

FISIOLOGÍA DE LA PUBERTAD DE TERNEROS Y TERNERAS

Evans, A.C.O.¹ y Rawlings, N.C.². 2010. *Taurus*, Bs. As., 12(45):11-23.

1.-School of Agriculture Food Science and Veterinary Medicine, The Conway Institute, College of Life Science, University College Dublin, Dublin, Ireland.

2.-Department of Veterinary Biomedical Sciences, Western College of Veterinary Medicine, University of Saskatchewan, Saskatoon, Saskatchewan, Canada. alex.evans@ucd.ie

Conferencia dictada en el 8° Simposio Internacional de Reproducción Animal del IRAC, Córdoba, Argentina; 26, 27 y 28 de septiembre de 2009.

www.produccion-animal.com.ar

[Volver a: Cría en general](#)

RESUMEN

La pubertad es la edad en la cual los animales pasan a ser sexualmente maduros, precedida por un período de maduración sexual y desarrollo fisiológico. Los testículos de los terneros crecen relativamente lento hasta aproximadamente las 25 semanas de edad, seguido de una fase rápida de crecimiento hasta la pubertad, entre las 37 y 50 semanas de edad las concentraciones séricas de LH aumentan desde las 4 a 5 semanas de edad, hasta llegar a un pico máximo a las 12 a 16 semanas y luego comienzan a declinar hasta las 25 semanas de edad. Las concentraciones séricas de testosterona se incrementan durante la fase rápida de crecimiento testicular. Varios estudios sugieren que la secreción posnatal temprana de gonadotrofinas es esencial para la iniciación del proceso de maduración sexual de los terneros. En las terneras, hay un crecimiento de los folículos antrales estimulados por un aumento temprano de gonadotrofinas poco tiempo después del nacimiento. Este incremento inicial en la actividad endócrina parece ser subsecuentemente controlado por medio de un feed-back negativo, hasta que la vaquillona tenga la condición corporal suficiente o un estado metabólico maduro que sea apto para la reproducción.

Durante los 80 días previos a la primera ovulación, hay una disminución de la sensibilidad al efecto inhibitorio del feed-back negativo sobre la secreción de LH, permitiendo de esta manera, el incremento de la frecuencia de los pulsos de LH y estimulando el crecimiento de los folículos antrales y la secreción de estrógenos. El incremento de la secreción de estrógenos eventualmente causa el pico preovulatorio de LH y la primera ovulación.

INTRODUCCIÓN

La pubertad es la edad en la cual un animal pasa a ser sexualmente maduro y es precedida por un período de maduración sexual y desarrollo fisiológico. La función de las gónadas es regulada por factores locales endócrinos, a través de la hipófisis y el hipotálamo teniendo roles críticos en la actividad de las gónadas. La comprensión de los factores que regulan la función hipotálamo-hipofisaria durante el período de maduración sexual así como el desarrollo de los testículos y los eventos cercanos a la primera ovulación, es la clave para entender el desarrollo prepuberal.

El comienzo de la pubertad en los toros fue definido por Wolf y col. (61) como el momento en que un toro es capaz de producir un eyaculado con por lo menos 50 millones de espermatozoides con al menos 10% de motilidad progresiva. Los toros pertenecientes a razas europeas alcanzan la pubertad dentro de un rango de edad aproximado de entre las 37 a 50 semanas de edad, siendo primero en las razas de tipo lechero que en las razas para carne (4,31,42). A pesar de que la circunferencia escrotal en la pubertad varía entre las razas, la circunferencia escrotal de 28 cm es a menudo utilizada como parámetro o edad de la pubertad (42). Sin embargo, la cantidad de semen y calidad aumentan por algún tiempo después de la edad de pubertad (3).

Hoy en día hay información suficiente sobre el modelo de desarrollo de crecimiento de los folículos ováricos antrales y del tracto reproductivo pos-natal en las terneras. Los mecanismos endócrinos que controlan la maduración sexual son también cada vez más claros. Desde el punto de vista práctico, hay probablemente mayor interés en los mecanismos que regulan el desarrollo ovárico pos-natal en bovinos comparado con otras especies productivas, debido a la presión de reproducir vacas a una edad temprana y a la intensidad de los esfuerzos dirigidos hacia el mejoramiento genético. La edad a la primera ovulación es bastante variable (40) por lo que estos conocimientos podrían ser de utilidad para adelantar el momento de la primera ovulación y permitir que la hembra tenga varios ciclos antes de la primera copula con el consecuente aumento de la fertilidad (16).

DESARROLLO DEL TRACTO REPRODUCTIVO

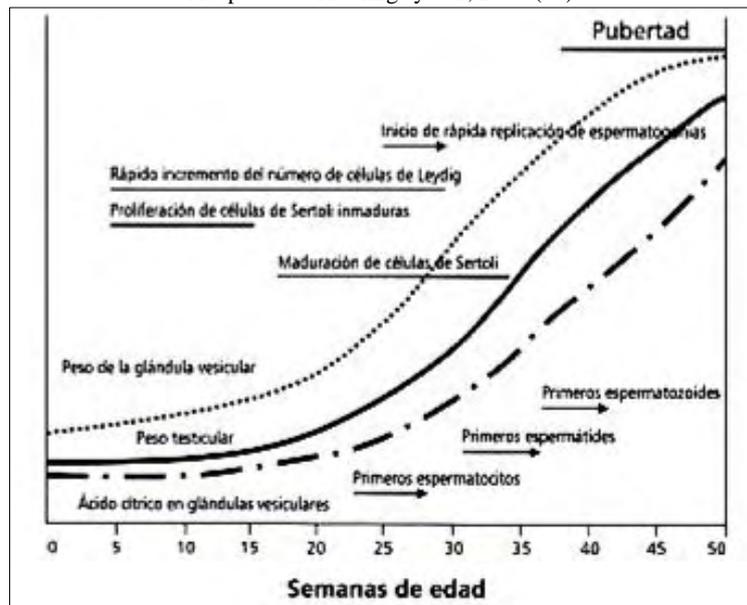
En los mamíferos, el fenotipo sexual de un individuo es el resultado de una cascada ordenada de eventos controlada por factores genéticos y endócrinos. La determinación sexual es el proceso que da lugar a la formación de

testículos u ovarios y parece estar principalmente bajo control genético (en gran parte por los genes en los cromosomas X e Y) (20). La diferenciación sexual es el desarrollo subsecuente de las gónadas y órganos sexuales accesorios y se encuentra bajo control endócrino. La naturaleza del control endócrino se da por la determinación sexual, por lo tanto, el fenotipo sexual de un individuo es determinado por la expresión correcta de su composición genética.

El crecimiento testicular sigue un modelo sigmoideo en los terneros, con un rápido crecimiento después de las 25 semanas de edad hasta la pubertad, disminuyendo cuando el toro alcanza la producción del eyaculado adulto (Figura 1) (1,4).

Figura 1.- Crecimiento y desarrollo de algunos segmentos del aparato reproductivo desde el nacimiento hasta la pubertad en terneros machos. Las líneas horizontales indican aproximadamente los períodos de las actividades indicadas; las flechas indican los puntos de comienzo de las actividades continuas.

Adaptado de Rawlings y col., 2008 (50).



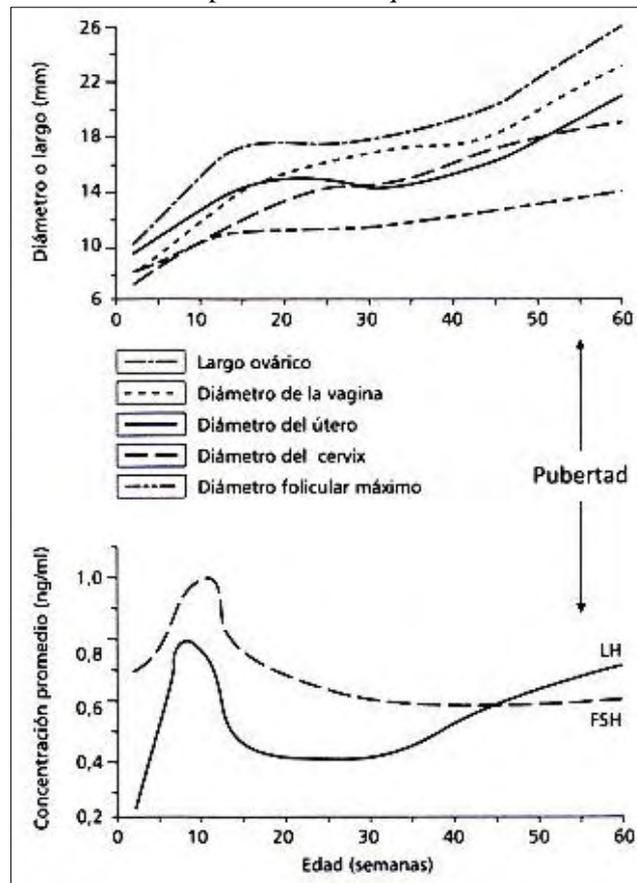
El incremento del diámetro y longitud de los túbulos seminíferos explica la mayor parte del incremento de tamaño testicular hasta las 32 semanas de edad, pero la longitud del túbulo predomina durante los estados tardíos de desarrollo (21). La apertura de la luz de los túbulos ocurre alrededor de las 25 semanas de edad (32). El número de células de Sertoli es un determinante crítico en la producción diaria de semen en el toro (12). Al nacimiento, la túbulos seminíferos sólidos o cordones contienen células germinales primordiales o gonocitos; los cuales en gran parte desaparecen a las 30 semanas de edad (9,21). La proliferación de pre-espermatogonias y algunas espermatogonias ocurre desde las 4 a 5 semanas de edad en adelante (1, 21, 32).

El número de células pre-espermatogoniales disminuye después de las 24 semanas (21) pero el número de espermatogonias aumenta rápidamente hasta las 44 semanas de edad (1). Los espermatozoides primarios aparecen alrededor de las 20 semanas, los espermatozoides secundarios entre las 20 a 30 semanas, las espermátides redondas entre las 25 a 30 semanas, las espermátides alargadas entre los 25 a 35 semanas y finalmente los espermatozoides maduros son claramente observados entre las 32 a 40 semanas de edad (1,21,32). Es interesante que el rápido crecimiento testicular, la diferenciación y el desarrollo, ocurran después de las 20 a 25 semanas de edad. Así como el desarrollo testicular, el crecimiento epididimario es lento inicialmente pero aumenta rápidamente desde las 28 semanas de edad (Figura 1) (1). El rápido desarrollo de las glándulas vesiculares ocurre después de los 2 meses de edad en los toros (18,41). El contenido de los principales productos secretorios de las glándulas vesiculares, fructosa y ácido cítrico, aumenta considerablemente en toros después de las 20 a 24 semanas de edad, sin embargo, en un trabajo (41) este incremento fue visto ya a las 8 semanas de edad.

Observaciones hechas en vaquillonas que fueron sacrificadas con intervalos mensuales demostraron que el peso ovárico aumenta a los 4 meses de edad, manteniéndose hasta los 8 meses, para después aumentar un poco más cuando las vaquillonas comienzan a ciclar y desarrollan un cuerpo lúteo (7 a 10 meses de edad) (26). En un estudio reciente realizado en vaquillonas para carne (36), usando ultrasonografía transrectal entre las 2 a 60 semanas de edad, los diámetros del útero, cérvix y vagina aumentaron rápidamente desde las 2 a 24 semanas de edad, y aumentaron nuevamente después de las 32 semanas. La primera ovulación ocurrió a las $63,7 \pm 1,1$ semanas de edad. Las dimensiones ováricas aumentaron rápidamente desde las 2 a 14 semanas de edad y nuevamente desde las 34 a las 60 semanas. Los folículos antrales estuvieron presentes a las 2 semanas de edad y el número de folículos 3 mm de diámetro y el diámetro del folículo mayor aumentó con patrones similares a las dimensiones ováricas.

cas, con un marcado aumento en el diámetro del folículo mayor durante los últimos 80 días previos a la primera ovulación (Figura 2).

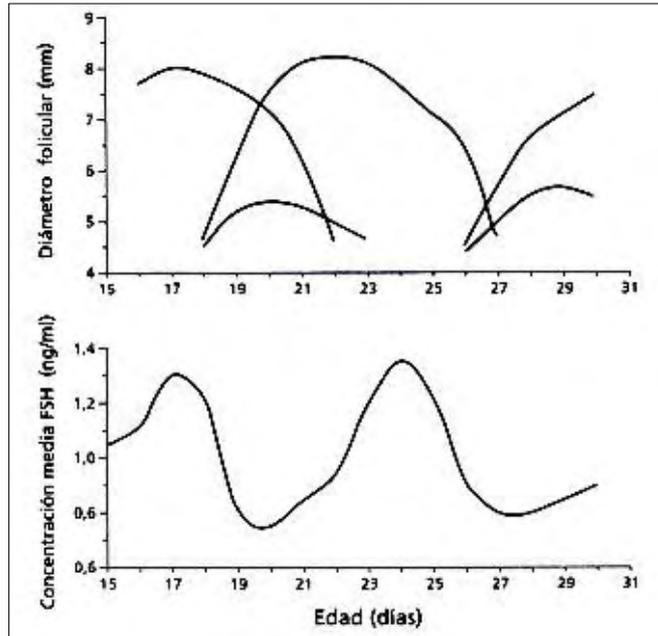
Figura 2.- Presentación esquemática de los cambios en la longitud del ovario, diámetro de la vagina, útero y cérvix, el diámetro folicular máximo del folículo mayor y concentraciones plasmáticas de LH y FSH desde el nacimiento hasta la pubertad en vaquillonas. Basado en los datos de 27, 29 y 36.



El diámetro del folículo mayor estuvo positivamente correlacionado con los diámetros de varios de los segmentos de la genitalia tubular (36). La ultrasonografía transrectal provee imágenes por medio de frecuencia, monitoreando de forma no invasiva los folículos ováricos antrales en el mismo grupo de animales a cualquier edad (2,27). Cuando tales observaciones fueron hechas diariamente durante largos períodos, fue visto que las vaquillonas prepúberes de razas para carne presentaban ondas de desarrollo de folicular (2) similares a las de vacas adultas. Las ondas foliculares en vaquillonas prepúberes, así como en vacas adultas, fueron precedidas por un pico en la concentración sérica de FSH (Figura 3) (2,29).

Las concentraciones circulantes de estradiol son inicialmente bajas, pero aumentan con la edad, a medida que van madurando las vaquillonas prepúberes, particularmente durante las últimas 12 semanas antes de la primera ovulación (28, 29). Sin embargo, el mayor incremento ocurre en los días previos a la ovulación (28). La primera ovulación en vaquillonas no está asociada a menudo con el estro, y el subsecuente cuerpo lúteo es menor que en el ciclo normal y puede ser de corta duración (10,28). Este ciclo corto es seguido por un celo y una fase luteal normal.

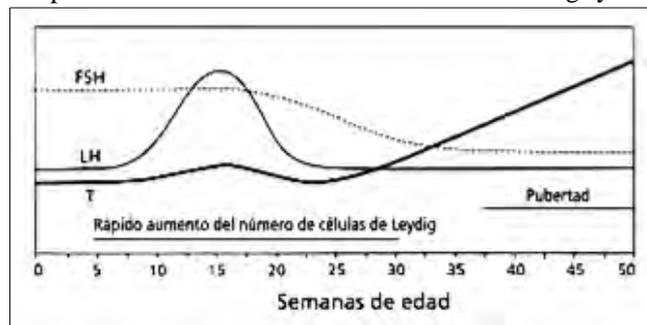
Figura 3. Representación esquemática de los patrones de crecimiento de los folículos dominantes y subordinados mayores y las concentraciones asociadas de FSH en terneras entre los 15 a 30 días de edad (29).



PATRONES DE LA SECRECIÓN HORMONAL DURANTE LA MADURACIÓN SEXUAL

En los terneros, las concentraciones séricas de LH son bajas en las primeras 4 a 5 semanas después del nacimiento pero luego aumentan para llegar a un pico, aproximadamente entre las 12 a 16 semanas de edad, después del cual las concentraciones disminuyen hasta alrededor de las 25 semanas, manteniéndose bajas pero variables hasta la pubertad (Figura 4) (4, 9, 43, 51, 53).

Figura 4.- Patrones temporales de las concentraciones séricas de las hormonas reproductivas desde el nacimiento hasta la pubertad en terneros machos. Las líneas horizontales indican los períodos aproximados para las actividades demostradas. De Rawlings y col., 2008 (50).



Este temprano aumento en la secreción de LH es causado por el incremento transitorio de la frecuencia de pulsos o episodios de secreción de LH (51). El aumento temprano en la frecuencia de los pulsos de LH es claramente inducido por el aumento en la frecuencia de pulsos de la secreción de GnRH (53). Las concentraciones séricas de testosterona aumentan lentamente después del nacimiento hasta alrededor de las 20 semanas de edad y luego aumentan rápidamente a partir de las 20 a 35 semanas (32,51). Este rápido aumento de las concentraciones séricas de testosterona ocurre después del aumento temprano de la secreción de LH y cuando la producción de las células de Leydig es casi completa; pero lo más importante es que durante este período la secreción de gonadotropinas es baja. El rápido crecimiento de los testículos y de las estructuras accesorias sexuales dependientes de andrógenos ocurre después de las 20 semanas de edad durante el rápido aumento de la secreción de testosterona. La proliferación de las células de Sertoli inmaduras ocurre durante el inicio del período posnatal en los terneros, cuando las concentraciones séricas de FSH son altas. La maduración de las células de Sertoli comienza cerca del momento en que aumenta la secreción temprana de LH y continúa a pesar de que declina la secreción de gonadotropinas. Es interesante remarcar que la fase de mayor producción activa de espermatogonias y progresión de la espermatogénesis en el desarrollo del toro, ocurre al final del incremento temprano de la secreción posnatal de LH. Nuevamente, el período de crecimiento testicular rápido y el desarrollo de la espermatogénesis ocurren después de 20 a 25 semanas de edad cuando las concentraciones séricas de LH y FSH son menores que en el período

temprano posnatal.

Similar a los terneros, hay un marcado pero transitorio incremento de la secreción de LH y FSH entre las 6 a 24 semanas de edad en terneras (Figura 2) (29,30,39,54). La secreción de LH es claramente pulsátil y este incremento inicial de la secreción parece ser debido principalmente a un aumento en la amplitud del pulso de LH (29,30,39). Subsecuentemente, las concentraciones séricas de LH y FSH permanecen bajas; la frecuencia del pulso de LH aumenta durante los últimos 40 a 80 días previos a la primera ovulación (22). Las concentraciones de FSH permanecen relativamente estables en el período previo a la ovulación (Figura 2) (29). Por tanto, el aumento posnatal temprano de la secreción de gonadotrofinas puede aparecer para impulsar el incremento paralelo del número y tamaño de folículos antrales. En el período peripuberal, el aumento de la frecuencia de los pulsos de LH genera el crecimiento de folículos antrales mayores y el incremento de la producción de estradiol, durante el período de 30 a 80 días previos a la primera ovulación.

PAPEL CRÍTICO DEL AUMENTO TEMPRANO DE LA SECRECIÓN DE GONADOTROFINAS

En trabajos en que los terneros fueron divididos en dos grupos, basado en su edad a la pubertad, las concentraciones séricas de LH durante el aumento temprano fueron mayores en los terneros que maduraron antes (42 semanas de edad) que en los que maduraron de forma tardía (48 semanas de edad) (5,31). Las concentraciones de FSH no se diferenciaron entre los grupos. El tratamiento de terneros con agonistas de GnRH disminuyó la secreción de LH de las 6 a las 18 semanas de edad, atrasó el incremento temprano de la secreción de LH, suprimió las concentraciones de testosterona y disminuyó el aumento de la circunferencia escrotal desde el nacimiento hasta las 50 semanas de edad (17). En otro estudio, fue suministrado LHRH endovenoso a terneros, cada 2 horas por 14 días, entre las 4 a 6 semanas de edad (17). Este tratamiento incrementó la frecuencia de los pulsos de LH durante el período de tratamiento y produjo una mayor circunferencia escrotal. La espermatogénesis fue mejorada y el número de células de Sertoli fue aumentado, basado en la histología de las secciones de los túbulos testiculares en el estado VI de la espermatogénesis en testículos colectados a las 54 semanas de edad. En conclusión, parece que la secreción temprana de FSH y particularmente la secreción de LH antes de las 25 semanas de edad, son fundamentales para iniciar la diferenciación testicular y desarrollo en terneros, continuando luego con una reducción en las concentraciones séricas de gonadotrofinas pero crecientes concentraciones séricas de testosterona. El significado funcional del aumento temprano de la secreción de gonadotrofinas no es claro, pero ciertamente estimula el desarrollo del pool de folículos ováricos antrales (29).

REGULACIÓN DE LA SECRECIÓN HORMONAL DURANTE LA MADURACIÓN SEXUAL DE LOS MACHOS

La regulación de los niveles relativamente altos de la secreción de FSH y el aumento transitorio posnatal de la secreción de LH parecen ser signos esenciales del momento en que los terneros alcanzan la maduración sexual (Figura 4).

La supresión del feed-back negativo de la secreción de gonadotrofinas por productos de los testículos parece terminar el incremento posnatal temprano de la secreción de LH y contribuye para decrecer la secreción de FSH en ese momento (entre las 20 a 25 semanas de edad). El feed-back negativo se intensifica cuando las terneras maduran y probablemente, involucran principalmente andrógenos pero también al estradiol (29). Varios estudios han investigado la regulación neuroendócrina de la secreción de gonadotrofinas en terneros entre el nacimiento y las 25 semanas de edad. El aumento posnatal temprano de la secreción de LH consiste en un incremento de la frecuencia de los pulsos de LH, estimulado a su vez, por el aumento de la frecuencia de pulsos de GnRH (53). La disminución del tono opioidérgico podría permitir este incremento de secreción de GnRH. Por lo tanto, la terminación del aumento temprano de la secreción de LH es, tal vez debido al feed-back negativo de los andrógenos testiculares, así como a un aumento del tono opioidérgico. Los impulsos centrales para la secreción de gonadotrofina involucran NMA y dopamina, que parecen estar establecidos después del aumento temprano de la secreción de LH. No obstante, también se intensifica en este período el feed-back negativo androgénico sobre la secreción de gonadotrofinas (50).

REGULACIÓN DE LA SECRECIÓN HORMONAL DURANTE LA MADURACIÓN SEXUAL DE LAS HEMBRAS

El aumento temprano de la secreción de gonadotrofina puede reflejarse en la maduración posnatal temprana del eje hipotalámico-hipofisario, seguido por el establecimiento de las influencias inhibitorias que mantienen la secreción de gonadotrofinas en control hasta que se alcanza un estado apropiado de crecimiento somático o desarrollo. Ciertamente, los altos niveles de nutrición permiten un inicio más rápido de la madurez sexual, con un aumento temprano de la frecuencia de pulsos de LH, un folículo de mayor tamaño, de ondas foliculares mayores y de la secreción de estrógenos (11,25). En las terneras, el aumento temprano de la secreción de LH parece involucrar un aumento de la amplitud de los pulsos de LH (29,30,39). La regulación en la secreción de LH por medio del

feed-back negativo está establecida a una edad temprana en las terneras y no parece ser un factor mayor en la regulación del incremento temprano de la secreción de LH (22,44). La disminución de la inhibición opioidérgica de la secreción de LH puede originar el aumento temprano de la secreción de LH (30). La fuerte inhibición opioidérgica de la secreción de LH es restablecida después del aumento temprano de la secreción de LH (38), y parece disminuir previo a la primera ovulación. El significado funcional del aumento transitorio temprano de la secreción de gonadotropina no es claro aun, aunque esto ciertamente estimula el desarrollo del pool de folículos antrales.

Se ha mantenido por algún tiempo que la reducción en la supresión de la secreción de LH por el estradiol durante los últimos 40 a 50 días previos a la primera ovulación permite el incremento en la frecuencia de pulsos de LH a través de un aumento de los pulsos de GnRH (23, 24).

Consecuentemente, esto estimula el crecimiento del folículo dominante y la producción de estradiol, hasta que el folículo dominante produzca una suficiente cantidad de estradiol para causar el pico preovulatorio de LH (22). La disminución del feed-back negativo del estradiol puede ser mediado por la disminución de los receptores en el hipotálamo (24). Los opioides endógenos pueden mediar los efectos del estradiol en la secreción de LH como un poderoso inhibidor de la secreción de LH debido a que previo a la madurez parece dejar de ocurrir. De igual forma, la inhibición prepuberal de la secreción de LH por los opioides endógenos parece involucrar la supresión del sistema estimulante neuronal dopaminérgico (38). Se ha visto también, que el papel estimulante del sistema neuronal - adrenérgico se desarrolla 20 semanas antes de la primera ovulación (38). Esto puede cumplir un papel en la estimulación de la secreción de LH antes de la primera ovulación a medida que decrece el efecto del feed-back negativo del estradiol y los opioides endógenos.

Igualmente se ha demostrado que la capacidad de un aminoácido excitatorio (N-methyl-D, Lácido aspártico) para causar la liberación de LH aumenta desde las 4 a las 36 semanas de edad y es mantenida hasta las 48 semanas de edad (37). La primera ovulación fue vista a las 55 semanas de edad. Estos efectos fueron mediados, al menos en parte, por el óxido nítrico (39). La activación o desinhibición de las neuronas que liberan los aminoácidos excitatorios puede ser un mecanismo adicional para estimular la secreción de LH del período peripuberal, a medida que disminuyen los efectos del feed-back negativo del estradiol y los opioides endógenos. La participación del sistema neuronal estimulante e inhibitorio en el establecimiento de la madurez sexual es también claramente visible en ratas y primates (45).

En resumen, los cambios en la regulación de la secreción de LH por el feed-back negativo del estradiol parecen críticos para el incremento de la secreción de LH que permite estimular el crecimiento de los folículos antrales y la producción de estrógenos previos a la primera ovulación en vaquillonas. Sin embargo, se están estudiando otros reguladores posibles en vaquillonas y en otras especies (45), que pueden participar en este proceso, probablemente mediando o influenciando los cambios en el feed-back negativo del estradiol en la secreción de LH.

MANIPULACIÓN DE LA PUBERTAD EN TERNEROS

En la introducción nos referimos al efecto de la raza en la edad a la pubertad. La nutrición (13) y la estación al nacimiento (6,59) pueden también influenciar el desarrollo reproductivo. En general, parece que los bajos niveles nutricionales después del destete obstaculizan el desarrollo sexual, mientras que los efectos de una buena nutrición, aunque no sea clara, parecen ser positivos (49). Cuando se aplicó la restricción nutricional previa al destete y durante el período del aumento temprano de la secreción de LH, la secreción de LH fue reducida, se retrasó la pubertad y se redujo el peso testicular (14). El mejoramiento nutricional durante el mismo período afectó positivamente el aumento temprano de la secreción de LH y aumentó el crecimiento testicular (15).

Los terneros nacidos en otoño alcanzaron la pubertad tarde (59) o el tiempo a la pubertad fue más variable comparado con los terneros nacidos en la primavera. Los terneros nacidos en otoño experimentaron un prolongado aumento temprano de la secreción de LH, con una mayor amplitud de los pulsos de LH que los terneros nacidos en primavera (6). Aun cuando el fotoperíodo puede ser la base para las diferencias estacionales, el tratamiento de los terneros nacidos en primavera con implantes liberadores de melatonina al nacimiento, 6 y 11 semanas de edad, no afectó el desarrollo reproductivo.

MANIPULACIÓN DE LA PUBERTAD EN TERNERAS

El peso corporal ha sido considerado un factor importante en la determinación de la edad a la pubertad en vaquillonas y la nutrición cumple un papel crítico en ello. Numerosos estudios examinaron la relación entre la edad, el peso y la obtención de la pubertad en vaquillonas y se ha sugerido que es necesaria la interacción de los dos para la obtención de la pubertad. Más recientemente se ha demostrado que la condición corporal es un importante determinante del momento a la pubertad (19).

Mientras los tratamientos con gonadotropinas pueden estimular las ovulaciones en casi cualquier edad de vaquillonas prepúberes (47,55), el intento por disminuir la edad a la pubertad y estimular los ciclos estrales regulares no ha sido exitoso, al menos que hayan sido realizados cerca de la edad esperada de la primera ovulación (34, 35, 56,60).

Se ha reportado la fertilización in vivo de ovocitos de terneras prepúberes después de la inducción de la ovulación y la inseminación artificial (46,55) así como la fertilización in vitro de ovocitos después de la aspiración de folículos antrales (8). Sin embargo, los ovocitos de terneras y los embriones que ellas producen tienen una baja competencia de desarrollo y son menos tolerantes a la manipulación que los ovocitos y embriones derivados de animales adultos (Tabla 1) (7, 33,48). Sin embargo, el uso de tratamientos de estimulación ovárica en combinación con tratamientos cortos de progestágenos es efectivo en la producción de terneros a partir de ovocitos derivados de terneras inmaduras (58).

Tabla 1.- Desarrollo de embriones in vitro después de la fertilización in vitro de ovocitos colectados de terneras y vaquillonas estimuladas con gonadotrofinas a los 5, 7, 9 y 11 meses de edad y a edad adulta (48).

EDAD	% DE DESARROLLO DE OVOCITOS HASTA	
	EMBRIONES DE 2 A 16 CÉLULAS	BLASTOCISTOS (DÍA 7)
5 meses	24	10
7 meses	50	40
9 meses	89	33
11 meses	81	40
Adulto	78	45

CONCLUSIÓN

Los testículos de los terneros crecen relativamente lento hasta las 25 semanas de edad y después tienen una fase rápida de crecimiento hasta la pubertad, que ocurre entre las 37 a 50 semanas. Las concentraciones de LH aumentan desde las 4 a 5 semanas de edad hasta hacer pico a las 12 a 16 semanas y luego es seguido por una disminución hasta las 25 semanas de edad. Las concentraciones séricas de testosterona se incrementan durante la fase rápida de crecimiento testicular. Es posible que la inhibición opioidérgica hipotalámica se reduzca transitoriamente para permitir el inicio del aumento posnatal de la secreción de LH, mientras que el feed-back negativo androgénico probablemente contribuya a la disminución de la secreción de gonadotrofinas hasta las 25 semanas de edad. Varias líneas de estudio nos han permitido sugerir que el inicio de la secreción posnatal de gonadotrofinas es esencial para iniciar el proceso de maduración sexual de los terneros.

En las terneras hay un incremento posnatal de gonadotrofinas que estimula el crecimiento de los folículos antrales. Aun no es clara la razón ni la regulación de este evento pero puede ser simplemente un reflejo de la maduración inicial del eje hipotálamo - hipofisario debido a que de allí en adelante todos los componentes del eje son funcionales (40). Este incremento inicial en la actividad endócrina parece ser subsecuentemente inhibida por un feed-back negativo hasta que la vaquillona llegue a un tamaño corporal suficiente o estado de madurez metabólica apta para reproducirse.

Aunque la nutrición y las hormonas metabólicas tales como la hormona del crecimiento afectan marcadamente la tasa de maduración sexual en las vaquillonas (11, 25, 57), los mecanismos relacionados entre la nutrición, crecimiento y desarrollo aún no son claros. La primera ovulación es probablemente precedida durante el período de 40 a 80 días, por una disminución progresiva de la sensibilidad de la LH al efecto del feed-back negativo, permitiendo el aumento de la secreción de LH (aumento de la frecuencia de pulsos de LH) y aumentando la secreción de estrógenos por los folículos antrales. El incremento de la secreción de estrógenos eventualmente causa el pico preovulatorio de LH y la primera ovulación. Además de los conocidos efectos de la nutrición sobre el crecimiento y desarrollo, no hay métodos confiables para manipular la edad a la pubertad en vaquillonas.

BIBLIOGRAFÍA

1. Abdel-Raouf, M. The posnatal development of the reproductive organs in bulls with special reference to puberty. *Acta Endocrinologica* 1960;Supplement 49:1-109.
2. Adams, G.P., Evans, A.C.O., Rawlings, N.C. Follicular waves and circulating gonadotrophins in 8-month-old prepubertal heifers. *Journal of Reproduction and Fertility* 1994;100: 27-33.
3. Almquist, J., Cunningham, D. Reproductive capacity of beef bulls. I. Postpubertal changes in semen production at different ejaculation frequencies. *J Anim Sci* 1967;26: 174-181.
4. Amann, RE, Walker, O.A. Changes in the pituitary-gonadal axis associated with puberty in Holstein bulls. *Journal of Animal Science* 1983;57: 433-442.
5. Aravindakshan, J.P., Honaramooz, A., Bartlewski, PM., Beard, A.P, Pierson, R.A., Rawlings, N.C. Pattern of gonadotropin secretion and ultrasonographic evaluation of developmental changes in the testis of early and late maturing bull calves. *Theriogenology* 2000;54: 339-354.
6. Aravindakshan, J.P., Honaramooz, A., Bartlewski, PM., Beard, A.P., Pierson, R.R., Rawlings, N.C. Gonadotrophin secre-

- tion in prepubertal bull calves born in spring and autumn. *Journal of Reproduction and Fertility* 2000;120: 159-167.
7. Armstrong, Effects of maternal age on oocyte developmental competence. *Theriogenology* 2001;55: 1303-1322.
 8. Armstrong, D.T., Holm, P., Irvine, B., Petersen, B.A., Stubbings, R.B., McLean, D., Stevens, G., Seamark, R.E. Pregnancies and live birth from in vitro fertilization of calf oocytes collected by laparoscopic follicular aspiration. *Theriogenology* 1992;38: 667-678.
 9. Bagu, E.T., Cook, S., Gratton, C.L., Rawlings, N.C. Postnatal changes in testicular gonadotropin receptors, serum gonadotropin, and testosterone concentrations and functional development of the testes in bulls. *Reproduction* 2006; 132: 403-411.
 10. Berardinelli, J.G., Dailey, R.A., Butcher, R.I., Inskoop, E.K. Sources of progesterone prior to puberty in beef heifers. *Journal of Animal Science* 1979;49: 1276-1280.
 11. Bergfeld, E.G.M., Kojima, EN., Cupp, A.S., Wehrman, M.E., Peters, K.E., Garcia-Winder, M., Kinder, J.E. Ovarian follicular development in prepubertal heifers is influenced by level of dietary energy intake. *Biology of Reproduction* 1994;51: 1051-1057.
 12. Berndtson, W.E., Igboeli, G., Parker, W.G. The numbers of Sertoli cells in mature Holstein bulls and their relationship to quantitative aspects of spermatogenesis. *Biol Reprod* 1987;37: 60-67.
 13. Bratton, R., Musgrave, S., Dunn, H., Foote, R. Causes and prevention of reproductive failures in dairy cattle. II. Influence of underfeeding and overfeeding from birth to 80 weeks of age on growth, sexual development, and semen production in Holstein bulls. *Bull Cornell Agric Exp Station* 1959;94.
 14. Brito, LE, Barth, A.D., Rawlings, N.C., Wilde, R.E., Crews, D.H., Jr., Boisclair, Y.R., Ehrhardt, R.A., Kastelic, J.P. Effect of feed restriction during calthood on serum concentrations of metabolic hormones, gonadotropins, testosterone, and on sexual development in bulls. *Reproduction* 2007;134: 171-181.
 15. Brito, LE, Barth, A.D., Rawlings, N.C., Wilde, R.E., Crews, D.H., Jr., Mir, PS., Kastelic, J.P. Effect of improved nutrition during calthood on serum metabolic hormones, gonadotropins, and testosterone concentrations, and on testicular development in bulls. *Domest Anim Endocrinol* 2007;33: 460-469.
 16. Byerley, D.J., Staigmiller, R.B., Berardinelli, J.G., Short, R.E. Pregnancy rates of beef heifers bred either on puberal or third estrus. *Journal of Animal Science* 1987;65: 645-650.
 17. Chandolia, R.K., Honaramooz, A., Bartlewski, PM., Beard, A.P., Rawlings, N.C. Effects of treatment with LH releasing hormone before the early increase in LH secretion on endocrine and reproductive development in bull calves. *Journal of Reproduction and Fertility* 1997;111: 41-50.
 18. Chandolia, R.K., Honaramooz, A., Omeke, B.C., Pierson, R., Beard, A.P., Rawlings, N.C. Assessment of development of the testes and accessory glands by ultrasonography in bull calves and associated endocrine changes. *Theriogenology* 1997;48: 119-132.
 19. Chelikani, PK., Ambrose, J.D., Kennelly, J.J. Effect of dietary energy and protein density on body composition, attainment of puberty, and ovarian follicular dynamics in dairy heifers. *Theriogenology* 2003;60: 707-725.
 20. Cotinot, C., Pailhoux, E., Jaubert, E., Fellous, M. Molecular genetics of sex determination. *Seminars in Reproductive Medicine* 2002;20: 157-168.
 21. Curtis, S.K., Amann, R.P. Testicular development and establishment of spermatogenesis in Holstein bulls. *Journal of Animal Science* 1981;53: 1645-1657.
 22. Day, M.L., Anderson, L.H. Current concepts on the control of puberty in cattle. *Journal of Animal Science* 1998;76 (Supplement 3): 1-15.
 23. Day, M.L., Imakawa, K., Garcia-Winder, M., Zalesky, D.D., Schanbacher, B.D., Kittok, R.J., Kinder, J.E. Endocrine mechanisms of puberty in heifers: estradiol negative feedback regulation of luteinizing hormone secretion. *Biology of Reproduction* 1984;31: 332-341.
 24. Day, M.L., Imakawa, K., Wolfe, PL., Kittok, R.J., Kinder, J.E. Endocrine mechanisms of puberty in heifers. Role of hypothalamo-pituitary estradiol receptors in the negative feedback of estradiol on luteinizing hormone secretion. *Biol Reprod* 1987;37: 1054-1065.
 25. Day, M.L., Imakawa, K., Zalesky, D.D., Kittok, R.J., Kinder, J.E. Effects of restriction of dietary energy intake during the prepubertal period on secretion of luteinizing hormone and responsiveness of the pituitary to luteinizing hormone-releasing hormone in heifers. *J Anim Sci* 1986;62: 1641-1648.
 26. Desjardins, C., Hafs, H.D. Maturation of bovine female genitalia from birth through puberty. *Journal of Animal Science* 1969;28: 502-507.
 27. Evans, A.C.O., Adams, G.P., Rawlings, N.C. Endocrine and ovarian follicular changes leading up to first ovulation in prepubertal heifers. *Journal of Reproduction and Fertility* 1994;100: 187-194.
 28. Evans, A.C.O., Adams, G.P., Rawlings, N.C. Endocrine and ovarian follicular changes leading up to the first ovulation in prepubertal heifers. *Journal of Reproduction and Fertility* 1994;100: 187-194.
 29. Evans, A.C.O., Adams, G.P., Rawlings, N.C. Follicular and hormonal development in prepubertal heifers from 2 to 36 weeks of age. *Journal of Reproduction and Fertility* 1994;102: 463-470.
 30. Evans, A.C.O., Currie, W.D., Rawlings, N.C. Effects of naloxone on circulating gonadotrophin concentrations in prepubertal heifers. *Journal of Reproduction and Fertility* 1992;96: 847-855.
 31. Evans, A.C.O., Davies, E.J., Nasser, L.E., Bowman, P., Rawlings, N.C. Differences in early patterns of gonadotrophin secretion between early and late maturing bulls, and changes in semen characteristics at puberty. *Theriogenology* 1995;43: 569-578.
 32. Evans, A.C.O., Pierson, R.A., Garcia, A., McDougall, L.M., Hrudka, E., Rawlings, N.C. Changes in circulating hormone concentrations, testes histology and testes ultrasonography during sexual maturation in beef bulls. *Theriogenology* 1996;46: 345-357.

33. Gandolfi, E., Milanesi, E., Pocar, P., Luciano, A.M., Brevini, T.A., Acocella, E., Lauria, A., Armstrong, D.T. Comparative analysis of calf and cow oocytes during in vitro maturation. *Molecular Reproduction and Development* 1998;49: 168-175.
34. Gonzalez-Padilla, E., Niswender, G.D., Wiltbank, J.N. Puberty in beef heifers. II. Effect of injections of progesterone and estradiol-17 β on serum LH, FSH and ovarian activity. *J Anim Sci* 1975;40: 1105-1109.
35. Gonzalez-Padilla, E., Ruiz, R., LeFever, D., Denham, A., Wiltbank, J.N. Puberty in beef heifers. III. Induction of fertile estrus. *J Anim Sci* 1975;40: 1110-1118.
36. Honaramooz, A., Aravindakshan, J., Chandolia, R.K., Beard, A.P., Bartlewski, P.M., Pierson, R.A., Rawlings, N.C. Ultrasonographic evaluation of the pre-pubertal development of the reproductive tract in beef heifers. *Animal Reproduction Science* 2004;80: 15-29.
37. Honaramooz, A., Chandolia, R.K., Beard, A.P., Rawlings, N.C. Excitatory amino acid regulation of gonadotropin secretion in prepubertal heifer calves. *Biol Reprod* 1998;59: 1124-1130.
38. Honaramooz, A., Chandolia, R.K., Beard, A.P., Rawlings, N.C. Opioidergic, dopaminergic and adrenergic regulation of LH secretion in prepubertal heifers. *Journal of Reproduction and Fertility* 2000;119: 207-215.
39. Honaramooz, A., Cook, S.J., Beard, A.P., Bartlewski, P.M., Rawlings, N.C. Nitric oxide regulation of gonadotrophin secretion in prepubertal heifers. *Journal of Neuroendocrinology* 1999;11: 667-676.
40. Kinder, J.E., Bergfeld, E.G., Wehrman, M.E., Peters, K.E., Kojima, F.N. Endocrine basis for puberty in heifers and ewes. *Journal of Reproduction and Fertility* 1995;Supplement 49: 393-407.
41. Linder, H., Mann, T. Relationship between the content of androgenic steroids in the testes and the secretory activity of the seminal vesicles in the bull. *Journal of Endocrinology* 1960;21: 341-361.
42. Lunstra, D.D., Ford, R.R., Echternkamp, S.E. Puberty in beef bulls: hormone concentrations, growth, testicular development, sperm production and sexual aggressiveness in bulls of different breeds. *Journal of Animal Science* 1978;46: 1054-1062.
43. McCarthy, M.S., Hafs, H.D., Convey, E.M. Serum hormone patterns associated with growth and sexual development in bulls. *Journal of Animal Science* 1979;49: 1012-1020.
44. Moseley, W.M., Dunn, T.G., Kaltenbach, C.C., Short, R.E., Staigmiller, R.B. Negative feedback control of luteinizing hormone secretion in prepubertal beef heifers at 60 and 200 days of age. *Journal of Animal Science* 1984;58: 145-150.
45. Ojeda, S.R. The mystery of mammalian puberty; how much do we know? *Perspectives in Biology and Medicine* 1991;34: 365-383.
46. Onuma, H., Hahn, J., Foote, R.H. Factors affecting superovulation, fertilization and recovery of superovulated ova in prepubertal cattle. *J Reprod Fertil* 1970;21: 119-126.
47. Onuma, H., Hahn, J., Maurer, R.R., Foote, R.H. Repeated superovulation in calves. *J Anim Sci* 1969;28: 634-637.
48. Presicce, G.A., Jiang, S., Simkin, M., Zhang, L., Looney, C.R., Godke, R.A., Yang, X. Age and hormonal dependence of acquisition of oocyte competence for embryogenesis in prepubertal calves. *Biology of Reproduction* 1997;56: 386-392.
49. Pruitt, R.J., Corah, L.R., Stevenson, J.S., Kiracofe, G.H.
49. Effect of energy intake after weaning on the sexual development of beef bulls. II. Age at first mating, age at puberty, testosterone and scrotal circumference. *J Anim Sci* 1986;63: 579-585.
50. Rawlings, N., Evans, A.C.O., Chandolia, R.K., Bagu, E.T. Sexual maturation in the bull. *Reproduction in Domestic Animals* 2008;43 Suppl 2: 295-301.
51. Rawlings, N.C., Evans, A.C.O. Androgen negative feedback during the early rise in luteinizing hormone secretion in bull calves. *Journal of Endocrinology* 1995;145: 243-249.
52. Rawlings, N.C., Fletcher, P.W., Henricks, D.M., Hill, J.R. Plasma luteinizing hormone (LH) and testosterone levels during sexual maturation in beef bull calves. *Biology of Reproduction* 1978;19: 1108-1112.
53. Rodriguez, R.E., Wise, M.E. Ontogeny of pulsatile secretion of gonadotropin-releasing hormone in the bull calf during infantile and pubertal development. *Endocrinology* 1989;124:248-256.
54. Schams, D., Schallenberger, E., Gome, S., Karg, H. Endocrine patterns associated with puberty in male and female cattle. *Journal of Reproduction and Fertility* 1981;Supplement 30: 103-110.
55. Seidel, G.E., Larson, L.L., Jr., Spilman, C.H., Hahn, J., Foote, R.H. Culture and transfer of calf ova. *J Dairy Sci* 1971;54: 923-926.
56. Short, R.E., Bellows, R.A., Can, J.B., Staigmiller, R.B., Randel, R.D. Induced or synchronized puberty in heifers. *J Anim Sci* 1976;43: 1254-1258.
57. Simpson, R.B., Armstrong, J.D., Harvey, R.W., Miller, D.C., Heimer, E.P., Campbell, R.M. Effect of active immunization against growth hormone-releasing factor on growth and onset of puberty in beef heifers. *Journal of Animal Science* 1991;69: 4914-4924.
58. Taneja, M., Bols, P.E., Van de Velde, A., Ju, J.C., Schreiber, D., Tripp, M.W., Levine, H., Echelard, Y, Riesen, J., Yang, X. Developmental competence of juvenile calf oocytes in vitro and in vivo: influence of donor animal variation and repeated gonadotropin stimulation. *Biology of Reproduction* 2000;62: 206-213.
59. Tatman, S.R., Neuendorff, D.A., Wilson, T.W., Randel, R.D. Influence of season of birth on growth and reproductive development of Brahman bulls. *Theriogenology* 2004;62: 93-102.
60. Whisnant, C.S., Bums, P.J. Evaluation of steroid microspheres for control of estrus in cows and induction of puberty in heifers. *Theriogenology* 2002;58: 1229-1235.
61. Wolf, E.R., Almquist, J.O., Hale, E.B. Prepubertal Behavior and Pubertal Characteristics of Beef Bulls on High Nutrient Allowance. *J Anim Sci* 1965;24: 761-765.
62. Wolfe, M.W., Roberson, M.S., Stumpf, T.T., Kittok, R.J., Kinder, J.E. Modulation of luteinizing hormone and follicle-stimulating hormone in circulation by interactions between endogenous opioids and oestradiol during the peripubertal period of heifers. *J Reprod Fertil* 1992;96: 165-174.

63. Wolfe, M.W., Stumpf, T.T., Roberson, M.S., Kittok, R.J., Kinder, J.E. Opioid and 17 beta-estradiol regulation of LH and FSH secretion during sexual maturation in heifers. *Domest Anim Endocrinol* 1991;8: 491-498.

Volver a: [Cría en general](#)