FISIOLOGÍA DEL TRACTO GENITAL DE LA CERDA Y EL VERRACO

Gil MA, Cuello C y Parrilla I. Departamento de Medicina y Cirugía Animal. Facultad de Veterinaria. Universidad de Murcia

Introducción

El éxito en el proceso reproductivo implica la coordinación de numerosos eventos fisiológicos incluyendo la ovulación, la espermatogénesis, la cubrición, el transporte de los gametos, el desarrollo de los embriones y fetos y el parto. A medida que aumenta nuestro conocimiento sobre los diferentes aspectos fisiológicos, se incrementa la posibilidad de manipular los procesos relacionados con la reproducción para aumentar la productividad de nuestras empresas ganaderas. En este capítulo se lleva a cabo un recordatorio de la anatomía y fisiología del tracto genital de la cerda y del verraco, fundamental e imprescindible para reconocer patologías en los mismos y para poder realizar un buen control de la reproducción del ganado porcino

Anatomía y fisiología reproductiva de la cerda

El tracto genital de la hembra porcina se compone de una porción externa, que incluye la vulva y los labios vulvares y el vestíbulo vaginal y una porción interna que va desde el canal vaginal hasta el útero (y sus porciones: cérvix, cuerpo y cuernos) y los correspondientes oviductos y ovarios (Figura 1). Colectivamente, todas estas estructuras están suspendidas por el ligamento ancho. Este ligamento formado por tejido conectivo está irrigado por vasos sanguíneos y nervios que aportan hormonas y estímulos nerviosos a todo el tracto reproductivo. En las cerdas prepúberes, este ligamento es pequeño, delgado y casi transparente. Sin embargo, en las cerdas gestantes presenta un aspecto denso y alargado capaz de sostener el incremento de peso del tracto reproductivo gestante.

El ovario

El ovario es la gónada femenina y tiene una doble función, por un lado la síntesis de hormonas reproductivas y por otro la producción de ovocitos. Además, es el responsable de la producción y liberación de hormonas desde otros órganos, especialmente de la glándula hipofisaria. La adenohipófisis es la fuente de las hormonas gonadotropas, la hormona folículo estimulante (FSH) y la hormona luteinizante (LH), que son las hormonas responsables de estimular al ovario y de activarlo para el crecimiento de los folículos, la producción de hormonas esteroideas, la ovulación y el comportamiento estral.

Desarrollo folicular, celo y ovulación

La cerda es una hembra poliestrica continua, cuyo ciclo sexual se repite cada 21 días, con una variación de entre 18 y 24 días (Brinkley, 1981), exceptuando las épocas de anoestro gestacional o lactacional.

El ciclo sexual se divide en cuatro fases que son el proestro, estro, metaestro y diestro. Cada una de estas fases es a su vez una subdivisión de la fase folicular y de la fase luteal del ciclo estral. Así, el proestro y el estro estarían incluidos en la fase folicular mientras que el metaestro y el diestro estarían incluidos en la fase luteal (Figura 2). Como norma general, en porcino siempre se considera la detección del estro como el comienzo del ciclo sexual o día cero.

Aproximadamente de 1 a 3 días antes de que comience un nuevo estro, cae la progesterona como resultado de la lisis del cuerpo luteo comenzando la fase de proestro. Esta etapa es un periodo de transición de la dominancia de la progesterona a la dominancia de estrógenos controlado por la FSH y la LH. En este periodo se produce el crecimiento y desarrollo de varios folículos ya que la cerda es un animal politócico y son múltiples las ovulaciones que se producen en sus ovarios en cada ciclo sexual (Knox, 2005). En la cerda el proestro se caracteriza por signos de edema y enrojecimiento de los labios vulgares, acompañado de cambios de comportamiento, intranquilidad y pérdida de apetito. La entrada al estro se marca por una serie de cambios en el tracto reproductivo y de comportamiento dominados completamente por la acción de los estrógenos. En este periodo, que dura de 1 a 3 días, se produce la maduración y ovulación de los folículos. El estro o celo es el periodo en el que la cerda acepta la monta, mostrando el típico reflejo de inmovilidad, quedándose totalmente

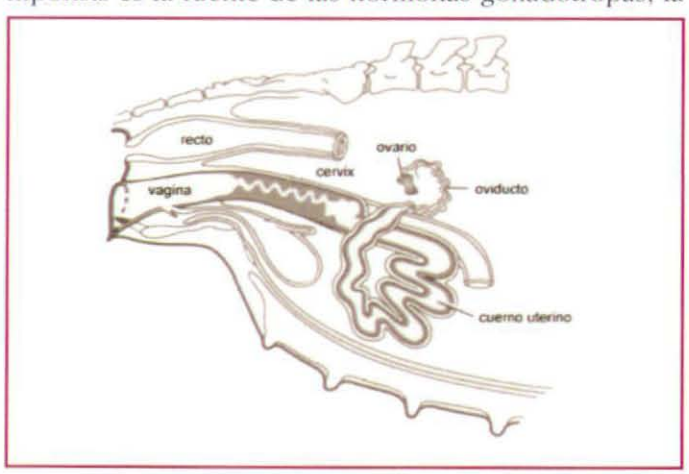

Figura 1. Aparato reproductor de la cerda *(adaptado de Senger PL, 1997)*

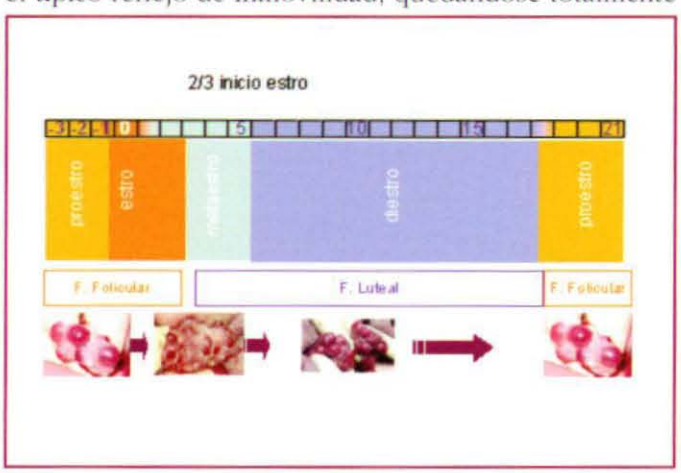

Figura 2. Fases del ciclo sexsual de la cerda

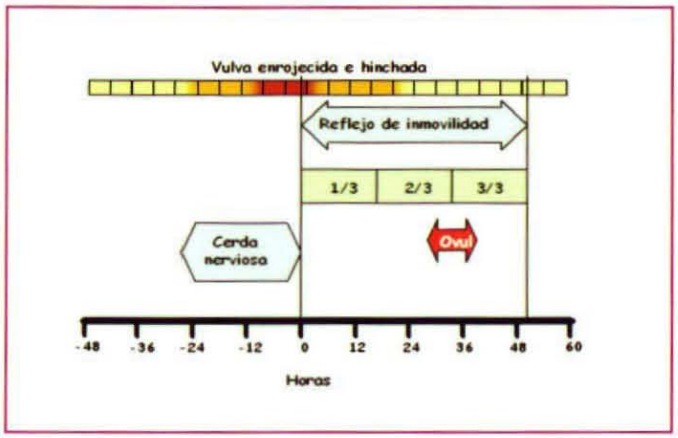

Figura 3. Características del estro de la cerda

inmóvil, en postura de lordosis y con sus orejas erectas cuando se provoca este reflejo por el contacto directo con el verraco o con la presión manual del operador sobre el lomo de la cerda. La ovulación en la cerda ocurre cuando han pasado dos tercios de la duración del celo propiamente dicho (Figura 3), aproximadamente a las 40 horas después del comienzo del reflejo de inmovilidad (Mburu y cols., 1995) o del pico de LH, lo cual implica que un celo de mayor duración acarrea una ovulación más tardía. Es por ello que la ovulación puede variar entre 24 y 60 horas del comienzo del celo. Teniendo en cuenta que los ovocitos porcinos maduros mantienen su viabilidad durante 8-12 horas, conocer la duración del celo de las cerdas de una explotación y estimar así el momento de la ovulación es muy importante, sobretodo en los programas de inseminación artificial en los que se utilizan espermatozoides tratados o manipulados que puedan tener reducida su viabilidad (Roca y cols., 2006; Vazquez y cols., 2008; 2009).

La tasa de ovulación o el número de ovocitos que ovulan en un ciclo es otro factor importante y varía según la edad, raza, nutrición y época del año (Falceto, 1992). La cerda desarrolla cientos de folículos en cada ciclo estral y sólo ovulan de 10 a 20 en los dos ovarios (Hafez, 2000). El resto de folículos, que no llegan a la ovulación, sufren atresia durante su desarrollo. La ovulación de todos los folículos no ocurre simultáneamente, sino que se lleva aproximadamente unas dos horas (Soede y cols., 1992). Los ovocitos ovulan como ovocitos secundarios, en Metafase II rodeados por las células del cúmulus formando los complejos cúmulus-ovocitos y son captados por la bolsa ovárica que rodea al ovario por medio de las fimbrias del infundíbulo y transportados al interior del oviducto.

El metaestro es el periodo que existe entre la ovulación y la formación del cuerpo luteo (2-3 días). Ya que la cerda ovula antes del fin del estro, el periodo de metaestro se incluye total o parcialmente en el estro (McDonald, 1991). Los folículos recién ovulados sufren cambios celulares y estructurales, se luteinizan, formando los cuerpos luteos que son los encargados de secretar progesterona. El diestro o periodo de actividad funcional del cuerpo luteo es el periodo más largo del ciclo estral (10-15 días) y se caracteriza por la acción de las concentraciones elevadas de progesterona. Tras la ovulación, los cuerpos lúteos se mantienen hasta el día 16 del ciclo y posteriormente dan lugar a los cuerpos albicans.

En ausencia de gestación, durante los días 12 y 16 del ciclo estral, la PGF2alfa endometrial a través de la difusión vena uterina-arteria ovárica, provocará la luteolisis de los cuerpos lúteos, que son invadidos por macrófagos (Wuttke y cols., 1998), comenzando así un nuevo ciclo. Con la supresión de la progesterona sobre la hipófisis se inicia la liberación de FSH y LH que vuelven a estimular el desarrollo de un nuevo grupo de folículos. En el caso en que la hembra quede preñada se produce lo que se conoce como "reconocimiento maternal de la gestación". Este reconocimiento por parte de la cerda se desencadena por los propios embriones porcinos. Efectivamente, los embriones porcinos de 10-15 días secretan estrógenos que alteran la secreción de las prostaglandinas, pasando éstas a la luz uterina en lugar de hacerlo a la arteria ovárica, siendo entonces incapaces de ejercer su efecto luteolítico sobre los cuerpos luteos. Se necesitan al menos cuatro embriones para que se mantenga la gestación en una cerda.

Desarrollo de los ovarios y pubertad

Las gónadas fetales de la cerda se desarrollan sin influencia de las gonadotropinas hasta el día 42 post-fecundación a partir del cual empieza a ser un proceso dependiente de gonadotropinas (Colebrander y cols., 1983). Después del nacimiento, el desarrollo de los ovarios y de los folículos ováricos es continuado. Durante el periodo prepuberal los ovarios contienen numerosos folículos pequeños (2-4 mm de diámetro) observándose una asincronía morfológica entre los ovarios izquierdo y derecho que desaparece tras las primeras ovulaciones, presentando a partir de entonces los dos ovarios la misma morfología y distribución folicular (Bolamba y cols., 1991). La pubertad o edad a la que aparecen los primeros síntomas de celo y las primeras ovulaciones aparece en las cerdas cuando éstas alcanzan un peso corporal de 120 Kg aproximadamente alrededor de los 7 meses de edad. Existen diferentes factores que pueden estimular o inhibir la llegada de la pubertad, entre ellos algunos internos como la raza y el genotipo de la cerda o externos como la nutrición, el clima o el transporte que pueden modular la aparición de la pubertad. Entre los estímulos más efectivos para la pubertad cabe destacar la ubicación de cerdas en grupos (más de 10), por el carácter social del ganado porcino y la exposición o contacto con verracos (Senger, 1999). Estas observaciones son de gran valor para el manejo de las cerdas puesto que la manipulación del ambiente social de éstas puede ser utilizada para acelerar la aparición de la pubertad.

El oviducto

El oviducto es un tubo delgado de aproximadamente 20-30 cms de longitud que conecta al ovario con el útero y se divide en tres partes: istmo, ampolla e infundíbulo. Este último segmento, el más cercano al ovario, consiste en un embudo bastante amplio con fimbrias. La porción más craneal del oviducto forma la bolsa ovárica que rodea al ovario, mientras que la porción caudal se une al útero por la unión uterotubárica (UUT). La UUT contiene una serie de pólipos que se edematizan en proestro y estro formando una válvula que oblitera la entrada al istmo tubárico. Los fondos de estos pólipos forman sacos donde se encuentran millares de espermatozoides durante el proceso de formación del reservorio espermático (Rodríguez-Martinez y cols., 2001). El epitelio del oviducto está formado por

dos tipos celulares: a) células secretoras encargadas de secretar gran cantidad de productos, desde mucus y glicosaminoglicanos (Tienthai y cols., 2001; 2003) hasta proteínas especificas que componen el fluido intraluminal y b) células ciliadas que se encargan de promover el movimiento del contenido intraluminal de forma dual, los ovocitos en un sentido y los espermatozoides en el sentido opuesto, convergiendo ambos hacia el lugar de fecundación. El oviducto es muy importante ya que en él se produce la capacitación espermática, el proceso de la fecundación (en la ampolla ovárica) y el desarrollo de los cigotos.

Fecundación y desarrollo embrionario temprano

Los complejos cúmulus-ovocito llegan al lugar de la fecundación entre 30 minutos y 1 hora después de la ovulación. Los espermatozoides que se depositan normalmente en el canal cervical durante la monta natural o la inseminación artificial (IA) se transportan rápidamente a lo largo del útero hasta el oviducto de forma pasiva por las contracciones del miometrio inducidas por la oxitocina procedente de la hembra y las prostaglandinas del semen. De los millones de espermatozoides depositados en el cérvix, sólo una pequeña proporción llega y establece el reservorio en la región istmica de la UUT (Martinez et al., 2001; Rodríguez-Martinez y cols., 2005). En este lugar se mantienen viables y con capacidad fecundante durante unas 24 h (Rodríguez-Martínez, 2005).

En el momento de la ovulación, los espermatozoides que están en el reservorio son desplazados de forma continua y paulatina hacia el lugar de la fecundación, de forma que solo unos pocos espermatozoides de muy buena calidad llegan adonde están los ovocitos (aproximadamente 1 x 102, Mburu y cols., 1997), lo que se considera un mecanismo importante para prevenir la polispermia. Durante este transporte final, los espermatozoides sufren el proceso hiperactivación de la motilidad y de capacitación espermática (Tienthai y cols., 2004), el cual consiste en una serie de modificaciones en la estabilidad de las membranas plasmáticas necesarias para permitir la unión a la zona pelúcida (ZP) del ovocito y la reacción acrosómica facilitando que el espermatozoide penetre al ovocito. Una vez penetrado por un espermatozoide, el ovocito libera lisosomas de sus gránulos corticales hacia el espacio perivitelino, en lo que se conoce como "reacción cortical" modificando la estructura proteica de la ZP e impidiendo la penetración de otros espermatozoides (Funahashi y cols., 2000). Después de la penetración comienza la fusión espermatozoides y el ovocito, activación del ovocito con la liberación del segundo corpúsculo polar y formación del pronúcleo femenino y descondensación de la cromatina espermática y formación del pronúcleo masculino. Una vez formados los pronúcleos, en el ovocito que pasa a denominarse "cigoto" se produce la anfimixis o segregación de los cromosomas.

La primera división mitótica del cigoto ocurre aproximadamente a las 20 horas de la ovulación. El estadio de dos células dura unas 6-8 horas, mientras que el de cuatro células es más prolongado manteniéndose hasta 1-2 días más. Pasadas aproximadamente 48 horas de la ovulación los embriones de cuatro células dejan el oviducto y pasan al útero por contracciones peristálticas del miosalpinx.

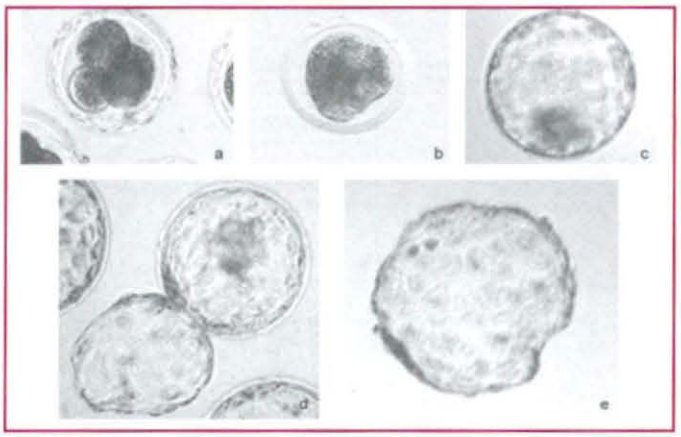

Figura 4. En (a) se observa un embrión en 4 células. En (b) un embrión en estadio de mórula, en (c) un blastocisto de 6 días, en (d) un blastocisto de 7 días eclosionando y en (e) un blastocisto eclosionado

Alrededor de cuatro días después de la ovulación los embriones porcinos alcanzan el estadio de mórulas (8-16 células). El día 5-6 se forman los blastocistos, los blastómeros internos se organizan en masa celular interna y las externas se organizan en trofoblasto. A medida que el embrión va creciendo en número de células, el espacio perivitelino se hace más delgado (blastocisto expandido), la ZP se va adelgazando hasta que el día 6-7 se produce la eclosión del blastocisto (Figura 4).

El útero

El útero de la cerda está formado por el cuerpo del útero de 3-4 cm de longitud de donde salen los dos cuernos uterinos cuya longitud varía según la raza, edad y tipo de cerda (nulípara, multípara) entre 60 cm hasta 200 cm. Su peso aumenta desde 30 a 60 gr durante las primeras etapas prepuberales hasta 150-250 gr en las etapas finales.

La pared del útero está constituida por tres capas: el endometrio, el miometrio y la serosa. El aspecto varía con el estadio del ciclo estral, siendo edematoso en el proestro y estro bajo influencia de los estrógenos y secretor por acción de la progesterona durante el metaestro y diestro. Las glándulas uterinas, que se extienden a lo largo de todo el útero mantienen su actividad en caso de producirse la gestación, ya que su secreción es esencial para la formación del histotrofo, nutriente necesario para el mantenimiento de los embriones tempranos antes de que se establezca la placenta.

Gestación

Después de la eclosión el blastocisto, que mide no más de 0'2 mm de diámetro, queda libre en el útero hasta el día 13. El embrión ya diferenciado en trofoectodermo y endodermo, nutrido por las secreciones uterinas, va aumentando de tamaño y el día 11 llega a medir unos 10 mm. A partir de ese momento (días 11-15) hay una modificación de la forma de esférico a tubular, resultando al final una estructura fibrilar que puede llegar a medir 700-900 mm de largo (Anderson, 1978). Si el desarrollo embrionario es normal, los estrógenos producidos por el embrión en elongamiento causan la redistribución de la PGF2alfa, de endocrina a exocrina y la luteolisis no se produce. Además de participar en el reconocimiento maternal de la gestación los estrógenos embrionarios

juegan un papel muy importante en el proceso de migración embrionaria, incluyendo la migración transuterina, sobre la longitud total de ambos cuernos.

La primera forma de contacto entre el trofoectodermo y el epitelio del endometrio ocurre el día 13. Un día después, el día 14, las membranas de ambos epitelios se aposicionan y se dejan de visualizar las microvellosidades de forma temporal ya que pocos días después aparecen interdigitadas con las microvellosidades opuestas, formando la placentación característica de la especie porcina o placentación epiteliocorial. El contacto endometrio y embrión y la vascularización aumenta de complejidad funcional durante toda la gestación.

La duración de la gestación es bastante constante en la cerda, siendo aproximadamente de 112 a 117 días, dependiendo de la raza, tamaño de la camada y estación del año

Parto

La luteolisis en el parto es iniciada por la producción de corticosteroides por parte de las glándulas adrenales fetales. Estos esteroides facilitan la conversión de progesterona a estradiol. La disminución de progesterona y el aumento de estradiol incrementa el número de receptores de oxitocina en el miometrio, incrementa los niveles de PGF2alfa y causa la lisis del cuerpo luteo desencadenando el parto. Los niveles de oxitocina aumentan después de la inducción del reflejo de Ferguson por parte del primer feto que sale por el canal del parto, manteniéndose en niveles altos durante la expulsión de los demás fetos. El parto, normalmente, está precedido por la aparición de edema mamario (24 horas preparto) y emisión de leche (12 horas preparto) (First y Bosc, 1979).

El proceso total del parto requiere de 2 a 5 horas, naciendo lechones a intervalos de 12-16 minutos. Las placentas son expulsadas, en parte, después del nacimiento de cada lechón, después del vaciado total de un cuerno uterino o varias horas después del nacimiento del último lechón.

El cérvix

El cérvix de la cerda es una estructura flexible que mide unos 2'5 cm de diámetro y 15-20 cm de longitud y conecta la vagina y el útero. Esta formado por unos cinco pliegues o almohadillas cervicales que actúan como puntos de presión al pene, que cambian de consistencia con el momento del ciclo bajo la influencia hormonal. Cuando la cerda está gestante el cérvix permanece cerrado y se abre o dilata en el momento del parto y en el estro. Además, el cérvix es una fuente primaria de moco. En estro, bajo acción de los estrógenos, el moco cervical se vuelve más acuoso e incluso puede verse saliendo por la vulva. La función de este moco líquido o acuoso es la de actuar como lubricante para el pene del verraco. Cuando domina la progesterona, durante la gestación, el moco cervical se espesa y forma un tapón para evitar que el ambiente uterino se contamine.

La vagina

La vagina de la cerda mide alrededor de 30-40 cm de longitud y conecta al cérvix con los genitales externos. La vagina tiene una función immunoprotectora importante ya que presenta anticuerpos tipo IGA para evitar contaminación uterina.

La vulva

La vulva de la cerda está muy vascularizada y su aspecto varía claramente en nulíparas en estro, se hipertrofia, edematiza y cambia de color. Esa hipertrofia y cambio de color no es muy evidente en multíparas.

Anatomia y fisiología del aparato reproductor del verraco

El verraco aporta el 50% del material genético de la descendencia, sin embargo, su impacto en la eficiencia reproductiva de una granja es mayor que el de una cerda reproductora. Un verraco individual contribuirá a 15-25 veces más camadas que una hembra, esta proporción puede ser aún mayor gracias a los programas de inseminación artificial (IA). El fenómeno crítico con el que empieza la reproducción es el encuentro de los espermatozoides con los ovocitos en el tracto genital de la cerda. La presencia de espermatozoides en el lugar de la fecundación depende de muchos factores, entre ellos que el verraco sea capaz de realizar la monta y de producir espermatozoides normales en un número adecuado. El conocimiento de la anatomía y la fisiología del verraco es fundamental tanto para la selección de reproductores como para su manejo de con el fin de asegurar una fertilidad óptima.

El aparato reproductor masculino puede compararse con una fábrica en la que el principal objetivo en la producción de espermatozoides fértiles. La producción de hormonas (como la testosterona) o de otras secreciones (como el plasma seminal) contribuyen a realizar esta función. Los componentes del aparato reproductor masculino (Figura 5) son el cordón espermático, los testículos y envueltas testiculares, un sistema de conductos excretores, las glándulas accesorias, y el pene junto con los músculos necesario para la profusión, erección y eyaculación.

Los testículos y el epidídimo

Los testículos son las gónadas masculinas y tienen una doble función, por un lado la síntesis de hormonas como la testosterona, proteínas y fluidos y por otro la producción de espermatozoides como resultado de un proceso llamado espermatogénesis. El parénquima testicular está formado principalmente por los túbulos seminíferos y las células intersticiales o de Leydig que producen testosterona.

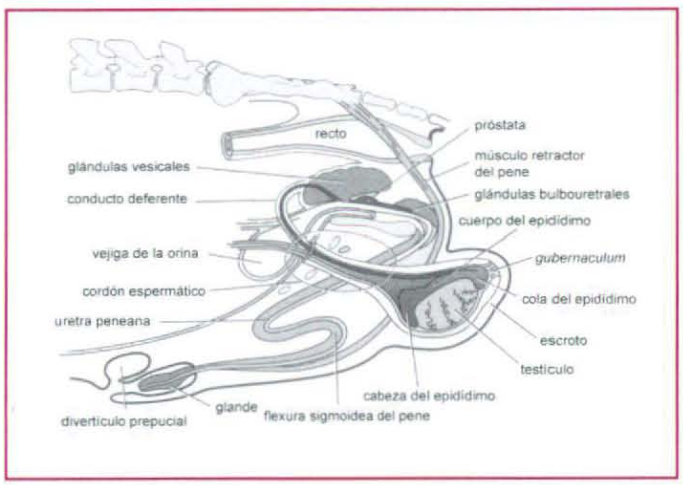

Figura 5 . Aparato reproductor del berraco *(Adaptado de Senger PL, 1997)*

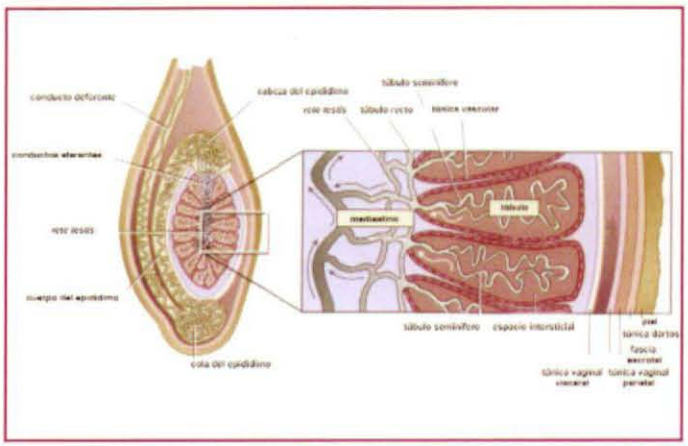

Figura 6. Representación esquemática del escroto, el testículo y el epidídimo (*Adaptadode Senger PL, 1997*)

Los túbulos seminíferos es el lugar dónde ocurre la espermatogénesis o formación de los espermatozoides (Figura 6). Constituyen un conjunto de túbulos muy enrollados y densamente empaquetados en el testículo. Una vez que los espermatozoides se producen en los túbulos seminíferos pasan a una red de conductos (rete testi) que se encuentra en el centro del testículo y posteriormente alcanzan los conductos eferente que llegan al epidídimo. El epidídimo está adherido a la superficie externa del testículo y su conducto interno también está altamente enrollado. Los espermatozoides atraviesan la cabeza y cuerpo del epidídimo hasta alcanzar la cola, dónde se almacenan hasta el momento de la eyaculación. En el epidídimo los espermatozoides adquieren la motilidad y la capacidad de fertilizar al ovocito, de modo que los espermatozoides que se almacenan en la cola del epidídimo son fértiles. En un macho sexualmente inactivo, la cola del epidídimo puede llegar a almacenar la producción espermática de 4 a 8 días.

Los testículos se alojan en un saco llamado escroto, que tiene importantes funciones relacionadas con la protección y la termorregulación de los testículos. El escroto está formado por varias capas, la más externa es una capa de piel, posteriormente le siguen la túnica dartos, la fascia escrotal, y la túnica vaginal parietal. A su vez, los testículos están rodeados por una cápsula formada por la túnica vaginal visceral y la túnica albugínea. A diferencia de los machos de otras especies, el escroto del verraco no es muy evidente, ya que los testículos no son pendulares y permanecen cerca del abdomen.

Cordón espermático

Los testículos están conectados a los componentes internos del aparato genital masculino por medio del cordón espermático que atravieasa una pequeña abertura de la pared abdominal llamada anillo inguinal. El cordón espermático es el soporte para los nervios, vasos sanguíneos y linfáticos que llegan y salen del testículo. Además, contiene un sistema nervioso, muscular (músculo cremáster) y vascular (plexo pampiniforme) involucrado en la termorregulación del testículo. La temperatura de la sangre que llega al testículo desciende desde los 39°C de la temperatura corporal hasta 33°C aproximadamente. El mantenimiento de esta baja temperatura en el testículo es fundamental para el normal funcionamiento de la espermatogénesis.

El conducto deferente deja la cola del epidídimo para formar parte del cordón espermático y pasa a través del anillo inguinal hasta el abdomen. El conducto deferente es la estructura que se secciona y sutura con el fin de obtener verracos vasectomizados. Estos verracos, que se emplean con éxito en la detección del celo, son reproductivamente normales a excepción de que su eyaculado carece de espermatozoides.

Uretra, glándulas accesorias y pene

Los dos conductos deferentes desembocan en la uretra pélvica que se encuentra en el cuello de la vejiga de la orina. La uretra continua y pasa a lo largo del pene constituyendo la uretra peneana. La uretra transporta tanto el semen como la orina. Durante la erección y la eyaculación se inhibe la relajación del músculo que permite la salida de orina de la vejiga, para evitar que ésta se mezcle con el eyaculado. En el momento de la eyaculación los espermatozoides se mezclan con las secreciones producidas por las glándulas accesorias y el epidídimo que constituyen el plasma seminal.

Las glándulas accesorias en el verraco son la próstata, y dos glándulas pares, las glándulas vesicales y las glándulas bulbouretrales. En el verraco las glándulas bulbouretrales son de gran tamaño y producen una secreción viscosa que supone la fracción gelatinosa del eyaculado (tapioca). La próstata es la glándula más próxima a la uretra pélvica, su secreción es la responsable de eliminar la orina y las bacterias que pudieran estar presentes en la uretra antes de que llegue el semen. Las glándulas vesicales son las responsables de la mayor parte del volumen del eyaculado y de proporcionar sustancias energéticas, iones y tampones al plasma seminal. El plasma seminal se añade a los espermatozoides en la uretra pélvica, su función es dar volumen al eyaculado, proteger a los espermatozoides y proporcionar nutrientes y otras sustancias necesarias para asegurar la fertilidad espermática. El órgano encargado de transferir el eyaculado al interior del tracto genital de la cerda es el pene. El pene del verraco está formado por tejido fibroelástico, acompañado de vasos sanguíneos, nervios y la uretra peneana.

Todo el sistema anatómico expuesto anteriormente (Figuras 5 y 6) participa en la producción y/o transporte de los espermatozoides fértiles al tracto genital de la cerda, por lo que su correcta función y su integridad anatómica son fundamentales para asegurar la fertilidad del verraco.

Las hormonas y la reproducción del verraco

En última estancia el proceso reproductivo en el verraco se inicia y es regulado por hormonas producidas a nivel del cerebro. El hipotálamo es, a la vez, un órgano nervioso y endocrino (hormonal) que se sitúa cerca del cerebro. El hipotálamo libera GnRH (hormona liberadora de gonadotropinas) como respuesta a diferentes estímulos hormonales y neuronales que indican la edad fisiológica, el peso, el nivel nutricional, la estación del año, la temperatura ambiental y el estado fisiológico del testículo. La GnRH es la hormona responsable de la liberación de FSH y LH desde la hipófisis, que se encuentra debajo del hipotálamo, al torrente sanguíneo. Tanto la FSH como la LH determinarán la actividad del testículo.

La FSH estimula a los testículos a iniciar la espermatogénesis actuando sobre las células de Sertoli que funcionan

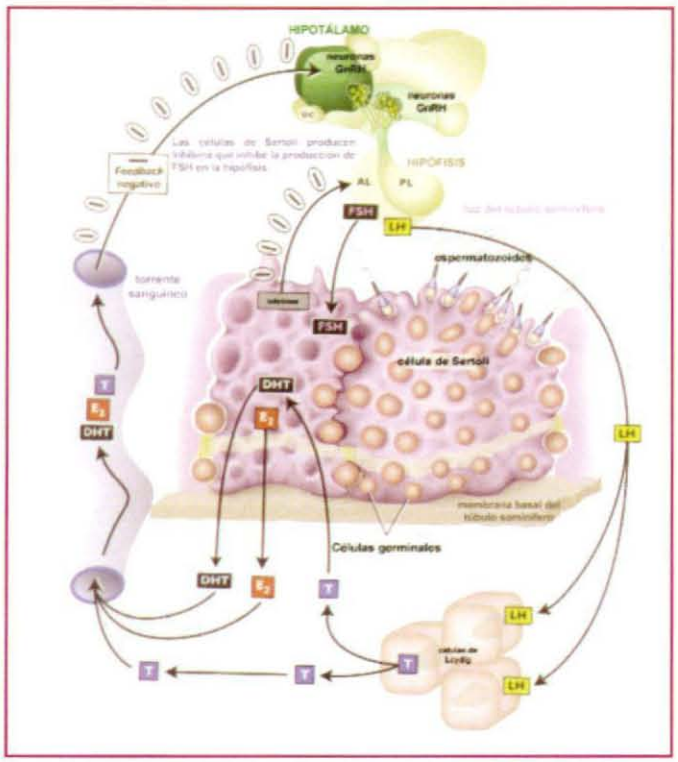

Figura 7. Interrelación entre las hormonas producidas por las células de Sertoli, las células de Leydig, el hipotálamo y el lóbulo anterior de la hipófisis. *(Adaptado de Senger PL, 1997)*

como células auxiliares de las células germinales. Estas células de Sertoli producen una proteína que tiene como función acumular testosterona. Es necesario que existan altos niveles de testosterona en los túbulos para la producción de espermatozoides. La otra gonadotropina, la LH, es responsable de la producción de testosterona en las células de Leydig que se encuentran fuera de los túbulos seminíferos.

La estimulación de los testículos por la FSH y la LH regula la producción de hormonas que actúan tanto a nivel local como sistémico al ser liberadas al torrente sanguíneo. Estas hormonas son andrógenos como testosterona y la dihidrotestosterona, estrógenos e inhibina. Estas hormonas producidas en el testículo regulan la liberación de GnRH, LH y FSH a nivel del sistema nervioso central. Esta regulación a modo de feed-back entre los testículos y el cerebro funciona como un termostato que permite el control positivo o negativo de la espermatogénesis y de la actividad sexual (Figura 7).

La testosterona que se produce en los testículos es responsable de las características sexuales secundarias del macho, de la líbido y es esencial para el desarrollo del pene, testículos y glándulas accesorias. Como se ha dicho anteriormente, la testosterona es esencial para la espermatogénesis y la maduración de los espermatozoides en el epidídimo. Además, los andrógenos son sustancias clasificadas como feromonas y son responsables del "olor a verraco". En la glándula submaxilar que se encuentra debajo de la mandíbula los andrógenos se transforman en su forma 5- androgen que en aerosol induce el reflejo de inmovilización de la cerda en celo. Esta hormona se ha sintetizado y se comercializa para desencadenar este reflejo en las cerdas en celo.

La producción de testosterona se produce por la transformación del colesterol y de progestágenos en andrógenos. La modificación de la testosterona en los testículos, la glándula submaxilar y el cerebro da lugar a diferentes tipos de testosterona y a estrógenos. Es curioso que existan altas concentraciones de estrógenos en el eyaculado, recientemente se ha descrito que estos estrógenos podrían inducir contracciones uterinas que ayudan al trasporte espermático a lo largo del tracto genital de la cerda. Además, los estrógenos del eyaculado podrían adelantar la ovulación al activar la liberación de prostaglandinas en el útero.

Desarrollo sexual y pubertad en el verraco

El desarrollo sexual del verraco está determinado por la presencia del cromosoma Y. Aproximadamente entre los 20 a 40 días de edad del feto, las células que formarán el aparato genital masculino comienzan a dividirse y diferenciarse, aunque no se formarán espermatozoides completamente fértiles hasta la pubertad.

Existen varias definiciones del inicio de la pubertad en el macho. Desde un punto de vista práctico se considera que el macho alcanza la pubertad cuando es capaz de producir suficientes espermatozoides para realizar cubriciones fértiles. La pubertad se manifiesta por el desarrollo del aparato genital, el comportamiento sexual y la presencia de espermatozoides maduros. Normalmente los verracos alcanzan la pubertad como media a los 7 meses de edad (5-8 meses), al alcanzar un peso entre 70-120 kg, aunque no adquieren el máximo de fertilidad hasta los 12-18 meses.

Los mecanismos que desencadenan la pubertad son de tipo endrocrino (Rhughes y Varley, 1980). La capacidad del hipotálamo para producir una cantidad suficiente de GnRH que pueda provocar la liberación de gonadotropinas (LH y FSH) es el principal factor limitante. El desarrollo del hipotálamo es gradual hasta la pubertad. Aunque las neuronas liberadoras de GnRH del hipotálamo se encuentran en un número similar y tienen la misma función en macho y hembras, los perfiles hormonales después de la pubertad son muy diferentes en el verraco y la cerda. En el caso del macho, los niveles de GnRH se controlan mediante un efecto feed-back negativo de la testosterona. A medida que se acerca la pubertad, las neuronas que producen GnRH se hacen cada vez menos sensibles al efecto inhibidor de la testosterona, lo que significa que cada vez son necesarios unos niveles más altos de testosterona para inhibir la secreción de GnRH. De esta manera, el hipotálamo produce cada vez más GnRH y por tanto más LH y FSH hasta que el verraco alcanza la pubertad, momento en el que los niveles de estas dos hormonas en sangre son muy elevados. Una vez alcanzada la pubertad, en el verraco se producen pequeños pulsos de LH cada 2 a 6 horas a los que siguen pulsos de secreción de testosterona.

Además de los factores hormonales, existen otros factores de origen no hormonal que intervienen en la aparición de la pubertad tales como la nutrición, el peso, el clima, la presencia o ausencia de hembras durante el periodo prepuberal, factores genéticos (las razas puras alcanzan más tarde la pubertad que los verracos híbridos)... El manejo de alguno de estos factores, así como la utilización de métodos hormonales podría permitir la inducción temprana de la pubertad en el verraco.

Producción espermática

Una vez que el verraco ha alcanzado la pubertad, la espermatogénesis ocurre de manera continua en los

túbulos seminíferos del parénquima testicular. Las células madre de espermatozoides son las espermatogonias que son diploides y tienen forma redondeada. Estas células sufren diferentes divisiones que darán lugar a espermátidas haploides, aún redondeadas, que sufrirán una serie de transformaciones morfológicas hasta formar los espermatozoides. Las espermatogonias se encuentran en la base de los túbulos seminíferos, al mismo tiempo que van dividiéndose y madurando, las células se acercan a la superficie de los túbulos, hasta que finalmente se obtienen espermatozoides que son liberados a la luz. El tiempo necesario para que una espermatogonia complete las divisiones y las transformaciones necesarias para producir espermatozoides son unos 34-36 días. La producción de espermatozoides en los túbulos seminíferos no está sincronizada, de manera que se pueden producir espermatozoides a diario. Además, dentro de un mismo túbulo seminífero en cada uno de sus segmentos encontramos diferentes estadios de formación de espermatozoides, lo que permite la producción de espermatozoides de forma constante.

Una vez que los espermatozoides son liberados a la luz de los túbulos seminíferos y salen del testículo pasan a la cabeza del epidídimo. A lo largo de su paso por la cabeza, cuerpo y cola del epidídimo los espermatozoides adquieren la motilidad y su membrana incorporará proteínas esenciales para la fecundación. Los espermatozoides, ya con capacidad fecundante, se almacenan concentrados e inmóviles en la cola del epidídimo. El paso de los espermatozoides a lo largo del epidídimo requiere unos 12-14 días. Los espermatozoides alcanzan la máximas motilidad y fertilidad al mezclarse con el plasma seminal en el eyaculado. El tiempo total que necesita un espermatozoide desde que empieza a formarse hasta que aparece en el eyaculado es de 45 días (Amann y Schanbacher, 1983).

Tabla 1. Características seminales y componentes químicos del semen de verraco (Adaptado de Hafez ESE, 2000).

CARACTERÍSTICA	
Volumen del eyaculado (ml)	150-200
Concentración de espermatozoides (millones/ml)	200-300
Espermatozoides totales (miles de millones)	30-60
Motilidad espermática (%)	50-80
Espermatozoides morfológicamente normales (%)	70-90
Proteínas (g/100 ml)	3'7
pH	7'3-7'8
Fructosa (mg/100 ml)	9
Sorbitol (mg/100 ml)	6-18
Ácido cítrico (mg/100 ml)	173
Inositol (mg/100 ml)	380-630
Glicerilfosforilcolina (mg/100 ml)	110-240
Ergotioneina (mg/100 ml)	17
Sodio (mg/100 ml)	587
Potasio (mg/100 ml)	197
Calcio (mg/100 ml)	6
Magnesio (mg/100 ml)	5-14
Cloro (mg/100 ml)	260-430

Eyaculación

Los estímulos sensoriales son fundamentales durante para el comportamiento pre-copulatorio. La estimulación sexual produce contracción de la fibra muscular lisa de la cola del epidídimo y el conducto deferente, lo que ayuda al transporte de los espermatozoides. La correcta estimulación sexual (5-10 min) del verraco antes de la eyaculación produce un aumento del volumen del eyaculado y de la concentración espermática. El principal estímulo que desencadena la monta en el verraco es la visualización de la cerda inmóvil en posición de lordosis. En la erección del pene participa de manera predominante el sistema parasimpático. El incremento de la rigidez del pene ocurre porque aumenta su riego sanguíneo y al mismo tiempo la sangre queda atrapada en el cuerpo cavernoso del pene. En el verraco, la relajación del músculo retractor del pene y el estiramiento de la flexura sigmoidea (Figura 5) son fundamentales para la protusión.

La eyaculación en el verraco se produce por efecto de la presión que ejercen los pliegues del cérvix de la cerda en el glande del verraco, que por su forma de sacacorchos se engrana perfectamente en los pliegues del cervix. El método para la obtención del eyaculado para la IA, método manual o mano enguantada, simula estas condiciones de presión. El verraco tarda de 7 a 15 minutos en eyacular un volumen medio de 150 a 200 ml. Las características químicas y físicas del eyaculado de verraco se representan en la tabla 1. Aunque los valores que figuran en la tabla son valores medios, hay que tener en cuenta que existe una gran variabilidad entre verracos, e incluso entre diferentes eyaculados del mismo verraco.

Una vez que el verraco ha alcanzado la pubertad, es necesario mantener su fertilidad en unos niveles óptimos. El control de la fertilidad del verraco se realiza a dos niveles, por un lado controlando los parámetros reproductivos de la granja y por otro, realizando contrastaciones seminales periódicas para evaluar la calidad del semen de los machos reproductores.

Factores que afectan a la calidad espermática

Es importante considerar que existen diferentes factores que afectan a la fertilidad del verraco (Roca y cols., 1991):

✓ *Raza y línea genética*

Las razas puras tienden a ser menos fértiles que las líneas híbridas, además la consanguinidad también aumenta la incidencia de problemas de fertilidad. Parece ser que la heterosis disminuye el porcentaje de espermatozoides morfológicamente anormales en el eyaculado. Aunque se han descrito diferencias en cuanto al volumen de eyaculado, concentración, motilidad y porcentaje de espermatozoides viables entre verracos de diferentes razas europeas (Sonderman y Luebbe, 2008), los efectos de estas diferencias sobre la fertilidad no son claros.

✓ *Edad del verraco*

El verraco, una vez que ha alcanzado la pubertad, continua aumentando la producción espermática y sus testículos siguen aumentando de tamaño hasta alcanzar el máximo de producción espermática alrededor de los 18 meses de edad. Aunque existen verracos cuya edad reproductiva puede alargarse hasta los 7 u 8 años, lo normal es que la fertilidad del verraco disminuya como consecuencia de su

edad a partir de los 5 años. Esta situación se observa muy pocas veces, ya que los programas de mejora genética implican un elevado ritmo de reposición de los verracos que se emplean para la IA.

✓*Estado sanitario y nutrición*

Para asegurar una buena fertilidad del verraco es fundamental que su estado sanitario y nutricional sea óptimo. Las deficiencias nutritivas afectan tanto a la cantidad como a la calidad del semen. Existen nutrientes esenciales para la espermatogénesis, entre ellos destacan aminoácidos como la cisteina y la metionina, las vitaminas del grupo B, la vitamina C y sobre todo las vitaminas A, D3 y E. También son de gran importancia el fósforo, manganeso y molibdeno. Por otro lado, hay que tener en cuenta que la sobrealimentación, y consiguiente engorde excesivo de los verracos, produce descenso de la líbido y dificultades en la monta.

✓*Producción espermática diaria y almacenamiento espermático*

El principal factor que produce pérdida temporal de la fertilidad en los verracos utilizados en IA es un ritmo excesivo de colección de eyaculados. El verraco prácticamente agota sus reservas espermáticas tras la eyaculación, por lo que se recomienda un periodo de reposo sexual de dos días para poder proporcionar un nuevo eyaculado con características óptimas. Por otro lado, aunque los espermatozoides almacenados en la cola del epidídimo permanecen fértiles durante varias semanas, un periodo de reposo sexual superior a una semana aumenta el número de espermatozoides envejecidos e infértiles.

✓*Temperatura*

Es el factor más estudiado y uno de los que más afecta a la producción espermática en el verraco. Las bajas temperaturas no parecen afectar alterar la espermatogénesis a no ser que éstas sean inferiores a los -10ºC. Las elevadas temperaturas sí son perjudiciales ya que reducen la motilidad y la concentración espermáticas. Si la temperatura testicular alcanza los 40'5 ºC se produce una alteración grave de la espermatogénesis, por lo que las enfermedades que cursen con hipertermia pueden producir daño testicular e infertilidad.

Bibliografía

- Amann RP, Schanbacher BD. Physiology of Male Reproduction. J Anim Sci, 57:380-403. 1983.
- Anderson, L.L. Growth, proteill content and distribution of early pig embryos. Anat Rec 190, 143-154. 1978.
- Bolamba, D.; Matton, P.; Estrada, R.; Dufour, J.J. Ovarian morphological conditions and the effect of injection of human chorionic gonadotropin on different ovarian types. J Anim Sci 69, 3774-9.1991.
- Brinkley, H.J. Endocrine signalling and female reproduction. Biol Reprod 24, 22-43. 1981.
- Colebrander, B.; VanRossum-Kok, C.M.J.E.; Oxender, W.D.; Wensing, C.J.G. Ovarian development in control and decapited pig fetuses. Biol Reprod 29, 217-23. 1983.
- Falceto, M.V. Tesis Doctoral. Universidad de Zaragoza. 1992.
- First, N.L.; Bosc, M.J. Proposed mechanisms controlling parturition and the induction of the parturition in swine. J Anim Sci 48, 1407-21. 1979.
- Funahashi, H.; Ekwall, H.; Rodriguez-Martínez, H. The zona reaction in porcineoocytes fertilized in vivo and in vitro as seen with scanning electron microscopy. Biol reprod 63, 1437-42. 2000.
- Hafez ESE, Hafez B. Reproduction in farm animals. Blackwell publishers. 2000.
- Knox, R.V. Recruitment and selection of ovarian follicles for determination of ovulation rate in the pig. Domest Anim Endocrinol 29, 385-97. 2005.
- Martinez, E.A.; Vazquez, J.M.; Roca, J.; Lucas, X.; Gil, M.A.; Vazquez, J.L. Deep intrauterine insemination and embryo transfer in pigs. Control of Pig Reproduction VI (RD Geisert, H Niemann y C Doberska (Eds.) Reproduction Supplement 58, 301-311. 2001.
- Martínez, E.A.; Vázquez, J.M.; Roca, J.; Cuello, C.; Gil, M.A.; Parrilla, I.; Vázquez, J.L. An update on reproduction Technologies with potencial short-term application in pig production. Reprod. Dom. Anim. 40:300-309. 2005.
- Mburu, J.; Einarsson, S.; Dalin, A.M.; Rodríguez-Martínez, H. Ovulation as determined by transrectal ultrasonography in multiparous sows: relationships with oestrous symptoms and hormonal profiles. J Vet Med A 42, 285-92. 1995.
- Mburu, J.; Rodriguez-Martínez, H.; Einarsson, S. Changes in sperm ultrastructure and localisation in the porcine oviduct around ovulation. Anim Reprod Sci 41, 137-48. 1997.
- McDonald, L.E.; Pineda, M.H. Veterinary Endocrinology and Reproduction. Lea & Febider, 1991.
- Rhughes P, Varley M. Reproduction in the pig. Butterworth & Co publishers. 1980.
- Roca J, Vázquez JM, Ruiz S, Pellicer MT, Matas C, Martínez EA. Reproducción porcina. En: Pocinocultura aplicada. Comisión de publicaciones de la Consejería de Agricultura, Ganaderia y Pesca de la Comunidad Autónoma de Murcia. 1991.
- Roca, J.; Vazquez, J.M.; Gil, M.A.; Cuello, C.; Parrilla, I.; Martinez, E.A. Challenges in pig artificial insemination. Reprod Domest Animal 41, 43-53. 2006.
- Rodriguez-Martínez, H. Anatomia y fisiología del útero y del oviducto porcino. Porci Nº 90, 7-28. 2005.
- Rodriguez-Martínez, H.; Saravia, F.; Wallgren, M.; Tienthai, P.; Johannisson, A.; Vázquez, J.M.; Martínez, E.; Roca, J.; Sanz, L.; Calvete, J.J. Boar spermatozoa in the oviduct. Theriogenology 63, 514-35. 2005.
- Senger PL. Pathways to pregnancy and parturition. Current conceptions Inc. 1997.
- Soede, N.M.; Noordhuizern, J.P.T.M, Kemp, B. The duration of ovulation in pigs, studied by transrectal ultrasonography, is not related to early embryonic diversity. Theriogenology 38, 653-66. 1992.
- Sonderman Jp, Luebbe JJ. Semen production and fertility issues related to differences in genetic lines of boars. Theriogenology, 70:1380-1393.2008
- Tienthai, P.; Johannisson, A.; Rodriguez-Martínez, H. Sperm capacitation in the porcine oviduct. Anim Reprod Sci 80, 131-46. 2004.
- Vazquez, J.M.; Parrilla, I.; Roca, J.; Gil, M.A.; Cuello, C; Vazquez, J.L.; Martinez, E.A. Sex-sorting sperm by flow cytometry in pigs: issues and perspectives. Theriogenology 71, 80-8. 2009.
- Vazquez, J.M.; Roca, J.; Gil, M.A.; Cuello, C.; Parrilla, I.; Caballero, I.; Vazquez, J.L.; Martinez, E.A. Low dose insemination in pigs: problems and possibilities. Reprod Domest Anim 43, 347-54. 2008.
- Wuttke, W.; Spiess, S.; Knoke, I.; Pitzel, L.; Leonhardt, S.; Jarry, H. Synergistic effects of prostaglandin F2alfa and tumor necrosis factor to induce luteolisis in the pig. Biol Reprod 58, 1310-5. 1998.