

v. 10, n. 4, p. 01-06, out – dez , 2014.

UFCG - Universidade Federal de Campina Grande.
Centro de Saúde e Tecnologia Rural – CSTR. Campus de
Patos – PB. www.cstr.ufcg.edu.br

Revista ACSA:

<http://www.cstr.ufcg.edu.br/acsa/>

Revista ACSA – OJS:

<http://150.165.111.246/ojs-patos/index.php/ACSA>

Raquel R C. Mello^{1*}

Joaquim E. Ferreira¹

Marco R B. de Mello²

Helcimar B. Palhano²

*Autor para correspondência

Recebido para publicação em 30/08/2014. Aprovado em 14/11/2014.

¹ Doutorandos do Programa de Pós-Graduação em Zootecnia – Bolsistas CAPES/DRAA/UFRRJ, Seropédica–RJ. E-mail: raquelmello@ufrj.br/ j.esquerdo@yahoo.com.br

² Professores Adjuntos DRAA – DBA – UFRRJ, Seropédica–RJ. E-mail: mmello@ufrj.br/ helcimarpalahno@ufrj.br



AGROPECUÁRIA CIENTÍFICA NO SEMIÁRIDO – ISSN 1808-6845

Revisão de Literatura

Aspectos da dinâmica folicular em bovinos

RESUMO

Durante as últimas décadas, a produtividade dos rebanhos bovinos tem aumentado significativamente, e isso tem sido atribuído principalmente à intensa seleção de características produtivas, tais como maior produção de carne e leite, através do aperfeiçoamento de biotécnicas de manejo reprodutivo. Assim, técnicas de reprodução assistida, como a transferência de embriões (TE) e a produção *in vitro* de embriões (PIV) vêm sendo desenvolvidas a fim de maximizar o potencial reprodutivo de fêmeas bovinas. Entretanto, para o emprego correto destas biotécnicas, torna-se necessário um melhor entendimento dos fatores que controlam o desenvolvimento folicular nestes animais. Portanto, o objetivo desta revisão é abordar os principais aspectos da dinâmica folicular em bovinos.

Palavras-Chaves: desenvolvimento antral, ondas foliculares, bovinos, eficiência reprodutiva.

Follicular dynamics aspects in cattle

ABSTRACT

SUMMARY: During the last decades, the productivity of cattle has increased significantly, and this has been attributed mainly to intense selection of reproductive traits, such as increased production of meat and milk, by developing reproductive management biotech. Thus, assisted reproduction techniques, such as embryo transfer (ET) and *in vitro* embryo production (IVP) have been developed to maximize the reproductive potential of bovine females. However, for a better use of such biotechnical, it is needed a better understanding of the factors controlling follicular development in these animals. Therefore, the aim of this review is to discuss the main aspects of follicular dynamics in cattle.

Key-words: antral development, follicular waves, bovine, reproductive efficiency.

INTRODUÇÃO

A introdução das raças zebuínas, juntamente com os seus cruzamentos, estão presentes na grande maioria do rebanho nacional, sendo de grande importância para a pecuária brasileira. O cruzamento entre animais de raças zebuínas e europeias constitui-se em uma forma prática, rápida e econômica de se aumentar a produtividade dos rebanhos pela soma de seus efeitos genéticos (CARVALHO et al., 2008).

A inseminação artificial (IA) teve grande impacto na constituição genética da população de bovinos em todo o mundo, tanto em raças puras quanto em cruzamentos, possibilitando a multiplicação do material genético superior em condições adversas de manejo e ambiente (Carvalho et al., 2008). Entretanto, na grande maioria dos rebanhos brasileiros observa-se um comprometimento nos indicadores de eficiência reprodutiva, devido às dificuldades para uma precisa detecção de cios no rebanho. Além disso, as fêmeas do rebanho bovino brasileiro demonstram um prolongado período de anestro pós-parto (BARUSELLI et al., 2007).

Assim, uma das alternativas para se superar o problema da detecção de cios, principalmente nas raças zebuínas, é o desenvolvimento de tratamentos hormonais que sincronizem o tratamento folicular e a ovulação, possibilitando o emprego das biotécnicas da reprodução, como a inseminação artificial em tempo fixo (IATF) e a transferência de embriões (TE) (CARVALHO et al., 2008; BÓ et al., 2004).

No entanto, para que haja o emprego dos tratamentos hormonais que controlem o desenvolvimento folicular e a ovulação, é necessário estudar a foliculogênese a fim de se compreender os mecanismos e fatores envolvidos neste evento, para que se possam aperfeiçoar as biotécnicas da reprodução e, conseqüentemente, a eficiência reprodutiva dos rebanhos (BALL & PETERS, 2006). Portanto, objetiva-se com essa revisão abordar os aspectos importantes da dinâmica folicular em bovinos, com ênfase nos eventos que ocorrem durante as ondas de crescimento folicular.

Desenvolvimento folicular antral

O desenvolvimento folicular antral é um processo contínuo de crescimento e regressão de um grupo de folículos ovarianos, um dos quais se desenvolve até folículo pré-ovulatório (LUCY et al., 1992). O crescimento folicular durante o ciclo estral segue a ordem cronológica do desenvolvimento pré-antral. No entanto, nem todos os folículos antrais são capazes de progredir durante o ciclo estral, sendo que a maioria deles, mais de 90%, morre por meio de um processo natural conhecido por atresia folicular (AERTS & BOLS, 2010).

Diferentemente do estágio de desenvolvimento pré-antral, que não necessariamente depende das gonadotrofinas hipofisárias FSH e LH para que haja o crescimento folicular, o desenvolvimento folicular antral é

criticamente dependente do suporte destas gonadotrofinas (GINTHER et al., 2001). Além da ação das gonadotrofinas, também se tornou evidente que fatores de crescimento produzidos localmente constituem moléculas estimuladoras e reguladoras chave para os folículos antrais, atuando por meio de mecanismos parácrinos e endócrinos (FORTUNE et al., 2004).

As fêmeas bovinas têm dois estágios de desenvolvimento folicular antral, uma fase de crescimento lenta e uma fase rápida. A primeira fase abrange mais de 30 dias desde a formação do antro, com folículos de diâmetro de cerca de 300 µm, até o estágio de folículos pequenos, entre 3 a 5 mm. A segunda fase usualmente abrange cerca de 5 a 7 dias, e inclui a emergência de uma onda de folículos, crescimento folicular, seleção de um folículo dominante, e um período de dominância variável, seguido de ovulação ou regressão do folículo pré-ovulatório (AERTS & BOLS, 2010).

Padrão de ondas de crescimento folicular

As avaliações ultrassonográficas dos ovários têm sido fundamentais para se demonstrar o padrão do crescimento folicular antral nos animais domésticos (AERTS & BOLS, 2010). Com estas avaliações foi possível se verificar a existência de ondas de crescimento folicular durante o ciclo estral (SAVIO et al., 1988; SIROIS & FORTUNE, 1988; ROCHE & BOLAND, 1991). Cada onda folicular dura aproximadamente 10 dias, podendo variar entre 6 e 15 dias (WILTBANK et al., 2002).

A onda folicular compreende o crescimento de um grupo de pequenos folículos antrais, seguida da seleção de um folículo dominante e da regressão dos folículos subordinados (BARUSELLI et al., 1997). Os folículos dominantes que crescem e atingem seu diâmetro máximo no meio do ciclo estral, sob altos níveis de progesterona, não ovulam e iniciam um processo de regressão, permitindo o início de uma nova onda de crescimento folicular. O folículo dominante que se desenvolve durante a última onda de crescimento folicular de cada ciclo estral é o folículo ovulatório, e essa onda culmina com a ovulação (LUCY et al., 1992).

O número de ondas de crescimento folicular durante o ciclo estral em bovinos apresenta resultados controversos (BARUSELLI et al., 1997). Alguns trabalhos demonstraram a predominância de três ondas de crescimento folicular durante o ciclo estral (SAVIO et al., 1988). Outros autores, entretanto, encontraram com maior frequência duas ondas de crescimento folicular (GINTHER et al., 1996). De qualquer forma, a maioria dos estudos concorda que o número de ondas durante o ciclo estral está relacionado com a duração do ciclo estral, e aqueles que apresentam maior duração da fase luteal e, conseqüentemente, do intervalo entre ovulações, apresentam maior número de ondas de crescimento folicular (BARUSELLI et al., 1997).

A emergência da primeira onda folicular ocorre

no dia da ovulação, sendo este considerado o dia 0, independentemente do número de ondas durante todo o ciclo estral. A emergência da segunda onda ocorre no 9º ou 10º dia em animais com ciclos de duas ondas, e no 8º ou 9º dia em animais com ciclos de três ondas. Em ciclos de três ondas, a terceira onda emerge no 15º ou 16º dia (AERTS & BOLS, 2010). O corpo lúteo inicia a regressão mais cedo em ciclos de duas ondas (dia 16) quando comparado a ciclos de três ondas (dia 19), tendo como resultado um ciclo estral mais curto (19-20 dias contra 22-23 dias). Assim, o ciclo estral de 21 dias nos bovinos existe somente como uma média entre ciclos de duas e três ondas (ADAMS et al., 2008). Pesquisas sugerem que oócitos oriundos de ovulações de terceira onda são mais férteis do que aqueles oriundos de ovulações de segunda onda, pois estes últimos são maiores e mais velhos (TOWNSON et al., 2002).

Recrutamento folicular

As ondas de crescimento folicular podem ser subdivididas nas fases de recrutamento, seleção e dominância, seguida de ovulação ou atresia do folículo ovulatório (LUCY et al., 1992), sendo que as gonadotrofinas hipofisárias FSH e LH atuam na manifestação, manutenção e suspensão destes eventos (GINTHER et al., 1996; AERTS & BOLS, 2010).

O recrutamento folicular foi definido como um processo dinâmico, por meio do qual um grupo de folículos antrais com diâmetro de aproximadamente 4 mm inicia o desenvolvimento e maturação no ovário, estimulados pelo aumento das concentrações plasmáticas de FSH (ADAMS et al., 1992) e iniciam uma fase de crescimento comum por cerca de três dias (GINTHER et al., 2003).

O aumento nos níveis de FSH permite que os folículos mantenham seu crescimento e proliferação celular, aumentando gradualmente sua capacidade de síntese de estradiol (ADAMS et al., 1992). A regressão do folículo dominante durante a onda de crescimento folicular, ou a ovulação no final do ciclo estral, causa uma elevação do FSH circulante. Esta regressão do folículo dominante é acompanhada pela diminuição dos níveis de hormônios sintetizados pelo folículo, tais como estrógeno e inibina, resultando em um aumento temporário na secreção de FSH pela hipófise. Consequentemente, o FSH é o principal responsável pelo recrutamento de um novo grupo de folículos antrais para a próxima onda folicular (AERTS & BOLS, 2010).

Seleção e dominância folicular

A seleção folicular foi definida como o processo pelo qual somente um folículo é escolhido, evitando a sua atresia, sendo que este se desenvolve e sofre maturação até atingir a ovulação, estabelecendo-se então, o fenômeno da divergência folicular (BARUSELLI et al., 2007).

A divergência folicular é definida pela diferença

nas taxas de crescimento entre os dois maiores folículos, sendo marcada pela continuidade do desenvolvimento do maior folículo e declínio ou parada no crescimento dos outros (GINTHER et al., 1996). Quando o maior dos folículos alcança certo estágio de crescimento, o rápido desenvolvimento do mecanismo da divergência bloqueia o crescimento do segundo maior folículo, antes deste alcançar um diâmetro similar (GINTHER et al., 2003). Consequentemente, antes da seleção do folículo dominante, ocorre um processo de seleção que envolve uma ação contra os outros folículos na onda (GINTHER et al., 2003).

A dominância folicular é o processo pelo qual o folículo selecionado exerce dominância sobre os demais folículos recrutados na mesma onda de crescimento folicular, suprimindo o crescimento dos mesmos e inibindo o recrutamento de um novo grupo de folículos (BARUSELLI et al., 1997). Antes da divergência, todos os folículos em crescimento têm a capacidade de se tornarem folículos dominantes, após a divergência, o maior folículo se desenvolve até se tornar o folículo dominante, enquanto que os outros folículos regridem (AERTS & BOLS, 2010).

O folículo dominante rapidamente se desenvolve no inibidor primário da secreção de FSH, mas ele é capaz de continuar seu crescimento, mesmo em níveis basais de FSH (AERTS & BOLS, 2010). Estradiol, inibina-A e inibina-B são os principais produtos foliculares responsáveis pela supressão do FSH. A inibina-A, produzida por todos os pequenos folículos em crescimento da onda, parece ser o supressor mais importante do FSH durante os dois primeiros dias da onda emergente, daí em diante o estradiol secretado pelo folículo dominante passa a ser o mais importante supressor do FSH (MELO, 2009). A produção e secreção de estradiol e inibina pelos folículos em crescimento resulta na supressão da liberação de FSH, apesar destes folículos serem ainda dependentes de FSH para continuarem o seu crescimento (AERTS & BOLS, 2010).

Entre as alterações no desenvolvimento do folículo dominante que ocorrem no início da divergência, é sugerido que o LH desempenha um fator chave durante este processo. Em folículos antrais bovinos, receptores de LH aparecem quando os folículos obtêm cerca de 8 mm de diâmetro (AERTS & BOLS, 2010). É assumido que o folículo dominante sofre uma transição na dependência de FSH para LH (MIHM et al., 2006), por meio do qual este seria capaz de sobreviver e maturar mesmo em baixos níveis de FSH circulante. Portanto, os folículos são considerados dependentes de FSH até a ocorrência da dominância, após o que eles se tornam dependentes de LH (FORTUNE et al., 2001; BURATINI Jr., 2007).

A expressão de receptores de LH em células da granulosa também pode estar relacionada com a dominância folicular (BAO & GARVERICK, 1998; BURATINI Jr., 2007). BEG et al. (2001) detectaram a expressão de RNAm do receptor de LH em maior concentração em futuros folículos dominantes comparados

com seus subordinados antes da divergência folicular, o que os levou a sugerir que a expressão precoce do receptor de LH em células da granulosa seria um evento importante para a seleção folicular, embora não esteja claro se o aumento observado na expressão do receptor de LH é a causa ou a consequência do processo de dominância (ADAMS et al., 2008; MELO, 2009).

Há fortes evidências de que o sistema IGF (fatores de crescimento semelhantes à insulina) desempenha um papel crítico na seleção do folículo dominante (BURATINI Jr., 2007). Estes fatores de crescimento são sinérgicos ao FSH em promover o crescimento folicular e a produção de estradiol (FORTUNE et al., 2004). O IGF-I e o IGF-II ativam os receptores de IGF tipos I e II, presentes nas células da camada da granulosa e da teca, respectivamente (BURATINI Jr., 2007). Os níveis de IGF total não são diferentes no fluido folicular de folículos dominantes em relação aos folículos subordinados, mas os níveis de IGF-I livre são maiores no fluido folicular do maior folículo comparado ao segundo maior da mesma onda (BEG et al., 2002), o que reforça a ideia de que o sistema IGF pode atuar no processo de seleção do folículo dominante (BURATINI Jr., 2007).

Atresia folicular

O folículo ovulatório é formado a partir da última onda folicular do ciclo estral, sendo que folículos dominantes de ondas anteriores entram em um processo de atresia. Esta atresia é determinada pela presença de um corpo lúteo ativo no ovário, com adequada produção de progesterona (MELO, 2009).

A atresia é um processo que pode acometer qualquer estágio do desenvolvimento folicular, sendo, no entanto, predominante na fase antral (MAGALHÃES et al., 2009), e vários fatores, como idade, aporte nutricional e estágio reprodutivo, podem afetar as taxas de atresia folicular (ARAÚJO et al., 2010). Além de ser regulada principalmente por fatores endócrinos, como o FSH e o LH, fatores parácrinos, incluindo o Kit-Ligante, IGF-1, fator de crescimento epidérmico (EGF) e fibroblástico básico (FGFb), ativina e as BMPs (proteínas morfogenéticas ósseas) também influenciam no processo de morte celular nos diferentes estádios foliculares (ARAÚJO et al., 2010). Desta forma, é provável que o balanço entre os fatores que promovem sobrevivência e aqueles que induzem à atresia irá decidir se um determinado folículo continuará o seu desenvolvimento ou sofrerá atresia (MAGALHÃES et al., 2009).

A atresia pode ocorrer por via degenerativa ou apoptótica, quando o ambiente parácrino ou endócrino não é apropriado para suportar o crescimento folicular ou a diferenciação das células da granulosa (ARAÚJO et al., 2010). Uma das principais causas de atresia por degeneração é a ocorrência de isquemia, em que a falha no fornecimento de oxigênio e nutrientes para o ovário provoca a morte celular (MAGALHÃES et al., 2009). Já a

atresia por apoptose é um processo de morte celular individual e ativo, caracterizado pela fragmentação nuclear e pela formação de corpos apoptóticos, sendo um processo altamente dependente da expressão gênica, em que o desbalanço entre os genes pró-apoptóticos e anti-apoptóticos determinam a morte celular (MAGALHÃES et al., 2009).

Assim, visando evitar a perda folicular que ocorre naturalmente pela atresia, muitos estudos têm sido realizados a partir do desenvolvimento de sistemas de cultivo *in vitro* de folículos pré-antrais e antrais com a finalidade de elucidar os fatores e os mecanismos envolvidos no crescimento e na atresia folicular (ARAÚJO et al., 2010).

Ovulação, formação do corpo lúteo e síntese de progesterona

O crescimento do folículo dominante em ambiente com baixa concentração de progesterona, durante a última onda de crescimento folicular, promove o aumento das concentrações de estrógenos, que desencadeia o mecanismo de retroalimentação positiva para a secreção do GnRH, e o consequente pico de LH, promovendo a ovulação (FORTUNE, 1994).

Em mamíferos, os pulsos pré-ovulatórios de LH são extremamente importantes para a maturação do folículo e ovulação (AERTS & BOLS, 2010). Em resposta ao surgimento de LH, prostaglandinas da série E são produzidas pelo folículo, que são cruciais para a ruptura do folículo e liberação do oócito. Além disso, é assumido que o LH estimula e prepara as células das camadas granulosa e teca para a luteinização (FILION et al., 2001).

A ovulação caracteriza-se pela ruptura da membrana folicular e a expulsão do oócito. Após a ocorrência desse evento, a parede do folículo ovulado é colapsada e a cavidade invadida por linfa e sangue provenientes dos capilares presentes em grande quantidade no folículo ovulatório (SALES & ARAÚJO, 2010). Esse conjunto de componentes promove a formação de uma estrutura denominada de corpo hemorrágico, e este se reorganiza para formar o corpo lúteo (CL) sob influência de vários fatores angiogênicos e mitogênicos, como o IGF-I (SALES & ARAÚJO, 2010).

Após a ovulação, as células remanescentes da teca e da granulosa do folículo ovulatório, que até então sintetizavam estradiol, são reorganizadas para formarem o CL e sintetizarem progesterona (P4) (SALES & ARAÚJO, 2010). Para que ocorra tal evento, há uma diminuição na expressão da enzima P450aromatase, e tal mudança determina o início da luteinização das células da teca e da granulosa, que resultam na formação do CL e início da síntese de P4 (VOSS & FORTUNE, 1993; BERTAN et al., 2006).

O principal substrato para a produção de P4 é o colesterol, sintetizado principalmente no fígado, e transportado para todos os tecidos esteroidogênicos, como os folículos ovarianos e o CL. Nas células luteais bovinas,

a ligação do LH com seu receptor específico na membrana celular favorece a conversão de colesterol éster em colesterol e ácidos graxos, evento que contribui para uma maior disponibilidade destes lipídeos no citoplasma (BERTAN, 2004; SALES & ARAÚJO, 2010). Pulsos episódicos de LH são necessários para a formação do CL em bovinos, mas não são requeridos para a manutenção da função luteal (AERTS & BOLS, 2010). Desse modo, o LH parece modular a síntese de P4 simplesmente por facilitar a disponibilidade e o transporte de colesterol do citoplasma para a membrana mitocondrial (BERTAN et al., 2006).

Durante a fase luteal, o CL aumenta em tamanho e capacidade de liberar P4, e as concentrações séricas deste hormônio estão associadas às concentrações de RNAm das proteínas que participam nas diversas etapas de sua produção (BERTAN et al., 2006). Por volta do 17º dia do ciclo estral, ocorre a luteólise desencadeada pela PGF2 α liberada pelo endométrio e redução nos níveis de P4, com a ocorrência de um novo estro.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A associação entre os estudos endocrinológicos e ultrassonográficos foram decisivos para se descrever o padrão de crescimento folicular durante o ciclo estral nos bovinos. Pelo presente trabalho foi demonstrado o padrão de ondas de crescimento folicular e foram definidos os processos de recrutamento, seleção e dominância folicular, seguidos de atresia ou ovulação do folículo dominante durante as fases dos ciclos reprodutivos, o que possibilitou o desenvolvimento de técnicas de manejo reprodutivo que possam controlar o crescimento folicular nestes animais. Dessa forma, o estudo da dinâmica folicular durante o ciclo estral pode auxiliar na compreensão dos fenômenos que interferem na sincronização do ciclo estral e na ovulação em fêmeas bovinas, colaborando para o aumento da fertilidade e, consequentemente, da eficiência reprodutiva dos rebanhos.

REFERÊNCIAS

- ADAMS, G.P.; MATTERI, R.L.; KASTELIC, J.P. et al. Association between surges of follicle stimulating hormone and the emergence of follicular waves in heifers. **Journal of Reproduction and Fertility**, v.94, p.177-188, 1992.
- ADAMS, G.P.; JAISWAL, R.; SINGH, J. et al. Progress in understanding ovarian follicular dynamics in cattle. **Theriogenology**, v.69, p.72-80, 2008.
- AERTS, J.M.J.; BOLS, P.E.J. Ovarian follicular dynamics: a review with emphasis on the bovine species. Part II: Antral development, exogenous influence and future prospects. **Reproduction in Domestic Animals**, v.45, p.180-187, 2010.
- ARAÚJO, V.R.; ALMEIDA, A.P.; MAGALHÃES, D.M. et al. Papel das Proteínas Morfogênicas Ósseas-6 e -7 (BMP-6 e -7) na regulação da foliculogênese inicial em mamíferos. **Revista Brasileira de Reprodução Animal**, v.34, p.69-78, 2010.
- BALL, P.J.H.; PETERS, A.R. **Reprodução em bovinos**. (3Ed.). São Paulo: Roca, 2006. 232p.
- BAO, B.; GARVERICK, H.A. Expression of steroidogenic enzyme and gonadotropin receptor genes in bovine follicles during ovarian follicular waves: a review. **Journal of Animal Science**, v.76, p.1903-1921, 1998.
- BARUSELLI, P.S.; MUCCILOLO, R.G.; VISINTIN, J.A. et al. Ovarian follicular dynamics during the estrous cycle in buffalo (*Bubalus bubalis*). **Theriogenology**, v.47, p.1531-1547, 1997.
- BARUSELLI, P.S.; GIMENES, L.U.; SALES, J.N.S. Fisiologia reprodutiva de fêmeas taurinas e zebuínas. **Revista Brasileira de Reprodução Animal**, v.31, n. 2, p.205- 211, 2007.
- BEG, M.A.; BERGFELT, D.R.; KOT, K. et al. Follicular fluids factors and granulosa-cell gene expression associated with follicle deviation in cattle. **Biology of Reproduction**, v. 64, p. 432-441, 2001.
- BEG, M.A.; BERGFELT, D.R.; KOT, K. et al. Follicle selection in cattle: dynamics of follicular fluid factors during development of follicle dominance. **Biology of Reproduction**, v.66, p.120-126, 2002.
- BERTAN, C.M. **Mecanismos endócrinos e moleculares pelos quais o estradiol estimula a síntese de prostaglandina F2 α no endométrio de fêmeas bovinas**. 2004. 185f. Tese (Doutorado em Medicina Veterinária) - Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2004.
- BERTAN, C.M.; BINELLI, M.; MADUREIRA, E.H et al. Mecanismos endócrinos e moleculares envolvidos na formação do corpo lúteo e na luteólise - revisão de literatura. **Brazilian Journal of Veterinary Research and Animal Science**, v.43, n.6, 2006.
- BÓ, G.A.; MORENO, D.; CUTAIA, L. et al. Manipulação hormonal do ciclo estral em doadoras e receptoras de embrião bovino. **Acta Scientiae Veterinariae**, v.32, p.1-22, 2004.
- BURATINI Jr., J. Controle endócrino e local da foliculogênese em bovinos. **Revista Brasileira de Reprodução Animal**, v.31, p.190-196, 2007.

- CARVALHO, J.B.P.; CARVALHO, N.A.T.; REIS, E.L et al. Effect of early luteolysis in progesterone-based timed AI protocols in *Bos indicus*, *Bos indicus* × *Bos taurus*, and *Bos taurus* heifers. **Theriogenology**, v.69, p.167-175, 2008.
- FILION, F.; BOUCHARD, N.; GOFF, A.K et al. Molecular cloning and induction of bovine prostaglandin E synthase by gonadotropins in ovarian follicles prior to ovulation *in vivo*. **Journal of Biology and Chemistry**, v.276, p.34323-34330, 2001.
- FORTUNE, J.E. Ovarian follicular growth and development in mammals. **Biology of Reproduction**, v.50, p.225-32, 1994.
- FORTUNE, J.E.; RIVERA, G.M.; EVANS, A.C.O. et al. Differentiation of dominant versus subordinate follicles in cattle. **Biology of Reproduction**, v.65, p.648-654, 2001.
- FORTUNE, J.E.; RIVERA, G.M.; YANG, M.Y. Follicular development: the role of the follicular microenvironment in selection of the dominant follicle. **Animal Reproduction Science**, v.82-83, p.109-126, 2004.
- GINTHER, O.J.; WILTBANK, M.C.; FRICKE, P.M et al. Selection of the dominant follicle in cattle. **Biology of Reproduction**, v.55, p.1187-1194, 1996.
- GINTHER, O.J.; BEG, M.A.; BERGFELT, D.R. et al. Follicle selection in monovular species. **Biology of Reproduction**, v.65, p.638-647, 2001.
- GINTHER, O.J.; BEG, M.A.; DONADEU, F.X. et al. Mechanism of follicle deviation in monovular farm species. **Animal Reproduction Science**, v.78, p.239-257, 2003.
- LUCY, M.C.; SAVIO, J.D.; BADINGA, R.L. et al. Factors that affect ovarian follicular dynamics in cattle. **Journal of Animal Science**, v.70, p.3615-3626, 1992.
- MAGALHÃES, D.M.; FERNANDES, D.D.; ARAÚJO, V.R. et al. Papel do hormônio foliculo estimulante na foliculogênese *in vivo* e *in vitro*. **Revista Brasileira de Reprodução Animal**, v.33, p.171-182, 2009.
- MELO, C.L. **Dinâmica folicular de vacas de corte tratadas com três protocolos de sincronização da ovulação**. 2009. 41p. Dissertação (Mestrado em Ciências Veterinárias) – Faculdade de Medicina Veterinária, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, 2009.
- MIHM, M.; BAKER, P.J.; IRELAND, J.L. et al. Molecular evidence that growth of dominant follicles involves a reduction in follicle-stimulating hormone dependence and an increase in luteinizing hormone dependence in cattle. **Biology of Reproduction**, v.74, p.1051-1059, 2006.
- ROCHE, J.F.; BOLAND, M.P. Turnover of dominant follicle in cattle of different reproductive stage. **Theriogenology**, v.35, p.81-90, 1991.
- SALES, M.G.F.; ARAÚJO, A.A. Corpo lúteo cíclico e gestacional: revisão. **Revista Brasileira de Reprodução Animal**, v.34, p.185-194, 2010.
- SAVIO, J.D.; KEENAN, L.; BOLAND, M.P. et al. Pattern of growth of dominant follicles during oesturs cycle in heifers. **Journal of Reproduction and Fertility**, v.83, p.663-671, 1988.
- SIROIS, J.; FORTUNE, J.E. Ovarian follicular dynamics during the estrous cycle in heifers monitored by real-time ultrasonography. **Biology of Reproduction**, v.39, p.308-317, 1988.
- TOWNSON, D.H.; TSANG, P.C.; BUTLER, W.R. et al. Relationship of fertility to ovarian follicular waves before breeding in dairy cows. **Journal of Animal Science**, v.80, p.1053-1058, 2002.
- VOSS, A.K.; FORTUNE, J.E. Estradiol-17 beta has a biphasic effect on oxytocin secretion by bovine granulosa cells. **Biology of Reproduction**, v.48, p.1404-1449, 1993.
- WILTBANK, M.C.; GUMEN, A.; SARTORI, R. Physiological classification of anovulatory conditions in cattle. **Theriogenology**, v.57, p.21-52, 2002.