

EFECTO DE LA ESTIMULACION CON GONADOTROFINAS EXOGENAS (FSH Y LH) SOBRE EL OVARIO DE *MYIOPSITTA MONACHUS* JARDINE Y SELBY, 1830 (AVES: PSITTACIDAE)

Mirian BULFON⁽¹⁾ y Noemí BEE de SPERONI⁽¹⁾

RESUMEN: Se analizó el efecto que la estimulación con gonadotropinas exógenas (FSH y LH), provoca en el ovario y en la concentración plasmática de las hormonas gonadales (17 β estradiol y progesterona) de *Myiopsitta monachus* durante las fases gonadales de reposo y prepostura. Diez hembras adultas (reposo), se inyectaron durante 8 días, con una solución de hormona FSH sintética (1.8 U.I.), otro grupo similar (prepostura) con una solución de LH, (100 U.I.), durante 25 hs. y los controles correspondientes con solución salina. Los niveles plasmáticos de 17 β estradiol y progesterona se determinaron por RIA. En las aves tratadas con FSH, los folículos ováricos (>2 mm) mostraron una activa vitelogénesis corroborada a nivel ultraestructural y un aumento porcentual, mientras que la atresia folicular lipoidal y lipoglandular decremента. Los niveles de 17 β estradiol y progesterona, incrementaron significativamente en relación a los controles ($P < 0,05$). La estimulación con LH produjo cambios morfológicos en el ovario, en relación a la jerarquía folicular, la ovulación y regresión folicular, con un incremento porcentual en la atresia folicular de tipo *bursting*. Los niveles plasmáticos de 17 β estradiol y progesterona, mostraron diferencias significativas, con respecto a los controles ($P < 0,05$).

ABSTRACT: The effect of the synthetical luteinizing hormone (LH) and follicle stimulating hormone (FSH) on the ovary and changes in the plasma gonadal hormones (17 β estradiol and progesterone) of Monk Parakeet *Myiopsitta monachus* were measured during quiescence and late nest building phase. Ten female adults (quiescence phase), were injected with FSH (1.8 U.I) during eighth days, and ten female (late nest building phase) were injected with LH (100 U.I) during 25 hs. The groups of birds control were injected with solution saline. Plasma concentration of 17 β estradiol and progesterone was assayed by RIA. The birds injected with FSH revealed in the small ovary follicles (> 2 mm) an increased in the percentage and active vitellogenesis, corroborating at level ultrastructural. A decreased in the percentage of follicular atresia (lipoidal and lipoglandular) was estimated. Levels of serum progesterone and 17 β estradiol concentration increased as compared with controls ($P < 0.05$). The birds stimulated with LH disrupted the normal organization of ovary follicles in the hierarchy, ovulation and involution, mean while the percentage of the follicular atresia *bursting* increased. Serum progesterone and 17 β estradiol varied significantly ($P < 0,05$) compared to those controls birds.

Palabras claves: Estimulación exógena, hormonas gonadotróficas (FSH-LH), ovario, hormonas gonadales (17 β estradiol y progesterona), aves silvestres.

Key words: Exogenous stimulating, gonadotrophin hormones (FSH-LH), ovary, gonadal hormones (17 β estradiol and progesterone), wild birds.

INTRODUCCIÓN

La mayoría de las aves silvestres que viven en zonas templadas exhiben variaciones estacionales en la actividad reproductiva como consecuencia de la interacción entre el medio ambiente y los factores hormonales internos. La estimulación hipotalámica provoca la liberación de las hormonas gonadotróficas, las que actúan regulando la esteroidogénesis en el ovario, el crecimiento folicular, la ovulación, y el comportamiento reproductivo de las aves (Armstrong, 1994).

(1) Departamento de Diversidad Biológica y Ecología, Universidad Nacional de Córdoba. Vélez Sarsfield 299, (5000) Córdoba, República Argentina.

En aquellas especies aviarias, cuya producción de huevos y carne tienen importancia económica, han sido extensamente investigados diferentes aspectos de la endocrinología de la reproducción (Etches, 1990; Wiebe *et al.*, 1990; Nakamura *et al.*, 1991; Forgó *et al.*, 1996). En estas aves se realizaron numerosos diseños experimentales, para interpretar el proceso de la síntesis de progesterona en las células foliculares granulosas y la estimulación de su secreción por la hormona luteinizante (LH), (Shahabi *et al.*, 1975b; Culbert *et al.*, 1980; Gilbert *et al.*, 1981,1983, Yoshimura *et al.*, 1986; Méndez Herrera *et al.*, 1993; Armstrong, 1994; Adkins *et al.*, 1995; Walzem, 1996). No obstante, pocos trabajos hacen referencia a los efectos que la hormona folículo estimulante (FSH) produce en la estructura del ovario y en las hormonas gonadales plasmáticas (Imai *et al.*, 1978; Onagbesan, 1988; Palmer *et al.*, 1992). En algunas especies de aves silvestres se analizaron las modificaciones estacionales de las hormonas gonadotróficas y gonadales plasmáticas, durante el ciclo reproductivo. Así, Johnson (1986a) estudió la endocrinología de la reproducción en varias especies de passeriformes; Silverin *et al.* (1982,1984;) en *Parus montanus* y en *Ficedula hipoleuca*, y Seiler *et al.* (1992), en *Lonchura striata*. Otros autores, Williams (1992a y b) y Manguet *et al.* (1994) estimaron los esteroides gonadales y el nivel de LH, en especies antárticas y subantárticas de pingüinos juveniles y-adultos, durante la época reproductiva. Empero, no hay datos experimentales suficientes que evalúen las modificaciones del ovario y las variaciones de las hormonas gonadales plasmáticas, en aves silvestres.

Teniendo en cuenta estos antecedentes, el presente trabajo se llevó a cabo en *Miopsitta monachus* (cotorra) un ave gregaria que construye nidos comunales y de ritmo reproductivo marcadamente estacional. Por sus hábitos alimentarios a base de granos, frutas y yemas de brotes, ocasiona severos daños a la agricultura (Pergolani de Costa, 1961). Los objetivos propuestos en este estudio son:

- 1) Analizar el efecto del tratamiento con gonadotrofinas exógenas (FSH y LH) en el ovario de *M. monachus* (desarrollo, jerarquía y atresia folicular) en dos fases del ciclo reproductivo anual (reposo y recrudescencia gonadal temprana o prepostura).
- 2) Determinar las variaciones plasmáticas de las hormonas gonadales (17 β estradiol y progesterona) en estas dos fases reproductivas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Un total de 40 hembras adultas de *M. monachus* se recolectaron con redes de niebla durante el año 1998, en el Departamento Río Primero (Provincia de Córdoba), República Argentina(64°30'O y 31°S), utilizándose 20 aves en período de reposo gonadal y 20 ejemplares en fase de prepostura o recrudescencia gonadal temprana. El estado adulto se corroboró por la ausencia de la Bursa de Fabricius. Las aves se mantuvieron en jaulas con agua y alimento ad libitum y con las siguientes condiciones de fotoperíodo: 14 horas de luz y 10 de oscuridad mientras duraron las experiencias que se diseñaron en 4 lotes de 10 ejemplares:

- A) Efecto de la hormona FSH, sobre el ovario de *M. monachus* (fase de reposo) y las variaciones de las hormonas gonadales plasmáticas (17 β estradiol y progesterona).

La hormona folículo estimulante sintética Metrodine HP 75 (FSH 75 U.I) (Laboratorio Serono) se diluyó en solución salina ClNa/BSA al 9‰ (0,15 ml de solución contenía 0,36 U.I. de FSH).

Diez hembras adultas de peso ($\bar{x} = 100,50 \text{ g} \pm 11,35$), fueron inyectadas cada dos días con 0,15 ml de solución de hormona FSH, durante 8 días, totalizando 1,8 U.I.

El lote de aves control (10) fue inyectado con solución salina/BSA, en dosis iguales a los lotes experimentales. Los dos lotes de aves fueron sacrificadas al finalizar la experiencia.

B) Efecto de la hormona LH sobre el ovario de *M. monachus* (fase de prepostura o recrudescencia gonadal temprana), y las variaciones de las hormonas gonadales plasmáticas (17 β estradiol y progesterona).

La hormona luteinizante sintética Endocorion (LH 5000 U.I) de Laboratorio Elea se diluyó en solución salina ClNa/BSA y 9‰ (0,20 ml de solución, contenía 50 U.I. y 100 UI equivalen a 128 μg de LH).

Diez aves de masa corporal ($\bar{x} = 98 \text{ g} \pm 10,5$), fueron inyectadas con una dosis de 0,20 ml de solución de LH, cada 12 horas, totalizando 100 U.I. en 25 horas.

Las dosis de hormonas gonadales administradas a los animales en experimentación y a los controles fueron inyectadas en los músculos pectorales. A los animales utilizados como control (10) se les inyectó igual cantidad de solución salina/BSA. Ambos grupos de aves fueron sacrificados luego de 25 hs. de iniciada la experiencia.

Recolección de sangre para la determinación de los niveles plasmáticos de 17 β estradiol y progesterona.

Las aves se pesaron y anestesiaron con Uretano anhidro. Después de 5 minutos, se extrajo por punción cardíaca una muestra de 5 ml de sangre a los animales experimentales y a los controles. La sangre se dejó en reposo 1 hora y posteriormente fue centrifugada a 2.000 r.p.m. el suero sobrenadante fue guardado a -20°C hasta su análisis.

La determinación plasmática de 17 β estradiol y progesterona fue realizada por RIA (Senior, 1974).

Caracterización estructural y ultraestructural del ovario

Las aves se disecaron y las gonadas izquierdas se removieron, midieron y pesaron. Un total de 28 muestras de ovario (controles = 8; LH = 10 y FSH = 8) se estudiaron con microscopio óptico, para lo cual se fijaron en líquido de Bouin o Formalina Neutra pH 7,0. Posteriormente se procesaron de acuerdo a la técnica de inclusión en parafina. Los cortes seriados de 7 μm de espesor se colorearon con Hematoxilina-Eosina y Tricrómico de Mallory. Las microfotografías fueron obtenidas con microscopio Olympus BH-2, equipado con una cámara fotográfica Olympus C 35 AD-4 y se empleó una película Kodak 100 Asa.

Los folículos normales se categorizaron según el criterio de Bulfon *et al.* (1993) y los atrécicos fueron distinguidos de los folículos normales y postovulatorios según Erpino (1973) y Bulfon *et al.* (1993).

Para el análisis ultraestructural, con el microscopio electrónico de transmisión (Siemens Elmiscop 101), 4 muestras (2 = control; y 2 = 8 días de FSH), se fijaron en Glutaraldehído-Formaldehído 4 % (Karnovsky, 1965) y postfijaron en Tetraóxido de Osmio. Posteriormente se deshidrataron e incluyeron en Araldita, y cortaron con un ul-

tramicrotomo Porter Blum MT-2; las secciones semifinas se tiñeron con Azul de Toluidina y las finas con Acetato de Uranilo y Citrato de Plomo.

Análisis estadístico

Se utilizó el análisis de la varianza (ANOVA), para comparar las variaciones cuantitativas de las hormonas gonadales plasmáticas (17 β estradiol y progesterona) en condiciones normales y experimentales (Snedecor *et al.*, 1980).

RESULTADOS

El ciclo reproductivo anual de *M. monachus*, es marcadamente estacional y en la población de aves estudiadas se diferencian tres períodos. La recrudescencia gonadal (octubre a diciembre), la regresión gonadal (enero y febrero) y la fase de reposo a partir de marzo (Bulfony *et al.*, 1993).

El ovario de esta ave durante la etapa de reposo es un órgano pequeño, blanquecino y de aspecto liso y cuyo peso es de ($\bar{x} = 47,34 \text{ mg} \pm 1,87$). Predominan los ovocitos primordiales, folículos previtelogénicos y folículos vitelogénicos blancos (> 2mm), siendo la atresia folicular poco conspicua en este estadio (Tabla 1). A partir del mes de octubre (recrudescencia gonadal) el ovario adquiere un aspecto arracimado y aumenta de tamaño y peso, ($\bar{x} = 359,50 \text{ mg} \pm 3,20$) observándose numerosos folículos vitelogénicos blancos y amarillos, en diferentes estadios de desarrollo (Tabla 2). Se destacan folículos postovulatorios y numerosos folículos atrésicos lipoidales (Ovocitos I), lipoglandulares (folículos previtelogénicos y vitelogénicos pequeños) y por ruptura de las paredes foliculares o *bursting* (folículos vitelogénicos > 3 mm), (Bulfony *et al.*, 1993).

Tabla 1: Porcentaje de folículos ováricos normales y atrésicos de *M. monachus* (Fase de reposo). Tratamiento con FSH (1.8 U.I) durante 8 días.

Fase de reposo	Control	FSH
Ovocitos primordiales 50 a 100 μm	65,27	60,55
Folículos previtelogénicos 100 a 1000 μm	19,83	21,74
Folículos vitelogénicos blancos > 2 mm	12,43	15,83
Atresia lipoidal	0,98	0,73
Atresia lipoglandular	1,49	1,15
Atresia bursting	0	0

Tabla 2: Porcentaje de folículos ováricos normales y atrésicos de *M. monachus* (Fase de recrudescencia gonadal temprana). Tratamiento con LH durante 25 hs.

Fase de recrudescencia gonadal temprana	Control	LH (25 hs.)
Ovocitos primordiales 50 a 100 μm	49,05	38,50
Folículos previtelogénicos 100 a 1000 μm	21,47	24,80
Folículos vitelogénicos blancos 2 mm	14,25	15,72
F. vitelogénicos amarillos 2 a 4 mm	5,60	6,80
F. vitelogénicos amarillos 4 a 6 mm	3,63	4,90

Continuación Tabla 2

F. vitelogénicos amarillos (> 6 mm)	1,20	2,30
Atresia lipoidal	1,83	2,09
Atresia lipoglandular	2,60	3,05
Atresia bursting	0,37	1,84

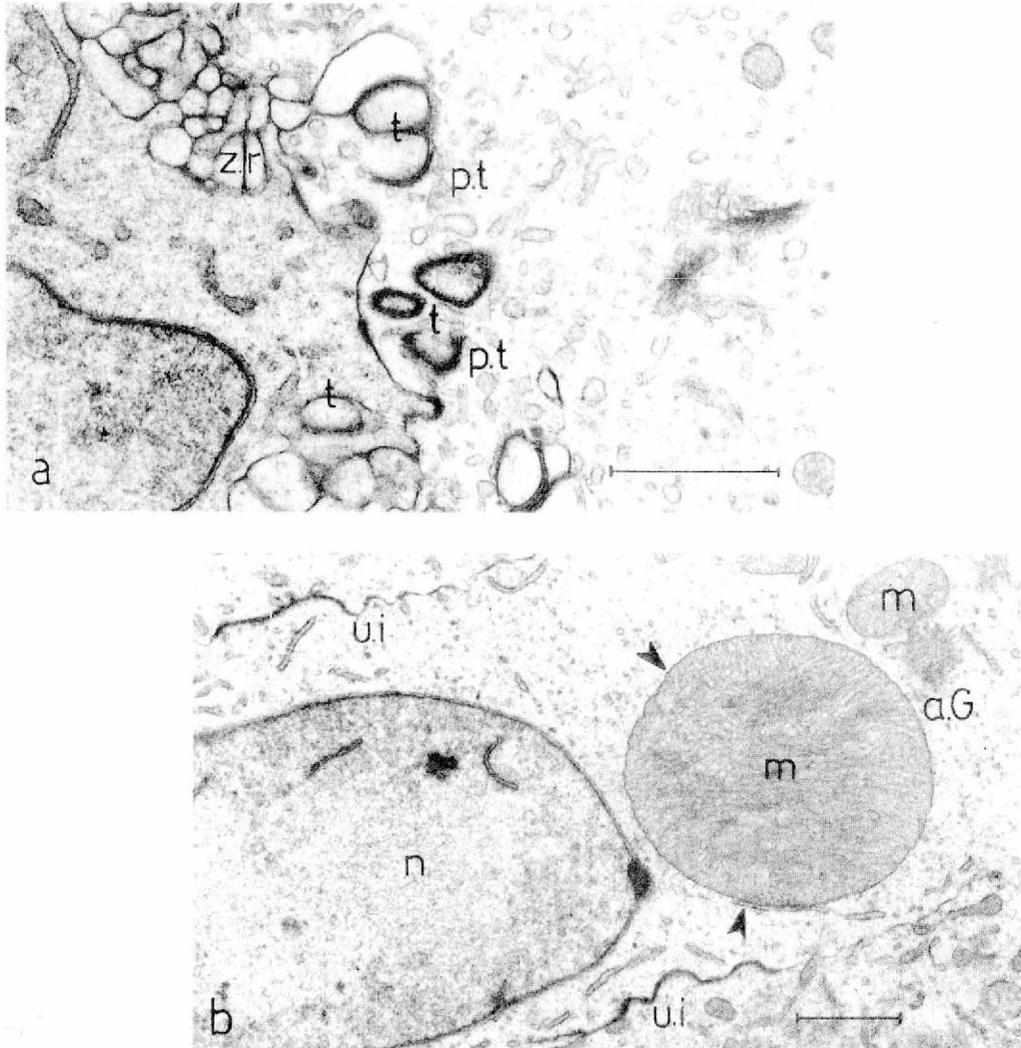


Fig. 1: Ovario de *M. monachus* (aves estimuladas con FSH en fase de reposo). Células granulosa de folículos vitelogénicos blancos (> 2 mm).

a) El núcleo es irregular y en la zona radiada (z.r) los precusores de los transomas (p.t) y transomas maduros (t) son abundantes. Escala: 2 μ m; X 16 000.

b) Se observan fuertes uniones intercelulares (u.i.), y un conspicuo aparato de Golgi (a.G). Numerosas mitocondrias (m) se distribuyen en el citoplasma y en las proximidades del núcleo (n) las flechas (?) indican una mitocondria de gran tamaño. Escala: 2 μ m; X 10000.

Efecto de la hormona FSH sobre el ovario de *M. monachus* (fase de reposo)

El tratamiento con FSH durante 8 días, no provoca cambios notables en la maduración ovárica, el que presenta características morfológicas similares a las gonadas de las aves control. Los folículos vitelogénicos blancos (> 2 mm) incrementan ligeramente el porcentaje; en cuanto a la regresión folicular, se estima un porcentaje de 0,73 % para la atresia lipoidal y el 1,15% corresponde a la atresia lipoglandular, una cifra inferior a las estimadas en los controles (0,98% y 1,49% respectivamente) (Tabla 1).

El examen ultraestructural del ovario revela que las células granulosas del epitelio de los folículos vitelogénicos (> 2 mm) son muy irregulares, al igual que sus núcleos, los cuales presentan grandes escotaduras, cromatina dispersa, y generalmente dos nucleolos. En su citoplasma se destacan numerosas y pequeñas vacuolas de contenido lipídico, abundantes mitocondrias de gran tamaño (Fig. 1) y conspicuo Aparato de Golgi, mientras que en las prolongaciones citoplasmáticas se localizan gran cantidad de precursores de los transosomas y transosomas maduros, siendo estas suborganelas más abundantes que las visualizadas en los controles (Fig. 2).

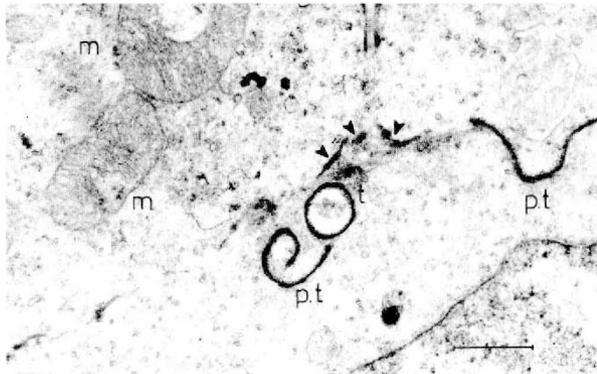


Fig. 2: Ovario de *M. monachus* (aves control en fase de reposo). Células granulosas de folículos vitelogénicos blancos (> 2 mm). Los precursores de los transosomas (p.t) y transosomas maduros (t), se ubican en una proyección celular. Se destacan abundantes mitocondrias (m) y desmosomas (?). Escala: 2 μ m; X 12000.

En la teca interna se destacan varios tipos celulares, el más abundante corresponde a las células claras, las cuales tienen un aspecto regular, con abundante cromatina dispersa en el núcleo y suborganelas distribuidas uniformemente en el citoplasma. El otro tipo celular lo constituye las células glandulares con numerosas mitocondrias, vacuolas, gránulos lipídicos y abundante retículo endoplásmico liso en el citoplasma. Cabe destacar además, la presencia de pocas células oscuras, de contorno irregular y con un conspicuo retículo endoplásmico rugoso distribuido en todo el citoplasma.

En cuanto a los niveles plasmáticos de 17β estradiol estimados son muy elevados ($\bar{x} = 460$ pg/ml $\pm 5,23$) marcando un pico significativamente diferente al control ($\bar{x} = 63$ pg/ml $\pm 1,98$) ($P < 0,05$). La inducción hormonal aumenta la cantidad de progesterona.

rona plasmática ($\bar{x} = 1,46 \text{ ng/ml} \pm 0,531$), en relación al control ($\bar{x} = 0,33 \text{ ng} \pm 0,02$) ($P > 0,05$). (Figs. 3 y 4).

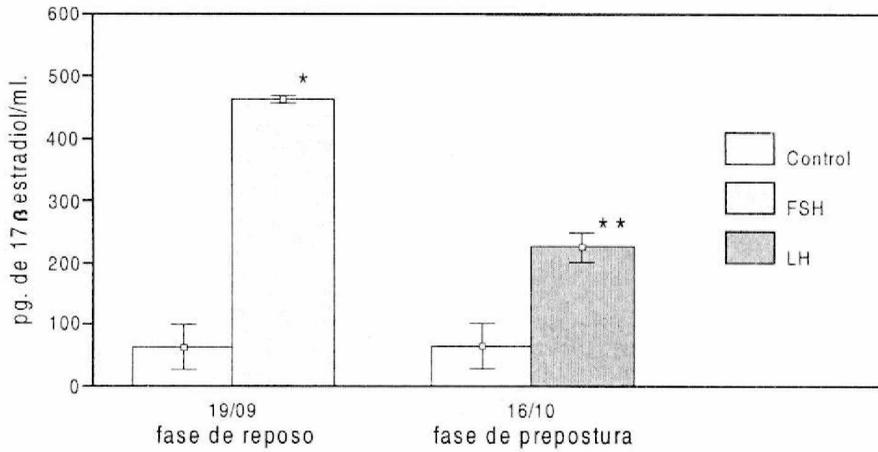


Fig. 3: Concentración de 17 β estradiol plasmático en *M. monachus*, estimuladas con 1,8 U.I. de FSH, durante 8 días (fase de reposo) y 100 U.I. de LH durante 25 hs. (fase de recrudescencia gonadal).

En cada columna se representa $n = 10$, los \bar{x} y las D.S. Los asteriscos indican las diferencias significativas * $P < 0,05$; ** $P < 0,05$.

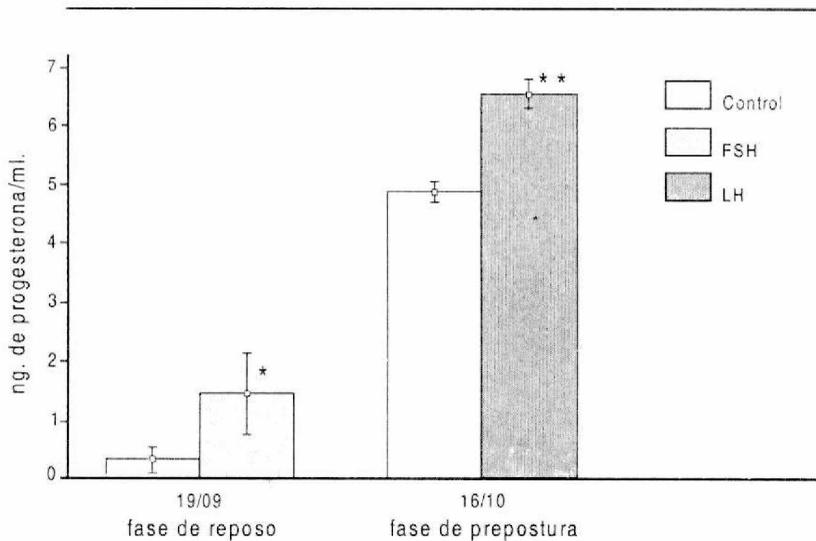


Fig. 4: Concentración de progesterona plasmática en *M. monachus*, estimuladas con 1,8 U.I. de FSH, durante 8 días (fase de reposo) y 100 U.I. de LH durante 25 hs. (fase de recrudescencia gonadal).

En cada columna se representa $n = 10$, los \bar{x} y las D.S. Los asteriscos indican las diferencias significativas * $P < 0,05$; ** $P < 0,05$.

Respuesta del ovario de *M. monachus*, en relación al suministro de LH (fase de recrudescencia gonadal temprana o prepostura), durante 25 horas.

En todos los ovarios examinados los folículos ováricos vitelogénicos amarillos (> 5 mm) pierden su forma característica, presentando profundas irregularidades en la superficie que no permite establecer la jerarquía folicular. Empero, aquellos folículos vitelogénicos amarillos menores de 5 mm exhiben una apariencia normal, aunque conservan muchas trazas de vitelo de color blanco. Los ovocitos primordiales, los folículos previtelogénicos y los folículos vitelogénicos blancos (> 2 mm) no revelan modificaciones significativas.

Es de hacer notar que en 4 ovarios se visualizan ovulaciones precoces, localizándose en el mágnium del oviducto, un óvulo de aspecto irregular y con un diámetro inferior al normal (9 mm), mientras que los folículos ováricos de las aves control, conservan la jerarquía folicular y los folículos ovulados poseen la forma y tamaño normal (14 mm).

El porcentaje de atresia folicular presenta variaciones en las gonadas de las aves sometidas a tratamiento, en relación a los controles. La atresia folicular lipoidal (1,83%) y lipoglandular (2,6 %) muestran ligeras modificaciones con respecto a los controles (2,09 % y 3,05 %) respectivamente, a diferencia de la atresia *bursting* o por ruptura de la pared folicular de los folículos vitelogénicos grandes (> de 3 mm), que varía significativamente (1,84 %), (Tabla 2).

Con respecto a la variación de las hormonas plasmáticas, hay un significativo incremento en el nivel de 17 β estradiol, (\bar{x} = 228,69 pg/ml \pm 40,99), con respecto al control (\bar{x} = 69,50 \pm 4,89) ($P > 0,05$). La cantidad de progesterona (\bar{x} = 6,54 ng/ml \pm 0,971), es también diferentemente significativamente del control (\bar{x} = 4,19 ng \pm 0,42) ($P < 0,05$). (Figs. 3 y 4).

DISCUSIÓN

La administración de FSH en *M. monachus* durante el período de reposo, demostró algunas diferencias morfohistológicas en el ovario, tales como abundantes trazas de vitelo en los folículos vitelogénicos (> 2 mm). Este proceso fue corroborado a nivel ultraestructural, indicando una activa vitelogénesis en los folículos ováricos de estas aves. Otro efecto es el aumento porcentual estimado en los folículos previtelogénicos y vitelogénicos pequeños, a diferencia del decremento en la atresia lipoidal y lipoglandular.

Los folículos vitelogénicos pequeños de *M. monachus*, serían los responsables del incremento de la concentración de 17 β estradiolplasmático, como una respuesta al estímulo exógeno; las características ultraestructurales observadas en las células del epitelio folicular revelarían la secreción de las hormonas esteroidogénicas. Estos datos concuerdan con lo determinado en *Gallus domesticus* por Imai *et al.* (1978) y Palmer *et al.* (1992) quienes postularon que la inducción con FSH acrecentó el número y la deposición de vitelo amarillo en los pequeños folículos ováricos, estimulando además la secreción de 17 β estradiol.

Es de acotar, que los niveles de progesterona plasmática estimados en *M. monachus*, también se incrementaron en relación con los controles. Palmer *et al.* (1992), determinaron en *G. domesticus*, un aumento de progesterona plasmática inducida con 200

μg de FSH durante 5 días. Por el contrario, Onagbesan *et al.* (1988) incubaron la pared folicular de un F3 de *Coturnix coturnix japónica*, con 0,5 μg de FSH y detectaron un nivel similar de progesterona con respecto a los controles.

El suministro exógeno de hormona luteinizante (LH) en la fase de prepostura produjo profundos cambios morfológicos en el ovario de *M. monachus*, en la jerarquía folicular, la ovulación y regresión folicular. El porcentaje de atresia lipoglandular se incrementó respecto al control; por el contrario, la *bursting* o por ruptura de las paredes varió significativamente, siendo los folículos vitelogénicos de 4 a 7 mm de diámetro los más sensibles a la LH. Cabe destacar que en estas aves, los folículos ováricos jerarquizados no mostraron signos de atresia. Gilbert *et al.* (1981) y Palmer (1992), infirieron que la LH provocó en *G. domesticus* un desbalance hormonal y no estimuló la maduración de los folículos grandes ordenados en una secuencia folicular (F2, F3, F4), sino por el contrario aceleró la regresión folicular. En cuanto a la involución de los folículos pequeños se debe a una disminución del aporte sanguíneo normal y consecuentemente del nivel hormonal. Es conocido que en *G. domesticus* la sensibilidad a la administración exógena de LH, se estima después de 24 hs. de tratamiento. Gilbert *et al.* (1981) han postulado, que los folículos inmaduros de esta ave involucionaron debido a que la hormona gonadotrófica utilizada proviene de mamíferos; por lo tanto, ocuparía los sitios de los receptores de la LH aviaría, afectando la respuesta al estímulo con gonadotropinas exógenas. Un incremento significativo en el nivel plasmático de 17β estradiol fue estimado en *M. monachus*, a diferencia de lo determinado en *G. domesticus* por Shahabi *et al.* (1975) donde esta hormona no muestra cambios significativos en relación a los controles. Estos autores han señalado una relación estrecha de los resultados obtenidos, con la fase del ciclo ovulatorio en la que realizaron la experiencia, sugiriendo que para la activación de la secreción de 17β estradiol se deberían administrar simultáneamente ambas hormonas hipofisarias (FSH y LH).

El aumento de progesterona plasmática en *M. monachus* sería el resultado de la estimulación de la actividad esteroidogénica de las células granulosas foliculares. Estos resultados concuerdan con los obtenidos por Shahabi (1975) y Culbert *et al.* (1980) quienes citan que en *G. domesticus* las células de la granulosa de los grandes folículos ováricos (F1-F3) secretan progesterona como respuesta a la estimulación con LH. También Robinson *et al.* (1988) indicaron que en esta especie el estímulo para la esteroidogénesis en los folículos ováricos está regulado por la LH, siendo de menor importancia el significado funcional de la FSH.

De este trabajo se infiere que la administración exógena de FSH y LH, modificaría la sensibilidad de las células del epitelio folicular, estimulando tanto en la fase de reposo como en prepostura, la secreción de 17β estradiol y progesterona. Con respecto a los cambios estructurales, se observó que las dosis de FSH durante el período de reposo aumentó el porcentaje de folículos ováricos, con una marcada actividad vitelogénica, exhibiendo abundantes precursores transosomales y transosomas maduros en las células foliculares. Por el contrario la administración de LH durante la recrudescencia gonadal provocó profundas modificaciones. Así, el estímulo hormonal, condujo a la maduración y ovulación de los folículos jerarquizados (F1), a diferencia de los folículos más pequeños que involucionaron, incrementando la atresia *bursting* en el ovario de *M. monachus*.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la Dra. Sofía P. de Fabro por la sugerencias y lectura crítica del manuscrito y a la SECYT-UNC por la financiación del trabajo. Se agradece, además, al Sr. Jorge Bongiovani por su colaboración en las tareas de recolección de las aves.

BIBLIOGRAFÍA

- ADKINS-REGAN, E., M. ATTINGERT and J. PARK, 1995. Maternal transfer of estradiol to egg yolks alters sexual differentiation of avian off spring. *J. Exp. Zool.*, 271: 466-470.
- ARMSTRONG, D., 1994. The effect of LH, FSH and pregnant mares' serum gonadotrophin on ornithine decarboxylase activity in the cal and granulosa tissue during follicular growth and atresia in laying hens (*Gallus domesticus*). *J. Reprod. Fertil.*, 100: 273-278.
- BULFON, M. y N. BEE de SPERONI, 1993. Ciclo gonadal femenino de *Myiopsitta monachus* Jardine y Selby 1830 (Aves: Psittacidae). Resumen en Actas IX Jornadas Científicas de la Sociedad de Biología de Córdoba. Valle Hermoso. Pcia. de Córdoba.
- CULBERT, A., M. HARDIE, J. WELLS and A. GILBERT, 1980. Effect of ovine LH on the progesterone content of the granulosa cells in preovulatory follicles of domestic fowl (*Gallus domesticus*). *J. Reprod. Fertil.*, 58: 449-453.
- ERPINO, M., 1973. Histogenesis of atretic ovarian follicle in a seasonally breeding bird. *J. Morph.*, 139: 239-250.
- ETCHES, R., 1990. The ovulatory cycle of the hen. *C.R. in Poultry Biol.*, 2 (4): 293-318.
- FORGÓ, V., P. PÉCZELY, Do Thi Dong XUAN and C. HARGITAI, 1996. Relationship between the plasma levels of sexual steroids and the development of oviduct and egg-laying during puberty and at the beginning of the spring reproduction cycle in domestic geese. *Acta Agronómica Ungárica*, 44 (1): 77-88.
- GILBERT, A., M. DAVIDSON, M. HARDIE and J. WELLS, 1981. The induction of atresia in the domestic fowl (*Gallus domesticus*). *Gen. Comp. Endocrinol.*, 44: 344-349.
- GILBERT, A., M. PERRY, D. WADDINGTON and M. HARDIE, 1983. Role of atresia in establishing the follicular hierarchy in the ovary of the domestic hen *Gallus domesticus*. *J. Reprod. Fertil.*, 69: 221-228.
- IMAI, K. and A. NALBANDOV, 1978. Plasma and follicular steroids levels laying hens after the administration of gonadotrophin. *Biol. Reprod.*, 19: 779-784.
- JOHNSON, A., 1986a. Reproduction in the female. Pp. 403-431. In: P.D. Sturkie (ed.): *Avian Physiology*. Springer Verlag, New York.
- KARNOSVKY, M.J., 1965. A formaldehyde-glutaraldehyde fixation of high osmolality for use in electron microscope. *J. Cell.Biol.*, 27: 49 A.
- MAUGUET, R., P. JOUVENTIN, A. LACROIX and S. ISHI., 1994. Plasma LH and steroid hormones in King Penguin (*Aptenodytes patagonicus*) during the onset of the breeding cycle. *Gen Comp. Endocrinol.*, 93: 36-43.
- MÉNDEZ-HERRERA, C., P. HOFMANN and E. PEDERNERA, 1993. Effect of 17 β estradiol on somatic and germ cell subpopulations in the ovary of the newly hatched chick. *Gen Comp. Endocrinol.*, 89: 182-188.
- NAKAMURA, T., M. FUNABASHI and Y. TANABE, 1991. *In vitro* studies on steroidogenesis in the presence of pregnenolone as precursor by the follicular tissue of the domestic fowl (*Gallus domesticus*). *J. Steroid Biochem. Molec. Biol.*, 38 (1): 105-110.

- ONAGBESAN, O. and M. PEDDIE, 1988. Steroid secretion by ovarian cells of the Japanese Quail (*Cournix cotturnix japonica*). *Gen. Comp. Endocrinol.*, 72: 272-281.
- PALMER, S., 1992. Follicle stimulating hormone increase serum oestradiol - 17 β concentrations, number of growing follicles and yolk deposition in aging hens (*Gallus domesticus*) with decreased egg production. *British Poultry Science*, 33: 403-414.
- PERGOLANI de COSTA, M., 1961. La ornitología y sus problemas agronómicos. *Physis*, 22(63): 235-240.
- SEILLER, A., M GAHR, S. GOLDSMITH and H. GÜTTINGER, 1992. Prolactin and gonadal steroids during the reproductive cycle of the Bengalese finch (*Lonchura striata* var. *domestica*, *Estrildidae*), a nonseasonal breeder with biparental care. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 88: 83-90.
- SENIOR, B.E., 1974. Radioimmuno assay of oestrone and oestradiol in the peripheral plasma of the domestic fowl. *Acta Endocr.*, 75, 133-141.
- SHAHABI, N., J. BAHR and A. NALBANDOV, 1975b. Effect of LH injection on plasma and follicular steroids in the chicken. *Endocrinology*, 96: 962-972.
- SILVERIN, B. and J. WINGFIELD, 1982. Patterns of breeding behaviour and plasma levels of hormone in a free-living population of pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*. *J. Zool.*, 198: 117-129.
- SILVERIN, B., P. VIEBKE and J. WESTIN, 1984. Seasonal changes in plasma levels of LH and gonadalsteroids in free-living willow tits *Parus montanus*. *Ornis Scand.*, 17: 230-236.
- SNEDECOR, G. and W. COCHRAN, 1980. Statistical methods. 7th ed. Iowa State Univ. Press, Ames, IA.
- WALZEM, R., 1996. Lipoproteins and the laying hen: form follows function. *Poultry and Avian Biology Reviews*, 7 (1): 31-64.
- WIEBE, J., K. BUCKINGHAM, R. ZOBELL and F. HERTELENDY, 1990. *J. Steroid. Biochem. Molec. Biol.*, 37 (1): 113-120.
- WILLIAMS, T., 1992a. Reproductive endocrinology of Macaroni (*Eudyptes chrysolophus*) and Gentoo (*Pygoscelis papua*) Penguins. I. seasonal changes in plasma levels of gonadal steroids and LH in breeding adults. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 85: 230-240.
- WILLIAMS, T., 1992b. Reproductive endocrinology of Macaroni (*Eudyptes chrysolophus*) and Gentoo (*Pygoscelis papua*) Penguins. II. Plasma levels of gonadal steroids and LH in immature birds in relation to deferred sexual maturity. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 85: 241-247.
- YOSHIMURA, Y. and P. TAMURA, 1986. Effects of estradiol administration on the follicular tissue of hypophysectomized hen. *Poultry Science*, 65: 1808-1810.

Recibido/Received/: Nov-01
Aceptado/Accepted/: Dic-01