

## Capítulo LXIV

### **Impacto de la alimentación en el desarrollo reproductivo de los machos bovinos**

**Ninoska Madrid-Bury**

La espermatogénesis es el proceso básico en la reproducción de los machos. Su objetivo es la producción de los espermatozoides y se desarrolla en los túbulos seminíferos de los testículos. En los machos bovinos, la serie de eventos celulares que conllevan al aumento en el tamaño testicular y al establecimiento de la espermatogénesis están relacionados con el incremento temprano en la concentración de las hormonas gonadotropinas en sangre, la que ocurre en el periodo entre 8 y 20-25 semanas de edad, antes del destete, al que los investigadores han denominado “incremento temprano de gonadotropinas” (McCarthy *et al.*, 1979; Amann, 1983; Aravindakshan *et al.*, 2000). Los patrones de secreción de estas hormonas durante este periodo, tiene un efecto directo en la regulación de la función reproductiva futura en el macho (Aravindakshan *et al.*, 2000, Brito *et al.*, 2007a). El conocimiento de los factores que afectan la secreción de las gonadotropinas en los toretes jóvenes, permitirá entender su desarrollo sexual.

Se ha señalado la relación directa entre el plan nutricional y la secreción temprana de gonadotropinas en los toros (Brito *et al.*, 2007a). Becerros con baja secreción de la hormona luteinizante (LH) durante el período de secreción temprana, terminan teniendo madurez tardía y testículos pequeños (Barth *et al.*, 2008). Al incrementar y mejorar la alimentación en carneros se incrementa la frecuencia de los pulsos de LH (Blache *et al.*, 2003). La hormona folículo estimulante (FSH) ha sido considerada la principal responsable de la proliferación de las células de Sertoli en los toretes prepúberes y su multiplicación termina entre las 20 y 25 semanas de edad, por estas razones, es posible determinar el tamaño testicular en los toros durante el periodo prepuberal alrededor de las 20-25 semanas de edad (Barth *et al.*, 2008). El tamaño testicular medido a través de la Circunferencia Escrotal (CE) es el parámetro que la mayoría de los investigadores utilizan para determinar el desarrollo testicular y la madurez sexual de los machos bovinos; CE ha sido correlacionado significativamente con la producción de espermatozoides, pubertad, fertilidad, patologías testiculares y con la edad de pubertad de las hijas e hijos de los reproductores bovinos (Hahn *et al.*, 1969; Madrid *et al.*, 1988; Martínez-Velazquez *et al.*, 2003; Madrid-Bury, 2005).

En las regiones tropicales, los machos mestizos *Bos indicus* x *Bos taurus* se mantienen a pastoreo exclusivamente, lo que trae como consecuencia frecuente pérdida de peso, debido a que los animales se encuentran expuesto a los efectos negativos de los factores ambientales como lluvias, sequías, altas temperaturas y humedad ambiental. Ese efecto ambiental se traduce en subnutrición y estrés permanente, que afecta el comportamiento sexual de los machos, trayendo como consecuencia retraso en la aparición de la pubertad y más tarde de la madurez sexual (Oyedipe *et al.*, 1981; Madrid-Bury, 1992; Aranguren-Méndez *et al.*, 1995). En este Capítulo se presentará el impacto que la alimentación tiene sobre el desarrollo sexual de los machos bovinos doble propósito.

## **EFFECTO DE LA NUTRICIÓN EN BECERROS DESDE EL NACIMIENTO HASTA EL DESTETE**

Según Amann (1983) y McCarthy *et al.* (1979), el desarrollo sexual de los toretes se divide, de acuerdo a los cambios en las concentraciones de las hormonas gonadotropinas y testosterona, en los períodos infantil, prepuberal y puberal. Durante el período infantil, que se extiende desde el nacimiento hasta las ocho semanas de edad, las concentraciones de gonadotropinas y testosterona son bajas. Durante el período prepuberal, que va desde las ocho hasta las 20-25 semanas de vida, ocurre un aumento temprano y transitorio en la secreción de gonadotropinas conocido como "incremento temprano de gonadotropinas", el cual ocurre después de un incremento en la frecuencia en los pulsos de LHRH y LH, secuencias que son determinantes para el futuro desarrollo sexual del macho; también durante este periodo, se inicia el incremento en la producción de testosterona. Esta bien documentado, que la descarga de gonadotropinas, se ve afectada por la nutrición que reciba el macho en ese temprano periodo de su vida (Aravindakshan *et al.*, 2000; Brito *et al.*, 2007a; Barth *et al.*, 2008).

Diferencias en las dietas ofrecidas a los corderos, afectaron la actividad del eje hipotálamo-hipófisis-gónada, observándose retraso en la secreción de GnRH y LH, en los animales con dietas nutricionales bajas en energía (Foster & Olster, 1985). En toretes se ha señalado que las deficiencias nutricionales disminuyen la frecuencia de los pulsos de LH lo que impide o retrasa el desarrollo reproductivo, debido a alteración de la esteroidogenesis y de la producción de testosterona, lo cual termina afectando la multiplicación y funcionalidad de la células de Leydig (Brito *et al.*, 2007). Se ha sugerido, que las restricciones nutricionales en las etapas tempranas de la vida de los machos, causa daños permanentes a los centros nerviosos que regulan la secreción de los factores liberatorios por el hipotálamo (Brown, 1994).

En becerros, la descarga temprana de LH que ocurre después de las 4 semanas de edad, inicia la diferenciación y maduración de las células de Leydig, lo que trae como consecuencia, que se produzca el cambio de la secreción del andrógeno andros-tenediona por testosterona, que será la hormona responsable del desarrollo y mantenimiento de la espermatogénesis (Amann, 1983). Los becerros que tuvieron baja descarga de LH durante el incremento temprano de gonadotropinas, también tuvieron madurez sexual tardía, y testículos pequeños (Aravindakshan *et al.*, 2000). En estudios en becerros, donde se determinó su respuesta en la descarga de LH después de tratamiento con LHRH se comprobó que los animales que alcanzaron la pubertad más

temprano, fueron los que tuvieron las concentraciones más altas de LH (Bagu *et al.*, 2006). Los autores concluyeron que la respuesta de LH ante la estimulación con LHRH, pudiera ser utilizada en becerros entre 4 y 25 semanas de edad, como un test para la selección de animales con edades temprana de pubertad. En becerros que recibieron dietas con bajos niveles de nutrientes desde la 10 hasta la 70 semana de edad se inhibió la descarga de GnRH, importante para el incremento temprano de gonadotropinas, por lo cual se redujo la respuesta de la hipófisis a la GnRH, se alteró la producción de esteroides, los testículos fueron más pequeños y la edad de pubertad fue más tardía (Brito *et al.*, 2007a).

El nivel nutricional durante el tiempo del incremento temprano de gonadotropinas, también afecta a la secreción de la hormona FSH que es la responsable de estimular la función de las células de Sertoli. Se ha reportado la importancia del número de estas células y de su función en la espermatogénesis y en la producción de espermatozoides (Sharpe *et al.*, 2003). En el citoplasma de las células de Sertoli, ubicadas en los túbulos seminíferos en los testículos, se desarrolla la espermatogénesis, sin embargo, estas células tienen una capacidad limitada para soportar a las células germinales en el proceso espermatogénico (Orth *et al.*, 1984). En los toros, la multiplicación de las células de Sertoli finaliza entre las 20 y 25 semanas de edad, de manera que, el tamaño testicular podría ser determinado antes del destete ((Bagu *et al.*, 2004). Se ha señalado que la FSH es la responsable de la proliferación de las células de Sertoli en ratones prepuberales, por lo tanto, se puede esperar, que los becerros que tengan una gran descarga de FSH durante las primeras 20-25 semanas de vida, también podrían desarrollar testículos grandes y hasta alcanzar pubertad a edades más tempranas (Barth *et al.*, 2008). Algunos investigadores han mostrado que los becerros tratados con FSH presentaron mayor cantidad de células de Sertoli, espermátidas alargadas y espermatozoides por túbulo seminífero a las de 56 semanas edad (Bagu *et al.*, 2004). La secreción de FSH fue baja en becerros alimentados con una ración de nivel nutricional pobre, destacando que los becerros sub-alimentados fueron los que alcanzaron pubertad a mayor edad, con los testículos más pequeños y con baja CE (Brito *et al.*, 2007a).

Brito en 2006 señala que a los becerros se les debe ofrecer una dieta altamente nutritiva durante el periodo prepuberal (8 a 20-25 semanas) y una adecuada y balanceada alimentación después del destete. Recomienda que los becerros debieran tener una ganancia diaria de peso de 1,2 kg durante el periodo de la descarga temprana de gonadotropinas, lo que sería garantía de una máxima función reproductiva en el futuro.

En las ganaderías doble propósito, los becerros mestizos con alto grado de sangre *Bos taurus*, son retirados de sus madres al nacimiento, mientras que a los becerros con predominio *Bos indicus*, se les permite mamar leche de sus madres inmediatamente después de cada ordeño. En ambos casos, debido al sistema de manejo de la finca, en la que la venta de la leche representa un alto porcentaje de los ingresos del ganadero, el becerro recibe escasa cantidad de leche (entre 3 y 5lts/día), siendo ocasionalmente suplementado con un sustituto lácteo, en cantidades que no cubren los requerimientos del animal para esa edad. Esto se evidencia en los bajos pesos al destete de los mestizos *Bos taurus x Bos indicus* que en la mayoría de los casos no es ma-

yor a los 120kg entre los 7 y 8 meses de edad (Madrid-Bury, 2010). Una baja ganancia de peso diaria es sin duda la causa del pobre desarrollo corporal y testicular que manifiestan en etapas tempranas estos animales, los cuales aún estando mejor alimentados después del destete, seguirán teniendo edades tardías de pubertad y madurez sexual (Madrid-Bury, 2010).

## **EFFECTO DE LA ALIMENTACIÓN DESDE EL DESTETE HASTA LA PUBERTAD Y MADUREZ SEXUAL EN TORETES**

La mayoría de los toros, futuros reproductores, son sometidos a una alimentación suplementaria después del destete, con el propósito de acelerar su crecimiento corporal y testicular. Braton *et al.* 1959 (citados por Barth *et al.*, 2008) demostraron que becerros Holstein alimentados con dietas altas en energía y con adecuada proporción de proteínas, vitaminas y minerales, pueden acelerar el crecimiento y adelantar la edad de pubertad, a diferencia de los toretes subalimentados que manifestaron un pobre desarrollo testicular y que alcanzaron pubertad más tarde; incluso, aun después de alcanzada la pubertad, sus testículos permanecieron pequeños al compararlos con los animales alimentados de forma apropiada.

Detectar los animales que alcancen la pubertad a temprana edad es beneficioso, porque entrarían al servicio temprano y con menor edad y se alargaría su vida reproductiva; deseleccionando los más precoces se podrían colocar en pruebas de progenie rápidamente y además, se acortaría el intervalo generacional. Por otro lado, los animales que no resulten satisfactorios, no permanecerían ni ocuparían espacio en la fincas, ahorrando en su mantenimiento y alimentación, ni se correría el riesgo de las pérdidas que significa el que tengan accidentes, se enfermen o que sean culpables de gestaciones no deseadas.

La edad temprana de pubertad en los toretes está relacionada positivamente con la edad temprana de pubertad de sus hijas y con la tasa de preñez de estas (Werre & Brinks, 1986). Si se selecciona un macho, que haya alcanzado la pubertad joven y si además se considera otra característica reproductiva como poseer testículos grandes, se estaría reduciendo la edad de pubertad de las novillas y mejorando el comportamiento reproductivo de las vacas (Morris *et al.*, 1999).

Al alimentar a los toretes con dietas ricas en energía y balanceadas en proteínas después del destete, hasta aproximadamente los 12-15 meses de edad, se acelera el desarrollo corporal y testicular, y no se deteriora la calidad seminal, siempre y cuando no se provoque un exceso de gordura en el animal (Pruitt *et al.*, 1986). Nolan *et al.*, (1990) valoraron la pubertad y el desarrollo genital de toretes Brahman sometidos a dos tipos de raciones energéticas, encontrando que los machos que recibieron la ración baja en energía, tuvieron menor tasa de crecimiento corporal y testicular, los valores basales de GnRH fueron menores, la concentración de testosterona, así como, la altura y amplitud de los pulsos fueron bajas. Los primeros espermatozoides móviles en el eyaculado se observaron a mayor edad que en los toretes que recibieron la dieta alta en energía; Nolan *et al.*, concluyeron que los niveles de energía en la dieta influyen la aparición de la pubertad y su acción afecta principalmente a los testículos.

En otro estudio en el que se le ofreció a los toretes una dieta con alto nivel de energía (80% granos y 20% forrajes) desde el destete hasta los 15 meses de edad, se observó una CE más grande a los 12 meses pero no a los 15 meses, cuando los machos produjeron eyaculados con baja concentración de espermatozoides y alto porcentaje de espermios anormales, al compararlos con los que recibían la dieta de energía moderada. Se concluyó, que las raciones con alto nivel de energía, producían un efecto negativo en los testículos. Es posible observar desarrollo testicular acelerado al principio, pero luego la medida del tamaño testicular se confundiría, porque es probable que se trate de acúmulo de grasa en el escroto, lo que alteraría la medida de la CE (Coulter *et al.*, 1987). Se ha reportado, que dietas con exceso de energía propician el acúmulo de grasa en el escroto, lo que interfiere con el mecanismo termorregulador del testículo, manifestándose pobre calidad espermática; en casos que la interferencia dure mucho tiempo, puede causar degeneración testicular irreversible, como podría ocurrir en los animales sobrealimentados para exposición en ferias y subastas (Coulter *et al.*, 1987; Mwansa & Makarechian, 1991).

La pubertad ha sido estudiada en toretes mestizos tropicales *Bos taurus* x *Bos indicus* suplementados o no. Rodríguez-Urbina *et al.* (2002a) en Venezuela, determinó la aparición de la pubertad en toretes 5/8 Brahman mantenidos en pastoreo y que fueron suplementados con una mezcla de yacija-melaza-azufre (23,1% PC) a partir de los 15 meses de edad. Los toretes suplementados mostraron ganancias de peso diario (GDP) por encima del 20% (151,2g), pesaron más ( $267,9 \pm 13,5$  vs  $229,2 \pm 13,1$  kg de peso vivo) y alcanzaron mejores GDP que los no suplementados ( $738,8 \pm 42,5$  vs  $587,5 \pm 49,9$  kg), también tuvieron testículos más grandes y mejores características seminales; estas diferencias se mantuvieron hasta que los animales alcanzaron 24 meses de edad, cuando fueron vendidos como reproductores (Rodríguez-Urbina *et al.*, 2002b). Resultados similares han sido reportados en toretes con diversos mestizaje cebú sometidos a diferentes planes nutricionales en Nigeria y Etiopía (Oyedipe *et al.*, 1981; Rekwot *et al.*, 1988; Tegegne *et al.*, 1992).

El efecto de la época sobre la pubertad en animales suplementados o no, también ha sido evaluado en machos doble propósito en ambientes tropicales. El peso corporal, GDP y la CE fueron superiores en los animales suplementados que ingresaron al ensayo en la época seca y húmeda que en los no suplementados (Kuvera & Salcedo, 1991), mientras que en toretes 5/8 Brahman los niveles séricos de testosterona a la pubertad fueron superiores en los animales que ingresaron en la época húmeda que en la seca, independiente de si estaban suplementados o no (Rodríguez-Urbina *et al.*, 2002a).

Se ha documentado que las altas temperaturas ejercen un efecto negativo sobre el eje hipotálamo-hipófisis-gónada, mantiene a los animales en situación de estrés, lo que aumenta la secreción del cortisol por las glándulas adrenales, que a su vez bloquea la secreción de FSH y LH, ocasionando supresión temporal de la testosterona (Garner & Hafez, 1993). Algunos investigadores han recomendado, que a los toretes en crecimiento se les debe proveer de dietas balanceadas, evitando las deficiencias en proteínas, para que no se produzca una subutilización de los nutrientes y que el animal pueda alcanzar un crecimiento acelerado, que lo conduzca a una edad temprana de pubertad y con elevado peso corporal (Rekwot *et al.*, 1988; Nolan *et al.*, 1990). Aun-

guren Méndez *et al.* (1995) evaluaron la pubertad en toretes 5/8 Holstein y 5/8 Pardo Suizo que se encontraban exclusivamente a pastoreo y que ingresaron al ensayo en diferentes épocas; encontraron que los animales que ingresaron durante la época semihúmeda, fueron los más pesados y con mayor circunferencia torácica al ser comparados con los que ingresaron en las épocas seca y húmeda. Los autores resaltan el efecto negativo de los factores ambientales y de manejo en la zona trópic tropical sobre el desarrollo corporal de los animales, luego de observar que la pubertad se alcanzaba 6 meses después de que los toretes ingresaban al ensayo, mientras que los que ingresaban en la época semihúmeda tenían una mejor oferta forrajera lo que les permitió, alcanzar pubertad más temprano y con pesos significativamente superiores.

Dean (2010) indica que para que los toretes alcancen tasas de crecimiento moderadas (< 0,500 kg/d) es necesario suministrar forrajes de buena calidad (PC 8,5% y digestibilidad superior a 56%), enfatizando en la necesidad de implementar en los potreros, prácticas de manejo agronómico que puedan garantizar ganancias de peso que permitan que los machos inicien su vida reproductiva más temprano. Señala además, que las variaciones cualitativas de los forrajes en las diferentes épocas del año, obligan a la suplementación estratégica, para garantizar que los toretes alcancen la pubertad a menor edad.

## **EFFECTO DE LA NUTRICIÓN EN LA SECRECIÓN DE LAS HORMONAS METABÓLICAS Y SU ACCIÓN EN EL DESARROLLO SEXUAL**

En los toros, después del "incremento temprano de las gonadotropinas" entre 2 y 6 meses de edad, cuando el desarrollo testicular es notorio (Aravindakshan *et al.*, 2000), las concentraciones de las hormonas FSH y LH disminuyen y permanecen inalteradas. Sin embargo, los testículos muestran un crecimiento acelerado desde los 6 hasta los 18 meses de edad, momento en el cual se observa un incremento substancial en la concentración de la testosterona, a pesar de no encontrar ningún cambio en la secreción de las gonadotropinas (Barth & Ominski, 2004; Brito *et al.*, 2007b). Esta observación ha llevado a los investigadores a sugerir, la existencia de un mecanismo independiente al de las hormonas gonadotropinas, que regule el desarrollo testicular en los toretes después del destete (Brito *et al.*, 2007ab; Barth *et al.*, 2008). Se piensa que el mecanismo puede estar relacionado con las hormonas metabólicas, ya que se han detectado receptores para estas hormonas en varias células testiculares de diferentes especies (El-Hefnawy *et al.*, 2000; Caprio *et al.*, 2003). Además, se ha indicado que algunas de estas hormonas afectan *in vitro* la esteroidogénesis (producción de testosterona) por las células de Leydig y complementan la acción de LH estimulando la multiplicación y diferenciación de las células del testículo (Caprio *et al.*, 2003, Wang *et al.*, 2003).

El mecanismo nervioso que detecta el estado nutricional en un animal, se conoce como "sensor metabólico". Este sensor convierte señales provenientes de las concentraciones de algunas hormonas en la circulación periférica, en señales nerviosas que van a regular al eje hipotálamo-hipófisis-gónada y controlan la reproducción (Blache *et al.*, 2003). Las hormonas metabólicas leptina, insulina, hormona del crecimiento (GH) y el factor de crecimiento parecido a la insulina-I (IGF-I), se encuentran involucradas en el control del apetito, habiéndose señalado que también pueden estar en-

vueltas en la regulación de las gonadotropinas, afectando el desarrollo sexual (Blache *et al.*, 2003; Barb & Kraeling, 2004; Brito *et al.*, 2007b).

La leptina es una hormona recientemente descubierta, producida en el tejido adiposo y que actúa sobre el hipotálamo, regula el balance energético, la ingesta de comida, la reproducción y el crecimiento (Barb *et al.*, 2004; Barth *et al.*, 2008). Actúa sobre la hipófisis modulando la descarga de LH, la hormona del crecimiento (GH), la prolactina, FSH y la tirotropina (TSH) (Smith *et al.*, 2002; Williams *et al.*, 2002; Barb *et al.*, 2004). El ayuno y la restricción calórica han sido consideradas la causa de la supresión pulsátil de LH, lo que sucede por inhibición de la secreción de la GnRH que es regulada por la leptina (Caprio *et al.*, 2003; Quintero & Ruiz, 2008).

En el hipotálamo se ha demostrado la presencia de receptores para la insulina. En experimentos con ratones machos y hembras a los que se les dañaron los receptores hipotalámicos se observó, reducción de las concentraciones de LH y daños en la espermatogénesis y maduración folicular, además mostraron obesidad e incrementos en la ingesta y en las concentraciones de insulina en sangre (Brun *et al.*, 2000). En carneros en los que se mejoró la alimentación, se han reportado incrementos en GnRH/LH que fueron acompañados con incrementos de la insulina tanto en la sangre como en el líquido cerebroespinal (Blache *et al.*, 2000).

Al evaluar el efecto de la nutrición sobre la concentración de las hormonas metabólicas, y su asociación con el desarrollo sexual en toretes Angus y Angus x Charolais desde las 10 hasta la 70 semanas de edad se observó que en los toros alimentados con la ración más alta en nutrientes, las concentraciones de IGF-I incrementaron en forma sostenida desde las 10 semanas de edad y solo disminuyó suavemente, cuando el desarrollo sexual del torete hubo terminado; ese fue el momento cuando produjo eyaculados con la calidad seminal parecida a la de los toros adultos. Además, estos fueron los animales más pesados, con la CE más alta, mayor volumen testicular y los que alcanzaron la pubertad más temprano, por lo que los autores concluyeron que la IGF-I pudiera estar involucrada en la regulación del desarrollo sexual del macho, interviniendo en la proliferación celular en los testículos de los toretes durante el período peripuberal. Por otro lado, los incrementos en IGF-I se asociaron con incrementos en GnRH/LH en los animales con la dieta alta en nutrientes; por el contrario, la reducción en GnRH/LH se asoció con la dieta baja en nutrientes, lo que hace pensar en una posible regulación de la secreción de GnRH por la IGF-I (Brito *et al.*, 2007). Está bien documentado que las hormonas IGF-I y la LH se complementan en la proliferación y diferenciación de las células de Leydig y en la secreción de testosterona (Wang *et al.*, 2003).

## CONCLUSIONES

La nutrición regula el eje hipotálamo-hipófisis-testículo controlando la secreción de GnRH por el hipotálamo y de las gonadotropinas por la adenohipófisis. Durante el período prepuberal, que comprende entre las 8 y las 20-25 semanas de vida, ocurre un incremento temprano y transitorio en la secreción de gonadotropinas conocido como “incremento temprano de gonadotropinas” que es determinante para el fu-

turo desarrollo sexual del macho, el cual se verá afectado principalmente por la alimentación que reciba el animal en ese temprano periodo de su vida.

Becerras alimentadas con dietas altas en energía, con adecuada proporción de proteínas, vitaminas y minerales pueden ver acelerado su crecimiento y adelantar la edad de pubertad, mientras que los subalimentados exhiben un pobre desarrollo testicular y un atraso en la edad de pubertad; incluso, aun después de alcanzada la pubertad, sus testículos permanecerán pequeños al compararlos con los animales alimentados de modo apropiado.

Se ha señalado una asociación significativa entre las hormonas metabólicas y el tamaño testicular en toretes peripuberales, al igual que sobre el comportamiento sexual de los toros. Por esa razón, se ha propuesto la posible existencia de un mecanismo independiente al de la GnRH, para regular el desarrollo sexual en los machos. Este mecanismo podría estar relacionado con las hormonas metabólicas, desde que se han detectado receptores para estas hormonas en el hipotálamo y en células testiculares de diferentes especies.

En los toros la función reproductiva puede ser maximizada a través de una dieta altamente nutritiva, rica en energía durante el periodo prepuberal; después del destete, los becerros deben mantener una adecuada alimentación que garantice una pubertad temprana, de modo que el animal pueda entrar temprano al servicio y se alargue su vida reproductiva.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Amann RP. 1983. Endocrine changes associated with onset of spermatogenesis in Holstein bulls. *J Dairy Sci* 66:2606.
- Aranguren-Méndez J, Madrid-Bury N, González-Stagnaro C, Rincón-Urdaneta E, Ramírez-Iglesia L, Quintero-Moreno A. 1995. Pubertad en toretes 5/8 Holstein y 5/8 Pardo Suizo. *Rev Fac Agro (LUZ)* 12: 393.
- Aravindakshan JP, Honaramooz A, Bartlewski PM, Beard AP, Person RA, Rawlings NC. 2000. Pattern of gonadotropin secretion and ultrasonographic evaluation of developmental changes in the testis of early and late maturing null calves. *Theriogenology* 54:339.
- Barb CR, Kraeling R, 2004. Role of leptin in the regulation of gonadotropin secretion in farm animals. *Anim Reprod Sci* 82-83:155.
- Barth AD, Brito LFC, Kastelic JP. 2008. The effect of nutrition on sexual development of bulls. *Theriogenology* 70: 485.
- Barth AD, Ominski KH. 2000. The relationship between scrotal circumference at weaning and at one year of age in beef. *Can Vet J* 41:541.
- Bagu ET, Cook SJ, Honaramooz A, Aravindakshan JP, Huchkowsky S, Rawlings NC. 2006. Changes in serum luteinizing hormone (LH) concentrations in response to luteinizing hormone releasing hormone (LHRH) in bull calves that attained puberty early or late. *Theriogenology* 66:937.
- Bagu ET, Madgwick S, Duggavathi R, Bartlewski PM, Barrett DMN, Huchkowsky S. 2004. Effect of treatment with LH or FSH from 4 to 8 weeks of age on the attainment of puberty in bull calves. *Theriogenology* 62:861.

- Blache D, Chagas LM, Blackberry MA, Vercoe PE, Martin GB. 2000. Metabolic factors affecting the reproductive axis in male sheep. *J Reprod Fertil* 1:1.
- Blache D, Zhang S, Mertin GB. 2003. Fertility in male sheep: modulator of the acute effects of nutrition on the reproductive axis of male sheep. *Reprod Suppl* 61:387.
- Brito LFC. 2006. Nutrition metabolic hormones and sexual development in bulls. Thesis. University of Saskatchewan, Canada.
- Brito LFC, Barth AD, Rawlings NC, Wilde RE, Crews Jr DH, Mir PS, Kastelic JP. 2007a. Effect of nutrition calthood and peripubertal period on serum metabolic hormones, gonadotropins and testosterone concentration, and on sexual development in bull. *Dom Anim Endocrin* 33:1.
- Brito LFC, Barth AD, Rawlings NC, Wilde RE, Crews Jr DH, Mir PS, Kastelic JP. 2007b. circulating metabolic hormones during the peripubertal period and their association with testicular development in bulls. *Reprod Dom Anim* 42:502.
- Brown BW. 1994. A review of nutritional influences on reproduction in boars, bulls and rams. *Reprod Nutr Dev* 34:115.
- Bruning JC, Gautam D, Burks DJ, Gillette J, Schubert M, Orban PC, Lein R, Krone W, Müller-Wieland D, Kagn R. 2000. Role of brain insulin receptor in control of body weight and reproduction. *Science* 289:(5487) 2122.
- Caprio M, Fabbrini E, Ricci G, Basciani S, Gnassi L, Arizzi M, Carta A, Martino M, Isidori A, Frajese G. 2003. Ontogenesis of leptin receptor in rat Leydig cells. *Biol Reprod* 68:1199.
- Coulter GH, Carruthers TD, Amann RP, Kozub GC. 1987. Testicular development, daily sperm production and epididimal sperm reserves in 15mo-old Angus and Hereford bulls: effects of bulls strain plus dietary energy. *J Anim Sci* 64:254.
- Dean G D. 2010. Efecto de la nutrición energética y proteica sobre la fertilidad en machos. En: Cuadernos Científicos Giraraz 8. N Madrid-Bury (ed). Ediciones Astro Data SA. Maracaibo-Venezuela. Pp 31-42.
- El-Hefnawy T, Ioffe S, Dym M. 2000. Expression of leptin receptor during germ cell development in the mouse testis. *Endocrin* 141:2624.
- Foster DL, Olster DH. 1985. Effect of restricted nutrition on puberty in the lamb: patterns of tonic luteinizing hormone (LH) secretion and competency of the LH surge system. *Endocrin* 116: 375.
- Garner D, Hafez E. 1993. Spermatozoa and seminal plasma. En: *Reproduction in Farm Animals*. E Hafez (ed). 6<sup>th</sup> Edition. Lea Febinger. Philadelphia. Chap II (7):165-187.
- Hahn J, Foote RH, Seidel GE. 1969. Testicular growth and related sperm output in dairy bulls. *J Anim Sci* 29:41.
- Ku Vera J, Salcedo J. 1991. Efecto de la suplementación con melaza y cama de pollo en animales cebú. *Proc 25<sup>th</sup> Intern Symp Trop Agric. Res Series* 1992. 125 46pp.
- MaCarthy MS, Hafs HD, Convey EM. 1979: Serum hormones patterns associated with growth and sexual development in bulls. *J Anim Sci*. 49:1012.
- Madrid-Bury N. 1992. Desarrollo testicular y pubertad en toretes mestizos. In *Ganadería de Mestiza de Doble Propósito*. C. González-Stagnaro, (eds). Ed. Astro Data S. A. Maracaibo- Venezuela. Cap. XI: 235-245.
- Madrid-Bury N. 2005. Medida de la circunferencia escrotal. En: *Manual de Ganadería Doble Propósito*. C González-Stagnaro, E Soto Belloso (eds). Ediciones Astro Data SA. Maracaibo-Venezuela. VI 17:494.

Madrid-Bury N. 2010. Comportamiento de los reproductores bovinos en el medio tropical. Memorias XXII Congreso PANVET. Pp 1-9. Lima Perú, Septiembre 2010.

Madrid N, Ott R, Veeramachaneni Rao DN, Parret DF, Vanderwert W, Willms CL. 1988. Scrotal circumference, seminal characteristics and testicular lesions of yearling Angus bulls. *J Vet Res* 49: 579.

Martínez-Velazquez G, Gregory KE, Bennett GL, Van Vleck LD. 2003. Genetic relationships between scrotal circumference and female reproductive traits. *J Anim Sci* 81:395.

Morris CA, Verkerk GA, Wilson JA, Cottle D. 1999. Angus selection herd reproductive data: A genetic model for dairy cattle?. 59<sup>th</sup> Conference Holly Cross College. Proc New Zeland Soc Anim Reprod 59:169.

Mwansa PB, Makarechian M. 1991. The effect of post weaning level of dietary energy on sex drive and semen quality of young bulls. *Theriogenology* 53:1169.

Nolan CJ, Neuendorff DA, Godfrey RW, Harms PG, Welsh Jr TH, McArthur NH, Randel RD. 1990. Influence of dietary energy intake on prepubertal development of Brahman bulls. *J Anim Sci* 68:1087.

Orth JM. 1984. The role of follicle stimulating hormone in controlling Sertoli proliferation in testes of fetal rats. *Endocrinology* 115:1248.

Oyedipe E, Kumi-Daka J, Osori DIK. 1981. Determination of onset of puberty in Zebu bulls under tropical condition in Northern Nigeria. *Theriogenology* 16:419.

Pruit RJ, Corah LR, Stevenson JS, Kiracofe GH. 1986. Effect of energy intake after weaning on the sexual development of beef bulls. II. Age of first mating, age at puberty, testosterone and scrotal circumference. *J Anim Sci* 63:579.

Quintero JC, Ruíz CZT. 2008. Efectos de la leptina en el inicio de la pubertad en animales machos. *Rev Colomb Cienc Pec* 21: 97.

Rekwot P, Oyedipe E, Akerejola O, Kumidiaka J. 1988. The effect of protein intake on body weight, scrotal circumference and semen production of Bujani bull and their Friesian crosses in Nigeria. *Anim Reprod Sci* 16:11.

Rodríguez-Urbina MA, Goicochea-Llaque J, Madrid-Bury N, González-Stagnaro C, Ventura-Salgado M, Roman-Bravo R. 2002a. Pubertad en toretes 5/8 Brahman suplementados con yacija. *Revista Científica FCV-LUZ*. XII (5): 338.

Rodríguez-Urbina MA, Goicochea-Llaque J, Madrid-Bury N, González-Stagnaro C, Ventura-Salgado M, Roman-Bravo R. 2002b. Comportamiento reproductivo de toretes postpuberales 5/8 Brahman suplementados con yacija. *Revista Científica FCV-LUZ*. XII (Suplem 2): 434 (abstr).

Sharpe RM, Mckinnell C, Kilvlin C, Fisher JS. 2003. Proliferation and functional maturation of Sertoli cell and their relevance of testis function in adulthood. *Reproduction* 125:769.

Smith GD, Jackson LM, Foster DL. 2002. Leptin regulation of reproductive function and fertility. *Theriogenology* 57 (1): 73-86.

Tegene A, Entwistle K, Mukasa-Mugerwa E. 1992. Nutritional influences on growth and onset of puberty in Boran and Boran x Friesian bull en Ethiopia. *Theriogenology* 37:1005.

Trenkle A, Willham RL. 1977: Beef production efficiency. *Science* 198:1009.

Wang GM, O'Shaughnessy PJ, Chubb C, Robaire B, Hardy MP. 2003. Effects of insulin-like growth factor I on steroidogenic enzyme expression levels in mouse Leydig cells. *Endocrin* 144: 5058.

Werre JF, Brinks JS. 1986. Relationship of age at puberty with growth and subsequent productivity in beef heifers. *Proc. West Sect Am Soc Anim Sci* 37: 300.

Williams GL, Amstalden M, Garcia MR, Stanko RL, Nizielskic SE, Morrison CD, Keisler DH. 2002. Leptin and its role in the central regulation of reproduction in cattle. *Domest Anim Endocrinol* 23 (1): 339.