

EFECTO DEL CONSUMO DE ENERGÍA EN LOS PROCESOS REPRODUCTORES DE LA HEMBRA BOVINA. UNA REVISIÓN

Effects of Energy Intake on Reproductive Processes of the Female Cattle. A Review

Juan Manuel Pinos Rodríguez¹ y María Teresa Sánchez Torres²

¹Instituto de Investigación de Zonas Desérticas. Universidad Autónoma de San Luis Potosí. Altair 200, Fraccionamiento del Llano, San Luis Potosí. 78377. Telf: 8222130. Fax: 8222718. Jpinos@correoweb.com

²Especialidad de Ganadería. Colegio de Postgraduados. 56230. Montecillo, Edo. de México. México

RESUMEN

Los mecanismos por los cuales el consumo de energía de la dieta afecta los procesos reproductores de la hembra bovina son analizados. El consumo inadecuado de energía inhibe la función ovárica, como resultado de la disminución en la secreción hipotalámica de la hormona luteinizante (LH). Se cree que el balance negativo de energía disminuye la frecuencia con la que el generador de pulsos del hipotálamo induce la liberación de factores liberadores de gonadotropinas (GnRH). Además, que el eje hipotálamo-hipófisis se vuelve hipersensible a las bajas concentraciones del estradiol que están siendo producidas por el ovario de la vaquilla durante la época prepúber o de la vaca adulta en el anestro post-parto, como resultado de la inadecuada alimentación. Los procesos por los cuales la disminución en el consumo de energía afectan la función hipotalámica, aún no han sido establecidos. Diversos metabolitos sanguíneos y factores endocrinos han sido implicados como mensajeros de dichos procesos. La glucosa, insulina, ácidos grasos no esterificados (NEFA), leptina, factores de crecimiento similares a la insulina (IGF) y la condición corporal figuran como las señales que el sistema nervioso central puede utilizar para relacionar el estado nutricional y la actividad reproductora; sin embargo, su función como mediadores directos de la reproducción no ha sido demostrada.

Palabras clave: Nutrición, reproducción, energía, bovinos.

ABSTRACT

Mechanisms by which metabolism affects the reproductive process in female cattle are analyzed. Low energy consumption inhibits the function of the ovaries by reducing the hypothalamic release of the luteinization hormone (LH). We believe that the negative balance of energy diminishes the frequency at which pulses are generated by the hypothalamus to induce the liberation of gonadotrophin-releasing hormone (GnRH). In addition, the hypothalamus-pituitary axis becomes hypersensible to low concentrations of estradiol that are being produced by the ovaries in prepubertal heifers or in adult females in anoestrus postpartum as a result of low energy consumption. The processes by which this affects the function of the hypothalamus, have not been established. Diverse metabolite and endocrine factors in the blood have been suggested as possible signs. Of these, glucose, insulin, nonesterified fatty acids (NEFA), leptin and insulin-like growth factors (IGF) appear to alert the central nervous system as to the nutritional status for reproductive activity. This function in mediating the effect on reproduction has not been demonstrated.

lamic release of the luteinization hormone (LH). We believe that the negative balance of energy diminishes the frequency at which pulses are generated by the hypothalamus to induce the liberation of gonadotrophin-releasing hormone (GnRH). In addition, the hypothalamus-pituitary axis becomes hypersensible to low concentrations of estradiol that are being produced by the ovaries in prepubertal heifers or in adult females in anoestrus postpartum as a result of low energy consumption. The processes by which this affects the function of the hypothalamus, have not been established. Diverse metabolite and endocrine factors in the blood have been suggested as possible signs. Of these, glucose, insulin, nonesterified fatty acids (NEFA), leptin and insulin-like growth factors (IGF) appear to alert the central nervous system as to the nutritional status for reproductive activity. This function in mediating the effect on reproduction has not been demonstrated.

Key words: Nutrition, reproduction, energy, cattle.

INTRODUCCIÓN

Las tres actividades fundamentales que se deben satisfacer a plenitud en la producción animal, si se desea obtener su máximo potencial, son nutrición, reproducción y salud. Los efectos del nivel nutricional en los procesos reproductivos han sido ampliamente estudiados, en especial, lo referido a restricciones en el consumo de energía [4, 6, 7, 9, 13, 20], aunque, los mecanismos endocrinos y metabólicos que intervienen en la disminución de la eficiencia reproductiva como consecuencia del consumo limitado de energía, no se conocen a detalle. El objetivo de este trabajo fue analizar los efectos del metabolismo energético, con referencia a la glucosa, insulina, grasa corporal y factores de crecimiento similares a la insulina (IGF) en la neuroendocrinología de la hembra bovina.

CONTROL NEUROENDOCRINO DE LA SECRECIÓN DE LH

El control de la función reproductiva en la hembra bovina implica numerosas interacciones, FIG. 1, entre el hipotálamo, la hipófisis y el ovario [40]. Los dos principales esteroides gonadales secretados por el ovario de las vacas son la progesterona y el estradiol. La progesterona es la hormona producida por el cuerpo lúteo, que inhibe la presentación del estro y la secreción de LH; sin embargo, niveles adecuados parecen ser necesarios para mejorar la tasa de fertilización. El estradiol es producido predominantemente por el ovárico durante la fase folicular del ciclo estrol. En relativa ausencia de progesterona, las concentraciones plasmáticas adecuadas de estradiol estimula la liberación de LH e induce la aparición del estro 1.

La hormona luteinizante (LH) es secretada en forma de pulsaciones por la adenohipófisis y controlada por factores de liberación gonadal (LHRH), liberados en forma de pulsaciones frecuentes dentro del sistema porta hipofisiario por células neurosecretoras del hipotálamo, estableciendo el inicio de los ciclos estrols de la vaca en período post-parto y la regulación del crecimiento folicular durante los subsecuentes ciclos. Durante el período prepúber, post-parto y fase lútea, FIG. 2, los pulsos de LH son bajos (1 pulso/6 a 8 h). El incremento en incremento en la frecuencia (1 a 2 pulsos/h) y en la disminución de la amplitud de los pulsos de LH, estimula el crecimiento folicular y producción de estradiol induciendo el estro y pico preovulatorio de LH en el estro. Esta ola liberadora de gonadotropinas es ocasionada por un efecto de retroalimentación positiva del estradiol [39].

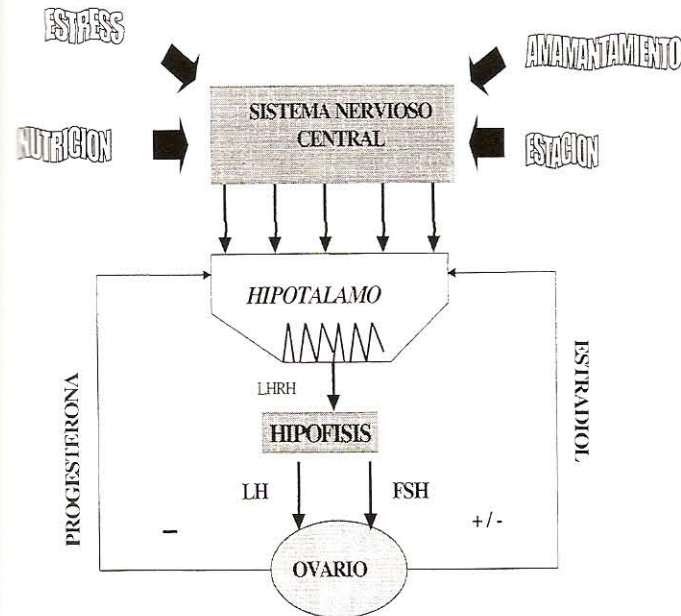


FIGURA 1. EJE HIPOTÁLAMO-HIPOFISIS-GONADAL MOSTRANDO LOS ASPECTOS ENDOCRINOS Y NEURONALES DEL CONTROL DE LIBERACIÓN DE LH Y FSH.

LA ENERGÍA EN LA ACTIVIDAD REPRODUCTIVA

Las vacas utilizan la energía principalmente, para mantener su metabolismo basal, crecimiento, movimiento y funciones vitales y, la restante la destinan para la reproducción. Aún dentro del proceso reproductivo, la energía que la vaca consume es dividida dependiendo del evento; es decir, la energía disponible es utilizada por la vaca en el orden siguiente: 1) metabolismo basal, 2) actividad (movimiento), 3) crecimiento, 4) gestación, 5) lactancia, y 7) ciclos estrols [41].

Cuando la nutrición es deficiente la actividad reproductiva es escasa o nula debido a que el hipotálamo es hipersensible a los efectos negativos del estradiol, FIG. 3, lo que provoca que la secreción de LHRH, LH y esteroides gonadales, sea limitada. Bajo esta situación, la vaquilla permanecerá prepúber y la vaca adulta continuará en anestro trayendo como consecuencia que la hembra no conciba por la ausencia de ciclos estrols [5, 27].

EFEECTO DE LA ENERGÍA EN EL INICIO DE LA PUBERTAD

La pubertad es un evento endocrino donde ocurre la primera ovulación, precedida por la manifestación de estro y la formación de un cuerpo lúteo que permanece funcional por un período de tiempo igual al característico de la especie en cuestión. La teoría gonadostática de la pubertad postula que el hipotálamo de los animales prepúberes, es hipersensible a los efectos de retroalimentación negativa del estradiol capaces de

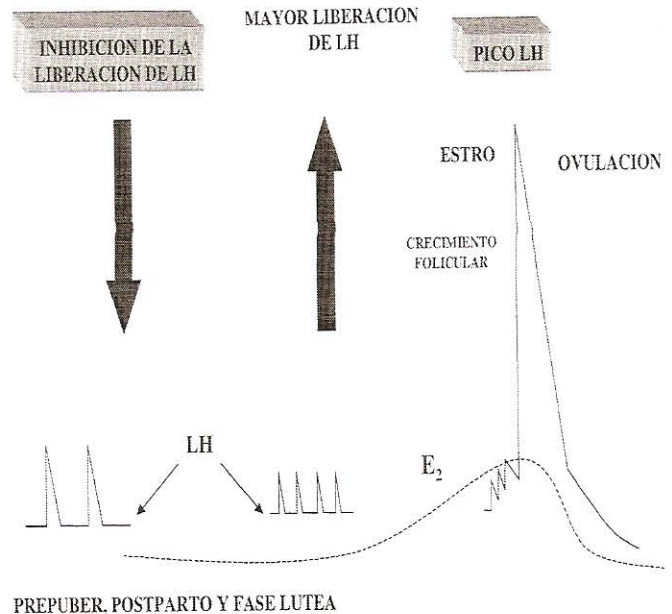


FIGURA 2. EVENTOS ENDOCRINOS EN LOS BOVINOS DURANTE EL CRECIMIENTO FOLICULAR, ESTRO Y OVULACIÓN.

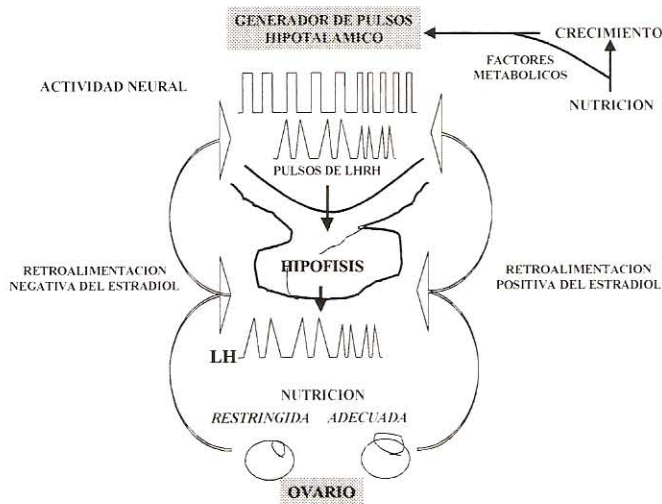


FIGURA 3. MODELO DE CÓMO EL CONSUMO DE ENERGÍA Y LA CONDICIÓN CORPORAL AFECTAN LA ENDOCRINOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN.

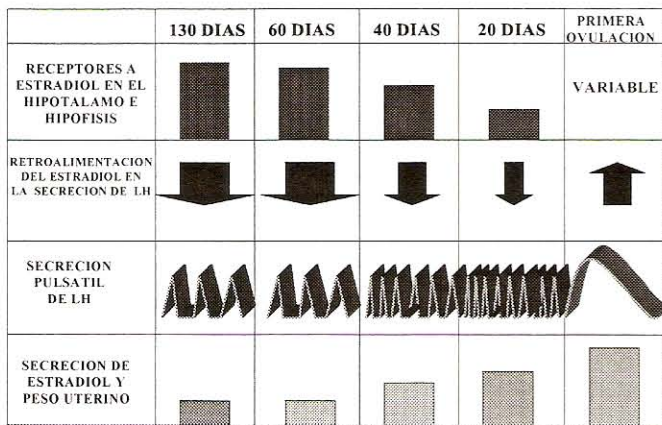


FIGURA 4. TEORÍA GONADOSTÁTICA DE LA PUBERTAD DE LA VAQUILLA.

inhibir el funcionamiento del hipotálamo a tal grado que suprime la liberación de LHRH y por tanto la actividad gonadotrópica, FIG. 4. Conforme la pubertad se acerca, existe la pérdida paulatina de la hipersensibilidad al estradiol por la reducción de receptores a esta hormona en el hipotálamo, mayor secreción de LHRH y funcionalidad de la hipófisis, lo que trae como consecuencia el inicio a la actividad reproductiva [10, 18, 40]. Sin embargo, cuando las vaquillas restringen su consumo de energía, antes de la pubertad, disminuye la frecuencia con la que el centro generador de pulsos induce la secreción de LHRH [9].

Imakawa y col. [25] realizaron un experimento con vaquillas alimentadas con tres niveles de energía: bajo, normal y alto (6,8, 12,7 y 19,2 Mcal animal⁻¹ día⁻¹ de EM, respectiva-

mente), encontrando que la concentración y frecuencia de pulsos de LH fueron mayores en las vaquillas alimentadas con la dieta alta en energía en comparación con aquellas alimentadas con la dieta baja y en mantenimiento. Por otro lado, vaquillas prepúberes alimentadas con el nivel de energía necesario para ganar 1,2 kg de peso vivo por día e inyectadas con somatotropina bovina, presentaron el estro, primera inseminación y parto, a menor edad que aquellas alimentadas con el nivel de energía necesaria para ganar 0,8 kg de peso vivo por día [32]. La secreción de LH es inhibida por el estradiol en anestro nutricional [24], es decir, cuando el consumo de energía es limitado, el centro generador de pulsos hipotalámico es hipersensible a los efectos de retroalimentación negativa del estradiol, producido en bajas cantidades por los ovarios de la hembra en anestro [27]. Además, la restricción en el consumo de energía, inhibe la frecuencia de pulso de LH en vaquillas prepúberes tratadas con estradiol, aunque al aumentar el consumo de energía se incrementa la frecuencia de pulsos [28].

EFECTO DE LA ENERGÍA EN EL ANESTRO POST-PARTO

Las causas posibles por las cuales una vaca no queda gestante y continua en anestro es porque no muestra estro, no ovula, la fertilización no ocurre o por muerte embrionaria [27]. El anestro puede variar desde unos pocos días hasta más de 100, dependiendo de la raza, edad, estación del parto, presencia de toros, amamantamiento, lactancia, nivel nutricional y reservas energéticas, entre otros [41].

A pesar de que los procesos endocrinos del efecto del nivel energía de la dieta en el período post-parto no han sido definidos en forma clara, se ha demostrado que el consumo limitado de este nutriente afecta el desarrollo folicular y la función del cuerpo lúteo [7, 42], como resultado de la hipersensibilidad del hipotálamo a las concentraciones de estradiol [33]. Dicho proceso es probablemente un mecanismo protector a largo plazo desarrollado por las hembras para asegurar la propagación de la especie, aunque a corto plazo, limita la tasa reproductiva [27].

FACTORES METABÓLICOS Y HORMONALES QUE RELACIONAN LA NUTRICIÓN Y LA REPRODUCCIÓN

El metabolismo de los rumiantes difiere de los animales no rumiantes, debido a que la mayoría de los carbohidratos de la dieta en el rumen, son fermentados a ácidos grasos volátiles (acetato, propionato y butirato), de los cuales el propionato es el compuesto gluconeogénico más importante. A pesar de las rutas metabólicas extras que son necesarias para proporcionar glucosa a los tejidos, los rumiantes tienen las mismas necesidades de glucosa para su metabolismo basal que otras especies, aún cuando su nivel de glucosa en sangre (40-60 mg/dl)

es casi la mitad que la de animales no rumiantes. En resumen, la glucosa, tanto en rumiantes como en no rumiantes, es la principal fuente de energía del sistema nervioso central [14].

Es probable que el efecto que tiene la nutrición en la secreción pulsátil de LH sea a través de señales neuroendocrinas reguladas por neurotransmisores y neuromoduladores, FIG. 5, aunque, ninguna conclusión se puede hacer a partir de los mecanismos centrales por lo que las señales nutricionales son recibidas y procesadas [40].

Muchos son los factores metabólicos implicados como los mediadores de la nutrición en la reproducción, ya que no existen evidencias que favorezcan a uno sobre el otro. Las concentraciones de glucosa en sangre son el candidato más importante, ya que es la fuente principal de energía utilizada por el sistema nervioso, por lo que el hipotálamo probablemente reconozca cambios en las concentraciones del compuesto. A pesar de dicha posibilidad, los resultados de los estudios que correlacionan las concentraciones de glucosa y la actividad reproductiva, no son consistentes [36, 37].

El hipotético centro generador de pulsos dentro del hipotálamo parece ser el punto central donde la nutrición afecta el sistema reproductivo, FIG. 6, pudiendo estar modulado por metabolitos sanguíneos o factores endocrinos que modifiquen el metabolismo general y funcionen como indicadores de la condición corporal o del nivel nutritivo [39]. Algunos compuestos que han sido implicados como mensajeros del cambio en el consumo de nutrientes y la condición corporal son la glucosa [36], ácidos grasos y ciertos aminoácidos específicos, así como factores endocrinos como tirosina, insulina [22], hormona del crecimiento, somatomedinas [35], opioides endógenos [17] y el neuropéptido-Y [30]; sin embargo, la información de su función directa como mediadores de la actividad del centro generador de pulsos, es muy limitada.

En un estudio realizado por Bergmann y col. [3], encontraron que vacas tratadas con LHRH tuvieron pulsos frecuentes de LH, aun cuando se encontraban en balance negativo de energía, lo que sugiere que el balance de energía no está relacionada con la hipófisis, sino en forma directa con el hipotálamo, órgano responsable de interrumpir la ciclicidad post-parto. Algunos compuestos metabólicos y hormonas relacionadas con el metabolismo energético, afectan el centro generador de pulsos en el hipotálamo, cuando el consumo de nutrientes es inadecuado y las reservas corporales son escasas. En el momento en que dicho centro se libera de los efectos negativos del estradiol, se incrementa la frecuencia de pulsos de LHRH en las venas portales liberados en la adenohipófisis y activa el sistema reproductivo [27].

En general, períodos de baja nutrición se asocian con la menor secreción de insulina, concentraciones altas de ácido grasos no esterificados (NEFA) por la mayor lipólisis y lipogénesis reducida y, cambios en las concentraciones circulantes de varios aminoácidos. La FIG. 7 ilustra los efectos de las hormonas metabólicas y metabolitos en los patrones de secreción

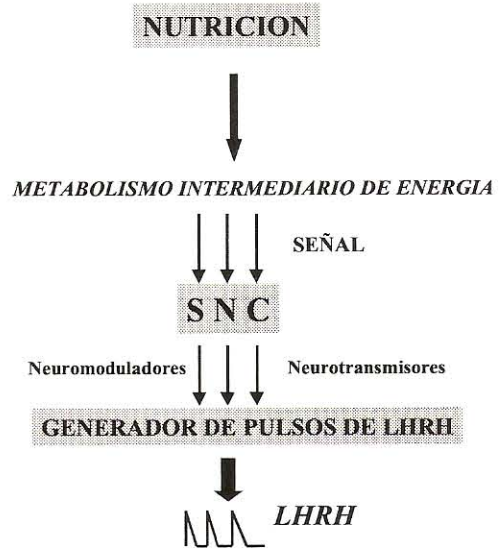


FIGURA 5. MECANISMO POR MEDIO DEL CUAL LA NUTRICIÓN INFLUYE EN LA LIBERACIÓN PULSÁTIL DE LHRH.

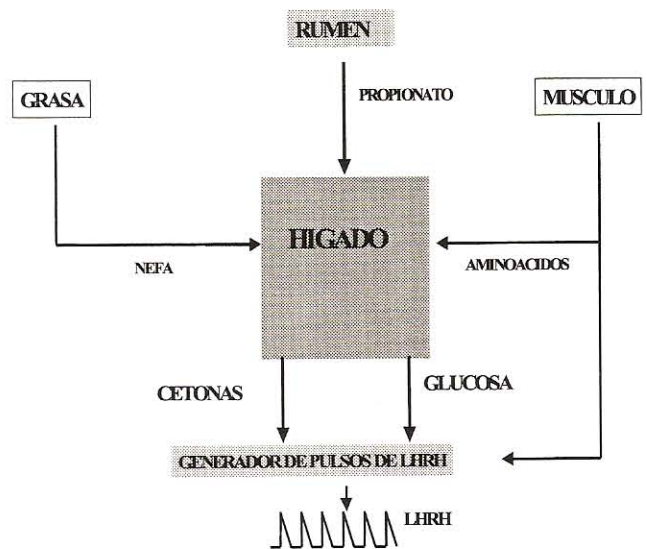


FIGURA 6. MODELO DE CÓMO LOS DIFERENTES COMPUESTOS DEL METABOLISMO SON UTILIZADOS POR EL CENTRO GENERADOR DE PULSOS DE LHRH.

de LH en rumiantes, donde la insulina y la tirosina la incrementan, mientras que los NEFA la inhiben [39]. Cuando los rumiantes son alimentados con niveles adecuados de energía, la glucosa es la principal fuente de energética para el cerebro; sin embargo, si la energía de la dieta es restringida, entonces, los NEFA son movilizados del tejido adiposo y oxidados por el hígado y otros tejidos [39].

Varios estudios realizados con bovinos, evaluaron el efecto de la alteración de las sustancias metabólicas y las concentraciones de LH. Quizás los más comunes son aquellos relacionados con la tasa acético-propiónico por las bacterias ru-

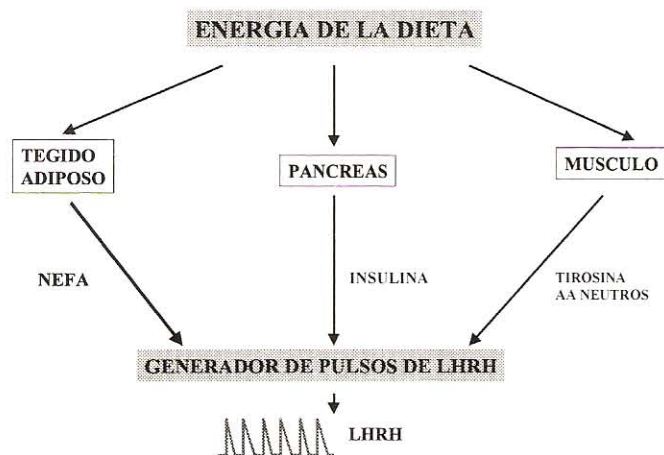


FIGURA 7. MODELO DE CÓMO CIERTOS METABOLITOS E INSULINA ACTÚAN COMO SEÑALES DEL NIVEL NUTRICIONAL Y REGULAR LA LIBERACIÓN PULSÁTIL DE LHRH.

minales. La adición de ionóforos a dietas con alta cantidad de forraje o el aumento de concentrado mejora la tasa de acético-propiónico y reduce la edad a la pubertad en vaquillas. El propionato es el compuesto gluconeogénico más importante en rumiantes, por lo que su efecto en la reproducción es probablemente atribuido a la mayor disponibilidad de glucosa. La adición de monensina ($200 \text{ mg animal}^{-1}$) a vaquillas mejoró la tasa acético-propiónico y la secreción de LH después de la aplicación de LHRH, y por tanto la función reproductiva [34], aunque, la adición de monensina encapsulada de lenta liberación a vacas, no tuvo efectos significativos en la tasa de concepción y días al primer servicio [12].

También, la infusión abomasal de propionato en vaquillas prepúberes aumenta la concentración de glucosa sanguínea, mejorando la capacidad de la hipófisis para liberar LH en respuesta a los cambios de LHRH, atribuido a la disponibilidad de energía en las células gonadotrópicas, aumentando la capacidad de la adenohipófisis para responder a los factores de liberación gonadal [37]. Resultados similares fueron encontrados por DiConstanzo y col. [11], quienes al infundir propionato al rumen de vaquillas, observaron que la concentración de LH e insulina se incrementó significativamente con relación a las vaquillas infundidas con acetato. Debe tomarse en cuenta que el propionato y la glucosa pueden afectar otras hormonas metabólicas, como insulina y glucagón, las que pueden regular la síntesis y liberación de LH [37].

Grasa corporal

La evaluación de la condición corporal es la medida más útil para evaluar el manejo nutricional del hato. Desde el punto de vista práctico, se recomienda que las vacas productoras de carne próximas al parto tengan una condición

corporal de 5 a 7 (escala 1 a 9), en tanto que en vacas lecheras se recomienda una condición corporal de 3.5 a 4 (escala 1 a 5). Si paren en condiciones corporales más pobres, se requerirán cantidades mayores de alimento para acortar el intervalo post-parto [41].

Al parecer la hembra joven ovula por primera vez hasta que acumula cantidad suficiente de grasa corporal; sin embargo, no hay razón para pensar que la grasa corporal es un causante directo en la regulación de eventos reproductivos [16]. Bronson y Manning [6] mencionaron que si la grasa corporal regula la actividad ovárica, entonces, ¿cuál es la ruta por la cual el balance de energía controla el centro generador de pulsos de LHRH? Se ha encontrado que la hormona de la adiposidad, leptina, tiene receptores en el hipotálamo y en animales de laboratorio y, su inyección en el cerebro estimula la secreción de gonadotropinas, así como la actividad ovárica y testicular [15, 31]. Por lo anterior, la leptina puede ser la hormona encargada de relacionar el nivel nutricional y la actividad reproductiva, aunque los resultados de algunos estudios sólo demuestran una relación y no una causa-efecto [29].

Insulina

Diversos estudios han tratado de relacionar las concentraciones de insulina en sangre con el nivel nutricional y la actividad reproductiva [8, 19, 22, 23, 38]. La insulina participa en el metabolismo de carbohidratos, grasas y proteínas. El efecto más importante de la insulina es fomentar el transporte de glucosa hacia casi todas las células del cuerpo, en especial las musculares, adiposas y hepáticas. La insulina, también regula el metabolismo de las proteínas al incrementar el transporte de aminoácidos a través de las membranas celulares para la síntesis de proteínas [21, 26]. Por lo anterior, esta hormona puede intervenir en la liberación de LHRH regulando la disponibilidad hipotalámica de aminoácidos necesarios para la síntesis de norepinefrina y serotonina, neurotransmisores importantes en el centro generador de pulsos de LHRH [6]. Además, la insulina puede promover el acoplamiento eléctrico entre neuronas simpáticas, modular la entrada de monoaminas en células neuronales, incrementar la liberación y el retorno de catecolaminas y, estimular el transporte de iones a través de la membrana [2]. Por lo anterior, es probable que el mecanismo de acción de la insulina en la reproducción sea estimulando la liberación de LH a través del incremento de la producción de neurotransmisores, como la catecolamina que estimula la secreción de LHRH [39].

Los factores de crecimiento similares a la insulina (IGF) en la reproducción

Los IGF son polipéptidos relacionados con el crecimiento pre y postnatal, lactación, reproducción y funciones inmunes. La restricción en el consumo de energía en vaquillas disminuye la concentración sérica del factor de crecimiento simi-

lar a la insulina tipo 1 (IGF-I); además, la inyección de somatotropina bovina incrementa en un 35% la concentración de IGF-I en vaquillas alimentadas con una dieta restringida en energía, mientras que alimentadas con una dieta normal la incrementa en un 73% [43].

Muy poco se sabe del efecto de los IGF en el control neuroendocrino; sin embargo, debido a que son similares a la estructura de la insulina, es posible que los IGF tengan una función similar a esta hormona. Roberts y col. [35], encontraron que las concentraciones séricas de IGF-I se incrementan en las vacas que reanudan su ciclo reproductivo, pero no en las vacas que permanecen en anestro post-parto, resultados que sugieren que los IGF pueden ser responsables del mensaje por el cual el hipotálamo percibe cuando el animal es alimentado con dietas deficientes en energía.

Los IGF producidos en el hipotálamo e hipófisis, pueden inhibir o estimular el LHRH y la secreción de gonadotropinas, respectivamente. Cuando el consumo es escaso, la expresión intracerebral y acción de los IGF pueden incrementar la sensibilidad a la retroalimentación negativa del estradiol y de este modo reducir la secreción pulsátil de LHRH. La concentración baja de gonadotropinas asociada a la menor concentración de IGF e insulina en la circulación, actúan en el ovario para reducir el número de folículos antrales que sobreviven a la atresia. Cuando las condiciones son extremas, como en la desnutrición severa, se inhibe la ovulación ya que ningún folículo alcanza el tamaño de los grandes folículos antrales, y si alguno lo hace, no son estimulados para secretar suficientes estrógenos que inducen el pico preovulatorio de LH [29].

CONCLUSIONES

La hipersensibilidad del hipotálamo a los efectos negativos del estradiol, cuando la energía de la dieta es deficiente, es un mecanismo protector a largo plazo desarrollado por las hembras bovinas para asegurar la propagación de la especie; sin embargo, en el corto plazo, esta situación limita la tasa reproductiva. La restricción en el consumo de energía, disminuye la concentración de LH retrasando la pubertad y prolongando el anestro post-parto en bovinos, debido a la reducida capacidad hipofisiaria para responder a LHRH, como resultado de la hipersensibilidad negativa del hipotálamo al estradiol.

El punto central donde la nutrición afecta la reproducción parece estar en el hipotético centro generador de pulsos de LH localizado en el hipotálamo, donde los metabolitos sanguíneos (glucosa, aminoácidos) y algunas hormonas (leptina, insulina, IGF) tienen una función importante, aunque desconocida. Es necesario realizar otros estudios, con la finalidad de conocer cómo muchos de los compuestos metabólicos y hormonas intervienen como señales del estado nutricional en el control neuroendocrino de la reproducción y, en tiempos futuros, usarlos como herramientas para manipular los procesos reproductivos de la hembra bovina.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- [1] ALLRICH, R.D. Endocrine and neural control of estrus in dairy cows. **J. Dairy Sci.** 77:2738-3-2744.
- [2] BASKIN, D.G.; FIGLEWICZ, D.P.; WOODS, S.C.; PORTE, D.; DORSA, D.M. Insulin in the brain. **Ann. Rev. Physiol.** 49:335-347. 1987.
- [3] BERGMANN, J.; HEUWIESER, W.; FISCHER, B.; BRUCKMANN, A. Reaction of the pituitary gland to a single GnRH administration in the dependence of energy balance in cattle in the puerperium. **Tierarztl Prax Ausg G. Grosstiere Nutztiere.** 27:154-160. 1999.
- [4] BISHOP, D.K.; WETTEMANN, R.P.; SPICER, L.J. Body energy reserves influence the onset of luteal activity after early weaning of beef cows. **J. Anim. Sci.** 72:2703-2708. 1994.
- [5] BOSSIS, I.; WETTEMANN, R.P.; WELTY, S.D.; VIZARRA, J.A.; SPICER, L.J.; DISKIN, M.G. Nutritionally induced anovulation in beef heifers: ovarian and endocrine function preceding cessation of ovulation. **J. Anim. Sci.** 77:1536-1546. 1999.
- [6] BRONSON, F.H.; MANNING, J.M. Minireview: The energetic regulation of ovulation: A realistic role for body fat. **Biol. Reprod.** 44: 945-950. 1991.
- [7] BURNS, P.D.; SPITZER, J.C.; HENRICKS, D.M. Effect of dietary energy restriction on follicular development and luteal function in nonlactating beef cows. **J. Anim. Sci.** 75:1078-1086. 1997.
- [8] COX, N.M.; STUART, M.J.; ALTHEN, T.G.; BENNETT, W.A.; MILLER, H.W. Enhancement of ovulation rate in gilts by increasing dietary energy and administering insulin during follicular growth. **J. Anim. Sci.** 64:507-516. 1987.
- [9] DAY, M.L.; IMAKAWA, K.; ZALESKY, D.D.; KITTOK, R.J.; KINDER, J.E. Effects of restriction of dietary energy intake during the prepúberal period on secretion of luteinizing hormone and responsiveness of the pituitary to luteinizing hormone-releasing hormone in heifers. **J. Anim. Sci.** 62:1641-1648. 1986.
- [10] DAY, M. L.; MAKAWA, K.; WOLFE, P.L.; KITTOK, R.J.; KINDER, J.E.. Endocrine mechanisms of puberty in heifers. Role of hipotalamo-pituitary estradiol receptors in the negative feedback of estradiol on luteinizing hormone secretion. **Biol. Reprod.** 37:1054-1065. 1987.
- [11] DICONSTANZO, A.; WILLIAMS, J.E.; KEISLER, D.H. Effects of short- or long- term infusions of acetate or propionate on luteinizing hormone, insulin, and metabolic concentrations in beef heifers. **J. Anim. Sci.** 77:3050-3056. 1999.
- [12] DUFFIELD, T. F.; LESLIE, K.E.; SANDALS, D.; LISSEMORE, K.; MCBRIDE, B.W.; LUMSDEN, J.H.; DICK, P.;

- BAGG, R. Effect of a monensin-controlled released capsule on cow health and reproductive performance. **J. Dairy Sci.** 82:2377-2384. 1999.
- [13] DUNN, T.G.; MOSS, G.E. Effects of nutrient deficiencies and excesses on reproductive efficiency of livestock. **J. Anim. Sci.** 70:1580-1593. 1992.
- [14] FAHEY, G.C.; BERGER, L.L. Los carbohidratos en la nutrición de los rumiantes. En: **El rumiante. Fisiología digestiva y nutrición**. D. C. Church. Ed. Acribia. Zaragoza, España. 305-337. 1988.
- [15] FINN, P.D.; CUNNINGHAM, M.J.; PAU, K.Y.F.; SPIES, H.G.; CLIFTON, D.K.; STEINER, R.A. The stimulatory effect of leptin on the neuroendocrine reproductive axis of the monkey. **Endocrinol.** 139:4652-4662. 1998.
- [16] FRISCH, R. E.; MCARTHUR, J.W. Menstrual cycles; fatness as a determination of minimum weight necessary for their maintenance or onset. **Science.** 185:949-954. 1974.
- [17] FROETSCHEL, M.A.; COURCHAINE, J.K.; NICHOLS, S.W.; AMOS, H.E.; MURRAY, A.C. Opioid-mediated responses of dietary protein on reticular motility and plasma insulin. **J. Dairy Sci.** 80:511-518. 1997.
- [18] GARCIA-WINDER, M. Efecto de la nutrición sobre la reproducción. **Memoria Curso Intensivo Internacional sobre Producción de Leche**. Centro de Ganadería. Colegio de Postgraduados. Montecillo, México. 73-79. Septiembre, 1991.
- [19] GAYNOR, P.J.; WALDO, D.R.; CAPUCO, A.V.; ERDMAN, R.A. Effects of prepúberal growth rate and diet on lipid metabolism in lactating Holstein cows. **J. Dairy Sci.** 78:1534-1543. 1995.
- [20] GRUMMER, R.R.; HOFFMAN, P.C.; LUCK, M.L.; BERTICS, S.J. Effect of prepartum and postpartum dietary energy on growth and lactation of primiparous cows. **J. Dairy Sci.** 78:172-180. 1995.
- [21] GUYTON, A.C. **Fisiología Humana**. Hormonas adrenocorticales, insulina y glucagón Editorial Interamericana. D.F. México: 588-603. 1987.
- [22] HARRISON, L.M.; RANDEL, R.D. Influence of insulin and energy intake on ovulation rate, luteinizing hormone and progesterone in beef heifers. **J. Anim. Sci.** 63:1228-1235. 1986.
- [23] HART, I.C.; BINES, J.A.; MORANT, S.V.; RIDLEY, J.L. Endocrine control of energy metabolism in the cow: comparison of the levels of hormones (prolactin, growth hormone, insulin and tyrosine) and metabolites in the plasma of high- and low-yielding cattle at various stages of lactation. **J. Endocrinol.** 77:333-345. 1978.
- [24] IMAKAWA, K.; DAY, M.L.; GARCÍA-WINDER, M.; ZALESKY, D.D.; KITTOCK, R.J.; B.D. SCHANBECHER; KINDER, J.E. Endocrine changes during restiration of estrous cycles following induction of anestrus by restricted nutrient intake in beef heifers. **J. Anim. Sci.** 63:565-571. 1986.
- [25] IMAKAWA, K.; KITTOCK, R.J.; KINDER, J.E. Luteinizing hormone secretion after withdrawal of exogenous progesterone in heifers fed three levels of dietary energy. **J. Anim. Sci.** 58:151-158. 1984.
- [26] KIMBALL, S.R.; VARY, T.C.; JEFFERSON, L.S. Regulation of protein synthesis by insulin. **Ann. Rev. Physiol.** 56:321-348. 1994.
- [27] KINDER, J.E.; ROBINSON, S.M.; IMAKAWA, K. Influencia de la nutrición sobre la endocrinología reproductiva de la vaca productora de carne. **Memoria Seminario Internacional sobre la Importancia de la Nutrición en la Reproducción de Bovinos**. Centro de Ganadería. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México. 7-23. Septiembre, 1988.
- [28] KURZ, S.G.; DYER, R.M.; HU, Y.; WRIGHT, M.D.; DAY, M.L. Regulation of luteinizing hormone secretion in prepubertal heifers fed an energy-deficient diet. **Biol. Reprod.** 43:450-456. 1990.
- [29] MARTIN, G.B.; BANCHERO, G.H. Nutrición y reproducción en rumiantes. **Memoria Curso Internacional de Fisiología de la Reproducción en Rumiantes**. Especialidad de Ganadería. Colegio de Postgraduados. 27-58. Septiembre, 1999.
- [30] MCSHANE, T.M.; PETERSEN, S.L.; MCCRONE, S.; KEISLER, D.H. Influence of food restriction on neuropeptide-Y, proopiomelanocortin, and luteinizing hormone-releasing hormone gene expression in sheep hypothalami. **Biol. Reprod.** 49:831-839. 1993.
- [31] NAGATANI, S.; GUTHIKONDA, P.; THOMPSON, R.C.; TSUKAMURA, H.; MAEDA, K.I.; FOSTER, D.L. Evidence for GnRH regulation by leptin – leptin administration prevents reduced pulsatile LH secretion during fasting. **Neuroendocrinol.** 67:370-376. 1998.
- [32] RADCLIFF, R.P.; VANDERHAAR, M.J.; CHAPIN, L.T.; PILBEAM, T.E.; BEEDE, D.K.; STANISIEWSKI, E.P.; TUCKER, H.A. Effects of diet and injection of bovine somatotropin on prepúberal growth and first-lactation milk yields of Holstein cows. **J. Dairy Sci.** 83:23-29. 2000.
- [33] RANDEL, R.D. Nutrition and postpartum rebreeding in cattle. **J. Anim. Sci.** 68:853-862. 1990.
- [34] RANDEL, R.D.; RHODES, R.C. The effect of dietary monensin on the luteinizing hormone response of prepúberal heifers given a multiple gonadotropin-releasing hormone challenge. **J. Anim. Sci.** 51:925-931. 1980.
- [35] ROBERTS, A.J.; NUGENT, R.A.; KLINDT, J.; JENKINS, T.G. Circulating insulin-like growth factor I, insulin like

- growth factor binding proteins, growth hormone, and resumption of estrus in postpartum cows subjected to dietary energy restriction. **J. Anim. Sci.** 75:1909-1917. 1997.
- [36] RUTTER, L.M.; MANNS, J.G. Follicular phase gonadotropin secretion in cyclic postpartum beef cows with phlorizin-induced hypoglycemia. **J. Anim. Sci.** 66:1194-1199. 1987.
- [37] RUTTER, L.M.; RANDEL, R.D.; SCHELLING, G.T.; FORREST, D.W. Effect of abomasal infusion of propionate on the GnRH-induced luteinizing hormone release in prepubertal heifers. **J. Anim. Sci.** 56:1167-1173. 1983.
- [38] SEYMOUR, W.M.; HERBEIN, J.H.; AKERS, R.M.; POLAN, C.E. Effect of prepartum energy intake and postpartum protein source on plasma somatotropin and insulin in lactating cows. **J. Dairy Sci.** 71:2936-2943. 1988.
- [39] SCHILLO, K.K. Effects of dietary energy on control of luteinizing hormone secretion in cattle and sheep. **J. Anim. Sci.** 70:1271-1282. 1992.
- [40] SCHILLO, K.K.; HALL, J.B.; HILEMAN, S.M. Effects of nutrition and season on the onset of puberty in the beef heifer. **J. Anim. Sci.** 70:3994-4005. 1992.
- [41] SHORT, R.E. Efectos de la nutrición sobre el anestro post-parto y la infertilidad del ganado productor de carne: Una revisión general. **Memoria Seminario Internacional sobre la Importancia de la Nutrición en la Reproducción de Bovinos.** Centro de Ganadería. Colegio de Postgraduados. 24-40. Septiembre, 1988.
- [42] VRIES, M.J.; VEERKAMP, R.F. Energy balance of dairy cattle in relation to milk production variables and fertility. **J. Dairy Sci.** 83:62-69. 2000.
- [43] YUNG M.C.; VANDERHAR, M.J.; SHARMA, B.K.; FOGWELL, R.L. Effect of energy balance and somatotropin on serum insulin-like growth factor-I and luteal weight of heifers. **J. Anim. Sci.** 72 (Suppl. 1):177. 1994.