

ENDOCRINOLOGIA DA PUBERDADE EM FÊMEAS BOVINAS

ENDOCRINOLOGY OF PUBERTY IN BOVINE FEMALES

ALMEIDA, Odonei Mória de

Agência de Defesa e Inspeção Agropecuária do Amapá (Diagro – Macapá/AP);

PINHO, Rogério Oliveira

Departamento de Zootecnia da Universidade Federal de Viçosa (UFV – Viçosa/MG); e-mail:
rogerio_op@yahoo.com.br

LIMA, Daniel Mendonça de Araújo

Departamento de Veterinária, Universidade Federal do Espírito Santo (UFES – Alegre/ES);

MARTINS, Leonardo Franco

Departamento de Veterinária da Faculdade Anhanguera Educacional (Dourados/MS);



INTRODUÇÃO

O rebanho bovino brasileiro é composto por 173 milhões de cabeça. Destas 59,7 são vacas e 12,7 milhões de novilhas entre dois e três anos, totalizando 72,4 milhões de ventres. A este número pode-se somar ainda 20,3 milhões de novilhas entre um e dois anos de idade (ANUALPEC, 2010).

A criação de gado é a atividade econômica que ocupa a maior extensão de terras no Brasil, com o segundo maior rebanho bovino do mundo. Se levarmos em conta ainda que as empresas brasileiras respondem hoje por mais da metade do mercado mundial de carne bovina, nota-se a importância econômica desta atividade no país (SCHLESINGER, 2010). Assim, a eficiência econômica da pecuária de corte está extremamente vinculada à reprodução, ou seja, produção de bezerros e bezerras, sendo estes destinados à produção de carne ou reposição do rebanho (LIMA, 2011). A produção de um maior número de bezerros está intimamente ligada ao período de vida reprodutiva das fêmeas (PEREIRA, 2006) e, um dos fatores limitantes para a alta eficiência reprodutiva de um rebanho é a idade à puberdade que, por sua vez, além de ser dependente de uma idade mínima, também está relacionada com nutrição, genética e sanidade (LIMA 2011). Desta forma, a idade em que a fêmea bovina se torna apta à reprodução é um fator muito importante neste processo (PEREIRA, 2006). No entanto, o desencadeamento da puberdade em fêmeas bovinas é fruto de um complexo mecanismo neuro-endócrino ainda não completamente elucidado. Com isso, há uma clara necessidade de entendimento dos processos que determinam o início da atividade sexual em bovinos, pelo motivo de disto, depender a precocidade e a efetividade na reprodução, o que determina a produtividade de um rebanho comercial e a eficiência desse sistema produtivo (OLIVEIRA, 2006).

As novilhas devem ter uma concepção adequada considerando a necessidade de uma diminuição na idade de maturação sexual. Sendo assim, o peso do animal torna-se determinante, já que é principalmente em sua dependência que os sistemas de deflagração da puberdade se iniciam, caracterizando a nutrição adequada, aliada à genética, como principais fatores responsáveis por essa eficiência. A falha na reprodução limita o desempenho da pecuária brasileira e a elevada idade ao primeiro parto se mostra como um das principais causas, reflexo



de falhas na nutrição e pouca difusão de qualidade genética. As melhorias que têm como objetivo diminuir a idade à primeira ovulação promovem um incremento na vida reprodutiva da fêmea, resultando em maior número de bezerros e beneficiando toda a cadeia produtiva (PEREIRA, 2000; OLIVEIRA, 2006, EIMERICK et al. 2009).

Modificações na produção e liberação de hormônios são identificadas como determinantes no início da fase púbere e entre os hormônios destacadamente importantes estão os estrógenos, as gonadotrofinas e hormônio liberador de gonadotrofinas. A interação e influências entre eles e outras estruturas, modificações na quantidade de receptores em determinados tecidos e outras influências hormonais caracterizam o processo que torna a fêmea bovina apta à reprodução. Na tentativa de melhorar a eficiência dos sistemas de produção diversos pesquisadores se empenham em especificar os fatores que interferem no início da puberdade considerando que as mudanças hormonais e outros processos fisiológicos observados sofrem diversas influências internas e externas, acelerando ou retardando a conclusão deste processo (CARDOSO e NOGUEIRA, 2007; GIMENES et al., 2008; SÁ FILHO et al., 2008).

A presente revisão tem como objetivo esclarecer alguns conceitos e descrever os processos que determinam o desencadeamento da puberdade em fêmeas bovinas. Para isso, foram consideradas as mudanças fisiológicas e fatores externos que têm intrínseca ligação com a primeira fase reprodutiva, a partir da qual será estabelecida a ciclicidade hormonal e ovulatória.

PUBERDADE

Definições

A puberdade é um processo gradual de maturação que se inicia antes do nascimento e continua através do período pré e peripubertal (McDONALD, 2003) O conceito de “puberdade” na fêmea, segundo diversos autores, é a idade em que se manifesta o primeiro estro acompanhado de ovulação ou o início da ciclicidade reprodutiva (WILTBANK et al., 1969; McDONALD, 1989; JAINUDEEN e HAFEZ, 1993). O animal só é púbere quando é apto a liberar gametas e exibir comportamento sexual (HAFEZ e HAFEZ, 2004).



Em fêmeas bovinas a puberdade pode ser definida como aquisição da capacidade em se reproduzir. Entretanto, a puberdade não deve ser interpretada como um evento isolado, sendo caracterizada como a etapa final de inúmeras alterações fisiológicas e morfológicas que culminam com o primeiro cio e ovulação (FILHO et al., 2008). O início da puberdade relaciona-se ao primeiro estro da novilha, seguido por uma fase lútea fisiológica. Na fêmea bovina, esta fase envolve a transição de um período de inatividade ovariana para outro, no qual as ovulações regulares ocorrem (MORAN ET AL. 1989).

Portanto, a puberdade é consequência de uma série de eventos hormonais e também é influenciada por diversos fatores principalmente nutricionais e genéticos. Estes fatores podem ser representados pela idade, peso corporal e condição corporal, estando associada mais ao peso corporal que com a idade. (WILTBANK et al., 1969; BARCELOS et al., 2001). Com isso, as idades à puberdade e ao primeiro estro variam consideravelmente, sendo dependentes da raça, da nutrição e da taxa de crescimento. O nível nutricional está relacionado com idade à puberdade, onde seu aumento acelera seu aparecimento. (JAINUDEEN e HAFEZ , 1993; FRENEAU et al., 2008).

A maturação sexual é evidenciada pelo aumento da incidência de manifestação de estro e da fertilidade (BYERLEY et al., 1987). Geralmente, são necessários dois a três ciclos estrais com fases luteais normais (40 a 60 dias após a ocorrência da puberdade) para que a fêmea bovina adquira maturidade sexual, capacidade de conceber e levar a gestação a termo (SANTOS e SÁ FILHO, 2006). Esse conceito decorre do entendimento que a maturidade sexual é um processo gradual que se sucede à puberdade, e a fertilidade aumenta nos ciclos subsequentes (BURNS et al., 2010).

Segundo Short et al. (1990) diferenças regionais, envolvendo manejo, disponibilidade e qualidade da forragem, genética, adaptação ao ambiente, são fatores que devem ser considerados na escolha da idade ao primeiro acasalamento. Da mesma forma, Burns et al. (2010) afirmam ser o acasalamento aos dois anos de idade, a estratégia mais realista para os sistemas de produção com limitações nutricionais. Parar tal, as estratégias de manejo nutricional deverão garantir que



todas as novilhas atinjam a puberdade antes dos dois anos de idade, estando prontas para conceber ao início da primeira estação de acasalamento.

Esta breve análise destaca que puberdade e maturidade sexual, não são sinônimos, embora o segundo dependa do primeiro. A puberdade pode ser definida como um marco, enquanto a maturidade sexual é um fenômeno que se segue à puberdade, completando-se após 3 ou 4 ciclos estrais (GOTTSCHALL, 2011).

Assim, rebanhos com maior precocidade sexual possuem maior disponibilidade de animais, tanto para venda como para seleção, permitindo maior intensidade seletiva e menor intervalo de gerações e, conseqüentemente, progressos genéticos mais rápidos. No entanto, nos programas de melhoramento genético no Brasil, têm-se dado ênfase, principalmente, às características de crescimento, uma vez que estas têm a vantagem de ser de fácil mensuração, possuir uma relação direta com a produção de carne e apresentar estimativas de herdabilidade, geralmente, de magnitudes moderadas a altas, indicando que a seleção pode resultar em progresso genético rápido. Apesar da baixa precocidade sexual do rebanho zebuino e da sua importância para a eficiência do sistema de produção, características que medem diretamente a precocidade sexual das fêmeas não têm sido utilizadas como critério de seleção nos programas de melhoramento. Provavelmente, isto ocorra como conseqüência da maior dificuldade de medição e interpretação destas características (ALBUQUERQUE, 2011).

Desencadeamento da Puberdade

A regulação da atividade ovariana é um processo integrado que envolve sinalização extra-ovariana e fatores intrafoliculares. As gonadotrofinas possuem papel importante, mas nem sempre fundamental. A ativação do folículo primordial e os estágios iniciais da foliculogênese podem ocorrer na ausência de gonadotrofinas, no entanto o FSH pode afetar a taxa de crescimento do folículo pré-antral. Já o desenvolvimento do folículo antral de 1 para 4mm de diâmetro é completamente dependente de gonadotrofinas em bovinos e a transferência de dependência de FSH para LH pode fazer parte do mecanismo de seleção folicular. Além disso, fatores de crescimento locais, como o sistema IGF, atuam em associação com as gonadotrofinas



durante o crescimento folicular, podendo também influenciar o processo de seleção do folículo dominante. Portanto, a integração de sinais extra-ovarianos e de fatores intrafoliculares irá determinar se um folículo continuará seu desenvolvimento ou entrará em atresia (OLIVEIRA, 2011).

Uma cascata de eventos se relaciona com as alterações fisiológicas e anatômicas desencadeadoras da puberdade. A ativação desta cascata é regulada por uma série de mecanismos que controlam a liberação de GnRH (hormônio liberador de gonadotrofina), e alguns desses sinais são originados internamente e relacionam-se ao crescimento corporal, enquanto outros são dependentes de fatores externos. (EMERICK et al., 2009). A secreção hipotalâmica de GnRH controla a liberação dos hormônios (gonadotróficos) folículo estimulante (FSH) e luteinizante (LH) pela hipófise, provocando aumento da produção de esteroides sexuais pelas gônadas (FOSTER e NAGATANI, 1999).

Assim, a maturação do eixo hipotálamo-hipófise é responsável pelo início da puberdade (McDONALD, 2003) e essa maturação já é refletida no período pós-natal com o início do aumento da secreção de gonadotrofinas (CARDOSO e NOGUEIRA, 2007). O hipotálamo pode ser identificado como uma interface entre o sistema nervoso central e o sistema endócrino (NOGUEIRA, 2006). Durante a peri-puberdade mudanças ocorrem no hipotálamo, resultando no aumento da frequência de liberação dos pulsos de GnRH dentro da circulação hipotalâmica-porta-hipofisária (RODRIGUEZ e WISE, 1989). Esta explicação é sustentada pela demonstração de que, em fases precoces da vida bem antes da puberdade, a hipófise é capaz de responder ao GnRH (SCHAMS et al., 1981).

O GnRH controla a liberação dos hormônios hipofisários LH e FSH que agem na gônada, estimulando a produção de, por exemplo, progesterona (P4), 17β estradiol e inibina, que por sua vez, agindo no hipotálamo e hipófise, retro-alimentam este eixo de forma positiva ou negativa. As gonadotrofinas secretadas pela hipófise vão agir nas gônadas regulando o desenvolvimento folicular, esteroidogênese (produção de estradiol e P4) e ovulação (CUNNINGHAM, 2004; NOGUEIRA, 2006; VÉSPER et al., 2006).



Desta forma, a maturidade sexual se inicia após vários eventos neuro-endócrinos, que resultam no início da produção e liberação pulsátil de LH pela adenohipófise. Porém, em fases ainda muito jovens já ocorrem ondas foliculares nessas fêmeas, porém, ao final, os folículos não chegam à ovulação, resultando em atresia. Isto é possível porque muito antes da puberdade, a novilha é capaz de produzir e liberar o FSH. A variação na frequência dos pulsos de GnRH interfere no tipo de gonadotrofina secretada pela hipófise alternando entre o FSH e o LH. Basicamente um aumento na frequência de pulsos de GnRH estimula a secreção de LH enquanto baixas frequências de pulsos permitem a secreção de FSH. Os esteróides podem agir diretamente na hipófise ou indiretamente no hipotálamo alterando o padrão de pulsos de secreção de GnRH, com ação positiva ou negativa dependendo o estado fisiológico da fêmea (EVANS et al., 1995, SHUPNIK, 1996).

Para que se permita a ocorrência normal da gestação, parto e lactação, é necessário que o animal sinalize que o gasto de energia com o crescimento e desenvolvimento está diminuindo, e que o desenvolvimento somático seja compatível com a reprodução. Para isso, diversos mecanismos endócrinos garantem que, após o nascimento, a bezerra não ative o sistema reprodutivo. (SEMMELMANN et al., 2001). Estes mecanismos podem variar, dependendo da espécie em questão. Nos bovinos, há uma exacerbação da retroalimentação negativa do estradiol sobre o hipotálamo, assim a inibição da atividade reprodutiva acontece por uma sensibilidade excessiva do hipotálamo ao estradiol (DAY et al., 1987; NOGUEIRA, 2006).

A maior parte dos componentes do sistema endócrino que são requeridos para estimular o início da puberdade são funcionais antes da puberdade ocorrer, mas este início é bloqueado pelo citado “feedback” negativo do estradiol sobre a secreção do hormônio luteinizante (KINDER, 1987; SCHILLO et al., 1992). Em bovinos, a pouca quantidade de estradiol (E2) secretada pelos folículos ovarianos após o nascimento é suficiente para a supressão na secreção pulsátil de LH (CARDOSO e NOGUEIRA, 2007).

Durante a maior parte do ciclo estral, os hormônios estradiol e progesterona inibem a secreção de gonadotrofinas por meio de retro-alimentação negativa sobre o hipotálamo (CUNNINGHAM, 2004; JUNIOR CORTE, 2009). O papel da P4 no desencadeamento da



puberdade ainda está em discussão, em função de dois picos súbitos detectados dias antes da puberdade. Esta progesterona pode ter origem na adrenal, responsável pela sua produção em níveis basais ou até mesmo de folículos luteinizados mesmo q não ocorra a ovulação (FEDER et al., 1971; GONZALEZ-PADILLA et al., 1975).

Assim, o estradiol 17 β tem sido visto como o principal hormônio regulador do início da puberdade, sendo limitante dela. Porém, próximo à ocorrência da mesma, há uma reversão do feedback negativo para positivo, permitindo que aconteça o aumento na frequência dos pulsos do LH, necessário à maturação final e ovulação do folículo. (ANDERSON et al., 1996; RODRIGUES et al., 2002). Os resultados das pesquisas de RODRIGUES et al. (2002) permitem a conclusão que a reversão do feedback negativo ao estradiol depende da maturação cronológica do eixo hipotalâmico-hipofisário, independentemente da concentração de E2.

Esta contenção da atividade gonadal que sucede o nascimento da bezerra diminui após a aquisição de um percentual do desenvolvimento somático. Basicamente, de acordo com NOGUEIRA (2006), a diminuição da sensibilidade do hipotálamo ao estradiol permite o aumento da concentração de LH, porém vários neurotransmissores podem interferir na secreção de GnRH/LH nesse período. Na fase prépuberal, o GnRH apresenta um alto limiar para estimulação pelos estrógenos produzidos nos ovários pelos folículos, estes regredindo e tornando-se atrésicos. Com o crescimento da novilha, este limiar diminui, permitindo que o LH seja liberado sob a forma de pulsos, acarretando um ligeiro aumento nos níveis de progesterona, pulsos que variam em frequência e amplitude refletindo a secreção de GnRH (McDONALD, 2003, CORTE JUNIOR, 2009).

De acordo com dados de KINDER et al. (1995), mencionados por EMERICK et al. (2006), durante o período de maturação sexual em novilhas observa-se a ocorrência da diminuição na concentração de receptores citoplasmáticos de estrógenos na porção anterior do hipotálamo, no hipotálamo médiobasal e na hipófise anterior. O declínio no número de receptores coincide com o declínio do feedback negativo do estradiol, ocorrendo um aumento na secreção de LH. Existem dois subtipos de receptores para estradiol (ER α e ER β) e aparentemente o ER α é mais importante para estimular a secreção de gonadotrofinas que o ER β . Animais que não



expressam o ER α são inférteis enquanto que a falta dos receptores ER β tornam as fêmeas subférteis (COUSE e KORACH, 1999 citados por NOGUEIRA, 2006). Essas mudanças na concentração de receptores de estrógenos não foram detectadas na área pré-óptica e na eminência média do hipotálamo durante o período de maturação sexual em novilhas. Este fato sugere que tais áreas estejam envolvidas com o controle da cascata de eventos que ocorrem durante o ciclo estral dos animais no período pós puberdade (EMERICK et al., 2006).

Outra possível explicação seria o aumento da sensibilidade dos gonadotrofos da hipófise frente ao estímulo do GnRH como resultado do aumento do número de receptores de GnRH induzido pelo estradiol. Isto porque, quando se utilizaram vacas adultas, o grupo de animais ovariectomizados tratados com estradiol apresentou maior secreção de LH do que o grupo de animais ovariectomizados sem interferir nas concentrações médias de GnRH (RODRIGUES et al., 2002). Entretanto, acredita-se que o componente final que regula o início da puberdade em novilhas e ovelhas é o hipotálamo, uma vez que o número de receptores da hipófise para o GnRH não aumentou durante o período de maturação sexual (DAY et al., 1987). Dessa forma, a liberação de GnRH dos estoques na eminência média parece ser o componente final hipotalâmico do desenvolvimento que resulta no início da puberdade.

Outra hipótese levantada é a de que o glutamato age no hipotálamo modulando vários fatores de liberação que estimulam a secreção de hormônios da hipófise anterior, o que caracterizaria a interação entre os fatores centrais e periféricos (NOGUEIRA, 2006). Nas últimas décadas, as buscas para compreender os mecanismos de interação entre o sistema neural e endócrino trouxeram significativos progressos. Entre os mecanismos responsáveis pelo controle da secreção e da pulsatilidade de LH, podemos destacar os neurotransmissores capazes de estimular, como os aminoácidos excitatórios (glutamato, aspartato), neuropeptídeo Y, noraepinefrina, noradrenalina e ácido aspártico; e neurotransmissores inibitórios, como o GABA (ácido gama-aminobutírico), dopamina, opióides endógenos e endorfinas (CARDOSO e NOGUEIRA, 2007).

Há uma série de evidências de que o GABA, predominantemente através de receptores GABA A, atue inibindo a liberação de LH. Nos bovinos, após o nascimento, a presença de



opióides endógenos pode inibir a secreção de LH ação que diminui antes da primeira ovulação. Em novilhas, os mecanismos de contenção da secreção de LH podem estar relacionados com o sistema neuronal dopaminérgico e, a partir da 20ª semana de idade, o sistema α -adrenérgico pode aumentar a secreção de LH, determinando o momento da primeira ovulação (WOLFE et al., 1992; HONARAMOOZ et al., 2000).

Divergência folicular

O desenvolvimento de ferramentas parácrinas (célula-célula) que sensibilizam os folículos para o FSH e o LH é crucial para a emergência de um único folículo dominante em cada ciclo. O FSH age nas células da granulosa estimulando a proliferação e diferenciação, o folículo mais responsivo no início do ciclo será o primeiro a produzir estrógeno e expressar LHr (receptores para LH) nas células da granulosa (HILLIER, 2001). Em bovinos, o requerimento por FSH ocorre em folículos maiores e a partir de determinado diâmetro o folículo dominante continua a se desenvolver devido à mudança na dependência gonadotrófica primária de FSH para LH. Entretanto, estudos têm demonstrado que o folículo dominante necessita de concentrações basais de FSH para continuar seu desenvolvimento, as quais são inadequadas para folículos menores. Após a mudança na dependência gonadotrófica, o LH passa a assumir papel fundamental na fase final de crescimento e maturação folicular (WEBB et al., 1999; GIMENES et al., 2008).

Sabe-se que o LH estimula a produção intrafolicular de esteróides e sistemas de fatores de crescimento que estão envolvidos nos mecanismos de desvio. Tem-se postulado que o mecanismo de desvio folicular em bovinos envolve a aquisição seletiva de responsividade ao LH pelo folículo dominante (KULICK et al., 1999; GINTHER et al. 2000). No momento esperado do desvio folicular, o número de receptores de FSH nas células da granulosa não se altera no folículo dominante, mas o número de receptores de LH aumenta. Desta forma, o primeiro folículo a alcançar um estágio decisivo na expressão de receptores de LH nas células da granulosa pode ser aquele que se tornará o dominante (GIMENES et al., 2008).

Primeira Ovulação

Revista Científica Eletrônica de Medicina Veterinária é uma publicação semestral da Faculdade de Medicina veterinária e Zootecnia de Garça - FAMED/FAEF e Editora FAEF, mantidas pela Associação Cultural e Educacional de Garça - ACEG. CEP: 17400-

000 - Garça/SP - Tel.: (0**14) 3407-8000

www.revista.inf.br - www.editorafaef.com.br - www.faeef.edu.br



Após o nascimento das bezerras, as concentrações séricas do hormônio luteinizante (LH) diminuem. Antes da onda folicular que culminará com a ovulação, há dois períodos de aumento dos pulsos de LH, um no início da chamada pré-puberdade e outro que marca a transição para a peripuberdade. A partir da 10^a semana de vida, estendendo-se até a 22^a semana, observa-se um aumento gradativo na secreção de LH, sucedido por seu decréscimo, caracterizando-se uma segunda fase de contenção da atividade gonadal (CARDOSO e NOGUEIRA, 2007; EIMERICK et al., 2009).

Como já citado anteriormente, a puberdade em novilhas pode ser definida como momento em que ocorre a primeira ovulação. A partir desse momento, a fêmea adquire capacidade de reproduzir. Entretanto, a puberdade não deve ser interpretada como um evento isolado, sendo caracterizada como a etapa final de inúmeras alterações fisiológicas e morfológicas que culminam com a capacidade de conceber e manter a gestação. Sendo assim, a maturidade sexual da novilha é adquirida após a ovulação acompanhada de um ciclo estral de duração normal e do desenvolvimento adequado do sistema genital (FILHO, 2011).

Em novilhas, a concentração plasmática de E2 permanece baixa até um mês antes da puberdade, quando aumenta gradualmente até o momento da primeira ovulação (NAKADA et al., 2000). Ela estimula a síntese de receptores para GnRH na hipófise tornando-a mais sensível ao mesmo tempo que aumenta a frequência e amplitude dos pulsos de GnRH (CORTE JUNIOR, 2009). O aumento na secreção do GnRH desencadeia um novo aumento na liberação de LH, restabelecendo a atividade gonadal e dando início ao período de maturidade sexual. Para que ocorra a maturação sexual em novilhas é importante o aumento na secreção de LH, enquanto a secreção de FSH permanece inalterada. Estas mudanças são relatadas tanto em novilhas *Bos taurus taurus* quanto em novilhas *Bos taurus indicus* (CARDOSO e NOGUEIRA, 2007).

O aumento na frequência de pulsos de LH é consequência da menor sensibilidade do hipotálamo à retroalimentação negativa exercida pelo E2 (HONARAMOOZ, 1999) e a frequência dos picos de secreção de LH aumenta no período peri-puberal resultando em crescimento dos folículos antrais e aumento da produção de estradiol, seguida por um aumento



transitório da secreção de LH e FSH . A concentração sérica de FSH permanece relativamente estável no período que antecede a ovulação (CARDOSO e NOGUEIRA, 2007).

Sinais parácrinos ativados pelo LH e FSH mantém o crescimento folicular e a secreção de estrógeno até que um pico de LH liberado pela hipófise induza a ovulação. Altas concentrações de estradiol, sob baixas concentrações de P4, provocam o pico pré-ovulatório de LH e a conseqüente ovulação (NOGUEIRA, 2006; CORTE JUNIOR, 2009). O pico de LH reprograma a função das células da granulosa provocando a luteinização, ruptura da parede do folículo e liberação do oócito (HILLIER, 2001).

Um conceito importante associado à puberdade é a ocorrência do estro não puberal. Ele foi assim denominado devido ao fato de o animal apresentar comportamento de estro, porém sem ovulação subsequente, ou seja, a secreção de estradiol foi suficiente para a manifestação de estro, porém as concentrações foram inadequadas para induzir a ocorrência da ovulação. Em alguns animais, pode ocorrer mais que um estro não puberal (KINDER et al., 1995 citado por EIMERICK, 2009).

FATORES QUE INTERFEREM NA IDADE À PUBERDADE

Os mecanismos de controle da puberdade descritos sofrem vasta influência e fatores externos sobrepõem-se a esse sistema de controle, podendo modificar a atividade reprodutiva normal. As informações relativas a esses vários fatores são transmitidas através do Sistema Nervoso Central e modificadas no hipotálamo para eventualmente afetar a secreção de gonadotrofinas pela hipófise anterior (DUKES, 1993). Assim, a idade do primeiro cio em novilhas varia consideravelmente. Esta diferença na idade à primeira ovulação é atribuída a fatores genéticos e ambientais que incluem aspectos relacionados à nutrição, doenças, temperatura, estação de nascimento, fotoperíodo, efeito macho, os quais são conduzidos pelos sistemas olfatório, auditivo, visual e sensorial (PEREIRA, 2000; CARDOSO e NOGUEIRA, 2007).

A idade à puberdade é uma característica de produção fundamental em bovinos e sendo um importante parâmetro utilizado na seleção genética de novilhas estando diretamente



relacionada ao peso e composição corporal (CARDOSO e NOGUEIRA, 2007; SÁ FILHO et al., 2008). Assim, o atraso na ocorrência do primeiro parto irá acarretar importantes perdas econômicas. A idade à puberdade para novilhas zebuínas varia entre 22 e 36 meses e ao primeiro parto entre 44 e 48 meses de idade (SOUZA et al., 1995).

A idade ao primeiro parto do rebanho de corte nacional é de quatro anos e o intervalo entre partos de 20 a 21 meses. A baixa eficiência reprodutiva acarreta perdas econômicas para o produtor e para a indústria pecuária nacional (TORRES, 1996). É importante salientar que os principais motivos para o aparecimento tardio da puberdade nos rebanhos zebuínos nacionais são: a sazonalidade da produção de forragens, o manejo deficiente de pastagens e a inexistência de suplementação alimentar durante o período de crescimento desses animais (SÁ FILHO et al. 2008).

Fatores Genéticos

Outro fator de considerável importância na manifestação da puberdade é a genética, sendo reportada como a principal característica que influencia na idade à puberdade. O exemplo mais clássico disso é em relação à idade à puberdade de animais *Bos taurus indicus* em comparação com animais *Bos taurus taurus*. Contudo, o estresse ambiental e nutricional em regiões tropicais deve inibir a expressão de genes que determinam o início da idade à puberdade (RODRIGUES et al., 2002). Resultados de LAMMOGLIA et al. (2000) referendados por EMERICK et al. (2009) permitem concluir que se o animal não sofrer pressão de seleção para a puberdade precoce, a suplementação alimentar não antecipará a puberdade até que os animais adquiram uma idade cronológica inerente à limitação da própria raça. Novilhas possuem uma idade mínima à puberdade geneticamente pré-determinada, assim, a forma mais simplificada de se verificar a influência genética sobre a puberdade é comparando a idade média à puberdade entre as diversas raças de uma mesma espécie (HESS, 2002; COSTA, 2008).

Para que as novilhas de corte apresentem o primeiro parto com idade média de 24 meses, é necessário atingir a puberdade por volta dos 12 e 13 meses. Entretanto, em novilhas zebuínas, é difícil observar a ocorrência do primeiro ciclo estral ao redor dos 13 meses. Na raça Nelore



observa-se grande quantidade de animais pré-púberes com idade acima de dois anos provavelmente devido ao baixo peso corporal, baixa reserva de gordura e também à seleção genética. Em raças de corte selecionadas para precocidade sexual, as novilhas podem atingir a puberdade com idade entre 13 e 15 meses. Em sistemas intensivos de produção de leite e de carne, novilhas devem apresentar o primeiro parto com até 25 meses de idade (SÁ FILHO et al, 2008).

A idade média da puberdade para grupos de novilhas sob níveis recomendados de nutrição situa-se entre 10 e 12 meses para raças leiteiras (HAFEZ e HAFEZ, 2004). Raças menores atingem a puberdade mais cedo, como é o caso de animais Jersey (8 meses), Guernsey (11 meses), e Ayrshire (13 meses) (DUKES, 1993). Apesar das raças zebuínas serem mais tardias que as raças européias, um manejo nutricional adequado associado à terapia hormonal podem reduzir a idade à puberdade desses para 18 a 20 meses. Existe uma idade limite mínima para a puberdade determinada geneticamente e expressada diferentemente de acordo com a raça. Estas diferenças raciais da idade à puberdade não são afetadas pela nutrição. No contrário, o fator genético pode influenciar a taxa de crescimento e o peso na manifestação da puberdade (JONES et al., 1991; HAFEZ e HAFEZ, 2004; SÁ FILHO et al., 2008).

NOGUEIRA et al. (2006) relataram a presença do fator genético envolvido na precocidade sexual em novilhas nelore, mesmo não existindo diferenças na idade ou no peso dos animais do grupo. Entretanto, em animais mais precoces observou-se um período maior entre a primeira e a segunda ovulação. De acordo com COSTA (2008), para uma seleção adequada para a composição do rebanho, a diferença entre a idade à puberdade das fêmeas provém da aptidão para a qual são selecionadas. Assim, entre vacas de mesma estrutura corporal, raças aptas à produção de leite atingem a puberdade mais precocemente. Raças de maior porte tendem a ser mais tardias e pesadas à puberdade.

A seleção em uma raça para a precocidade de idade à puberdade é de sumo interesse zootécnico, pois a mesma possui relações altas e significativas com a idade ao primeiro e segundo partos e com o intervalo de partos. A novilha atingindo a puberdade mais precocemente



tem mais chance de tornar-se gestante no início da estação de monta, tendo, conseqüentemente, maior tempo para ficar gestante nas estações de monta subseqüentes (SMITH et al., 1989).

Nutrição, Peso e Condição Corporal

Os parâmetros de peso e idade à puberdade podem variar amplamente, tanto dentro de raças quanto entre raças. A principal causa de variação para o início da puberdade, dentro das raças, é o nível de alimentação (ROBINSON, 1990; SCHILLO et al., 1992; SEJRSEN e PURUP, 1997). Para atingir o peso corporal mínimo necessário à reprodução é preciso que novilhas sejam submetidas a um manejo nutricional adequado. Dessa forma têm sido reportadas correlações negativas entre a ingestão de alimentos e a idade à puberdade e positiva entre a ingestão de alimentos e o peso corporal (SÁ FILHO et al., 2008; EIMERICK et al., 2009).

O desenvolvimento de uma gestação em “momento anátomo-fisiológico” inadequado causa atraso no crescimento da jovem fêmea. Inicialmente pela gestação em si, pois o feto demanda grande quantidade de nutrientes, principalmente, no terço final da gestação. E, após o parto, a fêmea continua o seu desgaste, de forma bastante acentuada, pela subseqüente produção de leite. Desta forma, visando evitar erros no manejo reprodutivo de animais jovens, separa-se a puberdade em dois momentos: fisiológica e zootécnica. Considera-se como puberdade fisiológica a idade em que os animais iniciam a vida reprodutiva, o que corresponde nas fêmeas quando ocorre o primeiro estro e ovulação. Nessa fase inicial, os animais apresentam ainda limitações reprodutivas, as fêmeas apresentam um porte anatômico inadequado à gestação. No entanto, admite-se que o momento ideal para uma fêmea entrar no lote de reprodução é quando o seu porte atingir 65-70% do peso médio das fêmeas adultas do rebanho (puberdade zootécnica) (GONÇALVES et al., 2008).

Vale ressaltar que a ingestão de nutrientes e a taxa de crescimento influenciam a idade à puberdade, porém não afetam o peso à puberdade. O animal em idade mais precoce, atingindo o peso necessário, entrará na puberdade. As novilhas que possuem taxa de crescimento lento necessitarão de um maior tempo para atingir o peso necessário e, conseqüentemente iniciarão o processo de transição para puberdade em idade mais avançada (EIMERICK et al, 2009). Pesos



baixos no início da estação de monta irão comprometer o desempenho reprodutivo dessas fêmeas, afetar o peso ao parto, trazer conseqüências negativas ao desempenho animal na primeira lactação e na fertilidade da estação de monta subsequente (WILTBANK et al., 1985).

A quantidade de proteína ingerida resulta em aumento de peso e decréscimo na idade à puberdade (CARDOSO e NOGUEIRA, 2007). Por este raciocínio, as novilhas deveriam ser alimentadas para atingirem altas taxas de ganhos até a puberdade, a fim de se obter uma redução significativa na idade ao primeiro parto. Entretanto, o estabelecimento de estratégias de alimentação que proporcionem altas taxas de ganho no período pré-puberal podem não se justificar economicamente, se a maior parte desses animais não estiver apta à reprodução além de prejudicar o desenvolvimento da glândula mamária (reduzindo o número de células secretoras) e a futura produção de leite da novilha (SCHILLO et al., 1992; SÁ FILHO et al., 2008). Assim, a subnutrição aumenta a idade à puberdade. Conseqüentemente, o aumento da produtividade pode ser melhorado introduzindo-se técnicas de manejo nutricional. Por outro lado, a primeira parição aos dois anos de idade pode prolongar o intervalo entre partos (CARDOSO e NOGUEIRA, 2007).

Várias medidas têm sido utilizadas na avaliação do tamanho corporal, dentre elas o comprimento corporal, a altura da cernelha e a da garupa. Essas medidas associadas ao peso corporal e ao perímetro torácico podem definir animais quanto ao tamanho, às exigências nutricionais e à maturidade sexual (BARCELLOS et al 2001). A puberdade em novilhas de corte é mais influenciada pela taxa de crescimento no período pré-desmama do que pela taxa de crescimento na fase pós-desmama. Animais que obtiveram maior taxa de crescimento no período pré-desmama atingiram a puberdade mais precocemente e com maior peso do que o lote que apresentou crescimento mais lento (WILTBANK, 1985).

De acordo CARDOSO e NOGUEIRA (2007) o aumento da nutrição da mãe no período pós-parto influenciou de forma positiva o crescimento e a idade à puberdade das filhas. Foi demonstrada a ocorrência de ovulação precoce quando novilhas foram submetidas a alto nível nutricional durante o crescimento. Novilhas da raça Nelore que se tornaram gestantes após a



maturação sexual, com 16 a 18 meses de idade, eram mais pesadas e apresentavam melhor condição corporal (SEMMELMANN et al., 2001).

Relacionando a nutrição e o sistema endócrino, observa-se que modificações no plano nutricional podem influenciar o processo de maturação sexual, culminando com aumento da frequência de pulsos de LH e tamanho dos folículos no período prépubertal (DAY et al., 1987). Assim a restrição de nutrientes diminui a frequência de pulsos de LH e atrasa a puberdade em novilhas de corte. Foi observado ainda que um balanço energético positivo após um período de restrição alimentar pode estimular a puberdade (YELICH et al., 1996). Já a restrição alimentar moderada ou crônica a longo prazo resulta em uma redução gradual na taxa de crescimento do Folículo Dominante (DF), máximo diâmetro e persistência (DISKIN et al., 2003).

Flutuações no metabolismo intermediário associadas a mudanças tanto na massa como na gordura corporal podem modular a liberação dos pulsos de LH. Dentre outros, alguns sinais metabólicos têm sido excessivamente estudados. São eles: o fator de crescimento semelhante à insulina do tipo 1 (IGF-I), a insulina, o hormônio do crescimento (GH), a glicose, a prolactina e os ácidos graxos não esterificados (EMERICK et al., 2009).

Em situações de subnutrição, ocorre aumento na liberação do hormônio de crescimento e diminuição da concentração de insulina. Nessas condições, apesar de ter sido reportado que o IGF-I é produzido no fígado via estímulo do hormônio de crescimento, esse mecanismo em condições de subalimentação não é seguido. Isto ocorre devido à inibição da expressão do RNA mensageiro para produção de receptores do hormônio de crescimento no fígado. Entretanto, com a aproximação da puberdade ou com a melhora na qualidade da alimentação dos animais, a concentração do hormônio de crescimento diminui, porém o IGF-I aumenta, demonstrando maior sensibilidade do fígado ao hormônio de crescimento (JONES et al., 1991; YELICH et al., 1996).

Essa maior sensibilidade hepática ao hormônio de crescimento coincidiu com o aumento na sensibilidade à insulina nos dias 40 e 17 que precedem a puberdade, visto que neste período a concentração de insulina diminuiu, porém a concentração de glicose permaneceu constante. O aumento na sensibilidade à insulina também coincidiu com o aumento na liberação de LH (Jones et al., 1991), visto que a insulina se liga a receptores no núcleo arqueado e na eminência média do



hipotálamo, aumentando a liberação de GnRH (VAN HOUTEN et al., 1983 citado por EMERICK et al., 2009).

A produção de IGF-I pelo fígado e pelas células da granulosa são bem documentadas, sendo as concentrações séricas altamente correlacionadas com as concentrações intra-foliculares. Seu aumento tem sido reportado no período peri-puberal, acelerando a ocorrência da puberdade, devido ao fato de que a IGF-1 atua nos folículos promovendo aumento na produção de estradiol (JONES et al., 1991; YELICH et al., 1996). Este aumento na produção de estradiol é devido ao aumento da responsividade às gonadotropinas, promovendo melhor proliferação e diferenciação das células da teca e da granulosa. Além disso, em relatos de EMERICK et al., (2009), observou-se que o IGF-I acelera a puberdade agindo no sistema nervoso central (eminência média), promovendo de alguma forma o aumento da liberação de GnRH, que por sua vez estimularia o aumento da frequência dos pulsos de LH. Segundo esses autores, a ação do IGF-I não seria diretamente sobre neurônios GnRH, mas sim sobre as células da glia que, por sua vez, estimulariam a liberação do GnRH de forma indireta. Foram encontrados nas células da glia receptores de IGF-I.

Outro fato que pode explicar o efeito da nutrição (energia) na puberdade é que a administração contínua de proprionato (principal precursor da glicose em ruminantes) abomasal em novilhas pré-púberes durante um período de 21 dias aumentou a concentração média de LH no soro frente a um estímulo de GnRH exógeno. Os mesmos autores explicam que tal fato ocorreu em decorrência do aumento do número de receptores de GnRH na hipófise anterior (estimulado pelo status metabólico), aumentando a sensibilidade da mesma, o que levou ao aumento nas concentrações de LH (EMERICK et al., 2009).

A reserva corporal de gordura pode influenciar o início do ciclo estral. A leptina secretada pelos adipócitos pode ativar mecanismos hipotalâmicos, aumentando o número de picos de secreção de LH. A deficiência nutricional em novilhas de corte suprime, no hipotálamo, a geração de picos de secreção de LH atrasando a primeira ovulação (SCHILLO et al., 1992; FOSTER e NAGATANI, 1999 ; RAWLINGS et al., 2003). A leptina é uma proteína secretada pelos adipócitos e está implicada na regulação da ingestão de alimentos, no balanço energético e



no eixo neuroendócrino dos bovinos e outras espécies animais. A restrição alimentar crônica em vacas resulta na redução acentuada na secreção de leptina, redução no escore da condição corporal e coincide com a diminuição na liberação de LH. Dessa forma, o “status” metabólico parece ser o fator primário da responsividade do eixo hipotalâmico-hipofisário à leptina em ruminantes (EMERICK et al., 2009).

O possível mecanismo pelo qual a leptina controla os processos reprodutivos envolve sua ligação aos neurônios β -endorfina que, por sua vez, influenciam os neurônios produtores de GnRH. Os neurônios β -endorfina também influenciam os neuropeptídeos Y (NPY), que são envolvidos no controle da saciedade. Uma longa restrição alimentar leva à redução acentuada no escore da condição corporal e, conseqüentemente, das concentrações de leptina, promovendo a elevação dos valores do neuropeptídeo Y e, desta forma, diminuindo a secreção de GnRH hipotalâmico. Alguns estudos também revelam ação da leptina nas células- β do pâncreas, estimulando a produção de insulina, em um mecanismo agudo de balanço energético positivo (WILLIANS et al., 2002).

Ambiente

As variáveis ambientais que interferem na reprodução de bovinos são: o fotoperíodo, a temperatura e a pluviosidade, por determinar a oferta de pastagem, representando na verdade um fator nutricional. (CORTE JUNIOR et al., 2009). Assim, a estação do ano afeta a idade da puberdade, desta forma, condições de inverno durante o período pré-puberal a atrasam. Porém, se as novilhas forem nutridas adequadamente, o cio normalmente ocorre regularmente após o início da puberdade. Uma estiagem, especialmente em áreas que tenham sido muito utilizadas para pasto, pode ocasionar um atraso no início da puberdade ou da estação de monta conseqüente à desnutrição. As duas principais fases em que a nutrição pode afetar os padrões reprodutivos nos animais domésticos são o início da puberdade e o restabelecimento da atividade ovariana pós-parto (HAFEZ e HAFEZ, 2004).

Em vacas leiteiras, principalmente de alta produção, é largamente conhecida e estudada a baixa fertilidade nos meses quentes do ano. Embora haja diferentes resultados quanto à



alterações endócrinas que causam a baixa fertilidade relacionada às altas temperaturas ambientais, há um consenso da maioria dos autores em atribuir essa queda da fertilidade à redução na ingestão de alimento, ocasionada pelo estresse térmico (DE RENSIS e SCARAMUZZI, 2003).

Existe divergência na literatura quanto à influência do fotoperíodo sobre a manifestação da puberdade em novilhas. Foi observado que novilhas criadas sob longo fotoperíodo entraram na puberdade mais cedo que novilhas criadas sob ambiente de curto fotoperíodo. A função endócrina e a dinâmica folicular foram alteradas pela estação climática e pelo stress térmico (SCHILLO et al., 1992; WILSON et al., 1998; WOLFENSON et al, 1997). PETITCLERC et al. (1983) e RINGUET et al., (1994) citados por EMERICK et al, (2009) observaram que novilhas da raça holandesa expostas a um programa de 16 horas de luz, possuíam taxa de crescimento mais rápida do que as novilhas expostas à oito horas de luz. Tais autores não reportaram qual seria o mecanismo envolvido, mas reportaram que os animais que obtiveram taxa acelerada de crescimento possuíam nível de prolactina mais elevado e reduzida concentração do hormônio de crescimento. Deve-se ressaltar que no mesmo experimento foi retirado o efeito da nutrição, ficando somente o efeito sazonal.

Entretanto, RODRIGUES et al. (2002) não observaram variação na sazonalidade sobre a antecipação da idade à puberdade. Os autores concluíram que não houve sazonalidade, visto que as novilhas foram mantidas em boas condições nutricionais durante todo o ano. Segundo esses autores, o efeito sazonal sobre a reprodução observado em outros estudos foi devido à variabilidade na disponibilidade de oferta de nutrientes, o que confunde a interpretação dos resultados, não podendo o efeito ser atribuído à sazonalidade. Resultados divergentes relatam a influência de altas temperaturas ambientais sobre o crescimento folicular. Estes resultados, quanto aos efeitos do ambiente sobre o crescimento folicular, podem ser devido a diferenças na raça do animal, na temperatura ambiental, no tempo de exposição e até mesmo na nutrição no período (CORTE JUNIOR et al., 2009).

A aplicação de melatonina exógena em novilhas da raça Hereford e Simental, após seis meses de idade, foi eficiente em induzir puberdade precoce. A taxa de crescimento e o ganho de



peso dos animais foram semelhantes, revelando que o efeito se deveu exclusivamente à influência da melatonina (EMERICK et al., 2009). A literatura tem descrito variações sazonais na reprodução de bovinos que têm gerado a hipótese de que possa haver uma herança de sazonalidade reprodutiva nessa espécie. Em um experimento foi constatada a variação sazonal na concentração de hormônio luteinizante (LH) plasmático em novilhas Nelore ovariectomizadas (NOGUEIRA et al., 2006). Diversas alterações nas características reprodutivas de bovinos são frequentemente descritas na literatura e muitas vezes correlacionadas com variações no ambiente.

Em relação à concentração P4 foram relatados resultados conflituosos em *Bos taurus indicus* onde já foi descrito desde ausência de efeito sazonal na concentração sérica até maiores concentrações em fotoperíodo decrescente comparados à fotoperíodo crescente e até mesmo o inverso. Também o corpo lúteo (CL) de zebuínos apresentou maior área e volume no verão quando comparado ao inverno. No cultivo de células luteínicas foi observada variação sazonal da produção de P4 em resposta ao LH, com maior capacidade no verão em relação ao inverno. Assim, uma provável variação na funcionalidade do CL de bovinos ao longo do ano deve ser considerada. Já em relação à concentração de LH, a literatura também apresenta resultados divergentes quanto ao padrão de secreção nas diferentes estações do ano (CORTE JUNIOR et al, 2009).

Na raça Brahman (*Bos taurus indicus*), foi relatada falta de influência sazonal na concentração plasmática de LH em vacas inteiras e acentuada diminuição em vacas ovariectomizadas no verão. Em vacas *Bos taurus taurus* ovariectomizadas, há relatos de maior concentração e maior amplitude de pulsos de LH, em resposta ao estradiol no equinócio de primavera quando comparado a outras épocas do ano. Já em novilhas Holandesas (*Bos taurus indicus*) ovariectomizadas foi constatado variação sazonal na concentração de LH e na sua resposta à indução com estradiol, com maiores concentrações no inverno que no verão. Já em vacas *Bos taurus indicus* inteiras foram encontrados níveis de LH maiores e maior ocorrência de pico pré-ovulatório na primavera e verão, comparados com o inverno. Uma possível causa da variação sazonal na concentração de LH sérico foi a provável mudança da sensibilidade hipotalâmica ao estradiol (CORTE JUNIOR et al, 2009).



Animais com sazonalidade reprodutiva usam o fotoperíodo como uma referência, pelo qual percebem momentos mais propícios à atividade reprodutiva e alteram a secreção GnRH e subsequentemente a liberação de LH e FSH pela hipófise. O mecanismo pelo qual este estímulo físico altera a reprodução envolve um complexo sistema bioquímico e endócrino cerebral que permanece ainda pouco conhecido. Recentes pesquisas relatam que, além da conhecida melatonina, outros hormônios como os tireoidianos (NAKAO et al., 2008 citado por CORTE JUNIOR et al, 2009) também apresentam importante papel no controle da sazonalidade reprodutiva de mamíferos

Efeito Macho

O “efeito macho” se traduz em um estímulo sobre o eixo hipotalâmico-hipofisário da fêmea, atuando sobre a secreção de gonadotrofinas com consequente manifestação da puberdade (COSTA, I 2008). Atualmente, o órgão vomeronasal é reconhecido como órgão detector de ferormônios, que são substâncias emitidas por um organismo através da urina, fezes, saliva e pelas glândulas sudoríparas (EMERICK et al., 2009).

Os ferormônios são capazes de induzir uma resposta comportamental imediata ou mudanças fisiológicas, tais como indução e sincronização de estro e a aceleração da puberdade nas fêmeas. Essas mudanças ocorrem em resposta ao ferormônio liberado pelos machos (androgênico) que agem no hipotálamo estimulando a liberação de GnRH, resultando na secreção de LH (IZARD e VANDENBERGH, 1982; REKWOT et al., 2000 e citados por EMERICK et al., 2009). Dessa forma, observou-se que novilhas expostas ao touro atingiram a puberdade três meses mais cedo do que novilhas não expostas e com menor peso corporal, porém foi necessário tempo mínimo efetivo de 2 a 3 meses de exposição das novilhas aos touros para que houvessem efeitos significativos sobre a puberdade (SPIRE, 1997).

A prolactina, por ser luteotrópica, reduz a meia vida do CL (ou no caso das novilhas reduz meia vida de folículos luteinizados) e, conseqüentemente, atua diminuindo os níveis de progesterona. Esta diminuição de progesterona, por sua vez, aumenta os níveis de GnRH, promovendo o surgimento de uma nova onda de crescimento folicular. A presença de feromônios



androgênicos pode induzir na novilha aumento da frequência dos pulsos de LH (REKWOT et al., 2001).

O aumento da sensibilidade do feedback positivo ao estradiol (sobrepondo aos efeitos do feedback negativo desse hormônio) desencadeando maior liberação do GnRH e o aumento da sensibilidade ovariana ao LH, através da presença de um maior número de receptores de LH nas células foliculares, são outras possíveis alterações que podem ocorrer justificando o efeito do macho no desencadeamento da puberdade (REKWOT et al., 2001). O sistema de criação que separa machos de fêmeas pode suprimir o “efeito macho” presente nos grupos mistos de animais, a formação de grupos mistos em períodos estratégicos pode ser importante para estimular o desempenho reprodutivo (NOGUEIRA, 2006).

CONCLUSÕES

A puberdade tem sido bastante estudada objetivando o entendimento do início da vida reprodutiva da fêmea bovina, em função da sua importância para o sistema de produção de rebanhos. O amadurecimento do eixo hipotalâmico-hipofisário-útero-gonadal é sempre descrito como o desencadeador da puberdade, embora diversos fatores como os nutricionais (aumento na taxa de crescimento, cobertura de gordura), a sazonalidade, o efeito da presença do macho e as características genéticas e raciais, atuem de forma a interferir no tempo em que esse amadurecimento ocorre, influenciando a precocidade do animal. De qualquer forma, mesmo com os estudos avançando nesta área, os mecanismos que impedem a ocorrência da puberdade e os que a deflagram não estão completamente elucidados, ainda havendo algumas divergências.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALBUQUERQUE, L. G.; BALDI, F.; Seleção para Precocidade Sexual de Zebuínos: Situação Atual e Perspectivas. **VII Simpósio de Produção de Gado de Corte**, Universidade Federal de Viçosa - UFV, Viçosa MG, 3 a 5 de junho de 2010.



ANUALPEC 2010. **Anuário da Pecuária Brasileira**. AgraFNP, São Paulo: FNP Consultoria & Comércio, 360p., 2010.

ANDERSON, L. H.; MCDOWELL, C. M.; DAY, M. L.; Progestin-Induced puberty and secretion of luteinizing hormone in heifers. **Biol Reprod**, v.54, p.1025-1031, 1996.

ARAÚJO, N. B.; WEDEKIN, I.; PINAZZA, L. A. **Complexo agroindustrial: o agribusiness brasileiro**. São Paulo: Agroceres. 1990. 238p.

BARCELLOS, J. O. S.; PRATES, E. R.; LOPES, J. **Influência da estrutura corporal na idade à puberdade de novilhas Braford**. In: Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Zootecnia, 38, 2001, Viçosa, Anais ... Sociedade Brasileira de Zootecnia/macromedia: Viçosa, 2001, P.397.

BURNS, B. M.; FORDYCE, G.; HOLROYD, R. G. A review of factors that impact on the capacity of beef cattle females to conceive, maintain a pregnancy and wean a calf -Implications for reproductive efficiency in northern Australia. **Animal Reproduction Science**, v.122, p.1-22, 2010.

CARDOSO, D.; NOGUEIRA, G.P. Mecanismos neuroendócrinos envolvidos na puberdade de novilhas. **Arq. Ciênc. Vet. Zool. Unipar, Umuarama**, v. 10, n. 1, p. 59-67, 2007.

CORTE JÚNIOR, A. O., 2009: **Variação do ciclo estral de novilhas Bos taurus indicus (Nelore) em diferentes estações do ano**. Dissertação (Mestrado em Ciência Animal) Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Odontologia e Curso de Medicina Veterinária, Araçatuba. 2009.



COSTA, A. N. L. Sincronização do estro e ovulação em novilhas girolandas: comparação entre dois protocolos hormonais, “CIDR-B” E “OVSYNCH”. **Rev. Ciên. Agron.** v. 39, n. 1, p. 137-141, 2008.

COUSE J.F.; KORACH K.S. Estrogen receptor null mice: what have we learned and where will they lead us? **Endocr. Rev.**, v. 20, p. 358–417, 1999.

CUNNINGHAM, J. G. **Tratado de fisiologia veterinária**. 3 ed. Guanabara Koogan: Rio de Janeiro, 2004. p. 387-390.

DAY, M.L.; IMAKAWA, K.; WOLFE, P.L.; KITTOCK, 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.**, v.37, p. 1054-1065, 1987.

DE RENSIS, F.; SCARAMUZZI, R. J. Heat stress and seasonal effects on reproduction in the dairy cow: a review. **Theriogenology**, v. 60, n. 6, p. 1139-1151, 2003.

DISKIN M. G., MACKAY D. R., ROCHE J. F., SREENAN J. M., Effects of nutrition and metabolic status on circulating hormones and follicle development in cattle. **Animal Reproduction Science**. v.78, p. 345-370, 2003.

DUKES, H. H. **Fisiologia dos animais domésticos** (11ed), Guanabara Koogan: Rio de Janeiro, 1993.

EMERICK, L. L.; DIAS, J. C.; GONÇALVES, P. E. M.; MARTINS, J. A. M.; LEITE, T. G.; ANDRADE, V. J.; VALE FILHO, V. R.; **Rev Bras Reprod Anim**, Belo Horizonte, v.33, n.1, p.11-19, 2009.



EVANS, N.P.; DAHL G.E.; MAUGER D.T.; PADMANABAHA V.; THRUN L.A., KARSCH F.J. Does estradiol induce the preovulatory gonadotropin-releasing hormone (GnRH) surge in the ewe by inducing a progressive change in the mode of operation of the GnRH neurosecretory system? **Endocrinology**, v. 136, p. 5511-5519, 1995.

FEDER, H. H.; BROWN-GRANT, K.; CORKER C. S. Pre-ovulatory progesterone, the adrenal cortex and the “critical period” for luteinizing hormone release in rats. **J Endocrinol**, v.50, p.29-39, 1971.

FILHO, M. F. S.; **Manejo reprodutivo em novilhas de corte: importância e fatores que influenciam a ciclicidade ao início da estação reprodutiva**, M.V. MSc. Doutorando em Reprodução Animal FMVZ-USP, São Paulo SP, 2011.

FOSTER, D. L.; NAGATANI, S. Physiological perspectives on leptin as a regulator of reproduction: role in timing puberty. **Biol Reprod**, v.60, p.205-215, 1999.

FRENEAU, G. E.; CRUZ, G. C.; SILVA, J. C. C.; RODRIGUES, M. K. F.; MENEZES, S. M. Caracterização de eventos reprodutivos da fase puberal em novilhas F1 Holandês-Jersey. In: **CONBRAVET**, 35. Gramado, 2008. Anais... v. 1. p. 1-5.

GIMENES, L. U.; SÁ FILHO, N. F.; TORRES-JÚNIOR, J. R.; NOGUEIRA, G. P.; BARUSELLI, P. S.; Perfil de FSH e LH na divergência folicular em novilhas Nelore (Bos indicus) **Braz. J. vet. Res. anim. Sci.**, São Paulo, v. 45, n. 1, p. 11-16, 2008.

GINTHER, O. J. Selection of the dominant follicle in cattle and horses. **Animal Reproduction Science**, v. 60-61, p. 61–79, 2000.



GINTHER, O. J. WILTBANK, M.C.; FRICKE, P.M. Selection of the dominant follicle in cattle. **Biology of Reproduction**, v. 55, p.1187-1194, 1996.

GINTHER, O. J.; BEG, M. A.; DONAUEU, F. X.; BERFELT, D. R. Mechanism of follicle deviation in monovular farm species. **Animal Reproduction Science**, v. 78, p. 239-257, 2003.

GONÇALVES, P. B. D.; FIGUEIREDO, J. R.; FREITAS, V. J. F. **Biotécnicas aplicadas à reprodução animal**. São Paulo, 2 ed., 2008. Varela. 340p.

GONZALEZ-PADILLA E.; WILTBANK, J. N.; NISWENDER, G. D.; Puberty in beef heifers. **J Anim Sci**, v.40, p.1091-1104, 1975.

GOTTSCHALL, C. S. **Controle do Ciclo Estral e Taxa de Prenhez em Matrizes de Corte Bovinas: Efeitos Hormonais, Genéticos e Ambientais**, Tese (Doutorado em Universidade Federal do Rio Grande do Sul), 190p. 2011.

HAFEZ, E.S.E.; HAFEZ, B. **Reprodução animal** (7ed). Manole: São Paulo. 2004. p. 319-329.

HESS, W. V. Estratégias para antecipar a puberdade em novilhas. In: **VI curso novos enfoques na rprodução e reprodução de bovinos**. Anais. Uberlândia, MG, p 118-126, 2002.

HILLIER S. G. Gonadotropic control of ovarian follicular growth and development. **Molecular and Cellular Endocrinology**, v. 179, p. 39-46, 2001.

HONARAMOOZ, A. et al. Opioidergic, dopaminérgico and adrenérgico regulation of LH secretion in pré-pubertal heifers. **Journal of Reproduction and Fertility**, v. 119, p. 207-215, 2000.



IZARD, M. K.; VANDENBERGH, J. G. The effects of bull urine on puberty and calving date in crossbred beef heifers. **J Anim Sci**, v.55, p.1160-1168, 1982.

JAINUDEEN, M. R. & HAFEZ, E.S.E. Cattle and buffalo. In: JAINUDEEN, M. R. & HAFEZ, E.S.E. (6ed). **Reproduction in farm animals**. Lea & Febiger, Philadelphia, 1993, 315-329.

JONES, E. J.; ARMSTRONG, J. D.; HARVEY, R. W. Changes in metabolites, metabolic hormones, and luteinizing hormone before puberty in Angus, Bradford, Charolais, and Simmental heifers. **J Anim Sci**, v.69, p.1607-1615, 1991.

KINDER, J. E., DAY, M. L., KITTOK, R. J. Endocrine regulation of puberty in cows and ewes. **J. Reprod. Fertil.**, supl 34: v. 34, p. 167, 1987.

KINDER, J. E.; BERGFELD, E. G. M.; WEHRMAN, M. E., PETERS, K. E.; KOJIMA, F.N. Endocrine basis for puberty in heifers and ewes. **J Reprod Fertil Suppl**, n.49, p.393-407, 1995.

KINDER, J. E.; WHYTE, T. R.; CREED, A.; ASPDEN, W. J.; D'OCCHIO, M. J. Seasonal fluctuations in plasma concentrations of luteinizing hormone and progesterone in Brahman (*Bos indicus*) and Hereford-Shorthorn (*Bos taurus*) cows grazing pastures at two stocking rates in a subtropical environment. **Animal Reproduction Science**, v. 49, n. 2, p. 101-111, 1997.

KULICK, L. J. et al. Follicular and hormonal dynamics during the first follicular wave in heifers. **Theriogenology**, v. 52, p. 913-921, 1999.

LAMMOGLIA, M. A.; BELLOWS, R. A.; GRINGS, E. E.; BERGMAN, J. W.; BELLOWS, S. E.; SHORT, R. E.; HALLFORD, D. M.; RANDEL, R. D. Effects of dietary fat and sire breed on puberty, weight, and reproductive traits of F1 beef heifers. **J Anim Sci**, v.78, p.2244-2252, 2000.



LIMA, J.; SCHRAIBER, ARALDI, D.; Indução à Redução da Idade à Puberdade de Novilhas de Corte com Progestágenos. **Seminário Interinstitucional de Ensino, Pesquisa e Extensão**, UNICRUZ, 2011.

McDONALD, L. E. **Veterinary endocrinology and reproduction**. 4th. Ed., Lea & Febiger, Philadelphia, 2003, 597p.

MORAN, C. et al. Puberty in heifers: a review. **Animal Reproduction Science**, v.18, p 167-182, 1989.

NAKADA, K. et al. Changes in concentrations of plasma immunoreactive follicle-stimulating hormone. luteinizing hormone estradiol-17 β . testosterone. progesterone. and inhibin in heifers from birth to puberty. **Domestic Animal Endocrinology**, v. 18, p. 57-69, 2000.

NAKAO, N.; ONO, H.; YOSHIMURA, T. Thyroid hormones and seasonal reproductive neuroendocrine interactions. **Reproduction**, v. 136, n. 1, p. 1-8, 2008.

NOGUEIRA, G. P. **Biotechnologia da Reprodução Em Bovinos: Puberdade e Maturidade Sexual de Novilhas Bos Indicus**. In: Simpósio Internacional de Reprodução Animal Aplicada, 2. Londrina, 2006.

OLIVEIRA, D. S. C. **Mecanismos neuroendócrinos envolvidos na puberdade reprodutiva de novilhas da raça nelore**. Dissertação (Doutorado em medicina veterinária). Universidade de São Paulo, Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia, São Paulo, 2006.

OLIVEIRA M.E.F.; FERREIRA R.M.; MINGOTI G.Z.; Controle do crescimento e da seleção folicular por fatores locais e sistêmicos na espécie bovina, **Rev. Bras. Reprod. Anim.**, Belo Horizonte, v.35, n.4, p.418-432, out./dez. 2011.



PEREIRA, J. C. C. Contribuição genética do Zebu na pecuária bovina do Brasil. **Informe Agropecuário**, v. 21, p. 30-38, 2000.

PETITCLERC, D.; CHAPIN, L. T.; EMERY, R. S.; TUCKER, A. Body growth, growth hormone, prolactin and puberty response to photoperiod and plane of nutrition in Holstein heifers. **J Anim Sci**, v.57, p.892-898, 1983.

RAWLINGS, N. C.; EVANS, A. C. O.; HONARAMOOZ, A.; BARTLEWSKI, P. M. Antral follicle growth and endocrine changes in prepubertal cattle, sheep and goats. **Animal Reproduction Science**, Orlando, v. 78, p. 259-270, 2003.

REKWOT, P. I.; OGWU, D.; OYEDIPE, E. O.; SEKONI, V. O. The role of pheromones and biostimulation in animal reproduction. **Anim Reprod Sci**, v.65, p.157-170, 2001.

RINGUET, H.; PELLETIER, G.; BRAZEAU, P.; GAUDREAU, P.; GUILBAULT, L. A.; MORISSET, J.; COUTURE, Y.; PETITCLERC, D. Long-term effects of human growth hormone-releasing hormone and photoperiod on hormone release and puberty in dairy heifers. **J Anim Sci**, v.72, p.2709-2717, 1994.

ROBINSON, J. J. Nutrition in the reproduction of farm animals. **Nutr. Res. Rev.**, Cambridge, v.3, v. 70, n.12, p. 253-276, 1990.

RODRIGUES, H. D.; KINDER, J. E.; FITZPATRIK, L. A. Estradiol regulation of luteinizing hormone secretion in heifers of two breed types that reach puberty at differing ages. **Biol Reprod**, v.66, p.603-609, 2002.



RODRIGUEZ, R.E.; WISE, M.E.; Ontogeny of pulsatile secretion of gonadotropin-releasing hormone in the bull calf during infantile and pubertal development. **Endocrinology**, v.124, p.248-256, 1989.

SÁ FILHO, M. F.; GIMENES, L. U.; SALES, J. N. S.; CREPALDI, G. A.; MEDALHA, A. G.; BARUSELLI, P. S. Biotecnologia da reprodução em bovinos. In: **Simpósio Internacional De Reprodução Animal Aplicada**, 3. Londrina, 2008. Anais... p. 54-67.

SANTOS, J. E. P; SA FILHO, M. F. Nutrição e reprodução em bovinos. Biotecnologias da Reprodução em Bovinos. In: **Simpósio Internacional De Reprodução Animal Aplicada**, 2. Londrina, 2006. Anais... p. 30-54.

SCHAMS, D.E.; SCHALLENBERGER, E.; GOMBE, S.; KARG, H.; Endocrine patterns associated with puberty in male and female cattle. **J Reprod Fertil**, v.30, p.103, 1981.

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., Champaign**, v. 70, n.12, p.3994-4005, 1992.

SCHLESINGER, S.; **Onde pastar? O gado bovino no Brasil**. FASE, 2010.

SEJRSEN, K.; PURUP, S. Influence of prepubertal feeding level on milk yield potential of dairy heifers: a Review. **Journal Anim. Sci.** v.75, n.3, p.828-835, 1997.

SEMMELMANN, C.E.N.; LOBATO, J.F.; ROCHA, M.G. Efeito de sistemas de alimentação no ganho de peso e desempenho reprodutivo de novilhas Nelore acasaladas aos 17/18 meses. **R. Bras. Zootec.**, v. 30, n. 3, p. 835-843, 2001.



SHORT, R. E.; BELLOWS, R. A.; STAIGMILLER, R. B.; BERARDINELLI, J. G.; CUSTER, E. E.; Physiological mechanisms controlling anestrus and infertility in postpartum beef cattle **J. Anim. Sci.** v.68, p.799-816,1990.

SHUPNIK M. A. Gonadotropin gene modulation by steroids and gonadotropin-releasing hormone. **Biol Reprod**, v. 54, p. 279-286, 1996.

SMITH, B. A.; BRINKS, J. S; RICHARDSON, G. V. Estimation of genetic parameters among reproductive and growth traits in yearling heifers. **J Anim Sci**, v.67, p.2881-2885, 1989.

SOUZA, E. M., MILAGRES, J. C.; SILVA, M. A.; REGAZZI, A. J.; CASTRO, A. G. C. Influências genéticas e de meio ambiente sobre a idade ao primeiro parto em rebanhos de Gir leiteiro. **Revista Sociedade Brasileira Zootecnia**, v. 24, p. 926-935, 1995.

SPIRE, M. F. Managin replacement heifers from weaning to breeding. **Vet. Med.** v. 92. n. 2. p. 182-192, 1997.

TORRES, L. F. T. Inseminação artificial em rebanhos comerciais de gado de corte. In: 4º Simpósio Sobre Pecuária de Corte, 4. Piracicaba, 1996. Anais... p. 129-159.

VAN HOUTEN, M.; NANCE, D. M.; GAUTHIER, S.; POSNER, B. Origin of insulin-receptive nerve terminals in rat median eminence. **Endocrinology**, v.113, p.1393-1399, 1983.

VESPER A.H; RAETZMAN L.T.; CAMPER S.A. Role of prophet of Pit1 (PROP1) in gonadotrope differentiation and puberty. **Endocrinology**, v. 147, n. 4, p. 1654-1663, 2006.

WEBB, R. et al. Factors affecting folliculogenesis in ruminants. **Animal Science**, v. 68, p. 257-284, 1999.



WILSON, S. J.; KIRBY, C. J.; KOENIGSFELD, A. T.; KEISLER, D. H.; LUCY, M. C. Effects of controlled heat stress on ovarian function of dairy cattle. 2. Heifers. **Journal of Dairy Science**, v. 81, n. 8, p. 2132–2138, 1998.

WILTBANK, J. N., ROBERTS, S.; NIX, J. ROWDEN, L. Reproductive performance and profitability of heifers fed to weigh 272 or 318 kg at the start of the first breeding season. **Journal of Animal Science**, v. 60, p. 25-34, 1985.

WILTBANK, J. N.; KASSON, C. W.; INGALLS, J. E. Puberty in crossbred and straightbred beef heifers on two levels of feed. **Journal of Animal Science**, v.29, p.602-605, 1969.

WOLFE, M. W. et al Modulation of luteinizing hormone and follicle-stimulating hormone in circulation by interactions between endogenous opioids and oestradiol during the peripubertal period of heifers. **Journal of Reproduction and Fertility**, v. 96, p. 165-174, 1992.

WOLFENSON, D.; LEW, B. J.; THATCHER, W. W.; GRABER, Y.; MEIDAN, R. Seasonal and acute heat stress effects on steroid production by dominant follicles in cows. **Animal Reproduction Science**, v. 47, n. 1-2, p. 9–19, 1997.

YELICH J.V.; WETTEMANN R.P.; MARSTON T.T.; SPICER L.J. Luteinizing Hormone, Growth Hormone, Insulin-Like Growth Factor-I, Insulin and metabolites before puberty in heifers fed to gain at two rates. **Domestic Animal Endocrinology**, v. 13, n. 4, p. 325-338, 1996.

YELICH, J. V.; WETTEMANN, R. P.; DOLEZAL, H. G.; LUSBY, K. S.; BISHOP, D. K.; SPICER, L. J. Effects of growth rate on carcass composition and lipid partitioning at puberty and growth hormone, IGF-I, insulin, and metabolites before puberty in beef heifers. **Journal of Animal Science**, v.73, p.2390-2405, 1995.

