE et al., 2004). O colo é sustentado pelos ligamentos largos e redondos do útero.

Vagina

A vagina é o órgão copulador do sistema reprodutor da fêmea e também o canal de passagem do feto no momento do parto. Possui paredes grossas e mede, no animal não gestante, de 25 cm a 30 cm de comprimento. Na parede ventral da vagina, entre as túnica muscular e a mucosa, encontram-se os condutos de Gartner. Suas paredes consistem de uma superfície epitelial, com células estratificadas escamosas, de uma camada muscular e de uma camada serosa.

Genitália externa ou vulva

A genitália externa ou vulva é a porção caudal da genitália feminina, que se estende da vagina para o exterior. É formada pelo clitóris, pelos lábios vulvares e por certas glândulas que se abrem no vestíbulo vaginal (Figura 2). É bem provida de terminações nervosas sensitivas, que possuem importante papel na excitação sexual da fêmea.

Nesse órgão estão localizados os lábios maiores, grossos e enrugados, que apresentam duas comissuras agudas, sendo que a ventral forma um ângulo muito agudo e apresenta pelos grossos. Seu tegumento é ricamente dotado de glândulas sebáceas e tubulares, com depósitos de gordura,

de tecido elástico e de uma fina camada de músculo liso. Os lábios menores são constituídos de tecido esponjoso.

Foto: Fabiana Andrade Melo-Sterza



Figura 2. Genitália externa ou vulva bovina.

O clitóris, vestígio feminino correspondente ao pênis, apresenta um corpo de 10 mm a 12 mm de comprimento, e é flexível, sendo recoberto pela comissura ventral do vestíbulo. Essa estrutura é composta de tecido erétil, com terminações nervosas sensoriais.

Endocrinologia da reprodução

As alterações morfofisiológicas que ocorrem no trato reprodutivo da fêmea durante o ciclo estral, incluindo a dinâmica folicular ovariana, são

controladas por hormônios hipotalâmicos e hipofisários, além dos produzidos nos ovários e no próprio útero.

Dois hormônios glicoproteicos produzidos pelos gonadotrofos, células da adeno-hipófise, afetam as gônadas: hormônio folículo estimulante (FSH) e hormônio luteinizante (LH). O FSH tem a função de estimular o crescimento dos folículos antrais, enquanto o LH a de estimular a retomada da maturação meiótica do oócito (passagem da prófase I para a metáfase II) e a de estimular a ovulação (rompimento do folículo para liberação do oócito) e a formação do corpo lúteo (luteinização das células da granulosa e da teca do folículo).

Assim como o FSH, o LH exerce ação na gônada feminina (ovário) por meio da ligação em receptores específicos de membrana citoplasmática, razão pela qual ambos os hormônios são denominados de “gonadotrofinas”. As gonadotrofinas são secretadas na corrente sanguínea por meio de pulsos, que variam em frequência e amplitude, e são reguladas pelo sistema tônico e cíclico do hipotálamo. O sistema tônico produz o nível basal circulante, sempre constante. O sistema cíclico apresenta função aguda, sendo ativo somente por 12 a 24 horas em cada um dos ciclos reprodutivos das fêmeas, mais especificamente durante o estro.

O controle hipotalâmico sobre a atividade dos gonadotrofos se dá pela secreção do hormônio liberador de gonadotrofinas (GnRH). Esse hormônio polipeptídico produzido no hipotálamo tem a função de estimular a liberação das gonadotrofinas (FSH e LH) pela hipófise anterior (adeno-hipófise).

Tanto o LH quanto o FSH são essenciais para estimular a secreção de estradiol pelos folículos ovarianos. A principal função desse esteroide é promover as alterações comportamentais das fêmeas (deixar-se montar, montar sobre outras fêmeas, aumentar a emissão de sons, caminhar mais frequentemente) e físicas (edemaciação da vulva, hiperemia da mucosa vaginal, abertura da cérvix, produção de muco, micção frequente), que ocorrem durante o estro.

Outro esteroide que influencia os processos reprodutivos na fêmea é a progesterona (P4), que é produzida pelo corpo lúteo (localizado no ovário) e pela placenta. Sua principal função fisiológica é manter a gestação. Durante o ciclo estral, informa, por meio do mecanismo de retroalimentação negativa (feedback negativo), ao hipotálamo que a produção e a liberação de GnRH deve ser minimizada, controlando, conseqüentemente, a liberação das gonadotrofinas.

Outro hormônio hipotalâmico que controla a função reprodutiva é a ocitocina. Apesar de ser sintetizada nos núcleos hipotalâmicos, é armazenada e liberada pela hipófise posterior (também chamada de neuro-hipófise). Por ser um hormônio proteico e poder ser estocada, está envolvida em atividades rápidas, como a ejeção do leite e a contração muscular uterina necessária para o parto. A ocitocina é transportada livremente na circulação sanguínea e, portanto, é metabolizada rapidamente. A disponibilidade desse hormônio é muito rápida; suas concentrações caem rapidamente por ser transportado livremente na circulação e, portanto, é mais facilmente metabolizado. Outra função importante desse hormônio é participar do fenômeno da luteólise.

A prostagladina F2 α (PGF2 α), produzida no endométrio, atua em sinergismo com a ocitocina. É responsável pela regressão do corpo lúteo e promove contração uterina durante o parto. Durante sua síntese, a PGF2 α é transferida da veia útero-ovariana para a artéria ovárica, pelo mecanismo de contracorrente, que evita sua metabolização em PGFM (metabólito da PGF2 α) pelos pulmões.

O estradiol sintetizado pelos folículos pré-ovulatórios engatilha a liberação de ocitocina na hipófise, o que estimula a liberação de pequena quantidade de PGF2 α uterina. A secreção pulsátil de PGF2 α implica a liberação adicional de ocitocina luteal e de PGF2 α proveniente do corpo lúteo e do útero. Por esse mecanismo de retroalimentação positiva entre a ocitocina e a PGF2 α , obtém-se a concentração de PGF2 α necessária para a promoção da luteólise.

Ciclo estral

Fêmeas bovinas são animais poliéstricos não estacionais, ou seja, exibem vários ciclos por ano, independentemente da estação. Cada ciclo tem duração média de 21 dias, sendo a duração do estro, ou cio, de aproximadamente 12 horas em fêmeas zebuínas, e de 18 horas em fêmeas taurinas. Durante o estro, o ovário apresenta o folículo dominante ou pré-ovulatório, dentro do qual se encontra o gameta feminino, ou seja, o oócito. Além do folículo dominante, estão presentes o folículo subordinado e outros folículos antrais, em diferentes fases de desenvolvimento. Esses folículos secretam quantidades significativas do hormônio estradiol, que é responsável pela manifestação de sinais de estro na fêmea, incluindo a mudança de comportamento, a edemaciação da vulva e, principalmente, a aceitação da monta.

Nos órgãos reprodutivos internos (vagina, cérvix e útero), também ocorrem modificações que favorecem o coito, o transporte dos gametas e a fecundação. A ovulação (liberação do oócito) ocorre aproximadamente 30 horas após o início do estro (ou seja, no metaestro), estimulada pelo pico endógeno de LH. Logo após a ovulação, inicia-se o processo de luteinização do folículo ovulado e a formação do corpo lúteo, estrutura responsável pela produção de progesterona. Enquanto as concentrações de progesterona estiverem altas, a liberação de LH ficará baixa, impedindo a maturação final e a ovulação de novos folículos. Se não houver fecundação, o útero liberará a PGF2 α , que determina a luteólise (fenômeno que induz a regressão do corpo lúteo). Com a luteólise, um novo ciclo se prepara, as concentrações de FSH e LH aumentam por influência do hormônio GnRH e todo o trato reprodutivo da fêmea fica pronto para uma nova oportunidade de ovular e conceber.

Todas essas modificações endócrinas são acompanhadas de modificações anatômicas dos ovários, as quais podem ser identificadas por ultrassonografia em bovinos (Figura 3).

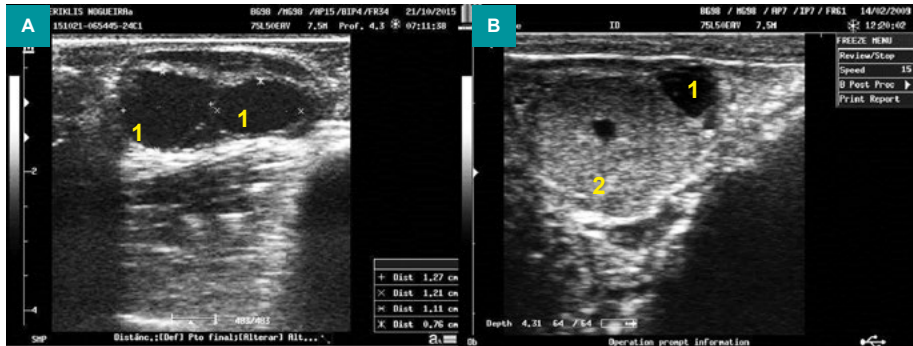


Figura 3. Imagens ultrassonográficas de ovários de fêmeas bovinas, em diferentes fases do ciclo estral: ovário de fêmea em fase folicular (proestro ou estro) (A); ovário de fêmea em diestro (B). Destacam-se: folículos (1) e corpo lúteo (2). Imagens geradas com aparelhos Mindray DP 20, com probe linear de 7,5 MHz.

Dinâmica folicular durante o ciclo estral

O desenvolvimento folicular antral em bovinos pode ser dividido em duas fases. A primeira delas é de crescimento lento, durando aproximadamente 30 dias. O processo inicia-se com a formação do antro (folículos com diâmetro médio de 300 μm), que se desenvolve até atingir o estágio de pequenos folículos antrais. A segunda fase é de crescimento rápido, podendo durar de 5 a 7 dias, e normalmente é descrita como “onda de crescimento folicular”. O padrão de ondas de crescimento folicular é confirmado por meio da realização de exames ultrassonográficos seriados durante o ciclo estral.

Em cada ciclo, folículos antrais começam a crescer, até atingirem a ovulação ou atresia. Esse fenômeno é denominado de “onda folicular”. Em cada onda, há três fases (Figura 4): a) a fase de recrutamento, quando os folículos terciários emergem para um período de crescimento, sob o estímulo do FSH; b) a fase de desvio ou divergência, quando os receptores de LH são ativados em um dos folículos desse *pool* de crescimento, e, por mecanismos ainda pouco conhecidos, os outros folículos subordinados entram em atresia; e c) a fase de dominância, quando o folículo selecionado passa

a sobressair-se e cresce até ocorrer a ovulação ou atresia, dependendo das concentrações plasmáticas de progesterona.

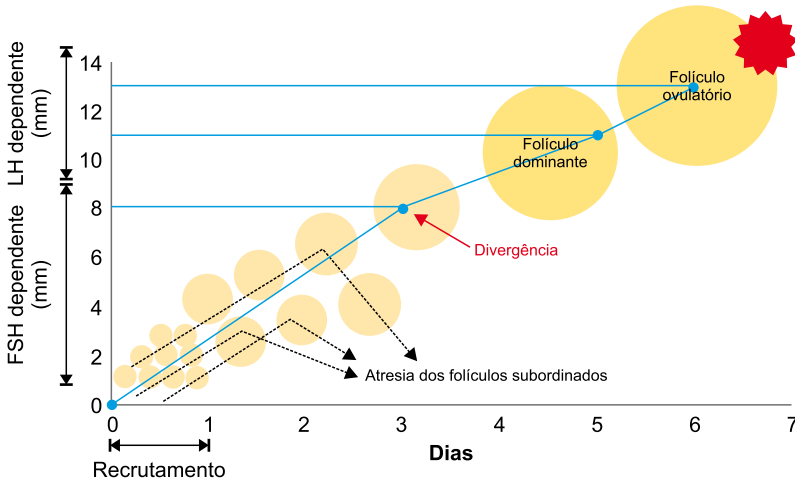


Figura 4. Fases de uma onda de crescimento folicular na espécie bovina: recrutamento, divergência e dominância.

Fonte: Gentra/UEMS).

Ilustração: Fabiana Andrade Melo-Sterza

As fêmeas bovinas podem apresentar uma, duas ou três ondas de crescimento folicular em cada ciclo estral. Novilhas zebuínas apresentam maior frequência de três ondas. Isso significa que, enquanto o corpo lúteo estiver presente e ativo, ou seja, secretando progesterona, outros folículos vão se desenvolver e regredir, até que as concentrações de progesterona caiam para níveis basais, por ocasião da luteólise. A partir de então, as concentrações de LH elevam-se significativamente, até alcançarem o pico pré-ovulatório, o qual permite que o folículo dominante dessa onda se torne maduro e ovule. Na maioria das vezes, o padrão de ondas de crescimento folicular, para cada ciclo, mantém-se para o mesmo indivíduo.

Em ciclos naturais, cada onda folicular dura aproximadamente 10 dias, podendo variar entre 6 e 15 dias. As ondas de crescimento folicular podem ser detectadas nos dias 0 e 9 pós-ovulação, para ciclos com duas ondas;

ou 0, 9 e 16 dias, para ciclos com três ondas. O crescimento folicular em ondas é um fenômeno contínuo, ou seja, ocorre em animais gestantes e não gestantes, animais lactantes e animais com baixo escore de condição corporal. O fator limitante em todas essas situações é a ovulação, ou seja, não ocorre em animais que estejam em situações de anestro (pós-parto imediato e desnutrição) e sob os efeitos de altas concentrações de progesterona (gestação e fase luteínica do ciclo estral).

A duração do ciclo estral varia de acordo com o número de ondas do ciclo, de forma que os ciclos de duas ondas duram em média 20,7 dias, enquanto os de três ondas duram em média 22 dias. Esse padrão pode, no entanto, ser alterado quando são realizados tratamentos hormonais para a sincronização do estro e/ou da ovulação. O princípio dos tratamentos hormonais, de maneira geral, é o seguinte: a progesterona exógena (implantes vaginais ou auriculares) inibe a secreção de LH, o que promove a supressão do crescimento dos folículos dependentes desse hormônio, enquanto o estradiol exógeno inibe a liberação de FSH, responsável pelo crescimento de folículos menores. Com a retirada do implante de progesterona (mimetização da luteólise), os pulsos de secreção de LH aumentam e cresce um folículo dominante, que ovula entre 48 e 72 horas após a retirada do implante. Para o sucesso dessa técnica, a luteólise endógena deve ser garantida pela aplicação de PGF₂ α , caso haja um corpo lúteo ativo.

Conforme representado na Figura 5, no dia 0 (D0) do ciclo estral, ocorre a ovulação e tem início a primeira onda folicular. Os folículos antrais pequenos possuem receptores para FSH e crescem sob a influência de concentrações crescentes desse hormônio. A divergência ocorre quando o folículo atinge 6,5 mm de diâmetro, porém o folículo dominante (13 mm) entrará em atresia se as concentrações de LH estiverem baixas, as quais são influenciadas pelas altas concentrações de progesterona. O mesmo ocorre na segunda onda, com a diferença de que o maior folículo apresenta um diâmetro menor do que o observado nas outras ondas (11 mm), o que se deve provavelmente ao fato de que as concentrações de progesterona estão mais altas nesse

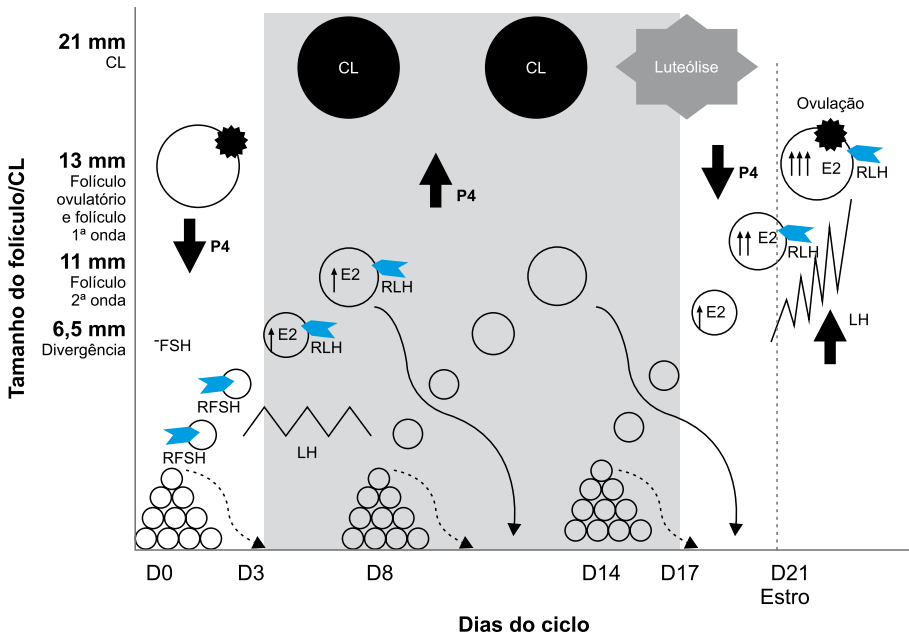


Figura 5. Ciclo estral de fêmea *Bos indicus*, com três ondas de crescimento folicular.

Fonte: Gentra/UEMS.

Ilustração: Fabiana Andrade Melo-Sterza

momento. O intervalo entre a segunda e a terceira onda é menor por causa das altas concentrações de progesterona. Depois da luteólise e da redução das concentrações de progesterona, a produção de estradiol pelos folículos aumenta e, paralelamente, elevam-se as concentrações de LH, em amplitude e frequência, até que seja alcançado o pico responsável pelo desencadeamento da maturação final e a ovulação do folículo dominante.

Diferenças entre a fisiologia do ciclo estral entre fêmeas taurinas e zebuínas

A fisiologia reprodutiva de vacas zebuínas difere daquela de vacas taurinas, sendo as principais diferenças expressas nas seguintes características:

área de tecido luteal, capacidade de secreção de LH, diâmetro do folículo dominante, duração do estro e diâmetro folicular no momento da divergência e na ovulação.

Em zebuínos, há relatos de maior incidência de ciclos com três ondas, sendo notada a presença de até quatro ondas de crescimento folicular por ciclo estral (RHODES et al., 1995; VIANA et al., 1998; ZEITOUN et al., 1996). Essas variações podem ocorrer por conta de vários fatores, como dieta, manejo, produção de leite, período de lactação e pós-parto imediato. Em fêmeas da raça Holandesa, o desvio tem início por volta do dia 2,8 após a emergência, quando o folículo dominante atinge em média 8,5 mm e o folículo subordinado 7,2 mm. Já em novilhas da raça Nelore, descreve-se um período de 2,5 a 2,7 dias após a emergência.

A emergência da primeira e da segunda onda de crescimento folicular é definida como o dia em que, no mínimo, dois folículos ovarianos (> 4 mm) são visualizados pela primeira vez numa avaliação ultrassonográfica. Durante muitos anos, acreditou-se que a emergência folicular era marcada pelo crescimento de um número constante, entre 23 e 25 folículos antrais. No entanto, com a evolução do emprego da ultrassonografia na avaliação da dinâmica folicular ovariana, verificou-se que, em zebuínos, particularmente na raça Nelore, são recrutados cerca de 30 a 50 folículos por onda, de forma que apresentam superioridade numérica em relação aos taurinos. Os motivos que justificam essa diferença ainda não estão totalmente esclarecidos, mas uma das possibilidades refere-se ao fato de que os *Bos indicus* apresentam maiores níveis circulantes de fator de crescimento semelhante à insulina (IGF-1) e insulinas livres, os quais aumentam a sensibilidade das células da granulosa ao FSH, favorecendo, assim, o recrutamento folicular (ALVAREZ et al., 2000; SIMPSON et al., 1994).

O desvio folicular em *Bos taurus* ocorre quando o folículo dominante atinge 8,5 mm a 9,0 mm, e o maior folículo subordinado atinge 7,5 mm a 8,0 mm. Em fêmeas Nelore, o desvio ocorre quando o maior folículo alcança

em média 5 mm a 6,5 mm, sendo esse dificilmente acompanhado por outro folículo dominante. O fenômeno da codominância (mais de um folículo dominante por onda) é mais comum de ocorrer em vacas de alta produção leiteira.

O diâmetro máximo do folículo dominante é variável, quando comparado em fêmeas de origem europeia e zebuína. Em *Bos taurus* e *Bos indicus* são descritos, para a primeira e a segunda onda de crescimento folicular, diâmetros de 17,1 mm e 16,5 mm, e de 11,3 mm a 12,1 mm, respectivamente. Baseando-se nesses valores, é possível verificar que o diâmetro máximo do folículo dominante é maior nos animais de origem europeia, provavelmente porque, neles, a taxa de crescimento folicular é menor, e isso é refletido diretamente no tamanho do corpo lúteo (BO et al., 1993a, 1993b; FIGUEIREDO et al., 1997; GINTHER et al., 1989b; RHODES et al., 1995). Em fêmeas da raça Nelore, os folículos dominantes que apresentam receptores ativos para LH são menores do que os de *Bos taurus*.

Os corpos lúteos encontrados em fêmeas *Bos indicus* têm, em média, 15 mm de diâmetro, enquanto, em *Bos taurus*, em média, 18 mm (BO et al., 1993b; KASTELIC et al., 1990). Essas diferenças têm importantes aplicações práticas, pois a identificação do corpo lúteo é difícil em animais *Bos indicus*. As concentrações de progesterona alcançam um platô entre os dias 8 e 13,4 do ciclo estral e permanecem altas até a luteólise. A regressão do corpo lúteo em vacas não gestantes ocorre entre os dias 16 e 19 do ciclo estral, tanto em zebuínos quanto em taurinos.

Vacas em lactação apresentam corpos lúteos maiores, elevada concentração de progesterona durante a fase luteal média (> 6 dias do ciclo) e maior frequência de pulsos de LH durante a mesma fase luteal, o que está provavelmente associado com o desenvolvimento folicular que essas fêmeas apresentam.

Fêmeas *Bos indicus* apresentam maior população folicular antral, com a especificidade de possuírem maior quantidade de folículos menores que 5 mm de diâmetro do que novilhas *Bos taurus*. Reflexo disso são os

excelentes resultados que fêmeas *Bos indicus* apresentam quando submetidas a aspiração folicular guiada por ultrassonografia, pois uma quantidade significativamente maior de oócitos aspirados é recuperada.

Há evidências de que as concentrações de alguns fatores locais ovarianos, tais como a insulina e o IGF, sejam diferentes entre animais *Bos indicus* e *Bos taurus* (BURATINI et al., 2000). Por exemplo, vacas Brahman apresentam maiores concentrações plasmáticas de IGF-1 e menores concentrações plasmáticas de FSH do que vacas Angus (ALVAREZ et al., 2000; SIMPSON et al., 1994), o que permite inferir que o maior número de folículos em vacas Brahman, mesmo com menores concentrações de FSH, seja devido às altas concentrações de IGF-1.

Estudos anteriores já relataram as diferenças na dinâmica folicular segundo a raça e a subespécie em bovinos, e alguns desses resultados estão sumarizados na Tabela 1. Na Figura 6, podem ser observadas imagens sequenciais de avaliação da dinâmica folicular de uma fêmea bovina, desde o início de uma onda até o dia da ovulação.

Tabela 1. Dinâmica folicular em fêmeas bovinas.

Raça	Subespécie	Ondas por ciclo estral (%)			Folículo pré-ovulatório (mm)	Referência
		2	3	4		
Nelore	<i>Bos taurus indicus</i>	26,7	66,7		11,0 ± 0,9	Borges et al. (2003)
Gir	<i>Bos taurus indicus</i>	24,0	68,0		13,0 ± 1,7	Borges et al. (2003)
Guzerá	<i>Bos taurus indicus</i>	37,5	50,0	12,5	14,0	Coutinho et al. (2007)
Holandesa	<i>Bos taurus taurus</i>	62,0	37,0		7,8 ± 0,7	Ginther et al. (2013)
Criollo	<i>Bos taurus taurus</i>	77,3	22,7		7,8 ± 0,2	Quezada-Casasola et al. (2014)

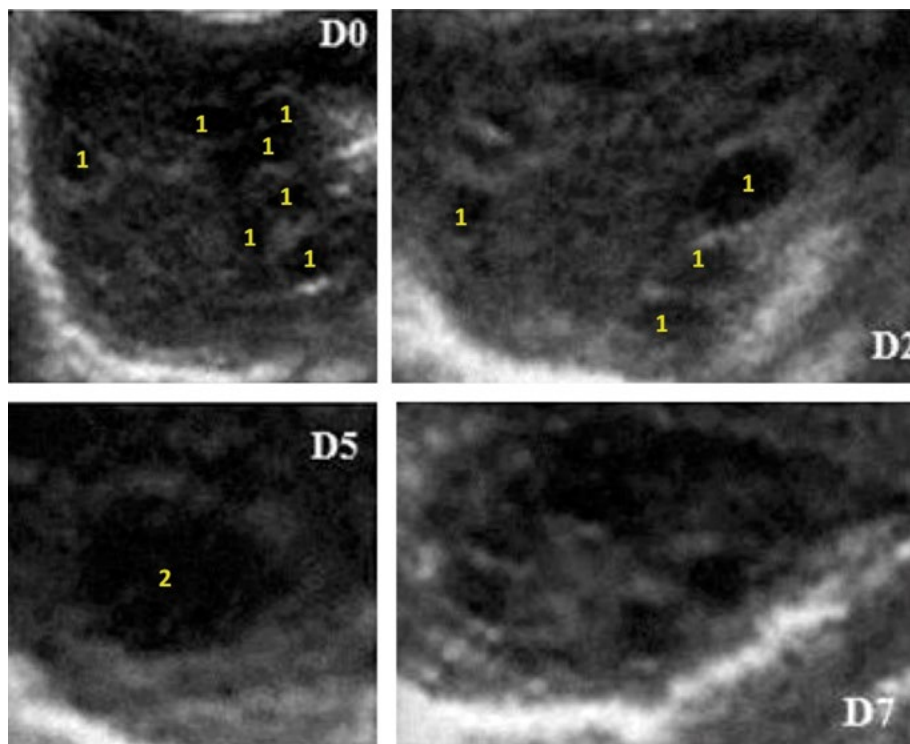


Figura 6. Imagens ultrassonográficas da dinâmica folicular de novilhas da raça Pantaneira. D0/D2: Início da onda de crescimento folicular, caracterizada por folículos de tamanho pequeno (1). D5: Presença do folículo pré-ovulatório (2). D7: Ausência do folículo pré-ovulatório, indicando que a ovulação ocorreu.

Referências

ADAMS, G. P.; MATTERI, R. L.; GINTHER, O. J. Effect of progesterone on growth of ovarian follicles, emergence of folliculx waves and circulating FSH in heifers. **Journal of Reproduction and Fertility**, v. 95, p. 627-640, 1992.

ALVAREZ, P.; SPICER, L. J.; CHASE JUNIOR, C. C.; PAYTON, M. E.; HAMILTON, T. D.; STEWART, R. E.; HAMMOND, A. C.; OLSON, T. A.; WETTEMANN, R. P. Ovarian and endocrine characteristics during the estrous cycle in Angus, Brahman and Senepol cows in a subtropical environment. **Journal of Animal Science**, v. 78, n. 5, p. 1291-1302, 2000.

BARROS, B. J. P.; VISINTIN, J. A. Controle ultra-sonográfico de gestações, de mortalidades embrionárias e fetais e do sexo de fetos bovinos zebuínos. **Brazilian Journal of Veterinary Research and Animal Science**, v. 38, n. 2, p. 74-79, 2001.

BO, G. A.; ADAMS, G. P.; NASSER, L. F.; PIERSON, R. A.; MAPLETOFT, R. J. Effect of estradiol valerate on ovarian follicles, emergence of follicular waves and circulating gonadotropins in heifers. **Theriogenology**, v. 40, n. 2, p. 225-239, 1993a.

BO, G. A.; MARTYNEZ, M.; NASSER, L. F.; CACCIA, M.; TRIBULO, H.; MAPLETOFT, R. J. Follicular dynamics in *Bos taurus indicus* and *Bos taurus taurus* beef cattle under pasture conditions in Argentina. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE REPRODUÇÃO ANIMAL, 10., 1993, Belo Horizonte. **Proceedings...** Belo Horizonte: Colégio Brasileiro de Reprodução Animal, 1993b. v. 2, p. 221.

BORGES, A. M.; TORRES, C. A. A.; RUAS, J. R. M.; ROCHA JÚNIOR, V. R.; CARVALHO, G. R. Desenvolvimento luteal e concentrações plasmáticas de progesterona em vacas das raças Gir e Nelore. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 32, n. 2, p. 276-283, 2003.

BURATINI JUNIOR, J.; PRICE, C. A.; VISINTIN, J. A.; BO, G. A. Effects of dominant follicle aspiration and treatment with recombinant bovine somatotropin (BST) on ovarian follicular development in Nelore (*Bos indicus*) heifers. **Theriogenology**, v. 54, n. 3, p. 421-431, 2000.

CARVALHO, J. B. P.; CARVALHO, N. A. T.; REIS, E. L.; NICHI, M.; SOUZA, A. H.; BARUSELLI, P. S. Effect of early luteolysis in progesterone-based timed AI protocols in *Bos indicus*, *Bos indicus-Bos taurus*, and *Bos taurus* heifers. **Theriogenology**, v. 69, n. 2, p. 167-175, 2008.

COUTINHO, G. T. R. M.; VIANA, J. H. M.; SÁ, W. F.; CAMARGO, L. S.; FERREIRA, A. M.; PALHÃO, P. M.; NOGUEIRA, L. A. G. Avaliação ultra-sonográfica da dinâmica folicular e lútea em vacas da raça Guzerá. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**, v. 59, n. 5, p. 1089-1096, 2007.

CUMMINS, S. B.; LONERGAN, P.; EVANS, A. C.; BUTLER, S. T. Genetic merit for fertility traits in Holstein cows: II. Ovarian follicular and corpus luteum dynamics, reproductive hormones, and estrus behavior. **Journal of Dairy Science**, v. 95, n. 7, p. 3698-3710, 2012.

CURRAN, S.; KASTELIC, J. P.; GINTHER, O. J. Determining sex of the bovine fetus by ultrasonic assesment of the relative location of the genital tubercle. **Animal Reproduction Science**, v. 19, n. 3-4, p. 217-227, 1989.

DYCE, K. M.; SACK, W. O.; WENSING, C. J. G. **Tratado de anatomia veterinária**. 3. ed. Rio de Janeiro: Elsevier, 2004. 872 p.

ENDO, N.; NAGAI, K.; TANAKA, T.; KAMOMAE, H. Comparison between lactating and non-lactating dairy cows on follicular growth and corpus luteum development, and endocrine patterns of ovarian steroids and luteinizing hormone in the estrous cycles. **Animal Reproduction Science**, v. 134, n. 3-4, p. 112-118, 2012.

FIGUEIREDO, R. A.; BARROS, C. M.; PINHEIRO, O. L.; SOLER, J. M. Ovarian follicular dynamics in Nelore Breed (*Bos indicus*) cattle. **Theriogenology**, v. 47, n. 8, p. 1489-1505, 1997.

GINTHER, O. J.; BASHIR, S. T.; SANTOS, G.; BEG, M. A. Contralateral ovarian location between the future ovulatory follicle and extant corpus luteum increases the length of the luteal phase and number of follicular waves in heifers. **Theriogenology**, v. 79, n. 7, p. 1130-1138, 2013.

GINTHER, O. J.; KASTELIC, J. P.; KNOPF, L. Composition and characteristics of follicular waves during the bovine estrous cycle. **Animal Reproduction Science**, v. 20, n. 3, p. 187-200, 1989a.

GINTHER, O. J.; KASTELIC, J. P.; KNOPF, L. Temporal associations among ovarian events in cattle during estrous cycles with two and three follicular waves. **Journal of Reproduction and Fertility**, v. 87, n. 1, p. 223-230, 1989b.

KASTELIC, J. P.; BERGFELT, D. R.; GINTHER, O. J. Relationship between ultrasonic assessment of the corpus luteum and plasma progesterone concentration in heifers. **Theriogenology**, v. 33, n. 6, p. 1269-1278, 1990.

QUEZADA-CASASOLA, A.; AVENDAÑO-REYES, L.; MACÍAS-CRUZ, U.; RAMÍREZ-GODÍNEZ, J. A.; CORREA-CALDERÓN, A. Estrus behavior, ovarian dynamics, and progesterone secretion in Criollo cattle during estrous cycles with two and three follicular waves. **Tropical Animal Health and Production**, v. 46, n. 4, p. 675-684, 2014.

RAJAKOSKI, E. The ovarian follicular system in sexually mature heifers with special reference to seasonal, cyclical, end left-right variations. **Acta Endocrinologica**, v. 34, p. 1-68, 1960. Supplementum 52.

RHODES, F. M.; DEATH, G.; ENTWISTLE, K. W. Animal and temporal effects on ovarian follicular dynamics in Brahman heifers. **Animal Reproduction Science**, v. 38, n. 4, p. 265-277, 1995.

SWAIN, A.; LOVELL-BADGE, R. Mammalian sex determination: a molecular drama. **Genes & Development**, v. 13, n. 7, p. 755-767, 1999.

SILVA-SANTOS, K. C.; SANTOS, G. M.; SILOTO, L. S.; HERTEL, M. F.; ANDRADE, E. R.; RUBIN, M. I.; STURION, L.; MELO-STERZA, F. A.; SENEDA, M. M. Estimate of the population of preantral follicles in the ovaries of *Bos taurus indicus* and *Bos taurus taurus* cattle. **Theriogenology**, v. 76, n. 6, p. 1051-1057, 2011.

SIMPSON, R. B.; CHASE JUNIOR, C. C.; SPICER, L. J.; VERNON, R. K.; HAMMOND, A. C.; RAE, D. O. Effect of exogenous insulin on plasma and follicular insulin-like growth factor I, insulin-like growth factor binding protein activity, follicular estradiol and progesterone, and follicular growth in superovulated Angus and Brahman cows. **Journal of Reproduction and Fertility**, v. 102, n. 2, p. 483-492, 1994.

SISSON, S.; GROSSMAN, J. D. **Anatomia dos animais domésticos**. 5. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 1986. 2 v.

SWAIN, A.; LOVELL-BADGE, R. Mammalian sex determination: a molecular drama. **Genes & Development**, v. 13, p. 755-767, 1999.

VIANA, J. H. M.; FERREIRA, A. M.; SÁ, W. F.; CAMARGO, L. S. A.; FREITAS, C.; SANTOS, J. C. Follicular dynamics in gyr cattle. **Arquivo da Faculdade de Veterinária da UFRGS**, v. 26, p. 379, 1998. Supplement.

VIGIER, B.; PRÉPIN, J.; JOST, A. Chronologie du Développement de l'appareil génital du foetus de veau. **Archives d'Anatomie et Microscopique et Morphologie Expérimentale**, v. 65, n. 2, p. 77-101, 1976.

ZEITOUN, M. M.; RODRIGUEZ, H. F.; RANDEL, R. D. Effect of season on ovarian follicular dynamics in Brahman cows. **Theriogenology**, v. 45, n. 8, p. 1577-1581, 1996.