د کابل پوهنتون دطبیعي علومو علمي ـــ څېړنیزه مجله
مجـــله علـــمی- تحقیقی علـــوم طبیعی پوهنتون کابل
Journal of Natural Sciences – Kabul University
e-ISSN:3078-6665 P-ISSN:3078-5561

مطالعه‌ی نقش سیستم عصبی و اندوکراین در نسل‌گیری فصلی نشخوارکننده‌گان کوچک

پوهنیار محمد یوسف فرهمند

دیپارتمنت پریکلینیک، پوهنځی علوم وترنری، پوهنتون کابل، کابل، افغانستان

ایمیل: myosuf440@gmail.com

چکیده

نسل‌گیری فصلی در حیوانات برای هماهنگ ساختن زمان تولد با یک زمان مناسب سال از نظر درجه‌ی حرارت و موجودیت مواد غذایی می‌باشد. نشخوارکننده‌گان کوچک مانند؛ بز و گوسفند از جمله نسل‌دهنده‌گان فصلی روزهای کوتاه محسوب می‌شوند. هورمون میلاتونین نقش اساسی در تنظیم نسل‌گیری فصلی دارد. سایر هورمون ها؛ مانند کیس پیپتین، هورمون نهی‌کننده‌ی گونادوتروپین‌ها و هورمون تایروید نیز در این زمینه نقش قابل ملاحظه دارند. هدف از تحریر این مقاله مطالعه‌ی میکانیزم عملکرد سیستم عصبی و اندوکراین در تنظیم فعالیت‌های تولیدمثل نشخوارکننده‌گان کوچک می‌باشد که معلومات مفید برای اهل مسلک بوده و برای فارم‌داران در زمینه‌ی تنظیم و مدیریت فارم شان از اهمیت فوق‌العاده‌ی برخوردار می‌باشد. مطالعه‌ی ذیل به شکل مروری صورت گرفته است و یافته‌ها در این زمینه نشان می‌دهد که سیستم عصبی و اندوکراین فعالیت‌های تولید مثل را تعدیل می‌کنند و نقش اساسی در تنظیم و هماهنگی آن با فصل سال دارند.

واژه‌های کلیدی: دوره‌ی نوری؛ کیس پیپتین؛ میلاتونین؛ نسل‌گیری فصلی؛ هورمون نهی‌کننده‌ی گونادوتروپین‌ها؛ هورمون تایروید

A Study of the Nervous and Endocrine Systems in Seasonal Breeding of Small Ruminants

Mohammad Yosuf Farahmand

Preclinic Department, Faculty of Veterinary Sciences, Kabul University, Kabul City, Afghanistan

Email: myosuf440@gmail.com

Abstract

Seasonal animal breeding is used to coordinate the time of birth with a suitable time of the year in terms of temperature and food availability. Small ruminants like goats and sheep are considered short-day breeders. Melatonin hormone has the main role in the regulation of seasonal breeding. Other hormones like Kisspeptin, gonadotropin inhibitory, and thyroid hormone have remarkable roles in this field. This article aims to study the functioning mechanism of the nervous and endocrine systems in regulating the reproductive activities of small ruminants, which is useful information for professionals and farmers in farm regulation and management. They are essential. The following study is done in the form of a review. The findings in this field show that the nervous and endocrine systems modulate reproductive activities and play a major role in regulating and coordinating them with the season.

Keywords: Gonadotropin Inhibitory Hormone; Kisspeptin; Melatonin; Photoperiod; Seasonal Breeding;Thyroid Hormone

ارجاع: فرهمند، م. ی. (۲۰۲٤). مطالعه‌ی نقش سیستم عصبی و اندوکراین در نسل‌گیری فصلی نشخوارکننده‌گان کوچک. *مجله علمی- تحقیقی علوم طبیعی پوهنتون کابل، ۷(۳)*، ۱۷۷-۱۹۲.

https://doi.org/10.62810/jns.v7i3.35

مقدمه

تولیدمثل فصلی یک روند برای انکشاف مؤثریت تولیدمثل در اثر هماهنگ ساختن زمان چوچه‌زایی با مناسب‌ترین زمان سال می‌باشد. تناسب درجه‌ی حرارت و فراوانی مواد غذایی بقای نوزادان را تأمین می‌کند(Ramirez et al., 2021). حیوانات ساکن در قسمت‌های مختلف کره‌ی زمین تحت شرایط اقلیمی متفاوت فعالیت‌های تولیدمثل خود را در یک دوره‌ی زمانی خاص سال برای به حداکثر رساندن بقای فرزندانشان محدود می‌سازند. حیوانات اهلی به طور گسترده نظر به تعداد دفعاتی که در طول سال تولیدمثل می‌کنند، به نسل‌دهنده‌گان فصلی و غیرفصلی طبقه‌بندی می‌شوند. نسل‌دهنده‌گان فصلی آن‌هایی هستند که در یک دوره‌ی مشخص زمانی در طول سال از نظر تولیدمثل فعال می‌باشند. آن‌ها از تغییرات ایجاد شده در طول روز به عنوان تقویم استفاده می‌نمایند و به این اساس بسیاری از روندهای فزیولوژیکی و رویه‌یی را تنظیم می‌نمایند. در قدم بعدی این حیوانات به اساس تعداد دوران نرطلبی به حیوانات پولی استرس و مونواسترس نیز طبقه‌بندی می‌شوند. پولی‌استرس آن‌هایی اند که دارای چندین دوران نرطلبی در فصل نسل‌گیری خود می‌باشند. حیوانات شامل این گروپ عبارت از اسپ، مرکب، بز و گوسفند می‌باشد. مونواسترس آن‌هایی هستند که دارای یک دوران نرطلبی در فصل نسل‌گیری خود می‌باشند. مثل: خرس، روباه و غیره. نسل‌دهنده‌گان غیرفصلی مانند گاو و خوک آن‌هایی هستند که در طول سال بدون یک فصل مشخص دارای دوران نرطلبی با فواصل مشخص می‌باشند (Vasantha, 2016).

فصلی بودن تولیدمثل یک روند فزیولوژیکی کسبی است که توسط حیوانات وحشی برای مقابله با تغییرات فصلی در صورت فراهم بودن درجه‌ی حرارت و غذا استفاده می‌شود. اهلی شدن حیوانات باعث شده است که این توافق به شکل مکمل در حیوانات مثل گاو و خوک از بین‌برود؛ اما در اکثر نسل‌های گوسفند، بز و اسپ‌ها که از اقلیم نیمه‌گرم‌سیر و نیمه‌قطبی منشأ گرفته اند، باقی مانده است. در این اقلیم‌ها، دوره‌ی نوری یکی از فکتورهای اساسی محیطی است که آغاز و جریان‌تولیدمثل فصلی را تعیین می‌کند. زمان فصل نسل‌گیری بسته‌گی به طول دوره‌ی حامله‌گی دارد. بنابراین، در نشخوارکننده‌گان کوچک، زایمان در فصل بهار رخ می‌دهد. بز و گوسفند که دوره‌ی حامله‌گی آن‌ها پنج ماه می‌باشد، از جمله‌ی نسل‌دهنده‌گان روزهای کوتاه محسوب می‌شوند. اسپ‌ها که دوره‌ی حامله‌گی آن‌ها ۱۱ ماه می‌باشد در جریان روزهای طولانی فصل بهار و تابستان به فعالیت‌های جنسی خود آغاز می‌کنند (Malpaux et al., 1996).

فکتور بسیار عمده مرتبط به نسل‌گیری فصلی دوره‌ی نوری می‌باشد. دوره‌ی نوری به طول نسبی دوره‌های متناوب روشنی و تاریکی گفته می‌شود. مادیان در اواخر خزان به یک حالت انسترس (بدون دوران نرطلبی) در می‌آید که این به علت کاهش روشنی روز بوده و دوره‌های تخمدان ها دوباره در اواخر زمستان و آغاز بهار به علت افزایش روشنی روز از سرگرفته می‌شود. این پدیده در بز و میش برعکس می‌باشد. طوری که در آن‌ها دوره‌های تخمدان با کاهش روشنی روز فعال شده و در زمان افزایش روشنی روز غیرفعال می‌شود. هدف از حساسیت به دوره‌ی نوری هماهنگ ساختن تولید مثل با شرایط اقلیمی مناسب می باشد (Reece and Rowe, 2017). نسل‌گیری فصلی و دوره‌ی نوری در جنس نر این حیوانات نیز تأثیرات مشابه دارد؛ چون تغییرات در روشنی روز تأثیرات قابل ملاحظه‌یی بالای عملکرد خصیه‌ها دارد. تکه‌بز و قوچ دوره‌های برگشت خصیه‌ها (کاهش فعالیت) را در جریان افزایش دوره‌ی نوری می‌داشته باشند که دوباره در هنگام کاهش دوره‌ی نوری از سر اعاده می‌شود. در نریان کاهش دوره‌ی نوری عملکرد خصیه‌ها را نیز کاهش می‌دهد. غده‌ی پینیل در یک میکانیزم اساسی در رابطه به تأثیرات دوره‌ی نوری بالای عملکرد خصیه‌ها و تخمدان‌ها شامل می‌باشد. این غده میان دو نیم‌کره‌ی مغز موقعیت دارد. غده‌ی پینیل پاسخ دوره‌ی نوری را در قوچ و میش میان‌جیگری می‌کند (Reece et al., 2015).

مطالعه‌ی ذیل به شکل مروری بوده و در این تحقیق از مقالات متعدد علمی استفاده به عمل آمده است. هدف از مطالعه‌ی نقش سیستم عصبی و اندوکراین در نسل‌گیری فصلی درک میکانیزم فزیولوژیکی تأثیر هورمون‌ها در این زمینه همراه با محرکات عصبی و محیطی که دریافت می‌شود، می‌باشد. چون در مورد چگونه‌گی کارکرد سیستم عصبی در هماهنگی با سیستم اندوکراین برای تنظیم فعالیت‌های تولیدمثل، نشخوارکننده‌گان کوچک معلومات بسیج وجود ندارد، به این دلیل مطالعه‌ی ذیل می‌تواند یک معلومات مفید برای اهل مسلک و فارم‌داران در عرصه‌ی تنظیم و مدیریت فارم باشد.

یافته‌ها

دوره‌ی نوری

دوره‌ی نوری یک روند مغلق است که شامل جنبه‌های عصبی و هورمونی می‌شود. دوره‌ی نوری در قدم نخست توسط رتینای چشم درک شده و از طریق مسیر عصبی که شامل هسته‌های Suprachiasmatic و گانگلیای فوقانی گردنی می‌شود، به غده‌ی پینیل خود را می‌رساند، جایی‌که پیام‌ها میزان ترشح میلاتونین را تعدیل می‌کنند. میلاتونین صرف هنگام شب افراز می شود. بنابراین،

مدت زمان افراز میلاتونین میان روزهای طولانی و کوتاه متفاوت است. این مدت زمان افراز میلاتونین بعداً برای تنظیم فعالیت محور هایپوتلاموس- غده‌ی نخامیه- اعضای تناسلی طی مراحل می‌شود (Malpaux et al., 1996).

فصل‌زایی در گوسفندان و سایر پستانداران شامل تغییرات عمیق در میتابولیزم، اشتها، نموی پشم و تولیدات می‌باشد. هورمون میلاتونین بالای تمام این تغییرات تأثیر داشته و یک انعکاس دقیق از دوره‌ی نوری محیط می‌باشد. در گوسفندان، قرار گرفتن در معرض روزهای کوتاه و یا تطبیق میلاتونین توسط دوزهای روزانه به طور قابل ملاحظه‌ی فصل نسل‌گیری را به پیش می‌برند. اگر گوسفندان از تغییرات پیام‌های میلاتونین در اثر کشیدن غده‌ی پینیل و یا قرار گرفتن در معرض رژیم روشنی دوامدار محروم شوند، بازهم می‌توانند دوران سالانه‌ی نسل‌گیری فصلی را آشکار سازند. این نشان می‌دهد که یک سلسله‌ی دوره‌یی سالانه‌ی تولیدمثل وجود دارد که توسط تغییرات پیام‌های میلاتونین تعدیل می‌شود که باعث هماهنگ ساختن تولیدمثل با فصل مناسب آن می‌شود. دوره‌ی نوری محیط و پیام‌های میلاتونین برای حیواناتی که تازه به بلوغیت رسیده‌اند و اولین دوران تولیدمثل آن‌ها می‌باشد، بسیار مهم است. شواهد نشان می‌دهد که تاریخچه‌ی دوره‌ی نوری یک حیوان از حیات داخل رحم (پذیرش میلاتونین مادر توسط جنین) در اوایل بارداری آغاز می‌شود. این نشان می‌دهد که تجربه‌ی دوره‌ی نوری یک مادر به جنین منتقل می‌شود و پاسخ‌های بعدی نوزاد را به دوره‌ی نوری تغییر می‌دهد (Williams and Helliwell, 1993). دوره‌ی نوری یکی از مهم‌ترین فکتورهای محیطی در تنظیم یک گله‌ی تولیدی می‌باشد. این فزیولوژی تولید مثل را از طریق روشنی که توسط ریتینا چشم گرفته شده و به غده‌ی پینیل منتقل می‌شود را کنترول می‌کند. در پاسخ به آن میلاتونین به یک میزان بالا در شب و به اندازه‌ی کم در جریان روز تولید می‌شود که به این حالت Circadian rhythm گفته می‌شود. Circadian rhythm عبارت از هرگونه تغییرات فزیکی، روانی و رویه‌یی که یک دوران ۲۴ ساعته را تعقیب کند، گفته می‌شود. مدت زمان افراز میلاتونین با مدت زمان شب هماهنگ شده و باهم همراه با هورمون ایسترادایول افراز متناوب هورمون رهاکننده‌ی گونادوتروپین (Gonadotropin-releasing hormone) را تنظیم می‌نماید که باعث تغییرات در افراز متناوب هورمون LH (Luteinizing hormone) شده که مسئول تخم‌ریزی می‌باشد (Ramirez et al., 2021).

تولیدمثل در نشخوارکننده‌گان کوچک را می‌توان با تجویز هورمون‌های خارجی (زرقی) کنترول کرد تا سلسله‌ی فزیولوژیکی حوادث مربوط به دوره‌ی فحلی، دانش در مورد فزیولوژی رشد فولیکل در تخمدان و به ویژه روابط ایجاد شده بین فولیکل‌ها را تغییر داد. همزمان در تخمدان‌ها و تعامل با

هورمون‌هایی که تولیدمثل را کنترول می‌کنند استفاده‌ی کافی از پروتوکول‌های کمک‌کننده‌ی باروری ضروری است. تغییرات ایجاد شده شامل همزمان‌سازی دوران نرطلبی با کاهش یا افزایش مدت مرحله‌ی لوتیل، تحریک رشد فولیکل و تخم‌ریزی می‌باشد (Romas and Silva, 2018).

تولید مثل فصلی در میش‌ها

گر حامله‌گی انکشاف نکند، فصل نسل‌گیری توسط سلسله‌یی از فواصل منظم رویه‌ی نرطلبی (به طور اوسط ۱۷ روز) و تخم‌ریزی مشخص می‌شود. فصل انسترس توسط توقف فعالیت‌های جنسی مشخص می‌شود. انتقال از انسترس به فصل تولیدمثل به شکل تدریجی صورت می‌گیرد. از لحاظ اندوکراین در فصل انسترس انکشاف و بازگشت فولیکل‌ها رخ داده و فولیکل‌های بزرگ‌تر نسبت به آن‌هایی که در جریان مرحله‌ی لوتیل دوران نرطلبی هستند. در سراسر انسترس فصلی، فولیکل‌ها سترویدها را تولید نموده و تأثیرات فیدبک مثبت و منفی سترویدها بالای افراز هورمون LH دوام می‌نماید؛ قسمی که در فصل نسل‌گیری می‌باشد. هورمون LH به رها شدن ادامه می‌دهد؛ اما با یک فریکونسی کمتر نسبت به فصل تولیدمثل صورت می‌گیرد. طوری که یک ضربه هر ۸ الی ۱۲ ساعت در مقابل یک ضربه در ۳ الی ۴ ساعت در وسط مرحله‌ی لوتیل، یک ضربه در ۱ الی ۲ ساعت بلافاصله قبل از افراز دوامدار LH قبل از تخم‌ریزی و یک ضربه در هر بیست دقیقه در جریان افراز دوامدار LH قبل از تخم‌ریزی افراز می‌شود. یک تفاوت عمده نیز در غلظت پروجسترون پلازما رخ می‌دهد که به یک سطح غیرقابل تشخیص در جریان انسترس باقی می‌ماند. سطوح هورمون تحریک‌کننده‌ی فولیکل به نظر نمی‌رسد که به طور قابل ملاحظه نسبت به فصل تولیدمثل متفاوت باشد (Rosa and Bryant, 2003).

تولید مثل فصلی در قوچ‌ها

قوچ‌ها نوسانات فصلی را در رویه‌ی جنسی، فعالیت‌های هورمونی، تشکیل حجرات جنسی و همچنان در وزن و حجم خصیه‌ها نشان می‌دهند. با این حال که تغییرات رویه‌یی و فزیولوژیکی نسبت به میش‌ها کمتر ملاحظه می‌شود. در حقیقت، زمانی که تخم‌ریزی و نرطلبی در میش‌ها متوقف می‌شود، تشکیل سپرم و فعالیت‌های جنسی در قوچ‌ها هرگز متوقف نمی‌شود. به طور عموم، تمام این پارامترها در ختم تابستان و در جریان خزان بلند می‌باشد و در ختم زمستان و در جریان فصل بهار کم می‌باشد. طور مثال در قوچ‌های نسل فرانسوی گزارش شده است که وزن خصیه‌ها می‌تواند از ۱۸۰ الی ۱۹۰ تا به ۳۰۰ الی ۳۲۰ گرام متفاوت باشد و تولید سپرماتوزوا بر هر گرام پارانشیمای خصیه می‌تواند از $۸,۵ \times ۱۰^{۶}$ تا به $۱۲,۲ \times ۱۰^{۶}$ افزایش یابد که منجر به تغییرات تولید روزانه‌ی سپرم در هر خصیه به مقدار ۱×۱۰^{۹} الی

$۴,۸\times۱۰^{۹}$ می‌شود. در قوچ های نسل سویی[1] سطح گونادوتروپین‌ها (LH و FSH) ۲ الی ۴ هفته بعد از کاهش در دوره‌ی نوری شروع به افزایش می‌کند که توسط افزایش در تستوستیرون پلازما همراه با نموی خصیه‌ها تعقیب می‌شود. حساسیت قوچ‌ها به دوره‌ی نوری نسبت به میش‌ها متفاوت است. فعالیت‌های جنسی معمولاً یک الی یک‌ونیم ماه وقت‌تر در قوچ‌ها تحریک می‌شود. این امر اجازه می‌دهد تا زمانی‌که دوران نرطلبی در میش‌ها آغاز می‌شود، قوچ‌ها در یک سطح بالایی از فعالیت‌های جنسی قرار داشته باشند (Rosa and Bryant, 2003). مطالعات قبلی نشان می‌دهد که فعالیت جنسی (لیبیدو)، اندازه‌ی خصیه، سطح تستوستیرون و مشخصات منی در قوچ‌های نسل‌های مختلف به طور قابل ملاحظه نظر به فصل سال متفاوت می‌باشد؛ طوری‌که کمترین در فصل تابستان و بیشترین در فصل خزان می‌باشد (Dufour et al., 1984).

فصل به طور قابل توجهی برخی از ویژه‌گی‌های منی را تحت تأثیر قرار می‌دهد. از میان ویژه‌گی‌های کیفی اسپرم تأثیر فصل بر تحرک پیشرونده‌ی اسپرم، فیصدی اسپرم‌های زنده و اسپرم‌های غیرطبیعی، pH منی و شاخص منی مشاهده شده است. بهترین منی در اواخر تابستان تا ماه‌دوم فصل خزان تولید می‌شود. در نرها تولید اسپرم در فصل غیرتولیدمثل کمتر است. برای بررسی فعالیت تولیدمثل فصلی حیوانات؛ مانند قوچ، باید ریتم تولیدمثل دوره‌یی (میکانیزم‌های داخلی) و عوامل خارجی را مطالعه کنیم. مهم‌ترین عامل خارجی، دوره‌ی نوری می‌باشد که مسئول همزمان‌سازی فعالیت تولیدمثل با محیط است؛ اما نه برای تولید یک ریتم تولیدمثل دوره‌یی. در واقع، یک ریتم داخلی در غیاب هر گونه محرک نوری وجود دارد و بنابراین، نقش دوره‌ی نوری همزمان‌سازی است، نه ایجاد این ریتم. هورمون میلاتونین پیوند مشترک بین دوره‌ی نوری و تولیدمثل می‌باشد. فعالیت تولیدمثل به طور مستقیم تابع طول روز نیست؛ اما تحت تأثیر تاریخچه‌ی دوره‌ی نوری حیوان و مرحله‌ی ریتم دوره‌یی است که در آن پیام دوره‌ی نوری دریافت می‌شود (Moghaddam et al., 2012).

اسپرم‌های تشکیل شده در Seminiferous tubules (لوله‌های تولیدکننده‌ی سپرم) واقع در خصیه به اپیدیدایمس توسط جریان مایع که به طور فعال توسط اپیتلیوم لوله‌های تولیدکننده ترشح می‌شود، منتقل می‌گردد. به خوبی ثابت شده است که تولید اسپرم توسط عوامل فصلی تعدیل می‌شود. تولید سپرم تحت کنترول گونادوتروپین‌ها قرار دارد؛ اما به نظر نمی‌رسد که جریان مایع خصیه در قوچ تحت تنظیم مستقیم گونادوتروپین باشد یا با تولید سپرم مرتبط باشد. با این حال، این احتمال که گونادوتروپین‌ها ممکن است به طور غیرمستقیم بر روی سرعت جریان مایع Rete testes با تعدیل

[1] Soay Rams

لوله‌های تولیدکننده‌ی سپرم عمل کنند را نمی‌توان رد کرد و این اثر تنها زمانی دیده می‌شود که تغییرات بین فصل مشخص شود (Dacheux et al., 1981).

تولید مثل فصلی در بزها

بزها نیز مانند گوسفندان از جمله‌ی نسل‌دهنده‌گان فصلی محسوب می‌شوند. شروع و طول فصل تولید مثل به عوامل مختلفی از جمله عرض جغرافیایی، آب و هوا، نسل، مرحله‌ی فزیولوژیکی، موجودیت جنس نر، سیستم تولیدمثل و به طور خاص دوره‌ی نوری بسته‌گی دارد. با این حال، محدودیت مواد غذایی اغلب باعث طولانی شدن دوره‌های انسترس، عدم تخم‌ریزی و کاهش باروری می‌شود (Fatet et al., 2011). در اکثر نسل‌های بز، فصل تولیدمثل در خزان و زمستان رخ داده و دوره‌ی انسترس در فصل بهار و تابستان می‌باشد. مطالعاتی که بالای نسل‌های بزهای اسپانیوی در ساحات مدیترانه‌یی صورت گرفته است، نشان می‌دهد که غلظت پروجسترون پلازما در نمونه‌های خون که دوبار در هفته جمع‌آوری می‌شدند، فصلی بودن فعالیت‌های تخم‌ریزی دوره‌یی را در طول سال نشان می‌دهد. همچنان مطالعات که بالای بزهای نر صورت گرفته است، نشان می‌دهد که همراه با کاهش طول روز در خزان، افزایش در افراز تستوستیرون، لیبیدو، کمیت و کیفیت تولید سپرم مشاهده می‌گردد (Brunet et al., 2011). ویژه‌گی‌های منی تکه‌بزهای نسل‌های مختلف که در شمال یونان پرورش یافته اند، تغییرات فصلی قابل توجهی را در کمیت منی (حجم، تعداد مجموعی اسپرم در هر انزال) و کیفیت (فیصدی اسپرم‌های زنده، تحرک پیشرونده‌ی اسپرم و فیصدی اسپرم‌های غیرطبیعی) نشان می‌دهند. بهترین منی در اواخر تابستان و خزان (فصل تولیدمثل) تولید می‌شود (Karagiannidis et al., 2000).

تکه‌بزهای بومی نسل پیویا (نسل اسپانیوی) تولیدمثل فصلی قابل توجهی با فعالیت جنسی شدید بین ماه آگست (اواسط تابستان) و ماه نوامبر (اواخر خزان) از خود نشان می‌دهند. مطالعات زیادی ارتباط بین تحرک اسپرم و باروری را نشان داده اند. پارامترهای حرکت اسپرم برای نفوذ به تخمه بسیار مهم است و تحرک پیشرونده‌ی اسپرم برای نفوذ مؤثر آن به تخمه ضروری می‌باشد (Zarazaga et al., 2009). تغذیه به عنوان یک عامل مهم در فصلی بودن عملکرد تولیدمثل در تکه‌بزها در نظر گرفته می‌شود. در نواحی مدیترانه‌یی، اکثر بزها در سیستم‌های پیشرفته‌ی فارم‌داری نگهداری می‌شوند. جایی که در دسترس بودن غذا به شدت به فصل بسته‌گی دارد. از این رو، اغلب تصور می‌شود که تغذیه ممکن است مسئول الگوهای تولیدمثل فصلی باشد. با این حال، از آن‌جایی که تغییرات در دوره‌ی نوری نیز در زمان کاهش مواد غذایی رخ می‌دهد، ممکن است فصل و تغذیه اثرات پیچیده‌ی بر فعالیت تولیدمثل داشته باشد (Short and Mann, 1966). یک توضیح احتمالی این است که نسل‌های

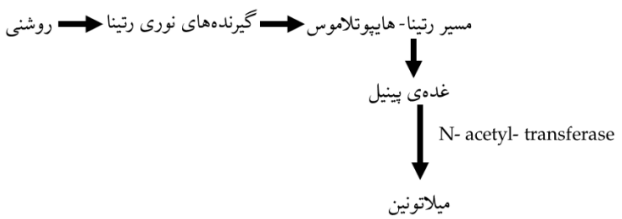
بزرگ‌تر به نیازهای فزیولوژیکی و تغذیه‌یی بیشتری نیاز دارد تا بتواند تولیدمثل مناسب داشته باشد (Amoah et al., 1996). تأثیر فصل و تغذیه بالای میزان تخم‌ریزی در بزهای آنگورا مورد مطالعه قرار گرفته است. بزهای این نسل معمولاً در اکثر شرایط تولید یک تخم‌ریزی دارند؛ اما در شرایط تغذیه‌یی بسیار خوب ممکن است دو تخم‌ریزی داشته باشند (Fatet et al., 2011).

نسل‌های بزهای آسترالیایی نشان داده اند که قرار گرفتن بزهای ماده در معرض تکه‌بزها باعث دو تخم‌ریزی می‌شود که توسط یک مرحله‌ی کوتاه لوتیل پنج‌روزه از هم جدا می‌شوند و ایسترس همراه با تخم‌ریزی دوم رخ می‌دهد. این توالی برای تعدادی از انواع آن در آغاز فعالیت تولیدمثل معمول می‌باشد (Restal, 1992). بز و گوسفندهای که از عرض‌های جغرافیایی دارای تغییرات زیاد در طول سال منشأ می‌گیرند، تغییرات قابل ملاحظه‌یی را در فعالیت‌های تولیدمثل خود نشان می‌دهند. البته این موضوع در هر دو جنس مشاهده می‌شود. در بزهای نسل Alpine قرار مطالعات که صورت گرفته است، فصل تولیدمثل در ماه سپتمبر آغاز و در ماه فبروری خاتمه می‌یابد. همچنان در بزهای نر این نسل وزن خصیه‌ها از ۱۰۰ گرام در ماه‌های می و جون تا به ۱۵۰ گرام در ماه‌های اوکتوبر و نوامبر تغییر می‌نماید. این تغییرات مرتبط به تغییرات در تولید سپرم می‌باشد. طور مثال تغییرات بزرگ در حجم مایع انزال شده (۰,۸ میلی لیتر در ماه جولای تا به ۱,٦۹ میلی لیتر در ماه دسمبر)، غلظت سپرم ($۱۰^{۹}$ ×۴,۳ در ماه می تا به $۱۰^{۹}$ ×۳ در ماه اوکتوبر) مورد مطالعه قرار گرفته است (Chemineau et al., 1992). بر اساس ساحات مختلف کره‌ی زمین تغییرات فصلی در دوره‌ی نوری با افزایش فاصله از خط استوا افزایش می‌یابد. از آنجایی‌که فصلی بودن تولید مثل با افزایش تغییرات دوره‌ی نوری افزایش می‌یابد، بنابراین، این احتمال وجود دارد که درجه‌ی فصلی بودن تولیدمثل در گله تحت تأثیر عرض جغرافیایی می‌باشد که گله در آن موقعیت قرار دارد (Mohammad et al., 1984).

نقش سیستم عصبی و اندوکراین

سیستم تنظیم‌کننده‌ی مرکزی Circadian rhythm در هسته‌های Suprachiasmatic واقع در هایپوتلاموس موقعیت دارد. محصول این گونه ساعت بزرگ مغزی به یک دوره‌ی ۲۴ ساعته در نتیجه‌ی دوره‌ی روشنی و تاریکی هماهنگ می‌شود. این هسته‌ها ریتم‌ها را از طریق سیستم عصب خودکار در حجرات محیطی تنظیم می‌کنند. عقیده بر این است که غده‌ی پینیل توسط یک مسیر چندین ساینپسی از هسته‌های Suprachiasmatic کنترول می‌شود. تغییرات در دوره‌ی روشنی و تاریکی توسط چشم پستانداران حس شده و به این هسته‌ها منتقل می‌شود. تاریکی افزایش افراز میلاتونین را تحریک می کند. در این صورت تولید دوره‌یی میلاتونین توسط این هسته‌ها تنظیم می‌شود. غده‌ی پینیل تمام این

فعالیت‌ها را از طریق فعالیت انزایم (N- acetyl transferase) انجام می‌دهد. این یک انزایم بسیار اساسی شامل در افراز میلاتونین است. این انزایم سیروتونین را به (N- acetyl serotonin) تبدیل می‌کند که در قدم بعدی از آن میلاتونین ساخته می‌شود (Vasantha, 2016). در جریان روز تولید میلاتونین نهی می‌شود؛ چون روشنی فعالیت انزایم مشمول در ترکیب میلاتونین را نهی می‌کند که عبارت از N- acetyl transferase می‌باشد. زمانی که تاریکی شود، این تأثیر نهی‌کننده از بین رفته و تولید میلاتونین افزایش می‌یابد (Chemineau et al., 1992).



شکل ۱: مسیر تشکیل میلاتونین (Haque and Asraf Hossain, 2011)

میلاتونین به شکل نارمل توسط غده‌ی پینیل به صورت شبانه ترکیب و افراز می‌گردد، البته با یک افزایش چشم‌گیر در جریان شب که در جریان صبح تقریباً به یک سویه‌ی غیرقابل تشخیص می‌رسد. در جریان افزایش شب هنگام میلاتونین به حیث یک کود داخلی برای دوره‌ی نوری خارجی خدمت می‌کند، کودگذاری طولانی‌مدت میلاتونین برای روزهای کوتاه تحریک‌کننده می‌باشد و کود گذاری کوتاه مدت میلاتونین برای روزهای طولانی نهیه‌کننده می‌باشد. بیشترین غلظت آخذه‌های میلاتونین در قسمت Pars Tuberalis غده‌ی نخامیه و ساحه‌ی Premammillary هایپوتلاموس قرار دارد (Weems et al. 2015). تغییرات دوره‌ی نوری از روزهای طویل به روزهای کوتاه با دوره‌های بیشتر تاریکی فعالیت‌های تولید مثل را در گوسفند و بز در نتیجه‌ی افزایش در افراز میلاتونین آغاز می‌کند. میلاتونین که به هایپوتلاموس می‌رسد بعداً، افراز ضربه‌یی یا قطره‌یی هورمون GnRH را تحریک می‌کند. به تعقیب آن افراز گونادوتروپین‌ها از غده‌ی نخامیه افزایش یافته که در نتیجه باعث آغاز فعالیت‌های تخمدان و شروع فصل تولیدمثل می‌شود. انسترس توسط کاهش در افراز ضربه‌یی GnRH مشخص می‌شود و این به خاطر افزایش در فیدبک منفی فعالیت استروجن می‌باشد (Abecia et al., 2013).

میلاتونین فعالیت انزایم تایروزین هایدروکسیلیز را کاهش می‌دهد که در نتیجه باعث کاهش دوپامین در هایپوتلاموس می‌شود. چون سیستم دوپامینرژیک در سرکوب افراز هورمون LH توسط ایسترادایول سهم عمده در دوران انسترس دارد. در ختم انسترس و شروع فصل تولیدمثل کاهش افراز دوپامین

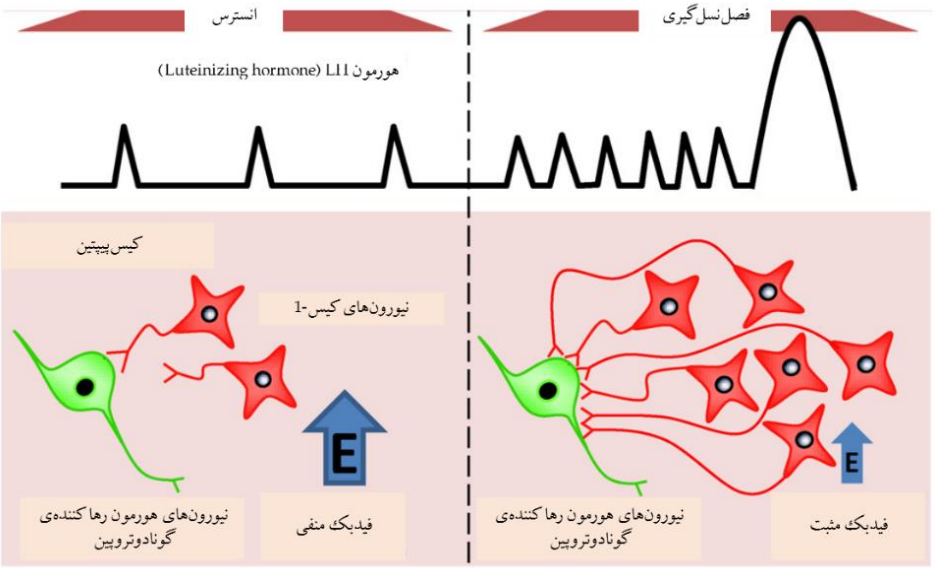
باعث انکشاف فعالیت‌های تولیدمثل می‌شود (Abecia et al., 2013). ساحه‌ی Premammillary هایپوتلاموس ساحه‌ی اساسی برای عملکرد میلاتونین می‌باشد. میلاتونین که به این ساحه می‌رسد افراز LH را تحریک می‌کند. ساحه‌ی پارس‌توبیرالس غده‌ی نخامیه یک فکتور رهاکننده‌ی پرولکتین را در روزهای طویل آزاد می‌کند که در روزهای کوتاه توسط میلاتونین نهی می‌شود. توبیرالین که توسط ساحه‌ی پارس‌توبیرالس تولید می‌شود، بالای حجرات لکتوتروف Pars distalis تأثیر می‌کند تا تظاهر جین c-fos را افزایش داده و رهاسازی پرولکتین را تحریک کند. افراز توبیرالین توسط فورسکولین[2] که یک فعال‌کننده‌ی انزایم Adenylate cyclase می‌باشد، افزایش می‌یابد. بنابراین، تحریک تولید توبیرالین که تحت تأثیر فورسکولین صورت می‌گیرد، توسط میلاتونین نهی می‌شود. در کل تغییرات در افراز میلاتونین یک پیام را به نیورون‌های کنترول‌کننده‌ی گونادوتروپین‌ها از غده‌ی نخامیه می‌رساند که جریان دوامدار افراز میلاتونین تحریک‌کننده بوده و جریان کوتاه آن نهی‌کننده می‌باشد (Haque and Asraf Hossain, 2011).

افزایش دوامدار استروجن مرکز Surge هایپوتلاموس را فعال می‌کند. لذا، سبب فیدبک مثبت بالای هایپوتلاموس شده و باعث افراز دوامدار GnRH می‌گردد. این میکانیزم کاملاً شبیه به دوران قبل از بلوغیت می‌باشد چون در آن زمان مقدار کم استروجن از فولیکل‌های در حال انکشاف فیدبک منفی بالای هایپوتلاموس دارد، در حالی‌که در بلوغیت مقدار بلند و دوامدار استروجن فیدبک مثبت داشته در نتیجه مرکز surge هایپوتلاموس را فعال می‌کند و باعث افراز دوامدار LH می‌شود که باعث بلوغیت فولیکل‌ها می‌گردد. انسترس مشابه به دوران قبل از بلوغیت بوده و فصل تولیدمثل مشابه به زمان بلوغیت می‌باشد؛ چون در دوران قبل از بلوغیت استروجن فیدبک منفی بالای نیورون‌های تولیدکننده GnRH دارد و در دوران بلوغیت فیدبک مثبت می‌داشته می‌باشد. هورمون‌های تایروییید نقش خاص در تغییر از فصل تولیدمثل به انسترس دارد (Vasantha, 2016). پس از تشخیص موجودیت میلاتونین در پلازمای منی قوچ‌ها، نتیجه‌گیری شد که میلاتونین در تنظیم کیفیت مایع منی و فعالیت انزایم‌های انتی‌اوکسیدانتی که بر عملکرد تولیدمثل قوچ‌ها تأثیر می‌کند، دخیل است و تغییرات فصلی تولیدمثل در قوچ‌ها شامل تعامل بین میلاتونین و انتی‌اوکسیدانت‌ها می‌باشد. طی تحقیقات ثابت گردیده است که درمان میلاتونین در طول فصل غیرتولیدمثل بر سطح خود آن در پلازمای منی قوچ و برخی از انزایم های انتی‌اوکسیدانتی تأثیر می‌کند (Arrebola and Abecia, 2017).

[2] Forskolin

نقش سایر نیوروپپتایدها (کیس‌پپتین)

شواهد نشان می‌دهد که کیس‌پپتین[3] تولیدمثل فصلی را تنظیم می‌کند. در آغاز فصل تولید مثل زیاد شدن آخذه‌های کیس‌پپتین در (Arcuate nucleus) به‌وجود می‌آید. میزان ورود حجرات کیس‌پپتین به نیورون‌های GnRH در فصل تولیدمثل بیشتر نسبت به انسترس می‌باشد. حجرات کیس‌پپتین سازگار با افراز دوامدار هورمون LH قبل از تخم‌ریزی می‌باشد. یعنی کیس‌پپتین یک تحریک‌کننده‌ی قوی برای تولید GnRH می‌باشد. در جریان انسترس عملکرد کیس‌پپتین کاهش می‌یابد (Chemineau et al., 2010).



شکل ۲: سویه‌ی هورمون LH در جریان فصل نسل‌گیری و انسترس، افزایش و کاهش فیدبک منفی استروجن و میزان تحریک شدن نیورون‌های هورمون رها کننده‌ی گونادوتروپین توسط نیورون‌های کیس‌پپتین (Smith and Clarke, 2010)

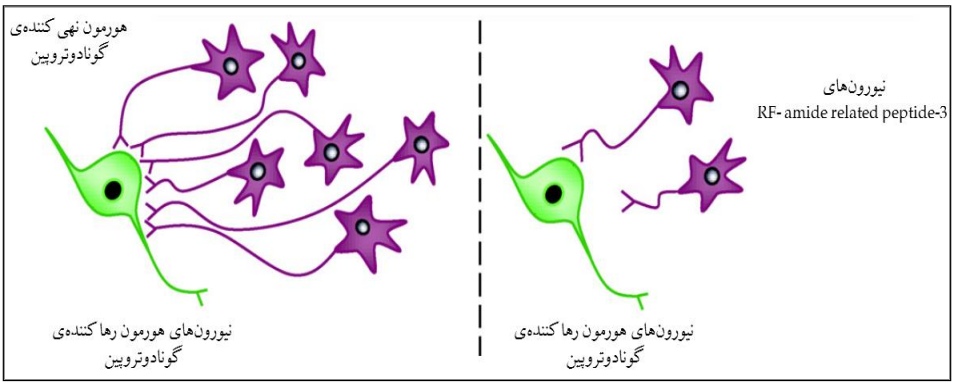
هورمون نهیه‌کننده‌ی گونادوتروپین

هورمون نهیه‌کننده‌ی گونادوتروپین[4] یا GnIH یک نیوروپپتاید می‌باشد که در تنظیم نهیه‌کننده‌ی GnRH و گونادوتروپین‌ها در پستانداران نقش دارد. کاهش در تظاهر GnIH هم‌چنان در تعداد رشته های آن در ارتباط نزدیک با GnRH در آغاز فصل تولیدمثل بوجود می‌آید. نیورون‌های تولیدکننده‌ی کیس‌پپتین و GnIH موجود در هایپوتلاموس برای تغییر فصلی فعالیت‌های تولیدمثل مهم تلقی

[3] Kisspeptin

[4] Gonadotropin inhibitory hormone

می‌شوند. نیورون‌های دوپامینرژیک که بنام گروپ‌های A14 و A15 یاد می‌شوند نیز در تنظیم تولیدمثل فصلی نقش دارند طوری که این گروپ از نیورون‌ها از افزایش افراز ضربه‌یی LH جلوگیری می‌کنند یعنی برای آن به حیث انتاگونست عمل می‌کند که این عمل در جریان انسترس صورت می‌گیرد (Smith and Clarke, 2010).



شکل ۳: میزان تحریک شدن نیورون‌های هورمون رهاکننده‌ی گونادوتروپین توسط نیورون‌های Rfrp و هورمون نهی-کننده گونادوتروپین (Smith and Clarke, 2010)

نقش هورمون تایروید

به اثبات رسیده است که فعال شدن ناحیوی میتابولیزم هورمون تایروید در هایپوتلاموس نقش کلیدی در پاسخ‌های دوره‌ی نوری در بز و گوسفند دارد. افراز کم میلاتونین در روزهای طویل باعث تظاهر یک جین بنام Eya3 در ساحه‌ی پارس‌توبیرالس می‌شود. افزایش در تظاهر این جین زمانی بوجود می‌آید که غلظت میلاتونین کم باشد. در این صورت این جین باعث تظاهر TSH (thyroid stimulating hormone) می‌شود. TSH به انساج نیورونی نزدیک خود نفوذ کرده و با آخذه‌های مربوطه‌ی خود وصل می‌شود و تظاهر انزایم deiodinase-2 را تحریک می‌کند که یک انزایم تبدیل کننده‌ی تایروکسین به شکل بیشتر فعال آن T3 یا triiodothyronine می‌باشد. T3 تغییرات نیورونی را تحریک نموده و افراز GnRH را نهی می‌کند. میکانیزم عمل آن طوری می‌باشد که باعث افزایش فصلی پاسخگویی به فیدبک منفی استروجن می‌شود (Weems et al., 2015). هورمون T3 از طریق آخذه‌های هستوی در قسمت mediobasal هایپوتلاموس و دیگر ساحات مغز و نیورون‌های Kiss- 1 و جین Rfrp (RF- amide related peptide-3) عمل می‌کند. نیورون‌های Kiss- 1 یک تحریک‌کننده‌ی قوی GnRH می‌باشد و به پیک خود در فصل تولیدمثل می‌رسد و جین Rfrp می‌تواند کنترول مثبت و یا منفی بالای تولید GnRH داشته باشد که نظر به نوع حیوان، جنس و شرایط تجربوی در فصل غیر تولیدمثل به پیک خود می‌رسد (Yadav et al., 2021).

نتیجه‌گیری

نسل‌دهنده‌گان فصلی حیواناتی هستند که فعالیت‌های تولیدمثل آن‌ها به یک فصل مشخص سال محدود می‌شود. بز و گوسفند از جمله‌ی نسل‌دهنده‌گان فصلی روزهای کوتاه محسوب می‌شوند. در این حیوانات فعالیت‌های تولیدمثل در روزهای کوتاه فصل خزان که تناسب تاریکی به روشنی بیشتر می باشد؛ آغاز شده و در روزهای طویل تابستان که تناسب تاریکی به روشنی کمتر می‌باشد، توقف می‌نماید. زایمان در فصل بهار رخ می‌دهد طوری که درجه‌ی حرارت مناسب بوده و مواد غذایی نیز بیشتر فراهم می‌باشد. دوره‌ی نوری یکی از مهم‌ترین فکتورهای محیطی در تنظیم فعالیت‌های تولیدمثل نسل‌دهنده‌گان فصلی می‌باشد. روشنی توسط طبقه‌ی عصبی چشم درک شده و بعد از طی مسیر عصبی به غده‌ی پینیل می‌رسد و باعث تولید هورمون میلاتونین می‌شود. میلاتونین که در جریان روزهای طویل به مقدار کم تولید می‌شود، نهی‌کننده بوده و میلاتونین که در جریان روزهای کوتاه به مقدار بیشتر تولید می‌شود، دارای تأثیر تحریک‌کننده می‌باشد. میلاتونین باعث افراز هورمون رهاکننده‌ی گونادوتروپین‌ها از هایپوتلاموس می‌شود. تأثیر تحریک‌کننده‌ی کیس‌پیپتین نیز در فصل تولیدمثل بیشتر شده و تأثیر هورمون نهی‌کننده‌ی گونادوتروپین‌ها کاهش می‌یابد. هورمون تایروید در تغییر از فصل تولیدمثل به انسترس نقش خاص دارد.

منابع

Abecia, J. A., Forcada, F., & González-Bulnes, A. (2012). Hormonal control of reproduction in small ruminants. *Animal reproduction science*, *130*(3-4),173-179. https://doi.org/10.1016/j.anireprosci.2012.01.011

Amoah, E. A., Gelaye, S., Guthrie, P., & Rexroad Jr, C. E. (1996). Breeding season and aspects of reproduction of female goats. *Journal of animal science*, *74*(4), 723-728. https://doi.org/10.2527/1996.744723x

Arrebola, F., & Abecia, J. A. (2017). Effects of season and artificial photoperiod on semen and seminal plasma characteristics in bucks of two goat breeds maintained in a semen collection center. *Veterinary world*, *10*(5), 521. https://doi.org/10.14202/vetworld.2017.521-525

Brunet, A. G., Santiago-Moreno, J., Toledano-Diaz, A., & LÃ³pez-SebastiÃ, A. (2011). Reproductive seasonality and its control in Spanish sheep and goats. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, *15*(S1).https://doi.org/10.1111/j.1439 0531.2009.01571.x

Chemineau, P., Bodin, L., Migaud, M., Thiéry, J. C., & Malpaux, B. (2010). Neuroendocrine and genetic control of seasonal reproduction in sheep and goats. *Reproduction in Domestic Animals*, *45*, 42-49. https://doi.org/10.1111/j.1439-0531.2010.01661.x

Chemineau, P., Malpaux, B., Delgadillo, J. A., Guérin, Y., Ravault, J. P., Thimonier, J., & Pelletier, J. (1992). Control of sheep and goat reproduction: use of light and melatonin. *Animal Reproduction Science*, *30*(1-3), 157-184. https://doi.org/10.1016/0378-4320(92)90010-b

Dacheux, J. L., Pisselet, C., Blanc, M. R., Hochereau-de-Reviers, M. T., & Courot, M. (1981). Seasonal variations in rete testis fluid secretion and sperm production in different breeds of ram. *Reproduction*, *61*(2), 363-371. https://doi.org/10.1530/jrf.0.0610363

Dufour, J. J., Fahmy, M. H., & Minvielle, F. (1984). Seasonal changes in breeding activity, testicular size, testosterone concentration and seminal characteristics in rams with long or short breeding season. *Journal of animal science*, *58*(2), 416-422. https://doi.org/10.2527/jas1984.582416x

Fatet, A., Pellicer-Rubio, M. T., & Leboeuf, B. (2011). Reproductive cycle of goats. *Animal reproduction science*, *124*(3-4), 211-219. https://doi.org/10.1016/j.anireprosci.2010.08.029

Haque, N., & Asraf Hossain, S. K. (2011). Melatonin: It's role in seasonality and breeding in farm animals-a review. *Wayamba journal of animal science. https://doi.org/10.1515/aoas-2015-0042*

Karagiannidis, A., Varsakeli, S., & Karatzas, G. (2000). Characteristics and seasonal variations in the semen of Alpine, Saanen and Damascus goat bucks born and raised in Greece. *Theriogenology*, *53*(6), 1285-1293. https://doi.org/10.1016/s0093-691x(00)00272-7

Malpaux, B., Viguié, C., Skinner, D. C., Thiéry, J. C., Pelletier, J., & Chemineau, P. (1996). Seasonal breeding in sheep: Mechanism of action of melatonin. *Animal reproduction science*, *42*(1-4), 109-117. https://doi.org/10.1016/0378-4320(96)01505-9

Moghaddam, G. H., Pourseif, M. M., & Rafat, S. A. (2012). Seasonal variation in semen quantity and quality traits of Iranian crossbred rams. *Slovak journal of animal science*, *45*(3), 67-75. https://doi.org/10.4314/sajas.v44i1.4

Mohammad, W. A., Grossman, M., & Vatthauer, J. L. (1984). Seasonal breeding in United States dairy goats. *Journal of Dairy Science*, *67*(8), 1813-1822. https://doi.org/10.3168/jds.s0022-0302(84)81509-x

Ramírez, A. I. R., Tiburcio, G. I. D., Cruz-Espinoza, F., Herrera-Corredor, A. C., & Gallegos-Sánchez, J. (2021). Photoperiod and its relationship to sheep reproduction. *Agro Productividad*. v14i10.1620 https://doi.org/10.32854/agrop.v14i10.1620

Ramos, A. F., & Silva, B. D. M. (2018). Hormonal protocols in small ruminants. *Reproductive technology in farm animals. https://doi.org/10.1016/j.anireprosci.2012.01.011*

Reece, W. O., & Rowe, E. W. (2017). *Functional anatomy and physiology of domestic animals*. John Wiley & Sons. https://doi.org/10.1354/vp.43-1-86

Reece, W. O., Erickson, H. H., Goff, J. P., & Uemura, E. E. (Eds.). (2015). *Dukes' physiology of domestic animals*. John Wiley & Sons. https://doi.org/10.1111/j.1751-0813.1994.tb03389.x

Restall, B. J. (1992). Seasonal variation in reproductive activity in Australian goats. *Animal Reproduction Science*, *27*(4), 305-318. https://doi.org/10.1016/0378-4320(92)90145-4

Rosa, H. J., & Bryant, M. J. (2003). Seasonality of reproduction in sheep. *Small ruminant research*, *48*(3), 155-171. https://doi.org/10.1016/s0921-4488(03)00038-5

SHORT, R., & MANN, T. (1966). The sexual cycle of a seasonally breeding mammal, the roebuck (Capreolus capreolus). *Reproduction*, *12*(2),337-351. https://doi.org/10.1530/jrf.0.0120337

Smith, J. T., & Clarke, I. J. (2010). Seasonal breeding as a neuroendocrine model for puberty in sheep. *Molecular and cellular endocrinology*, *324*(1-2),102-109. https://doi.org/10.1016/j.mce.2010.03.007

Vasantha, I. (2016). Physiology of seasonal breeding: a review. *Journal of veterinary science and technology;* 7(3). https://doi.org/10.4172/2157-7579.1000331

Weems, P. W., Goodman, R. L., & Lehman, M. N. (2015). Neural mechanisms controlling seasonal reproduction: principles derived from the sheep model and its comparison with hamsters. *Frontiers in neuroendocrinology*, *37*,43-51. https://doi.org/10.1016/j.yfrne.2014.12.002

Williams, L. M., & Helliwell, R. J. (1993). Melatonin and seasonality in the sheep. *Animal reproduction science*, *33*(1-4), 159-182. https://doi.org/10.1016/0378-4320(93)90113-6

Yadav, V., Saini, G., Pandey, A. K., Kumar, S. (2021). Neuro-endocrine mechanisms controlling reproductive seasonality in sheep: a review. *Pharm Innov J;*10: 160-5 https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-2755643/v1

Zarazaga, L. A., Guzmán, J. L., Domínguez, C., Pérez, M. C., & Prieto, R. (2009). Effects of season and feeding level on reproductive activity and semen quality in Payoya buck goats. *Theriogenology*, *71*(8), 1316-1325. https://doi.org/10.1016/j.theriogenology.2009.01.007