

## Efectos de la nutrición en la pubertad y fertilidad de los toros

John P. Kastelic<sup>1,2</sup>, Leonardo F.C. Brito<sup>2</sup>, Albert D. Barth<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Agriculture & Agri-Food Canada, Centro de Investigación Lethbridge, Lethbridge AB, Canada T1J 4B1

<sup>2</sup>Departamento de Ciencias Clínicas de Grandes Animales, Western College of Veterinary Medicine, Universidad de Saskatchewan, Saskatoon, SK, Canada S7N 5B4

### Introducción

En la reproducción de la vaca, generalmente un solo toro es responsable de servir múltiples hembras; el número de hembras puede variar desde tan pocas como 10 o 20 bajo condiciones típicas de servicio natural, hasta cientos si el macho es usado para inseminación artificial. Por lo tanto, la performance reproductiva de cada toro es considerablemente más importante que la reproducción de una hembra en especial. El alcanzar de la pubertad es un prerequisite esencial para la cría; los factores que controlan el comienzo de la pubertad son de mucha importancia. El propósito de este trabajo es el de revisar brevemente los efectos de la nutrición en la pubertad y fertilidad en el toro.

En los últimos 10 a 15 años, se ha vuelto común el uso de toros *Bos taurus* de un año para el servicio. Los toros de año usados en una relación toro-hembra de 1:25 dieron como resultado una fertilidad comparable a la de los toros de 2 años (1). El uso de toros jóvenes para reducir costos de reproducción, acorta el intervalo entre generaciones y debería incrementar la ganancia genética. Sin embargo, la variación en el comienzo de la pubertad da como resultado una performance reproductiva altamente variable en toros jóvenes. En cuanto a esto, el uso satisfactorio de toros de año para la cría requiere que estos alcancen la pubertad más tempranamente.

### Efectos de la nutrición post destete

Muchos toros destinados a ser usados para la cría como toros de año son alimentados con dietas de alta energía luego del destete; si estas dietas también contienen proteínas, vitaminas y minerales adecuados, pueden acelerar el comienzo de la pubertad en los toros (2). A pesar de que aparentemente los niveles variables de nutrición luego del destete afectan la tasa de crecimiento testicular, no está claro si la edad al comienzo de la pubertad se ve también afectada (3-7). En un estudio factorial 2 x 2 (3), se alimentó toros de carne o con una dieta alta en

concentrados (alta energía) o con una dieta que contenía forraje y menos concentrados (baja energía) desde el destete (6 meses de edad) por un período de prueba de 168 días (dos períodos de 77 días, separados por un período de ajuste de 14 días). En total, hubo cuatro regímenes dietéticos (Alto-Alto, Alto-Bajo, Bajo-Alto, y Bajo-Bajo). Aquellos que se encontraron en el plano superior tuvieron la mayor circunferencia escrotal (CE), probablemente debido a un precipitamiento de la pubertad o a un incremento en la grasa escrotal (sin diferencias en la edad a la pubertad; Tabla 1).

A pesar de que la dieta de nivel Alto-Alto aparenta tener un efecto perjudicial sobre la calidad de semen, estos toros tenían sólo 11,5 a 13,5 meses de edad cuando se evaluó su semen. Por lo tanto, los efectos de la nutrición sobre la calidad de semen fueron potencialmente confundidos por los efectos de la inmadurez. En otro estudio (4), la ingesta alta de energía en el período postdestete (hasta aproximadamente los 12 meses de edad) en toros de carne, con tal de que las raciones brindadas a los años de edad no causaran engrasamiento excesivo, no perjudicó la futura calidad de semen. Ohl y col (5) examinaron los efectos de la tasa de crecimiento en circunferencia escrotal e histología testicular en 23 toros de carne medios-hermanos. Los toros fueron alimentados con raciones de ganancia alta o baja desde los 11,6 hasta los 15,3 meses de edad. Al final del período de testeo, la circunferencia escrotal promedió 34 y 31,7 cm para las raciones de ganancia alta y baja, respectivamente. Sin embargo, la morfología espermática no fue diferente entre grupos a los días 50 y 111. Seidel y col (6) alimentaron dos grupos de toros Angus con 133 y 95% de sus requerimientos de nutrientes digestibles totales durante 154 días (de los 7-11 meses de edad). Al final del período de alimentación, los toros alimentados con la ración alta en energía tuvieron una mayor circunferencia escrotal; el que sus pesos escrotales pero no sus testículos fueran significativamente mayores que aquellos en el grupo de ración baja en energía indicó que la circunferencia escrotal incrementada fue debida a la grasa escrotal. En estos estudios, fue digno de atención el que las raciones de alta energía en el período postdestete

**Tabla 1.** Efecto del nivel energético en la dieta (de 6 a 11,5 meses de edad) en toros sobre la circunferencia escrotal y calidad de semen (al final del período de prueba).

	Alto-Alto	Alto-Bajo	Bajo-Alto	Bajo-Bajo
No. de toros	21	26	25	20
Circunferencia escrotal (cm)	38.3	36.4	36.4	35.3
Espermatozoides anormales (%)	24.2	15.2	17.1	16.4



no adelantaron la edad a la cual se produce semen de calidad. En otro estudio (7), toros Angus y Hereford alimentados con una dieta de alta energía (80% de concentrado y 20% de forraje) desde el destete hasta los 15 meses de edad tuvieron, en comparación con toros alimentados con una dieta media en energía, un mayor promedio de circunferencia escrotal a los 12 meses de edad, pero no a los 15. Por lo tanto, la alimentación con dietas altas en energía más allá de los 12 meses de edad puede tener un efecto perjudicial en la calidad de semen, quizás debido al incremento en la grasa escrotal y a una peor termoregulación testicular.

La dieta restringida en proteína tiene un efecto deletéreo en la función sexual. En una serie de experimentos (8,9), se alimentó toros de carne con diferentes cantidades de proteína cruda comenzando a los 8, 10 o 12 meses de edad. Los toros en el grupo control recibieron dietas que contenían aproximadamente 14% de proteína cruda. (8, 5 y aproximadamente 1.5%) durante 84-170 días. La restricción en proteínas fue tan severa que algunos toros murieron o fueron faenados antes de una muerte inminente; estos toros habían perdido aproximadamente 40% de su peso corporal inicial. El peso de los testículos, epidídimos y vesículas seminales, el diámetro de los túbulos seminíferos y el grosor del epitelio seminífero fueron reducidos en toros con una ingesta restringida en proteínas. Sin embargo la morfología y la motilidad de los espermatozoides no se vieron afectadas adeversamente sino hasta que la proteína cruda fue reducida hasta aproximadamente 1,5%. En otro estudio, el peso corporal, la circunferencia escrotal, el total de espermatozoides en el eyaculado, y la motilidad espermática fueron mayores luego de los 12-14 meses de edad en toros que recibieron una dieta alta en proteínas (14,5%), en comparación con toros que recibieron una dieta baja en proteínas (8,5%) de 6-21 meses de edad (10).

A pesar de que la nutrición postdestete afectó la circunferencia escrotal, no está claro que haya adelantado la producción de semen de buena calidad (p. ej. madurez). Parece ser que la ingesta de alta energía desde el destete hasta los 12 meses de edad no perjudica la calidad de semen en toros a la madurez, sin embargo, una excesiva ingesta de proteína en toros jóvenes puede dar como resultado un crecimiento normal del pie debido a laminitis

(11), así como un crecimiento anormal del hueso y del cartilago dando como resultado envaramiento y claudicación. Además, dietas altas en energía incrementan el riesgo de ruminitis y abscesos hepáticos, los que pueden conducir al desarrollo de seminovesiculitis (12).

### Efectos de la nutrición en la edad juvenil

Existe escasez de información en cuanto a los efectos de la nutrición en la edad juvenil sobre el desarrollo sexual. En un estudio clásico sobre los efectos de la nutrición desde la 1ª a la 80 semana de edad, se criaron 30 terneros Holstein con raciones de baja, media y alta energía, estimadas en proveer 60-75, 100 y 140-160% de sus requerimientos respectivamente (13). Se recolectó semen a intervalos de 14 días. La restricción de la ingesta de alimento desde la semana 1 a la 80 de edad retrasó la pubertad y la producción de semen, pero no tuvo efectos en las tasas de no-retorno (Tabla 2).

En otro estudio (14), terneros criados hasta la edad del destete por madres de primera parición (parto a los dos años de edad) tuvieron, al año de edad, testículos más chicos que aquellos criados por madres más viejas. Quizás la pubertad es retrasada por una restricción nutricional durante la edad juvenil, sin importar de la nutrición postdestete.

El desarrollo sexual en toros puede ser dividido en los períodos infantil, prepuberal y puberal (según los cambios en las concentraciones de gonadotrofinas y testosterona). El período infantil, caracterizado por una secreción limitada de gonadotrofinas y testosterona, se extiende desde el nacimiento hasta aproximadamente las 8 semanas de edad. El período prepuberal (8 a 20 semanas de edad) está caracterizado por un incremento transitorio en la secreción de gonadotrofinas ("elevación temprana de gonadotrofinas") y un incremento concurrente en las concentraciones de testosterona. El período puberal corresponde al período de desarrollo reproductivo acelerado, desde la semana 20 de edad hasta la pubertad; las concentraciones de gonadotrofinas decrecen pero la secreción de testosterona continúa incrementándose (15-20).

**Tabla 2.** Efecto de la nutrición (1-80 semanas) en la pubertad y características seminales en toros Holstein.

	Ingesta de alimento		
	Baja	Media	Alta
Edad a la pubertad (semanas)	57	49	43
Peso a la pubertad (kg)	255	288	330
Nº. de eyaculados a la semana 80	12	14	19
Nº. esperm. por eyaculado (x 10 <sup>9</sup> )	2.3	3.8	3.7
Tasas de no retorno (60-90 d)	74.1	72.9	74.2

Existe evidencia de que los terneros con testículos más pequeños, destinados a ser toros tardíos en la maduración, secretan menos LH durante el pico temprano de gonadotrofinas (21, 22). Además, incrementando de la producción de LH (dando LHRH) justo antes de la elevación temprana de gonadotrofinas, se acelera el desarrollo de la pubertad (23). En terneros que recibieron LHRH cada 2 horas durante 2 semanas (desde las 4 a las 6 semanas de edad, el promedio de concentraciones de testosterona sérica y de la amplitud el pulso de LH se incrementó a las 24 y 52 semanas de edad; estos terneros tuvieron mejor crecimiento testicular y espermatogénesis y un mayor número de células de Sertoli por túbulo. Por el contrario, cuando se suprimió la producción de LH, FSH y testosterona, mediante tratamiento con Leuprolide, a las 6, 10 y 14 semanas de edad, el peso testicular fue reducido y hubo menores números de espermátides y espermatozoides a la semana 50 (24). Por lo tanto, la magnitud de la elevación temprana de gonadotrofinas (entre la semana 6 y 20 de edad) aparenta ser un factor crítico en la iniciación y el timing del desarrollo puberal en toros.

El nivel de ingesta nutricional durante la elevación temprana de gonadotrofinas del desarrollo puede tener importantes efectos en la edad de la madurez sexual al afectar la multiplicación de las células de Sertoli. Probablemente, a las 20 semanas de edad el número final de células de Sertoli ya se ha establecido y la espermatogénesis comienza a establecerse. No está claro si el nivel de nutrición luego de las 20 semanas de edad tiene un efecto adicional sobre la edad al comienzo de la pubertad o la edad a la madurez (medida por la calidad de semen) en toros de año.

---

### La relación entre nutrición y mecanismos hormonales

---

Los mecanismos que controlan la reproducción y el balance energético se encuentran intrínsecamente relacionados y han evolucionado para conferir ventajas reproductivas y garantizar la supervivencia de las especies. El aparato nervioso destinado a medir la tasa metabólica y el balance energético ha sido llamado el "sensor metabólico". Este sensor traduce señales provistas por concentraciones circulantes de hormonas específicas en señales neuronales que finalmente regula el generador de pulsos de GnRH y controla la reproducción. Las hormonas indicadoras del metabolismo, como leptina, insulina, hormona de crecimiento (STH), y factor I de crecimiento tipo insulínico (IGF-I), podrían indicar el estatus nutricional al eje hipotálamo-hipófisis-gónadas y afectar el desarrollo sexual (25-29). La leptina, una hormona recientemente descubierta producida por el tejido adiposo, regula la ingesta de alimento y el balance energético. Los roles cruciales de la leptina en la reproducción fueron demostrados por el ratón ob/ob (que carece de un gen de leptina funcional). Estos ratones han sufrido un deterioro en la

secreción de gonadotrofinas y son infértiles; sin embargo, el tratamiento con leptina exógena restauró su fertilidad (30, 31). En las vacas, un ayuno agudo disminuyó las concentraciones circulantes de leptina y LH, pero la secreción de LH fue restaurada mediante tratamientos con leptina (32, 33).

Se detectaron receptores de insulina en el hipotálamo de los ratones; aquellos con la disrupción de los receptores de insulina tuvieron concentraciones circulantes reducidas de LH y una espermatogénesis deteriorada (34). También se observaron receptores de insulina en el hipotálamo de carneros; un incremento en la secreción de GnRH/LH promovida por una mejor nutrición fue acompañada por un incremento en las concentraciones de insulina en la circulación y en el fluido cerebroespinal (35). La hormona de crecimiento y las concentraciones de IGF-I se incrementan durante el desarrollo sexual en humanos y pueden estar involucrados en la regulación de la secreción de GnRH (36). Se han identificado receptores para insulina e IGF-I en células de Leydig en varias especies (37-39) y también se han identificado receptores de IGF-I en células de Sertoli de ratas (40). El factor de crecimiento tipo insulínico I incrementó la proliferación de precursores de células de Leydig de animales inmaduros e incrementó la diferenciación de los precursores mesenquimales dentro de las células de Leydig cuando se lo combinó con LH. La insulina y el IGF-I incrementaron la testosterona in vitro basal y estimularon su secreción de una manera dosis dependiente (38, 41, 42). Estas hormonas metabólicas (y quizás otras) pueden estar involucradas en el desarrollo continuo del testículo luego de que declinan las concentraciones de gonadotrofinas (durante el período peripuberal).

Recientemente se llevaron a cabo una serie de experimentos para testear la hipótesis de que la nutrición en la edad juvenil afecta el desarrollo sexual en los toros (43). El objetivo de los experimentos fue el de evaluar los efectos de la nutrición en la concentración de hormonas metabólicas endógenas, gonadotrofinas y testosterona, así como desarrollo sexual, producción de esperma, y calidad de semen en los toros. Estos experimentos fueron reportados en la tesis de Doctorado (PhD) de Leonardo F. C. Brito, Universidad de Saskatchewan, 2006 (<http://library.usask.ca/theses/available/etd-04012006-184638/>) y son los primeros en documentar las relaciones temporales entre hormonas metabólicas (leptina, insulina, hormona de crecimiento e IGF-I), gonadotrofinas, y testosterona a lo largo de todo el período de desarrollo sexual en toros. Lo que sigue es un resumen de los puntos más destacados de esta tesis.

---

### Materiales y métodos

---

Se destetaron terneros Angus y Angus x Charolais de madres de primera parición a las 8 semanas de edad y se los utilizó en cuatro experimentos. A pesar de que estos terneros fueron destetados a las 8 semanas de edad



para estos experimentos, la edad común de destete en los rodeos es de alrededor de 26 semanas de edad. Por lo tanto, para lo que sigue de este trabajo, el término postdestete se referirá a terneros que son mayores de 26 semanas, mientras que el término edad juvenil se referirá al período previo a las 26 semanas de edad. El siguiente es un perfil de los cuatro experimentos:

Experimento I: el período postdestete (27-31 a 70 semanas de edad).

Experimento II: desde la edad juvenil (10 a 26-30 semanas de edad), durante todo el período postdestete.

Experimento III: restricción alimenticia durante la edad juvenil.

Experimento IV: suplementación alimenticia durante la edad juvenil.

Las dietas estuvieron compuestas primariamente de ensilado cebada, grano laminado de cebada y harina de colza y se las balanceó en cuanto a vitaminas y minerales. Las dietas de nutrición baja no contenían concentrados; los nutrientes digestibles totales fueron ajustados en las dietas de nutrición media y baja mediante la adición de concentrados.

En el Experimento I, 40 terneros recibieron la misma dieta de nutrición media ad libitum a las 8-26 semanas de edad. Luego de la semana 26, recibieron dietas de nutrición baja, media o alta ad libitum hasta las 70 semanas de edad (las dietas de nutrición baja, media o alta contenían 0, 6.6 y 37.0% de concentrados, respectivamente). En el Experimento II, 37 terneros recibieron dietas de nutrición baja, media o alta ad libitum desde las 10 hasta las 70 semanas de edad. En el Experimento III, 44 terneros recibieron dietas de nutrición baja, media o alta a las 10-26 semanas de edad; los toros del grupo de nutrición media fueron alimentados ad libitum, mientras que los que se encontraban en el grupo de nutrición baja recibieron 75% de la cantidad consumida por los toros del grupo de nutrición media. Desde las 27-70 semanas de edad, los toros en el grupo de nutrición media continuaron recibiendo la misma dieta (media/media), mientras que a los toros alimentados previamente con nutrición baja se les cambió la dieta a una igual a la administrada al grupo de nutrición media (baja/media) o a una dieta de nutrición alta (baja/alta). Luego de 27 semanas de edad, los toros fueron alimentados ad libitum. En el experimento IV, 33 terneros recibieron dietas de nutrición baja, media o alta a las 10-30 semanas de edad, mientras que a las 31-74 semanas de edad, todos los toros recibieron la misma dieta de nutrición media.

En los cuatro experimentos, cada 4 semanas se midió peso corporal, grasa trasera y circunferencia escrotal. Una vez que la circunferencia escrotal alcanzó los 26 cm, se realizó recolección de semen (por electroeyaculación) cada 2 semanas. La pubertad fue definida como la primera vez que un eyaculado contuvo = 50 millones de espermatozoides con = 10% de motilidad espermática (44). Luego de la confirmación de la puertad, se recolectaron los eyaculados una vez cada 4 semanas y se determinó la

morfología espermática en frotis teñidos con eosina-nigrosina. La madurez sexual fue caracterizada por un eyaculado que contenía =70% de espermatozoides morfológicamente normales (45). Al final del período experimental (aproximadamente a los 16 meses de edad), los toros fueron faenados y los testículos fueron recuperados y pesados.

Se recolectaron muestras de sangre de siete u ocho toros de cada grupo en cada experimento. En el Experimento I, se recolectaron muestras individuales de sangre cada 4 semanas desde las 26 a las 70 semanas de edad. En el Experimento II, se llevó a cabo un muestreo intensivo cada 15 minutos durante 10 horas cada cuatro semanas a las 10-26 semanas de edad, y a las 44 y 48 semanas. Se administró hormona liberadora de gonadotropinas (GnRH) luego del muestreo intensivo y se recolectaron muestras cada 15 minutos durante 90 minutos. Además, se recolectaron muestras individuales de sangre cada 2 o 4 semanas durante los períodos en los que no se llevaron a cabo los muestreos intensivos. En el Experimento III, se realizó un muestreo intensivo seguido de desafío con GnRH cada 4 semanas a las 14-34 semanas de edad y se recolectaron muestras individuales de sangre cada 4 semanas durante el período en el que no se llevó a cabo el muestreo intensivo. En el experimento IV, el muestreo intensivo seguido del desafío con GnRH fue efectuado cada 4 semanas a las 14-30 semanas de edad y se recolectaron muestras individuales de sangre cada 4 semanas durante el período en el que no se llevó a cabo el muestreo intensivo. En los experimentos II, III y IV, se determinaron las concentraciones de LH en muestras de suero obtenidas durante el período de muestreo intensivo, y luego del tratamiento con GnRH. Se determinaron las concentraciones séricas de leptina, insulina, STH, IGF-I, FSH y testosterona en muestras individuales y muestras en pool de muestreos intensivos. En el Experimento III las concentraciones séricas de STH fueron determinadas solamente después de la semana 33 de edad, y en el Experimento IV no fueron evaluadas las concentraciones de leptina y STH. En las muestras de suero obtenidas luego del desafío con GnRH también se determinaron las concentraciones de testosterona en los Experimentos II, III y IV; y se determinaron las concentraciones de FSH en muestras de suero obtenidas luego del desafío con GnRH en los Experimentos II y III.

---

## Resultados

---

### Experimento 1 (Efectos de la nutrición postdestete)

El efecto de la nutrición en el desarrollo corporal fue inesperado. Los toros alimentados con la dieta de nutrición baja fueron más livianos que los toros con nutrición media, pero no difirieron significativamente de los toros con nutrición alta. Es difícil explicar el resultado en las ganancias de peso corporal; sin embargo, debido a que la ingesta de la dieta fue ad libitum, los toros del grupo de dieta de

**Tabla 3:** Promedio ( $\pm$  SEM) de edad a la pubertad y madurez, peso testicular, y proporción de espermatozoides normales a las 70 semanas de edad en toros que recibieron dietas de nutrición baja, media o alta a las 26-70 semanas de edad.

	Baja (n = 14)	Media (n = 13)	Alta (n = 13)
Edad a la pubertad (d)	301.6 $\pm$ 7.7 a	328.4 $\pm$ 6.2 b	299.3 $\pm$ 8.0 a
Edad a la madurez (d)	364.5 $\pm$ 11.0	373.7 $\pm$ 11.4	360.8 $\pm$ 14.0
Peso de ambos testículos (g)	618.7 $\pm$ 27.4	573.6 $\pm$ 12.7	610.8 $\pm$ 17.7
Espermat. normales (%)	80.2 $\pm$ 6.7	80.2 $\pm$ 5.9	80.7 $\pm$ 9.4

**Tabla 4:** Promedio ( $\pm$  SEM) de edad a la pubertad y madurez, peso testicular, y proporción de espermatozoides normales a las 70 semanas de edad en toros que recibieron dietas de nutrición baja, media o alta desde las 10 hasta las 70 semanas de edad.

	Baja (n = 13)	Media (n = 12)	Alta (n = 12)
Edad a la pubertad (d)	326.9 $\pm$ 5.5	304.7 $\pm$ 7.4	292.3 $\pm$ 4.6
Edad a la madurez (d)	390.5 $\pm$ 7.9	384.3 $\pm$ 6.8	397.3 $\pm$ 11.4
Peso de ambos testículos (g)	523.9 $\pm$ 25.8 <sup>a</sup>	552.4 $\pm$ 21. <sup>a</sup>	655.2 $\pm$ 21.2 <sup>b</sup>
Espermat. normales (%)	76.3 $\pm$ 6.0	77.5 $\pm$ 5.5	72.4 $\pm$ 6.0

nutrición baja pueden haber compensado aumentando la ingesta de alimento. Los toros alimentados con dieta de nutrición media tuvieron mayor edad a la pubertad, a pesar de ser generalmente más pesados.

**Experimento 2** (Efecto de la nutrición durante el período juvenil y a lo largo del postdestete)

Los toros alimentados con dietas de nutrición baja fueron más livianos, tuvieron testículos más pequeños y tuvieron una pubertad retrasada cuando fueron comparados con toros alimentados con dietas de nutrición media o alta. La elevación temprana de gonadotrofinas se caracterizó por un incremento en la frecuencia de pulsos de LH, de sus concentraciones promedio y basales, y de su secreción desde la semana 10 a 22-26 de edad. Concurrentemente se incrementó el promedio de concentraciones de FSH. Las concentraciones séricas de IGF-I se incrementaron durante la elevación temprana de gonadotrofinas en los toros. Las concentraciones de leptina e insulina sólo se incrementaron luego de las 30 semanas de edad y, por lo tanto, no estuvieron involucradas en la regulación de la secreción durante la elevación temprana de gonadotrofinas.

**Experimento 3** (Restricción alimenticia durante la edad

juvenil, con o sin suplementación postdestete)

Los toros con nutrición restringida durante la edad juvenil tuvieron un pico temprano de gonadotrofinas más lento, sin embargo no hubo diferencias en la secreción de LH entre grupos cuando se cambió la ración a nutrición media o alta en el período postdestete. Por lo tanto, la nutrición afectó el pulso generador de GnRH en el hipotálamo durante el período de pico temprano de gonadotrofinas. La nutrición baja durante la edad juvenil retrasó el desarrollo corporal y testicular incluso luego de la suplementación durante el período postdestete. Los toros alimentados con dietas de nutrición baja durante la edad juvenil fueron mayores a la pubertad y tuvieron testículos más pequeños a los 16 meses de edad. Por lo tanto, la nutrición durante la edad juvenil tuvo efectos a largo plazo sobre el desarrollo sexual, sin importar la nutrición provista durante el período peripuberal.

**Experimento 4** (Efecto de la suplementación durante la edad juvenil)

En este estudio, los toros que recibieron alimentación suplementaria durante la edad juvenil tuvieron un incremento mayor y más sostenido en la frecuencia de pul-

**Tabla 5:** Promedio ( $\pm$  SEM) de edad a la pubertad y madurez, peso testicular, y proporción de espermatozoides normales a las 70 semanas de edad en toros que recibieron dietas de nutrición baja, o alta a desde las 10 hasta las 26 semanas de edad, y dietas de nutrición media o alta desde las 27 hasta las 70 semanas de edad.

	Media/media (n = 15)	Baja/alta (n = 14)	Baja/media (n = 15)
Edad a la pubertad (d)	293.0 $\pm$ 8.0 a	333.7 $\pm$ 12.1 b	334.0 $\pm$ 8.5 b
Edad a la madurez (d)	366.4 $\pm$ 12.8	392.6 $\pm$ 10.6	388.7 $\pm$ 10.8
Peso de ambos testículos (g)	597.4 $\pm$ 11.2a	547.6 $\pm$ 18.6ab	503.1 $\pm$ 22.0b
Espermat. normales (%)	78.1 $\pm$ 3.5	77.3 $\pm$ 5.9	78.1 $\pm$ 3.5



**Tabla 6.** Promedio ( $\pm$  SEM) de edad a la pubertad y madurez, peso testicular, y proporción de espermatozoides normales a las 74 semanas de edad en toros que recibieron dietas de nutrición media o alta a desde las 10 hasta las 30 semanas de edad, y dietas de nutrición media o alta desde las 31 hasta las 74 semanas de edad.

	Media (n = 16)	Alta (n = 17)
Edad a la pubertad (d)	326.9 $\pm$ 9.3	314.1 $\pm$ 8.3
Edad a la madurez (d)	381.5 $\pm$ 9.2	380.6 $\pm$ 14.9
Peso de ambos testículos (g)	531.2 $\pm$ 18.4 <sup>a</sup>	610.5 $\pm$ 27.9 <sup>b</sup>
Espermat. normales (%)	74.8 $\pm$ 3.	74.3 $\pm$ 4.6

Los niveles de LH durante el período de pico temprano de gonadotropinas. La suplementación alimentaria por encima de los niveles recomendados normalmente durante la edad juvenil aceleró el desarrollo corporal e incrementó la masa testicular y la producción espermática a los 16 meses de edad. Fue digno de atención el que los efectos benéficos de la suplementación alimentaria durante la edad juvenil se extendieran más allá del período de suplementación.

La circunferencia escrotal se incrementó continuamente durante el período experimental en los toros del grupo de nutrición media, mientras que la circunferencia escrotal en el grupo de nutrición alta se incrementó hasta la semana 66 de edad. A pesar de que las mediciones de la circunferencia escrotal no se incrementaron en el grupo de nutrición alta a las semanas 70 y 74 de edad, en esos momentos se mantuvieron más altas que las mediciones de circunferencia escrotal del grupo de nutrición media. El volumen de ambos testículos se incrementó ( $P < 0.05$ ) hasta las 66 semanas de edad en los dos grupos.

## Discusión

En el Experimento I, la alimentación postdestete afectó significativamente el peso corporal, probablemente debido a que los toros que recibieron dietas de nutrición baja y media compensaron con una mayor ingesta. La falta de diferencia en los pesos se reflejó en la falta de diferencia en la edad de comienzo de la pubertad, en la circunferencia escrotal a las 12 y 16 semanas, y en el peso testicular a los 16 meses. La literatura contiene reportes contradictorios sobre el efecto de la nutrición postdestete sobre la edad de comienzo de la pubertad. Sin embargo, las dietas altas en energía en el período postdestete incrementaron consistentemente la circunferencia escrotal y el peso de los testículos a los 12-15 meses de edad. Las ingestas de alta energía en el período postdestete probablemente precipitan la obtención del tamaño testicular máximo, mientras que la nutrición baja postdestete retrasa el desarrollo testicular. Probablemente, dentro de un rango razonable, la nutrición postdestete no influye en el tamaño testicular de los toros maduros. El efecto de la nutrición sobre la edad a la madurez, determinada por la primera producción de un 70% de espermatozoides normales, no ha sido dilucidada claramente por ningún estu-

dio publicado; sin embargo se puede conjeturar que el comienzo temprano de la pubertad debe conducir a una producción temprana de semen de buena calidad.

En estos experimentos, la nutrición durante la edad juvenil afectó la secreción de LH durante la elevación temprana de gonadotropinas, con los consecuentes efectos sobre el desarrollo sexual. Los efectos de la nutrición durante el período postdestete parecieron tener un efecto mucho menor sobre el desarrollo sexual, a pesar de que no se pudo realizar una conclusión definitiva sobre esto debido a que la nutrición diferente no dio como resultado efectos consistentes sobre el peso corporal en Experimento I. Los terneros y futuros toros de carne generalmente son lactantes durante la edad juvenil y se presta muy poca atención a su nutrición, mientras que la nutrición para los terneros y futuros toros de leche es subóptima. Está claro que las prácticas de manejo nutricional durante la edad juvenil tendrán mayores efectos benéficos sobre la función reproductiva que las prácticas de manejo durante el período postdestete en toros.

Estos resultados demostraron que en los toros, al igual que en las hembras y que en otras especies (26, 28, 29), la nutrición está involucrada en la regulación de la secreción de GnRH, con efectos sobre el desarrollo sexual. La secreción de gonadotropinas luego del desafío con GnRH no fue consistentemente afectada por la nutrición, indicando que los efectos de la nutrición pueden no involucrar a la hipófisis. Sin embargo, durante el período de elevación temprana de gonadotropinas en los toros, la nutrición reguló el eje hipotálamo-hipófisis-testículos mediante la modulación del pulso generador de GnRH en el hipotálamo. La nutrición alta durante la edad juvenil dio como resultado un incremento más sustancial en la frecuencia de pulsos de LH durante la elevación temprana de gonadotropinas y un mayor desarrollo testicular a la madurez, por lo tanto, la secreción de LH durante la edad juvenil puede de alguna manera, iniciar el desarrollo testicular y determinar el máximo tamaño testicular adulto. Esta conclusión fue apoyada también por un incremento en el peso de ambos testículos observado a las 54 semanas de edad en toros que recibieron múltiples tratamientos exógenos de GnRH durante la edad juvenil (23).

Por el contrario, la restricción en la nutrición durante la edad juvenil suprimió la secreción de LH durante la elevación temprana de gonadotropinas, demoró la pubertad, y redujo el desarrollo testicular a la madurez. Se pro-

dujeron efectos similares mediante la supresión de la secreción de LH con tratamientos prolongados con agonistas de GnRH durante la edad juvenil en toros (24). La nutrición reducida pudo asociarse con una menor circunferencia escrotal en toros criados por hembras de primera parición. Bagu y col. (comunicación personal) observaron una menor secreción de LH a las 8 a 20 semanas de edad en terneros criados por hembras de primera parición en comparación con terneros criados por hembras de mayor edad. Sin embargo, un efecto in-utero sobre el crecimiento y desarrollo del ternero también puede estar involucrado con tamaños testiculares reducidos y con una pubertad retrasada en terneros criados por hembras de primera parición.

La secreción de LH estimulada por la GnRH fue reducida en toros que recibieron una nutrición restringida en la edad juvenil en el Experimento III, indicando un efecto en la función hipofisis. Una explicación posible para estas diferencias es la diferencia en el diseño entre los dos estudios. En el Experimento II, toros con nutrición baja solo recibieron forraje (no concentrado), pero no se limitó la ingesta. En contraste, se limitó la ingesta en el grupo de nutrición baja en el Experimento III. Quizás la secreción de LH no solamente está regulada por la disponibilidad de nutrientes, sino también por el centro, dentro del sistema nervioso central, responsable de las sensaciones de apetito y saciedad localizado en el hipotálamo (46). Apparently, los efectos inhibitorios de la disponibilidad limitada de nutrientes sobre la secreción de LH se ejercen solo sobre el hipotálamo (Experimento II), mientras que la combinación de disponibilidad limitada de nutrientes con el apetito experimentado por toros con ingesta restringida en el Experimento III afectó la función hipotalámica e hipofisaria, produciendo una inhibición mucho más severa sobre la secreción de LH.

En estos experimentos, las elevadas concentraciones séricas de FSH fueron detectadas también durante la elevación temprana de gonadotrofinas. Probablemente, esta elevación en la FSH esté involucrada también en el inicio temprano de la pubertad ya que el tratamiento de terneros con bFSH de las 4 a las 8 semanas aceleró crecimiento testicular, dio como resultado mayores números de células de Sertoli y aceleró la espermatogénesis (47).

Las concentraciones circulantes de IGF-I se incrementaron constantemente durante la edad juvenil y el período peripuberal y sólo alcanzaron una meseta (o disminuyeron levemente) cuando se completó el desarrollo sexual (calidad seminal similar a la de toros maduros), indicando que el IGF-I puede estar involucrado en la regulación del desarrollo sexual. El incremento en la secreción de GnRH/LH asociada con nutrición alta fue asociado a su vez con incrementos en las concentraciones de IGF-I, mientras que la secreción reducida de GnRH/LH asociada con nutrición baja fue asociada con concentraciones disminuidas de IGF-I. Estas asociaciones temporales brindan un fuerte argumento a favor de un rol regulatorio de la IGF-I sobre la secreción de GnRH; sin embargo, se deben llevar a cabo más estudios para poder determinar si el IGF-I puede realmente promover la secreción de GnRH en toros.

La nutrición también afectó la esteroidogénesis testicular (concentraciones de testosterona), reflejando sus efectos sobre el número y/o función de las células de Leydig. El incremento en las concentraciones circulantes de testosterona tanto fisiológicas como estimuladas por GnRH observadas con la edad, fue acelerado en toros que recibieron nutrición alta y se retrasó en toros que recibieron nutrición baja. Debido a que la LH y el IGF-I tienen roles cruciales y complementarios en la promoción de la proliferación y diferenciación de células de Leydig y en la secreción de testosterona (48, 49), los efectos de la nutrición en la esteroidogénesis testicular probablemente estuvieron mediados por la secreción de LH y por las concentraciones de IGF-I. Además, las concentraciones de IGF-I fueron un factor de gran importancia en tamaño testicular, indicando que el IGF-I puede ser un potente mitógeno testicular.

Una observación consistente fue que las concentraciones séricas de leptina, insulina y STH no difirieron entre grupos durante la elevación temprana de gonadotrofinas y por lo tanto no pueden haber sido responsables por las diferencias entre las dietas sobre la secreción de LH. Por lo tanto, el rol de estas hormonas sobre la regulación de la secreción de GnRH, si lo tuvieron, fue permisivo. Sin embargo, la leptina y la insulina tienen correlaciones moderadas a buenas con la circunferencia y el volumen de ambos testículos en los Experimentos I y II, sugiriendo que estas hormonas pueden promover el desarrollo testicular.

En conclusión, la función reproductiva en los toros puede maximizarse proveyendo una nutrición de alto nivel durante la edad juvenil y una nutrición adecuada en el período postdestete. En base a estos experimentos, un objetivo de promedio de ganancia diaria durante la edad juvenil debería ser > 1.2 kg/día. La futura investigación que contribuirá al entendimiento de los mecanismos fisiológicos que unen a la nutrición y la reproducción en los toros debería incluir una evaluación directa de los efectos del IGF-I circulante sobre la secreción de GnRH/LH. La manipulación nutricional y farmacológica de la elevación temprana de gonadotrofinas durante la edad juvenil también requiere investigación.

---

## Referencias

---

1. Farid A, Makarechian M, Price MA, Berg RT. Repeatability of reproductive performance of beef bulls as yearlings and 2-year-olds at pasture. *Anim Reprod Sci* 14:21-29, 1987.
2. Bratton RW, Musgrave SD, Dunn HO, Foote RH, Henderson CR. Semen production and fertility of young bulls raised on three different energy levels of feed intake. *J Anim Sci* 15:1296-1297, 1956 (Abstr).
3. Mwansa PB, Makarechian M. The effect of post weaning level of dietary energy on sex drive and semen quality of young beef bulls. *Theriogenology* 35:1169-1178, 1991.
4. Pruitt RJ, Corah LR, Stevenson JS, et al. 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* 63:579-585, 1986.

5. Ohl MW, Ott RS, Faulkner DB, Hornbuckle T. Effects of rate of gain on scrotal circumference and histopathologic features of the testes of half-sibling yearling beef bulls. *Am J Vet Res* 57:844-847, 1996.

6. Seidel GE Jr, Pickett BW, Wilsey CO, Seidel SM. Effect of high level of nutrition on reproductive characteristics of Angus bulls. 9th International Congress on Animal Reproduction and Artificial Insemination, III. Symposia (Free communications) 359, 1980 (Abstr).

7. Coulter GH, Carruthers TD, Amann RP, Kozub GC. Testicular development, daily sperm production and epididymal sperm reserves in 15-mo-old Angus and Hereford bulls: effects of bull strain plus dietary energy. *J Anim Sci* 64:254-260, 1987.

8. Meacham TN, Cunha TJ, Warnick AC, Hentges Jr. JF, Hargrove DD. Influence of low protein rations on growth and semen characteristics of young beef bulls. *J Anim Sci* 22:115-120, 1963.

9. Meacham TN, Warnick AC, Cunha TJ, Hentges Jr. JF, Shirley RL. Hematological and histological changes in young beef bulls fed low protein rations. *J Anim Sci* 23:380-384, 1964.

10. Rekwot PI, Oyedipe EO, Akerejola OO, Kumi-Diaka J. The effect of protein intake on body weight, scrotal circumference and semen products of Bunaji bulls and their Friesian crosses in Nigeria. *Anim Reprod Sci* 16:1-9, 1988.

11. Greenough PR, Vermunt JJ, McKinnon JJ, Fathy FA, Berg PA, Cohen RDH. Laminitis-like changes in the claws of feedlot cattle. *Can Vet J* 31:202-208, 1990.

12. Dargatz DA, Mortimer RG, Ball L. Vesicular adenitis of bulls: A review. *Theriogenology* 28:513-521, 1987.

13. Bratton RW, Musgrave SD, Dunn HO, Foote RH. Causes and prevention of reproductive failure 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. Bulletin 940, New York State College of Agriculture, Ithaca, NY, USA, 45 p, 1959.

14. Lunstra DD, Gregory KE, Cundiff LV. Heritability estimates and adjustment factors for the effects of bull age and age of dam on yearling testicular size in breeds of bulls. *Theriogenology* 30:127-136, 1988.

15. Amann RP. Endocrine changes associated with onset of spermatogenesis in Holstein bulls. *J Dairy Sci* 66:2606-2622, 1983.

16. Amann, RP, Wise ME, Glass JD, Nett TM. Prepubertal changes in the hypothalamic-pituitary axis of Holstein bulls. *Biol Reprod* 34:71-80, 1986.

17. Evans A, Pierson R, Garcia A, McDougall L, Hrudka F, Rawlings N. Changes in circulating hormone concentrations, testes histology and testes ultrasonography during sexual maturation in beef bulls. *Theriogenology* 46:345-357, 1996.

18. Lacroix A, Pelletier J. Short-term variations in plasma LH and testosterone in bull calves from birth to 1 year of age. *J Reprod Fertil* 55:81-85, 1979.

19. McCarthy MS, Convey EM, Hafs HD. Serum hormonal changes and testicular response to LH during puberty in bulls. *Biol Reprod* 20:1221-1227, 1979.

20. McCarthy MS, Hafs HD, Convey EM. Serum hormone patterns associated with growth and sexual development in bulls. *J Anim Sci* 49:1012-1020, 1979.

21. Aravindakshan JP, Honaramooz A, Bartlewski PM, Beard AP, Pierson RA, Rawlings NC. Pattern of gonadotropin secretion and ultrasonographic evaluation of developmental changes in the testis of early and late maturing bull calves. *Theriogenology* 54:339-354, 2000.

22. Evans A, Davies F, Nasser L, Bowman P, Rawlings N. Differences in early patterns of gonadotrophin secretion between early and late maturing bulls, changes in semen characteristics at puberty. *Theriogenology* 43:569-578, 1995.

23. Chandolia RK, Honaramooz A, Bartlewski PM, Beard AP, Rawlings NC. Effects of treatment with LH releasing hormone before the early increase in LH secretion on endocrine and reproductive development in bull calves. *J Reprod Fertil* 111:41-50, 1997.

24. Chandolia RK, Evans AC, Rawlings NC. Effect of inhibition of increased gonadotrophin secretion before 20 weeks of age in bull calves on testicular development. *J Reprod Fertil* 109:65-71, 1997.

25. Blache D, Zhang S, Martin GB, 2003. Fertility in male sheep: modulators of the acute effects of nutrition on the reproductive axis of male sheep. *Reprod Suppl* 61:387-402.

26. l'Anson H, Foster DL, Foxcroft GR, Booth PJ. Nutrition and reproduction. In: Milligan, S.R. (Ed.) *Oxford Reviews of Reproduction*. Oxford University Press, Oxford, pp. 239-311, 1991.

27. Martin GB, Walkden-Brown SW. Nutritional influences on reproduction in mature male sheep and goats. *J Reprod Fertil Suppl* 49:437-449, 1995.

28. Schneider, J.E. Energy balance and reproduction. *Physiol Behav* 81:289-317, 2004.

29. Williams GL. Nutrition factors and reproduction, In: Knobil, E., Neil, J.D. (Eds.) *Encyclopedia of Reproduction*. Academic Press, San Diego, pp. 412-422, 1998.

30. Barb C, Kraeling R. Role of leptin in the regulation of gonadotropin secretion in farm animals. *Anim Reprod Sci* 82-83:155-167, 2004.

31. Zieba DA, Amstalden M, Williams GL. Regulatory roles of leptin in reproduction and metabolism: a comparative review. *Domest Anim Endocrinol* 29:166-185, 2005.

32. Amstalden M, Garcia MR, Stanko RL, Nizielski SE, Morrison CD, Keisler DH, Williams GL. Central infusion of recombinant ovine leptin normalizes plasma insulin and stimulates a novel hypersecretion of luteinizing hormone after short-term fasting in mature beef cows. *Biol Reprod* 66:1555-1561, 2002.

33. Maciel MN, Zieba DA, Amstalden M, Keisler DH, Neves JP, Williams GL. Leptin prevents fasting-mediated reductions in pulsatile secretion of luteinizing hormone



and enhances its gonadotropin-releasing hormone-mediated release in heifers. *Biol Reprod* 70:229-235, 2004.

34. Bruning JC, Gautam D, Burks DJ, Gillette J, Schubert M, Orban PC, Klein R, Krone W, Muller-Wieland D, Kahn CR. Role of brain insulin receptor in control of body weight and reproduction. *Science* 289:2122-2125, 2000.

35. Blache D, Chagas LM, Blackberry MA, Vercoe PE, Martin GB. Metabolic factors affecting the reproductive axis in male sheep. *J Reprod Fertil* 120:1-11, 2000.

36. Wilson ME. The impact of the GH-IGF-I axis on gonadotropin secretion: inferences from animal models. *J Pediatr Endocrinol Metab* 14:115-140, 2001.

37. Abele V, Pelletier G, Tremblay RR. Radioautographic localization and regulation of the insulin receptors in rat testis. *J Recept Res* 6, 461-473, 1986.

38. Lin T. Regulation of Leydig cell function by insulin-like growth factor-I and binding proteins. *J Androl* 16:193-196, 1995.

39. Rouiller-Fabre V, Lecref L, Gautier C, Saez JM, Habert R. Expression and effect of insulin-like growth factor I on rat fetal Leydig cell function and differentiation. *Endocrinology* 139:2926-2934, 1998.

40. Borland K, Mita M, Oppenheimer CL, Blinderman LA, Massague J, Hall PF, Czech MP. The actions of insulin-like growth factors I and II on cultured Sertoli cells. *Endocrinology* 114:240-246, 1984.

41. Bernier M, Chatelain P, Mather JP, Saez JM. Regulation of gonadotropin receptors, gonadotropin responsiveness, and cell multiplication by somatomedin-C

and insulin in cultured pig Leydig cells. *J Cell Physiol* 129:257-263, 1986.

42. Spiteri-Grech J, Nieschlag E. The role of growth hormone and insulin-like growth factor I in the regulation of male reproductive function. *Horm Res* 38:(Suppl 1), 22-27, 1992.

43. Brito LFC. 2006. PhD Thesis. Nutrition, metabolic hormones, and sexual development in bulls. Department of Large Animal Clinical Sciences, Western College of Veterinary Medicine, University of Saskatchewan, Saskatoon, Saskatchewan, Canada.

44. Wolf FR, Almquist JO, Hale EB. Prepuberal behavior and puberal characteristics of beef bulls on high nutrient allowance. *J Anim Sci* 24:761-765, 1965.

45. Brito LF, Silva AE, Unanian MM, Dode MA., Barbosa RT, Kastelic JP. Sexual development in early- and late-maturing *Bos indicus* and *Bos indicus* x *Bos taurus* crossbred bulls in Brazil. *Theriogenology* 62:1198-1217, 2004.

46. Baile CA., McLaughlin CL. Mechanisms controlling feed intake in ruminants: a review. *J Anim Sci* 64:915-922, 1987.

47. Bagu ET, Madgwick S, Duggavathi R, Bartlewski PM, Barrett DMW, Huchkowsky S, Cook SJ, Rawlings NC. *Theriogenology* 62:861-873, 2004.

48. Wang G, Hardy MP. Development of Leydig cells in the insulin-like growth factor-I (IGF-I) knockout mouse: effects of IGF-I replacement and gonadotropic stimulation. *Biol Reprod* 70:632-639, 2004.

49. Wang GM, O'Shaughnessy PJ, Chubb C, Robaire B, Hardy MP. Effects of insulin-like growth factor I on steroidogenic enzyme expression levels in mouse Leydig cells. *Endocrinology* 144: 5058-5064, 2003.