

© 2004 Satya Gunawan
Makalah Pribadi Falsafah Sains (PPS 702)
Sekolah Pasca Sarjana / S3
Institut Pertanian Bogor
Desember 2004

Posted: 28 December, 2004

Dosen:
Prof Dr Ir Rudy C Tarumingkeng, M F (Penanggung Jawab)
Prof. Dr. Ir. Zahrial Coto, M.Sc
Dr. Ir. Hardjanto, M.S

PERAN NUTRISI PADA REPRODUKSI TERNAK

Oleh :

Satya Gunawan

B061040051

tya_guna@bima.ipb.ac.id

Pendahuluan

Nutrisi bahan pakan meningkatkan *programming* dan ekspresi metabolik *pathway* yang memungkinkan hewan mencapai potensi genetiknya untuk reproduksi. *Pathway* ini adalah sangat kompleks dan banyak kasus belum digambarkan secara lengkap. Hal tersebut indikasi dari metabolit *blood-borne* sebagai perantara, sebagai contoh, aktivasi nutrisi dari *generator pulse Gonadotrophin Releasing Hormone* (GnRH), percobaan yang sangat sulit. Di lain pihak, pentingnya observasi baru, dibuat pada pengaruh tingkat pemberian pakan dan nutrisi bahan makanan tertentu selama kehidupan embrionik dan kehidupan fetus awal terhadap performansi reproduksi. Kemudian juga merupakan pertanyaan untuk memahami mekanisme molekuler dan seluler yang terlibat saat pergantian pada suplai nutrisi menyebabkan perubahan terhadap performansi reproduksi.

Pada ruminansia, proses pencernaan merupakan proses kompleks yang mirip sistem diantara sistem, dengan sebagian besar aksi konsumsi bahan pakan sebagai suplai nutrisi untuk mikroflora rumen. Ini pada proses produksi komponen energi dan protein yang dapat dicerna dan diserap. Rumen didiami oleh banyak tipe mikro organisme. Sebagian besar pencernaan karbohidrat kompleks, termasuk selulosa, karbohidrat dasar, memproduksi *volatile fatty acids* (VFA) seperti asetat, propionat dan butirrat. Propionat merupakan

substrat energi utama digunakan oleh ruminansia dan dirubah menjadi glukosa pada hati. Jumlah relatif tiap-tiap *volatile fatty acids* yang diproduksi merupakan bahan pakan tergantung, dengan tipe pakan *roughage* mendorong produksi asetat dan pakan dasar sereal mendorong produksi propionat. Jadi tipe pakan dapat merubah ketersediaan nutrisi untuk tujuan produksi.

Hewan memerlukan protein sebagai sumber asam amino esensial dan (pada ruminansia) sebagai sumber nitrogen untuk mikroflora rumen. Kualitas protein dalam pakan adalah tergantung pada profil asam amino dan daya cernanya. Bahan pakan protein dikategorikan sebagai dapat terdegradasi dalam rumen dan tidak dapat terdegradasi dalam rumen pada basis kemampuan mikroba untuk menghidrolisa protein dalam rumen. Kebutuhan protein hewan tergantung pada status fisiologi dan tingkat produksi. Asam amino esensial harus disuplai dalam pakan monogastrik, namun mikroba rumen merupakan sumber utama asam amino untuk ruminansia itu sendiri. Ruminansia juga mampu mengurangi kehilangan protein dengan mendaur ulang urea, suatu produk metabolisme protein yang secara normal diekskresikan. Jadi sebagian besar urea dapat didaur ulang ke rumen saat pakan rendah nitrogen. Surplus asam amino adalah di deaminasi dan nitrogen diekskresikan melalui hati dan ginjal, utamanya sebagai urea dalam urin. Kelebihan ammonia adalah di konjugasi ke urea dan kemudian diekresikan. Jadi level urea tinggi adalah konsisten dengan kelebihan protein *intake*, mungkin dengan kekurangan energi bersamaan, dan sepertinya berhubungan dengan level amonia tinggi dalam sirkulasi (Boland, et al., 2001)

Nutrisi awal dan performansi reproduksi berikut

Pada domba, kekurangan nutrisi selama kehidupan fetus dan *neonatal* menurunkan *litter size* (reviewed by robinson, 1990). Komponen penting reproduksi adalah kelangsungan hidup saat lahir. Hal tersebut adalah bukti pada domba yang defisiensi *cobalt* sub-klinik selama awal kebuntingan, meskipun tidak berpengaruh terhadap bobot lahir domba, adalah berhubungan dengan penurunan *vigour* domba saat lahir dan depresi pada kekebalan pasif terhadap penyakit (Fisher and MacPherson, 1991). Saat mekanisme terlibat belum diidentifikasi, perbaikan defisiensi *cobalt* pada saat bunting tidak dapat memperbaiki *vigour* saat lahir.

Bishonga *et al.* (1994) menemukan bahwa ketika konsentrasi amonia plasma ditingkatkan ($100 - 150 \mu\text{mol l}^{-1}$) menyebabkan tingginya insiden kematian embrio, hal

tersebut juga menimbulkan *oversize* fetus dari padanya yang bertahan hidup. Fenomena *oversize* fetus belum dibatasi meskipun pada kultur embrio *in vitro* tapi mungkin muncul dari pengaruh nutrisi *in vivo*.

Pengaruh nutrisi terhadap pubertas

Studi Foster *et al.* (1988) menunjukkan bahwa infusi *parenteral* campuran asam amino-*dextrose* adalah efektif setinggi program pemberian pakan bagi keberlangsungan frekuensi *pulse Luteinizing Hormone* (LH) tinggi pada domba dan dalam hal tersebut Phillippo *et al.* (1987) berpendapat bahwa induksi *molybdenum* mengganggu sekresi LH, menunda pubertas pada sapi. Penelitian pada efek nutrisi terhadap pencapaian pubertas, sebagian besar menunda pubertas menyangkut perubahan level induksi pakan pada laju pertumbuhan. Pada ovarium, *feed intake* rendah yang menunda pubertas adalah disertai penurunan perkembangan folikel ovarium, pada sapi betina adalah folikel dominan lebih kecil (Bergfeld *et al.* 1994). Ini terjadi meskipun cukup *Gonadotrophin*, seperti diduga oleh respon glandula *pituitary* terhadap dosis fisiologi GnRH (Landefeld *et al.*, 1990)

Metabolit *blood-borne* sebagai refleksi status pakan dan terlibat pada kontrol pelepasan GnRH juga merupakan subjek spekulasi. Penelitian Hall *et al.* (1992) menunjukkan pengaruh stimulasi infusi *tyrosine abomasal* terhadap frekuensi *pulse* LH pada pertumbuhan terbatas anak domba betina secara tak langsung bahwa mungkin asam amino ini berfungsi sebagai signal nutrisi mempengaruhi pusat syaraf mengontrol pelepasan GnRH. Metabolit *blood-borne* yang lain adalah insulin dan insulin-like *growth factors* (IGFs) namun berlawanan peran.

Nutrisi dan Laju Ovulasi

Scaramuzzi *et al.* (1993) menyatakan bahwa perubahan laju ovulasi secara umum terjadi saat durasi waktu dimana kelangsungan hidup folikel *gonadotrophin-dependent* meningkat atau ketika peningkatan pada laju folikel berlangsung tanpa ada pergantian pada durasi. Pada kasus respon ovulasi terhadap nutrisi, kedua elemen mekanisme dapat beroperasi. Melalui pengaruh ini terhadap *feedback* hormon mengontrol sekresi *gonadotrophin*, mungkin nutrisi, dilain pihak, perubahan level dan durasi memulai folikel *gonadotrophin-dependent* terhadap FSH. Pada pihak lain, sejak pengaruh nutrisi terhadap sirkulasi FSH konsentrasi tetap samar, hal ini juga telah dinyatakan bahwa nutrisi

(glukosa, asam-asam amino) dan nutrisi yang berhubungan dengan metabolit (insulin, *growth hormon*, IGFs dan IGFs *binding protein*) yang secara tak langsung berpengaruh pada respon ovulasi terhadap nutrisi, mungkin berlangsung pada level ovarium menurunkan jumlah kebutuhan FSH untuk mendukung folikel-folikel *gonadotrophin-dependent* (Downing and Scaramuzzi, 1991). Dengan memperhatikan mekanisme *feedback* hormon ovarium, *oestradiol-17 β* mungkin bermain peran penting pada perantara, kemudian disebut “nutritional effects” yang meningkatkan sekresi feses pada domba dengan pakan baik mengarah untuk mengurangi sirkulasi konsentrasi plasma (Adam *et al.*, 1994) dan berhubung penurunan pada *oestradiol feed back* yang diharapkan akan meningkatkan laju ovulasi (Payne *et al.*, 1991).

Downing *et al.*, (1995a) berpendapat aksi ovarium langsung hingga meningkatkan keberadaan glukosa. Berhubung keberlangsungan insulin meningkat pada plasma juga telah diteliti ketika laju ovulasi meningkat baik infusi glukosa (Downing *et al.*, 1995b) maupun rantai cabang asam amino, leusin, isoleusin dan valin (Downing *et al.*, 1995c) selama 5 hari pada akhir tahap luteal dari siklus estrus. Menggunakan model ovarium *auto-transplanted*, Downing (1994) menunjukkan bahwa ketika infusi glukosa atau insulin sendiri, tidak mempunyai pengaruh terhadap sekresi steroid ovarium, infusi kombinasinya menurunkan sekresi baik *androstenedione* maupun *oestradiol* pada respon terhadap GnRH menstimulasi pulse LH, juga pernyataan keterlibatan perubahan *feedback* steroid pada respon ovulasi.

Nutrisi dan Interval kelahiran *rebreeding*

Cepat turunnya konsentrasi estradiol saat kelahiran menghilangkan *feedback* negatif pada aksis *hypothalamic-pituitary*, kemudian menstimulasi sintesa mRNAs untuk *gonadotrophin*. Hal ini diikuti oleh peningkatan LH/FSH pada *pituitary*, peningkatan aktifitas generator pulse GnRH, perkembangan folikel ovarium dan, pada kasus sapi, seleksi folikel dominan untuk ovulasi. Meskipun banyak peristiwa ini dapat terjadi selama periode kurang nutrisi pada ovulasi, dihalangi oleh tidak cukup sekresi GnRH. Pada sapi pedaging menyusui setelah kelahiran, Stagg *et al.* (1995) mendapatkan bahwa rata-rata dari melahirkan ke ovulasi pertama adalah 25 hari lebih lama, namun waktu perkembangan folikel dominan dan karakteristik pertumbuhannya tidak signifikan dipengaruhi oleh nutrisi; agaknya perpanjangan periode *anoestrus* disebabkan oleh kurang nutrisi, adalah terjadi untuk mengulang perkembangan dan atresia folikel-folikel dominan.

Sejumlah data menunjukkan interaksi antara kondisi tubuh saat melahirkan, level pemberian pakan kurun waktu berikutnya berpengaruh terhadap interval pada oestrus pertama setelah melahirkan.

Pada sapi perah produksi tinggi, peningkatan defisit energi selama 2/3 minggu pertama setelah melahirkan sangat berkorelasi dengan interval pada *oestrus* pertama. Dalam asumsi dimana lemak tubuh merupakan satu-satunya defisit enersi pada awal laktasi, suplemen lemak pakan yang diprotek dari hidolisis pada rumen telah diuji untuk kegunaannya pada penurunan interval kelahiran untuk *rebreeding*.

Protein *intake* rendah dapat mengurangi kejadian perilaku *oestrus* dan konsepsi pada sapi pedaging tetapi terjadi pada pengaruh perangsang *digestible undegradable protein* (DUP) pada produksi susu dan meskipun pada peningkatan defisit keseimbangan enersi, pakan DUP tinggi dapat juga berpengaruh mengganggu. Hal ini ditunjukkan oleh peningkatan yang signifikan pada interval oestrus pertama ketika pakan DUP tinggi berlawanan dengan DUP rendah pada sapi menyusui yang pada kondisi tubuh rendah saat kawin (Sinclair *et al.*, 1994). Disamping dari pengaruh merugikan tak langsung DUP tinggi pada permulaan siklus oestrus pada sapi ini, pengaruh langsung protein pakan terhadap status protein hewan adalah sepertinya menjadi faktor utama yang menentukan dari pengaruh kuat protein pakan terhadap permulaan siklus oestrus setelah melahirkan.

Efek terhadap sekresi LH tak dapat dideteksi, kondisi kurang nutrisi pertumbuhan folikel lambat pada sapi perah setelah melahirkan. Perubahan pada folikel dinamis ini diiringi oleh penurunan konsentrasi IGF-1 pada plasma dan penurunan rasio *oestrogen* terhadap *progesteron* pada senyawa folikel dominan (Lucy *et al.*, 1992). Jadi, modulasi nutrisi perkembangan folikel melibatkan baik intra maupun ekstra *growth factor* ovarium dengan kemungkinan dimana IGF-1 adalah hanya satu dari banyak, kandidat yang lain adalah IGF *binding protein* (Echternkamp *et al.*, 1994), *transforming growth factor α* , *epidermal growth factor* dan anggota lain *transforming growth factor β* famili.

Nutrisi dan *survival* embrio

Kematian embrio dapat disebabkan oleh faktor non infeksi, antara lain nutrisi (Vanroose *et al.*, 2000). Level pemberian pakan ekstrim adalah mengganggu *survival* embrio, demikian juga pada suplai nutrisi bahan makan khusus, seperti vitamin-vitamin, *trace elemens* dan protein. Pengaruh defisiensi vitamin dan *trace elemens* dapat dimengerti pada beberapa perannya pada metabolisme. Retinoid-retinoid merupakan metabolit utama

vitamin A dan melibatkan pada proliferasi sel, differensiasi, ekspresi *growth factors*, transkripsi gen dan *steroidogenesis*, semua bermain peran penting pada *survival* embrio. Asam folat, merupakan petunjuk peningkatan *prenatal survival*, yang penting untuk sintesis asam nukleus, dan keberadaan vitamin C untuk meningkatkan fungsi *luteal*, mungkin hingga ko faktornya berperan pada stereogenesis yang kembali akan menjelaskannya pengaruh yang dianggap bermanfaat pada pemeliharaan awal kebuntingan pada sapi. Perbaikan defisiensi selenium pada domba betina menurunkan kematian embrio selama implantasi. Hal ini juga meningkatkan laju fertilisasi, mungkin melaluinya menstimulasi pengaruh pada kontraksi uterus dan transportasi sperma, dimana masing-masing pengaruh penting pada perlawanan pengaruh merugikan pada transportasi sperma dan laju fertilisasi dari lingkungan uterus yang berlawanan yang terjadi saat hewan di superovulasi.

Beberapa penelitian telah dilakukan untuk mengidentifikasi mekanisme yang terlibat pada pengaruh merugikan dari pakan protein tinggi terhadap fertilitas sapi perah. Elrod dan Butler (1993) menemukan bahwa *intake* tinggi *rumen degradable protein* (RDP), menunjukan pada produksi *ammonia* rumen berlebih, yang bergabung dengan penurunan pada pH lingkungan uterus, dan Elrod (1992) melaporkan bahwa *ammonia* dan urea secara berbeda mempengaruhi transportasi ion endometrium. Pakan RDP tinggi yang menghasilkan produksi *ammonia* berlebih pada rumen, adalah detoxifikasi hati adalah seperti menentukan tambahan kebutuhan asam amino (Lobley et al., 1995). Hal ini secara tak langsung bahwa persediaan suplemen asam amino dalam bentuk protein pakan status rendah degradasi rumen mungkin menghilangkan efek merugikan dari RDP berlebihan terhadap lingkungan uterus dan *survival* embrio.

Pengaruh stimulasi rencana pemberian pakan tinggi terhadap laju metabolik progesteron (Parr et al., 1993, ewe; Prime and Symond, 1993, gilt) dan diiringi dengan penurunan konsentrasi progesteron pada saat (hari ke 11 dan 12 setelah domba kawin) ketika embrio sangat sensitif terhadap konsentrasi rendah ($\leq 2 \text{ ng ml}^{-1}$ pada sirkulasi perifer) niscaya adalah terlibat (Parr, 1992), hal ini sulit untuk mengidentifikasi perannya pada pengaruh sejumlah parakrin *pathways* yang berhubungan fungsi endometrium dengan *survival* embrio.

Penekanan induksi pakan pada sirkulasi progesteron selama maturasi oocyt pada superovulasi domba-domba betina baik dengan perlengkapan single CIDR (0.3 g progesteron) dapat memberi kesan penghambatan perkembangan yang mengarah pada

penurunan *survival* embrio (McEvoy *et al.*, 1995). Mekanisme penyebab merupakan subjek pemikiran (McEvoy *et al.*, 1995), tapi mungkin melibatkan abnormal rasio oestradiol : progesteron yang dapat mengganggu maturasi oosit. Secara alternatif, ekspresi maternal mRNAs dibutuhkan untuk secara maternal pengaturan perkembangan hingga tahap pertengahan blastosis mungkin dipengaruhi oleh progesteron rendah. Pada beberapa pengaruh merugikan penekanan pakan induksi dari progesteron preovulasi terhadap jumlah sel embrio dan sintesis protein pada eksperimen McEvoy *et al.*, (1995), beberapa hambatan perkembangan dan penurunan *survival* embrio mungkin terjadi pada baik tak cukup stimulasi dari respon gen awal *progesteron-dependent* maupun ekspresi endometrium abnormal, respon gen awal yang lain, yang mungkin modifikasi fungsi reseptor progesteron (Heap *et al.*, 1992).

Pengaruh Nutrisi terhadap metabolisme fetus dan neonatal

Malnutrisi fetus akan mempengaruhi perkembangan setelah kelahiran (Barker and Clark, 1997). Kekurangan nutrisi menurunkan aliran darah uterus dan disertai penurunan pada insulin fetus dan rangkaian IGF-1 dengan meningkatnya *growth hormone*, *adrenocorticotrophin* dan *corticosteron* mempengaruhi pertumbuhan dan perkembangan fetus. Konsentrasi urea fetus meningkat selama periode kurang nutrisi, direfleksi glukogenesis meningkat oleh fetus dari asam amino (Bell, 1993). Ini memberikan penjelasan terhadap pengaruh yang bermanfaat dari suplemen UDP pada pemeliharaan berat lahir anak domba pada domba betina yang menerima enersi dibawah optimal selama akhir kebuntingan.

Pada anak-anak domba baru lahir, status insulin rendah, *corticosteron* tinggi dan *selenium* atau *iodium* rendah menghambat *thermogenesis* dari *brown adipose tissue*, BAT (Robinson, 1990; Symond, 1995; Robinson and Symond, 1995). Peran penting *selenium* pada respon termogenik BAT telah ditunjukkan oleh penemuan bahwa enzim *iodothyroine 5-deiodinase* pada jaringan *extra-thyroidal* termasuk BAT, adalah *selenium-dependent* (Arthur, 1991). Jadi anak-anak domba dari domba-domba betina makan pakan yang mengandung baik level tak cukup *selenium* (Donald *et al.*, 1994) atau konsentrasi tinggi secara alami antagonis *selenium* terjadi seperti *cyanogenetic glycosides* (Gutzwiller, 1993) mempunyai penurunan kemampuan saat lahir.

Pengaruh Nutrisi terhadap reproduksi jantan

Hubungan antara nutrisi, laju pertumbuhan dan umur pubertas pada jantan mirip dengan pada betina. Sepintas, jantan dibesarkan pada nutrisi rendah berlawanan dengan nutrisi tinggi yang mencapai pubertas pada usia lebih tua dan bobot badan lebih ringan dan pada musim pemkembangbiakan seperti domba, kambing dan rusa, kekurangan nutrisi dapat menunda pubertas selama setahun penuh. Pada domba dewasa, 6-7 minggu menunda dalam respon pada jumlah spermatozoa pada pakan, refleksi waktu tersebut untuk perkembangan *spherical spermatids* pada *germinal epithelium* untuk pematangan spermatozoa pada *distal cauda epididymis*.

DAFTAR PUSTAKA

- Adams, N.R., Abordi, J.A., Briegel, J.R. and Sanders, M.R., 1994. Effect of diet on the clearance of estradiol-17 β in the ewe. *Biol. Reprod.*, 51: 668-674.
- Arthur, J.R., 1991. The role of selenium in thyroid hormone metabolism. *Can. J. Physiol. Pharmacol.*, 69: 1648-1652.
- Barker, D.J. and Clark P.M. 1997. Fetal undernutrition and disease in later life. *Rev. Reprod.*, 2: 105-112.
- Bell, A.W., 1993. Pregnancy and foetal metabolism. In: J.M. Forbes and J. France (Editor) *Quantitative Aspects of Ruminant Digestion and Metabolism*. CAB International, Wallingford, pp. 405-431.
- Bergfeld, E.G.M., Kojima, F.N., Cupp, A.s. Wehrman, M.E., Peters, K.E., Garcia-Winder. M. and Kinder, J.E., 1994. Ovarian follicular development in prepubertal heifers in influenced by level of dietary energy intake. *Biol. Reprod.*, 51: 1051-1057.
- Bishonga, C., Robinson, J.J., McEvoy, T.G., Aitken, R.P., P.A. and Robertson, I., 1994. The effects of excess rumen degradable protein in ewes on ovulation rate, fertilization and embryo survival in vivo and during in vitro culture. 50th Winter Meeting of the British Society of Animal Production, Paper No 81. British Society of Animal Production, Edinburgh.
- Boland, M.P., Lonergan, P. and Callaghan, D.O., 2001. Effect of nutrition on endocrine parameters, ovarian physiology, and oocyte and embryo development. *Theriogenology*, 55: 1323-1340.
- Donald, G.E., Langlands, J.P., Bowles, J.E. and Smith, A.J., 1994. Subclinical selenium insufficiency. 6. Thermoregulatory ability of perinatal lambs born to ewes supplemented with selenium and iodine. *Aust. J. Exp. Agric.*, 34: 19-24.
- Downing, J.A. and Scaramuzzi, R.J., 1991. Nutrient effect on ovulation rate, ovarian function and the secretion of gonadotrophin and metabolic hormones in sheep. *J. Reprod. Fertil., Suppl.*, 43: 209-227.
- Downing, J.A., 1994. Interactions of nutrition and ovulation rate in ewes. Ph.D. Thesis, Macquarie University, Australia.
- Downing, J.A., Joss, J., Connel, P. and Scaramuzzi, R.J., 1995a. Ovulation rate and the concentrations of gonadotrophin and metabolic hormones in ewes fed lupin grain. *J. Reprod. Fertil.*, 103: 137-145.
- Downing, J.A., Joss, J. and Scaramuzzi, R.J., 1995b. Ovulation rate and the concentrations of gonadotrophins and metabolic hormones in ewes infused with glucose during the luteal phase of the oestrous cycle. *J. Endocrinol.*, 146: 403-410.

- Downing, J.A., Joss, J. and Scaramuzzi, R.J., 1995c. A mixture of branched chain amino acids leucine, isoleucine and valine increases ovulation rate in ewes when infused during the late luteal phase of the oestrous cycle an effect that may be mediated by insulin. *J. Endocrinol.*, 145; 315-323.
- Echternkamp, S.E., Howard, H.J., Roberts, A.J., Grizzle, J. and Wise, T., 1994. Relationships among concentrations of steroids, insulin-like growth factor binding proteins in ovarian follicular fluid of beef cattle. *Biol. Reprod.*, 51: 971-981.
- Elrod, C.C., 1992. High dietary protein and high fertility: can we both? *Proc. Cornell Nutr. Conf. for Feed Manufacturers*, Cornell University, Ithaca, NY, pp. 32-39.
- Elrod, C.C. and Butler, W.R., 1993. Reduction of fertility an alteration of uterine pH in heifers fed excess ruminally degradable protein. *J. Anim. Sci.*, 71: 694-701.
- Fisher, C.E.J. and MacPherson, A., 1991. Effect of cobalt deficiency in the pregnant ewe on reproductive performance and lamb viability. *Res. Vet. Sci.*, 50: 319-327.
- Foster, D.L., Ebling, F.J.P., Vennerson, L.A., Bucholtz, D.C. Wood, R.I., Micka, A.F., Suttie, J.M. and Veenvliet, B.A., 1988. Modulation of gonadotrophin secretion during development by nutrition and growth. *Proc. 11th International Congress on Animal reproduction and Artificial insemination*, 5: 101-108. University College, Dublin.
- Gutzwiller, A., 1993. The effect of a diet containing cyanogenetic on the selenium status and the thyroid function of sheep. *Anim. Prod.*, 57: 415-419.
- Hall, J.B., Schillo, K.K., Hileman, S.M. and Boling, J.A. 1992. Does tyrosine act as a nutritional signal mediating the effects of increased feed intake on luteinizing hormone patterns in growth-restricted lamb?. *Biol. Reprod.*, 46: 573-579.
- Heap, R.B., Taussig, M.J., Wang, M.W. and Whyte, A., 1992. Antibodies, implantation and embryo survival. *Reprod., Fertil. Dev.*, 4: 467-480.
- Ladefeld, T.D., Ebling, F.J.P., Suttie, J.M., Vannerson, L.A., Padmanabhan, V., Beitins, I.Z. and Foster, D.L., 1989. Metabolic interfaces between growth and reproduction. II. Characterization of changes in messenger ribonucleic acid concentrations of gonadotrophin subunits, growth hormone and prolactin in nutritionally growth-limited lambs and the differential effects of increased nutrition. *Endocrinology*, 125: 351-356.
- Lobley, G.E., Connell, A., Lomax, M.A., Brown, D.S., Milne, E., Calder, A.G. and Farningham, D.A.H., 1995. Hepatic detoxification of ammonia in the ovine liver, possible consequences for amino acid metabolism. *Br. J. Nutr.*, 73: 667-685.
- Lucy, M.C., Beck, J., Staples, C.R., Head, H.H., de la Sota, R.L. and Thatcher, W.W. 1992. Follicular dynamics, plasma metabolites, hormones and insulin-like growth factor 1 (IGF-1) in lactating cows with positive or negative energy balance during the preovulatory period. *Reprod., Nutr. Dev.*, 32: 331-341.

- McEvoy, T.G., Robinson, J.J., Aitken, R.P., Findlay, P.A., Palmer, R.M. and Robertson, I.S., 1995. Dietary-induced suppression of pre-ovulatory progesterone concentrations in superovulated ewes impairs the subsequent *in vivo* and *in vitro* development of their ova. *Anim. Reprod. Sci.*, 39: 89-107.
- Part, R.A., 1992. Nutrition-progesterone interactions during early pregnancy in sheep. *Reprod. Fertil. Dev.*, 4: 297-300.
- Part, R.A., Davis, I.F., Miles, M.A. and Squires, T.J., 1993. Feed intake affects metabolic clearance rate of progesterone in sheep. *Res. Vet. Sci.*, 55: 306-310.
- Phillippo, M., Humphries, W.R., Atkinson, T., Henderson, G.D. and Garthwaite, P.H., 1987. The effect of dietary molybdenum and iron on copper status, puberty, fertility and oestrous cycles in cattle. *J. Agric. Sci.*, 109: 321-336.
- Prime, G.R. and Symonds, H.W., 1993. Influence of plane of nutrition on portal blood flow and the metabolic clearance rate of progesterone in ovariectomized gilts. *J. Agric. Sci., Cambridge*, 121: 389-397.
- Robinson, J.J., 1990. Nutrition in the reproduction of farm animals. *Nutr. Res. Rev.*, 3: 25-276.
- Robinson, J.J. and Symond, M.E., 1995. Whole body fuel selection: 'reproduction'. *Proc. Nutr. Soc.*, 54: 283-299.
- Scaramuzzi, R.J., Adams, N.R., Baird, D.T., Campbell, B.K., Downing, J.A., Findlay, J.K., Henderson, K.M., Martin, G.B., McNatty, K.P., McNeilly, A.S. and Tsonis, C.G. 1993. A model for follicle selection and the determination of ovulation rate in the ewe. *Reprod. Fertil. Dev.*, 5:459-478.
- Sinclair, K.D., Broadbent, P.J. and Hutchinson, J.S.M., 1994. The effect of pre- and post-partum energy and the protein supply on the blood metabolites and reproductive performance of single- and twin-suckling beef cows. *Anim. Prod.*, 59: 391-400.
- Stagg, K., Diskin, M.G., Sreenan, J.M. and Roche, J.F., 1995. Follicular development in long-term anoestrous suckler beef cows fed two levels of energy post-partum. *Anim. Reprod. Sci.*, 38: 49-61.
- Vanroose, G., deKruif, A., Soom, A.V., 2000. Embryonic mortality and embryo-pathogen interactions. *Anim. Reprod. Sci.*, 60: 131-143.