

INTRODUCCIÓN

Esta monografía ha sido escrita con el fin de ayudar a todas esas personas que de una u otra manera están involucradas en el conocimiento de la reproducción porcina y que tiene como objetivo comprender los cambios que ocurren durante todo el ciclo estral de la cerda.

Durante su vida reproductiva, las hembras de las especies domésticas presentan ciclos estrales. Estos comprenden una serie de eventos ováricos, endocrinos y conductuales que tienen como finalidad que ocurra la ovulación, el apareamiento y la gestación.

La hembra desarrolla un patrón rítmico de acontecimientos fisiológicos, que inducen cambios morfológicos detectables en el sistema reproductor y cambios en la conducta del animal. Estos cambios fisiológicos y de conducta son cíclicos y repetitivos, a menos que se interrumpan de manera normal por gestación o anormal por diversas condiciones patológicas.

La cerda presenta ciclos a lo largo del año, teniendo una duración de 21 días con una variación de 18 a 24 días y reconoce dos fases y cuatro etapas.

INDICE

Anatomía del aparato reproductor de la hembra	1
Vulva y genitales externos	1
Vagina	2
Cérvix	2
Útero	3
Endometrio	5
Miometrio	6
Serosa o perimetrio	6
Oviductos	6
Capas de la pared del ovario	7
Funciones del oviducto	7
Mantenimiento del cigoto	8
Fecundación	8
Mantenimiento de los espermatozoides	8
Ovarios	9
Histología del ovario	10
Corteza	11
Médula	11
Endocrinología	12
GnRH	13
Hormona luteinizante (LH)	14
Hormona del folículo estimulante (FSH)	16
Prostaglandina PgF2a	17
Progesterona (P4)	18
17 beta estradiol	19
Inhibinas y activinas	20
Oxitócina y vasopresina	21
Ciclo estral	23
Fase folicular	23

Oogenesis	24
Folículo genesis	25
Folículos primordiales	26
Folículos primarios	27
Folículo secundario	27
Folículos terciario	28
Folículo maduro o de graaf	29
Folículos atrésicos	31
Fase lútea	31
Cuerpos lúteos en de desarrollo o regresión	32
Cuerpo blanco	32
Ciclo estral de la cerda	33
Proestro	34
Estro	35
Metaestro	37
Diestro	37
Bibliografía	38

FIGURAS

1.-Aparato reproductor de la cerda	4
2.-Ovario	9
3.-Maduración del ovocito	25
4.-Estructura y clasificación del folículo ovárico	28
5.-Esquemática del folículo de Graaf	30
6.-Esquema de las etapas del folículo	33
7.-Fases del ciclo estral	34

CUADROS

1.-Hormonas del ciclo estral de la cerda	15
2.-Valores hormonales relativos en el ciclo estral de la cerda	16

ANATOMIA DEL APARATO REPRODUCTOR DE LA HEMBRA

El aparato reproductor de la hembra (Fig 1), consta de afuera hacia dentro de vulva, vagina, cérvix, útero (endometrio, miometrio y perimetrio), oviducto y ovario estando suspendidos por ligamentos anchos del útero ⁽⁴⁶⁾.

VULVA Y GENITALES EXTERNOS

Es la estructura que está en contacto con el exterior de los genitales externos de la hembra por lo cual tiene un epitelio estratificado queratinizado y es el órgano donde se inicia el aparato reproductor y urinario de la cerda ^(18,46). Está formada por los labios vulvares izquierdo y derecho, unidos dorsal y ventralmente, los labios menores que se desarrollan escasamente, los labios mayores que se desarrollan bien, durante el proestro y el estro responden a los niveles de estrógenos y progesterona y los labios se manifiestan distendidos, congestionados y edematosos, una cámara interna localizada dentro de ellos que se conoce como cavidad vulvar. En esta se abre la uretra, conducto que proviene de la vejiga. El himen, una membrana transversal en la unión de la vulva puede o no estar presente en la vagina.

En la comisura ventral de la vulva se abriga el clítoris, que es el homólogo del pene y del mismo origen embrionario que el pene del macho. El clítoris está provisto de dos raíces, un cuerpo y un glande, el cual está formado por epitelio eréctil cubierto de epitelio escamoso. La mucosa de la porción terminal de la vulva contiene las glándulas vestibulares, llamadas de Bartholin ⁽²³⁾.

VAGINA

Es un órgano tubular situado en la cavidad de la pelvis, entre el útero por delante y la vulva caudalmente, tiene la función de receptáculo durante la cópula (monta o servicio) y permite el paso del feto durante el parto. Las secreciones mucosas de la vagina provienen en su mayoría del cérvix, puesto que en la mayor parte de la vagina no hay glándulas ⁽²⁴⁾.

La vagina tiene un epitelio plano estratificado no queratinizado, el grosor de este epitelio se modifica por la actividad hormonal, por lo que en la etapa estrogénica (proestro y estro) el epitelio se engrosa como consecuencia del incremento en el número de capas (hasta 20), lo que no sucede en la etapa luteal (metaestro y diestro), en la que la progesterona provoca una disminución en el número de estratos, adelgazándose. El epitelio descansa en una lamina propia formada de tejido conjuntivo y que varía de laxo a denso de manera similar al cérvix. En la capa muscular de la vagina se presentan fibras musculares con disposición circular y longitudinal entremezcladas ⁽⁴⁶⁾.

CÉRVIX

También recibe el nombre de cuello de la matriz o cérvix uterino y es la contracción del canal genital, formado por un esfínter fibromuscular que evita la entrada de gérmenes y que marca la separación o división del útero y la vagina (Rodolfo 2001). Se caracteriza por tener una luz reducida y paredes muy gruesas, constituyendo una barrera entre el útero y la vagina, exceptuando durante el estro en la que el cérvix se dilata ⁽¹⁸⁾.

En el cérvix se distinguen dos porciones: el endocervix y el exocervix, el primero localizado hacia la luz del cuerpo uterino y el segundo localizado hacia la luz de la vagina, los cuales se distinguen fundamentalmente por las características de la

mucosa donde el endocervix presenta epitelio de revestimiento que es cilíndrico simple, con células secretoras de moco, mientras que el exocervix el epitelio es estratificado plano sin queratina, que corresponde al mismo epitelio de la vagina ⁽⁴⁶⁾.

Posee una pared muscular gruesa capaz de contraerse para serrar el paso o de relajarse para permitir la entrada del semen durante la monta e inseminación o del feto durante el parto. El lumen del cérvix es tortuoso y posee repliegues que se ajustan entre si. La cerda posee puentes transversales conocidos como “anillos” cervicales, estos anillos presentan una apariencia de tirabuzón. La torsión en espiral de la punta del pené del verraco penetra en estos anillos de la cerda.

El cérvix contiene un epitelio columnar alto entre mezclado con células copa, que tienen una importante función secretora de moco que está compuesto de glucoproteínas que contienen aproximadamente 25% de aminoácidos y 75% de carbohidratos y varía en cantidad dependiendo del estado hormonal de las gónadas. Durante el estro el cérvix se encuentra hiperémico y durante la gestación el cérvix se blanquea y se constriñe. Bajo la influencia de la progesterona, las células copa secretan un moco espeso y pegajoso el cual es tan tenaz que forma una barrera bastante definida, algunas veces se hace referencia a este moco como “tapón cervical” ⁽²¹⁾.

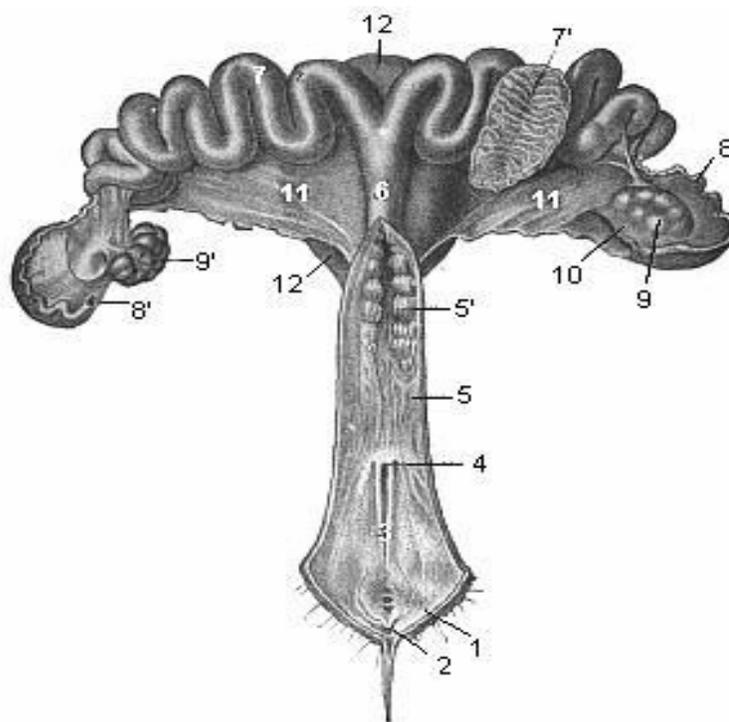
ÚTERO

El útero consiste de dos cuernos donde desembocan los oviductos, un cuerpo o corpus y de un cuello o cérvix. El útero de la cerda se clasifica como “bicornual” debido a que el cuerpo es mas pequeño que los cuernos. El útero permanece en su lugar gracias a una membrana fuerte y elástica que se conoce como ligamento ancho, que lo conecta a la parte abdominal y está sujeto a considerables estiramientos, en especial durante la gestación ⁽³⁷⁾.

Es la porción del conducto genital que retiene y nutre al embrión desde la fecundación hasta el momento del parto, el útero consta de una parte principal o cuerpo, que se localiza después del cérvix y de dos ramas o cuernos en su extremo anterior que se desarrollan a partir de los conductos paramesonéfricos derecho e izquierdo ⁽¹⁴⁾.

Los cuernos están flexionados o enrollados y pueden medir hasta unos 120 a 150 cm de longitud, mientras que el cuerpo del útero es corto. Dicha longitud es una adaptación anatómica para la producción exitosa de camadas grandes ⁽¹⁸⁾.

Figura 1. Aparato reproductor de la cerda



1, labio de la vulva; 2, glánde del clítoris; 3, vulva; 4, orificio uretral externo; 5, vagina; 5', cuello del útero; 6, cuerpo del útero; 7, cuernos del útero, uno de los cuales ha sido abierto 7' para mostrar los pliegues de la membrana mucosa; 8, trompa uterina; 8', orificio abdominal de la trompa; 9, 9', ovarios; 10, bolsa ovárica; 11, 11', ligamentos anchos del útero; 12, vejiga urinaria. (del Atlas de Leisering.)

El cuello uterino se caracteriza por una pared gruesa y una luz estrecha, su conducto presenta varias prominencias, éstas tienen la forma de bordes transversales o alternas en espiral que se conocen como anillos cervicales (por lo general son cuatro), en la cerda estos anillos están dispuestos en forma de tirabuzón y se adaptan al contorno de la punta del pene del verraco ⁽¹⁸⁾.

El cuerpo y los cuernos uterinos presentan tres capas histológicas:1) el endometrio, que incluye estiramiento epitelial del lumen, las glándulas y el tejido conectivo, 2) el miométrio que consiste en tres capas de músculo sujetas a hipertrofia considerable, 3) la membrana serosa, que es una extensión del peritoneo ⁽⁴⁶⁾.

ENDOMETRIO

En la cerda, a diferencia de las otras especies, el endometrio está formado por un epitelio pseudoestratificado columnar. Sin embargo, en algunas zonas aisladas el epitelio puede ser cúbico simple. La lámina propia también forma parte del endometrio, y está formada por tejido conjuntivo laxo areolar, en el cual pueden identificarse células como eosinófilos, macrófagos, linfocitos, neutrófilos y células cebadas, entre otros.

En la lámina propia submucosa se encuentran glándulas tubulares revestidas por epitelio cilíndrico simple, que proliferan notablemente durante el metaestro y el diestro. Estas glándulas están encargadas de la secreción de la “leche uterina” (histotrofe) que alimentará al embrión antes de su implantación ⁽⁴⁶⁾.

MIOMETRIO

Consta de tres capas de músculo liso; una capa circular adyacente a la mucosa, por lo que se denomina submucosa; una capa intermedia con fibras oblicuas en varias direcciones, donde existe grandes vasos sanguíneos, llamándose a esta porción capa vascular y una capa longitudinal localizada junto al perímetro que suele llamarse estrato o capa subserosa ⁽⁴⁶⁾. Es responsable de las contracciones uterinas durante el estro y la cópula y de la actividad uterina limitada a lo largo del ciclo estrual ⁽²¹⁾.

SEROSA O PERÍMETRIO

Esta capa está formada por tejido conjuntivo laxo areolar además de un mesotelio perimetrial. Presenta abundantes vasos linfáticos, sanguíneos y fibras nerviosas ⁽³⁰⁾.

OVIDUCTOS

Los oviductos, llamados también tubos uterinos o trompas de Falopio (salpinx), son largas de 15 a 30 cm. El oviducto es un tubo muscular pequeño, que está sostenido por el mesosalpinx. El *infundíbulo*; es la porción adyacente al ovario y del cual se proyecta la fimbria, que está formada por prolongaciones digitiformes que tienen como finalidad la captura del óvulo. El *ámpula*; es la dilatación del oviducto que se extiende desde el infundíbulo hasta el istmo, por su pared es delgada y el diámetro de su luz es grande. En el *ámpula* se lleva a cabo la fertilización. El *istmo* es la parte del oviducto que comunica con el útero a través del orificio tubárico uterino y se caracteriza por una pared ancha y una luz reducida ⁽⁴⁶⁾.

Los oviductos forman unos conductos sinuosos, a cada lado que conducen el óvulo desde el ovario respectivo al cuerno del útero, a la vez sirven como lugar natural donde será fecundado por el espermatozoide (*ámpula*), las paredes del oviducto están cubiertas por una capa de revestimiento de un epitelio cilíndrico simple (*cilios*) que sirven para en causar el óvulo a la abertura abdominal de la trompa uterina, los cilios colaboran en hacer avanzar a los óvulos y probablemente también a los espermatozoides ⁽¹⁰⁾.

LA PARED DEL OVARIO SE COMPONE DE TRES CAPAS:

Serosa: Es una capa delgada de tejido conjuntivo cubierta por una capa simple de epitelio plano (mesotelio). Se encuentra altamente vascularizada y contiene paquetes dispersos de nervios no mielinizados del sistema nervioso autónomo, arterias musculares de mediano calibre, venas y vasos linfáticos que corren paralelamente al oviducto.

Muscular. Se describe como constituida por dos capas de fibras musculares lisas, circulares internas. Sin embargo, en diferentes secciones del oviducto se puede advertir una gran variedad en la presentación de planos y orientación de la fibra.

Mucosa. La mucosa del oviducto forma pliegues primarios y secundarios cuya morfología varía de manera considerable de segmento a segmento. En general, la mucosa del infundíbulo y ámpula presentan la mayor cantidad de pliegues y el istmo la menor ⁽⁴⁾.

PRINCIPALES FUNCIONES DEL OVIDUCTO

Transporta los gametos que es el óvulo y los espermatozoides simultáneamente en direcciones opuestas. La transportación del óvulo ocurre a través de las células altamente ciliadas de la fimbria y del infundíbulo y la de los

espermatozoides es a través de contracciones peristálticas de la túnica muscular del istmo.

Los cigotos permanecen en el oviducto alrededor de 3-4 días antes de ser transportados al útero (también por función del oviducto). La unión uterotubal controla, en parte, el transporte de espermatozoides desde el útero hasta el oviducto.

MANTENIMIENTO DEL CIGOTO

El fluido del oviducto provee un ambiente adecuado para la fecundación y para las divisiones iniciales del cigoto. El volumen de fluido secretado por ambos oviductos varía a través de las diferentes fases del ciclo estral. El volumen es bajo durante la fase luteal, aumenta cuando inicia el estro, llega a su máximo un día después del estro y luego disminuye a los niveles característicos de la fase luteal.

FECUNDACIÓN

Ocurre generalmente en el ámpula del oviducto.

MANTENIMIENTO DE LOS ESPERMATOZOIDES

En algunas especies, el fluido del oviducto tiene una influencia directa en la respiración de los espermatozoides y en el inicio del desarrollo embrionario inicial. La presencia de proteínas únicas especializadas en el fluido del oviducto implica que las células epiteliales secretoras del oviducto puedan estar envueltas en una actividad secretora específica.

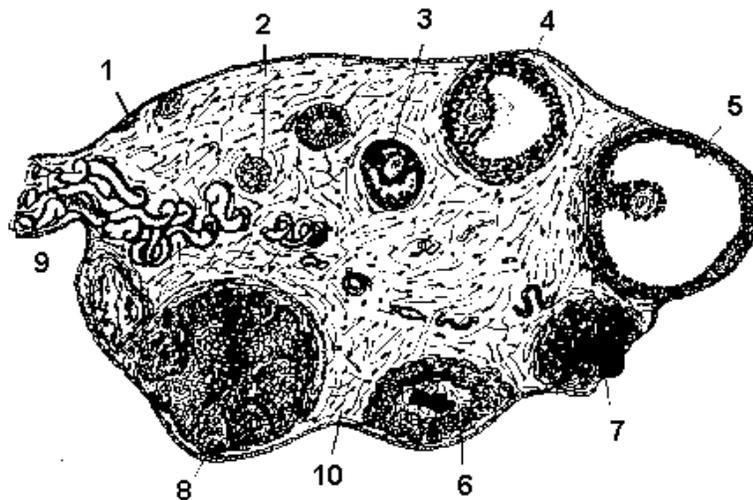
Las contracciones del oviducto facilitan el mezclado del contenido del oviducto, ayudan a despojar el óvulo de sus capas externas, promueven la fecundación aumentando las probabilidades del contacto entre el huevo y los espermatozoides,

y regulan parcialmente el transporte del óvulo. El peristaltismo del oviducto tiende a atrasar ligeramente el progreso del óvulo en vez de transportarlo.

OVARIOS

Los ovarios al igual que en otras especies son los órganos esenciales en la reproducción de la hembra (fig 2). Los ovarios están ocultos por la bolsa ovárica que es una gran extensión del mesosalpinx. Son un par de órganos fluctuantes, suspendidos en la región sublumbar por el ligamento ancho que se denomina mesoovario. Pueden estar situados en el borde lateral de la entrada pelviana o cerca de ella y localizados a unos 2.5 a 5 cm caudalmente a los riñones ⁽²³⁾.

Figura 2. Ovario, mostrando la secuencia desde el origen, crecimiento y ovulación de folículos y formación y regresión del cuerpo lúteo.



- | | |
|--------------------------------------|---|
| 1) Epitelio germinativo. | 6) Cuerpo amarillo con fibrina y coágulo sanguíneo central. |
| 2) Folículo primario. | 7) Cuerpo lúteo hemorrágico. |
| 3) Formación del folículo cavitario. | 8) Cuerpo lúteo completamente formado . |
| 4) Folículo próximo a la maduración. | 9) Vasos sanguíneos. |
| 5) Folículo maduro. | 10) Tejido conectivo. |

En la cerda inmadura los ovarios son ovalados, con un peso de 3.5 a 10 gramos y miden de 3 a 5 centímetros, a la madurez tienen apariencia de mora debido a los múltiples folículos y/o cuerpos luteos (CL), los folículos ováricos de la cerda miden normalmente entre 7 y 8 mm y los cuerpos luteos (CL) entre 12 y 15 mm de diámetro ^(18,46).

Los ovarios puede decirse que son de doble naturaleza por que cumple dos funciones primordiales:

- 1.- Producción de hormonas (secreción de hormonas) esteroideas, tales como la progesterona (P4), estradiol 17-B (E2) y otros factores reguladores ⁽⁴⁵⁾.
- 2.- Producción de células germinales u óvulos (secreción exocrina), por está razón los ovarios pueden considerarse como glándulas endocrinas. Una cerda puede ovular de 10 a 30 óvulos durante el mismo estro.

HISTOLOGÍA DEL OVARIO

El ovario es un órgano perinquitomoso, en la que se puede observar dos porciones: una cortical externa y una medular interna. A la zona cortical o corteza se le denomina también zona perinquitomosa, por la presencia de estructuras funcionales como son: Folículos en desarrollo, folículos atrésicos, cuerpos hemorrágicos, cuerpos lúteos funcionales y en regresión.

La zona medular se denomina a su vez zona vascular, ya que en está región del órgano se encuentra los vasos sanguíneos, nervios y tejido conjuntivo, así como restos embrionarios de la red ovárica ⁽⁴⁶⁾.

CORTEZA

En la corteza se pueden observar las siguientes estructuras histológicas:

Epitelio, llamado epitelio germinal, aunque el epitelio gametogénico del órgano se localiza más internamente.

Túnica albugínea, consiste en una capa densa de tejido conectivo.

La corteza propiamente dicha, se encuentra constituida por folículos en diferentes estadios de desarrollo, así como por estructuras derivadas de los folículos, como cuerpos hemorrágicos, cuerpos lúteos, albicans y folículos atrésicos ⁽⁴⁾.

MÉDULA

Esta región está constituida por vasos sanguíneos, nervios y vasos linfáticos, los cuales ocupan completamente la porción central del ovario. Entre los vasos principales existe tejido conjuntivo laxo y en ovarios de hembras adultas existen remanentes de folículos, así como lipofuscina y macrófagos. El estroma de la medula se continúa con el estroma del mesoovario en el área llamada hilio ovárico.

El estroma de la corteza incluye algunos fibroblastos, así como células mesenquimales, las cuales son capaces, bajo el estímulo adecuado de diferenciarse en células tecales y células intersticiales, ambas con propiedades esteroidogénicas ⁽³²⁾.

ENDOCRINOLOGÍA

Las estructuras nerviosas responsables del inicio del ciclo estral no se conocen con certeza, aunque probablemente el hipotálamo, la hipófisis y la glándula pineal desempeñan un papel importante. Como se ha indicado, en el inicio del ciclo intervienen una serie de hormonas: gonadotropinas del hipotálamo (estimulan la liberación de las gonadotropinas de la hipófisis), FSH, LH.

La *FSH* estimula el crecimiento de los folículos ováricos y da como resultado el aumento de estrógenos. La *LH* produce tres efectos, actúa con la FSH para el desarrollo y maduración del folículo, hace que las células foliculares secreten estrógenos y da lugar a la formación del CL. Los *estrógenos* se requieren para el desarrollo completo del tracto reproductivo y ayudan a mantener la actividad sexual: en el corto periodo de tiempo en que la hembra es receptiva preparan la vagina para la cópula, relaja los músculos del cérvix, aumenta el mucus y activa la manifestación del comportamiento sexual.

Adicionalmente promueve el crecimiento del tejido mamario y la inhibición del crecimiento en longitud de los huesos. La *progesterona* actúa en el desarrollo del folículo, en la implantación del huevo fértil, en el desarrollo placentario y es la principal en el mantenimiento de la preñez.

GnRH

Se le conoce como Gonadotropin Releasing Hormon. Factor de liberación de las Gonadotropinas, hormona luteinizante (LH) y hormona folículo estimulante (FSH). Por lo cual se le conoce como GnRH ⁽³³⁾.

GnRH es un decapeptido (péptido de 10 aminoácidos), con un peso molecular de 1138 Daltons ⁽⁸⁾. Es producida en el hipotálamo (en la base del encéfalo) transportada hasta la glándula pituitaria anterior (*Adenohipófisis*) ⁽⁴¹⁾, para modular la síntesis y secreción de LH y FSH por las células secretoras de la Adenohipófisis ⁽⁸⁾.

GnRH es secretada en pulsos discretos por las vías Sistema Porta-Hipofisiario, alcanza la Adenohipófisis y estos pulsos determinan la secreción típica de los pulsos de gonadotropinas (LH y FSH) ⁽³⁶⁾. Cuando los niveles de estradiol son altos, el GnRH favorece la producción de la LH en lugar de la FSH.

En contraste, altas concentraciones de progesterona y bajas de estrógenos apoyan una producción hipotalámica de GnRH dando prioridad a producir FSH ⁽⁴¹⁾.

La liberación tónica pulsátil, está controlada por un mecanismo de retroalimentación (*feed-back*) negativa que ejercen las hormonas FSH y LH que permiten el desarrollo total de los folículos o la atresia de los mismos ⁽⁴³⁾.

HORMONA LUTEINIZANTE (LH)

La LH se detecta en las células de la teca interna. Es una glucoproteína > a 200 aminoácidos, sintetizada por las células basófilas de la hipófisis, su actividad biológica esta representada por la fracción proteica y su vida media es de 35 minutos aproximadamente. Es considerada la responsable de la formación, maduración y la ovulación del folículo de Graaf y el mantenimiento del cuerpo luteo (CL) ⁽³⁴⁾.

Las concentraciones de LH son relativamente bajas durante la fase lútea del ciclo, pero una descarga de LH en forma de un gran pico preovulatorio se produce de 24 a 30 horas, antes de la ovulación y está coincide aproximadamente con el comienzo del celo ⁽³⁾.

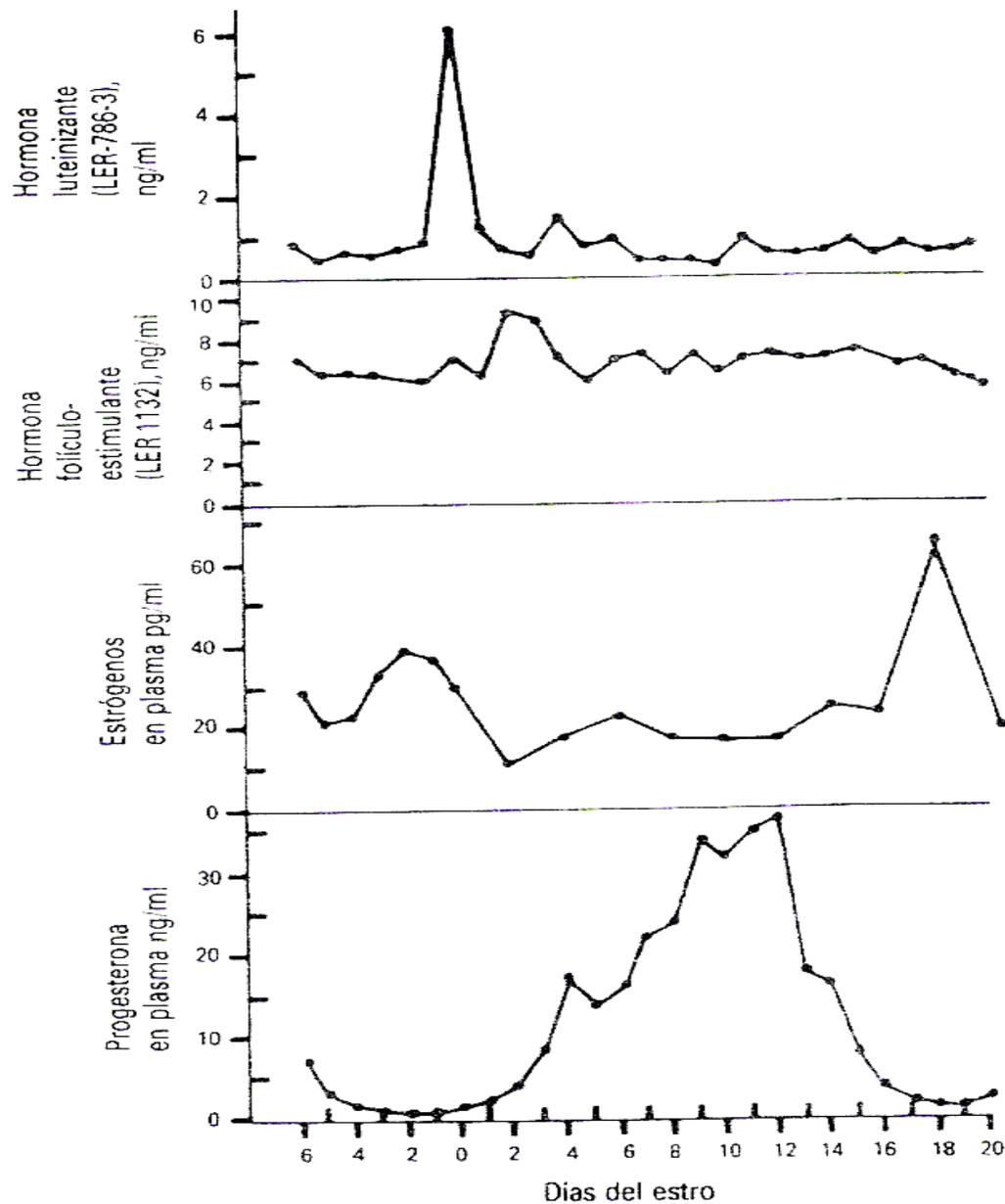
Cuando los pulsos de GnRH y LH son bajos provocan que los folículos no crezcan lo suficiente como para alcanzar el tamaño preovulatorio y que pueden producir concentraciones necesarias de estradiol para provocar un pico de LH y la ovulación ⁽⁵⁰⁾.

La descarga preovulatoria de ésta hormona está provocada por los niveles máximos de prostaglandina (PgE2) un día antes del celo lo que da lugar a que en su inicio, inicie también la descarga de LH, la cual alcanza su valor máximo de 6 a 10 horas más tarde. Después de la onda preovulatoria, no se detectan pulsos de LH durante 6 a 12 horas ⁽¹¹⁾.

La atresia del folículo dominante que se desarrolla en presencia de un cuerpo lúteo (CL) es debida a la falta de LH suficiente para estimular la maduración final y la ovulación ⁽³⁸⁾.

El folículo dominante presente en el momento de la luteolisis se ve influido por el aumento en la pulsatilidad de LH que se produce con la caída de los niveles de progesterona, con lo que llegará a ovular ⁽⁴⁴⁾.

Cuadro No 1.- Concentraciones de hormonas en el transcurso del ciclo estral de la cerda

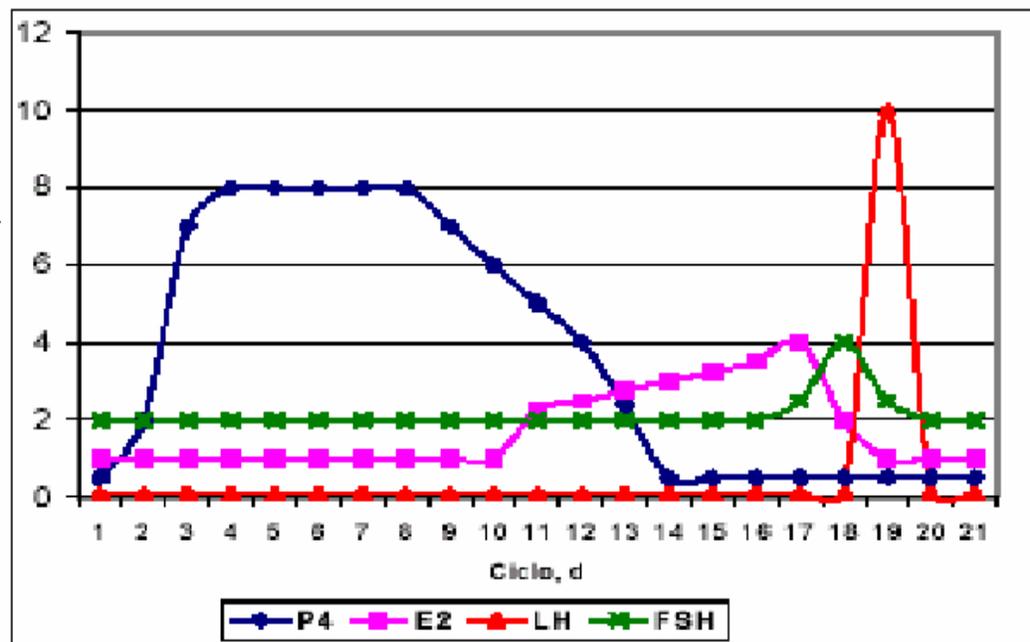


HORMONA DEL FOLÍCULO ESTIMULANTE (FSH)

La hormona del folículo estimulante (FSH). Tiene como función dar el crecimiento folicular, esta se produce en el lóbulo anterior de la hipófisis ⁽²⁷⁾ . Es una glicoproteína sintetizada por las células basófilas de la hipófisis anterior y su vida media en la sangre es de aproximadamente de 5 horas ⁽⁴⁹⁾ .

La FSH desempeña un papel fundamental en el proceso de reclutamiento folicular, en tanto que a niveles basales de ésta hormona son suficientes para permitir el crecimiento de un grupo de folículos de 4 a 8 mm y luego el desarrollo de un folículo dominante. Este suprime el crecimiento (atresia) de los folículos medianos y grandes que lo acompañan ⁽²²⁾ .

Cuadro 2. Valores hormonales relativos en el ciclo estral de la cerda.



Un sistema de feeb-back negativo clásico se establece entre el folículo dominante y la hipófisis, a través de la cual disminuyen los niveles periféricos de FSH, lo que bloque el reclutamiento de nuevos folículos ⁽³⁶⁾.

En sentido general la FSH es el principal regulador de la inhibina ya que estimula su producción de las células de la granulosa de folículos no atrésicos. Ésta estimulación establece un mecanismo de feed-banck negativo sobre la síntesis y liberación tanto de FSH como GnRH en la hipófisis y en el hipotálamo respectivamente⁽²⁷⁾.

La FSH se combina con los estrógenos para ejercer una acción mitogénica en las células de la granulosa y para estimular la proliferación de ésta, instaurándose un mecanismo de feed-banck positivo. Los receptores de FSH se detectan en las células de la granulosa ⁽³⁴⁾.

La FSH es indispensable para la secreción de estrógenos foliculares⁽¹³⁾, ya que estimula el crecimiento de la mitosis y la completa diferenciación de las células de la granulosa de los folículos preovulatorios grandes. Cerca del 90% del estradiol secretado por los ovarios se deriva de éstos folículos con FSH ⁽⁹⁾.

PROSTAGLANDINA PgF2a

Las Prostaglandinas (PgF2a) se originan en el útero, su función principal es la regresión del cuerpo lúteo (CL), es un ácido liposoluble. Poco antes de la ovulación los niveles de PgF2a y de PgE2 aumentan notablemente, participando en la contracción ovárica y folicular por lo que se produce la expulsión del ovocito. En este momento participa también las enzimas que destruyen la cohesión de las fibras colágenas ⁽¹¹⁾.

Se ha comprobado por varios investigadores que los bloqueadores de la producción de PgF2a (indometacina y el ácido acetil salicílico) retardan o impiden la ovulación. En este mismo sentido se ha citado a la adrenalina. Contracorriente, la cópula adelanta la ovulación varias horas, quizás esto se produzca por la descarga de oxitócina provocada por el reflejo cruzado de Ferguson, de modo que la oxitócina estimularía la producción de la pared folicular ⁽¹¹⁾.

El progresivo incremento de la síntesis de PgF2a origina así mismo una progresiva retracción del útero cuya tracción, fijándose en el cuello, desencadenan el parto ⁽²⁶⁾.

PROGESTERONA (P4)

La Progesterona (P4) es producida por el cuerpo luteo (CL) los altos niveles circulantes de P4, disminuyen la frecuencia de pulsos de LH y causan la detección de las funciones metabólicas del folículo dominante ⁽⁴²⁾.

La progesterona actúa de manera sinérgica con los estrógenos en varias funciones reproductivas que incluye el crecimiento del epitelio glandular del útero y glándula mamaria. Inhibe las contracciones uterinas y estimula las glándulas endometriales para la producción de leche uterina o histotrofe, es también determinante para la manutención de la gestación, cuando se requieren niveles altos. Esta última condición es utilizada como prueba precoz de diagnóstico de gestación ⁽¹⁵⁾.

La secreción de P4 por el CL suprime la acción de LH y como consecuencia que el folículo dominante cese en sus funciones metabólicas y regresiones; sin embargo cuando ocurre la regresión del CL, permite un incremento de la frecuencia de pulsos de LH y unido a altas concentraciones de estradiol se sucede

la ovulación y tiene un efecto importante retardando la ovulación a través de la inhibición de LH y FSH ⁽⁴³⁾.

La mayor parte de progesterona se encuentra en el CL durante la fase lútea (26 mgr el día 7 del ciclo, 65 mgr el día 12, 45 mgr el día 15, 7 mgr el día 17 del ciclo en 1 gr de tejido lútea). Los niveles de P4 sanguínea aumentan durante los días 4 al 13 del ciclo. De los 4 ng/ml y disminuye rápidamente desde el día 16 a los niveles normales de 1ng/ml de P4 durante el celo ⁽³¹⁾.

La P4 inhibe las contracciones uterinas y estimula a las glándulas endometriales a secretar productos llamados leche uterina ó histotrofe sustancia que permite la nutrición del embrión antes de la implantarse ⁽²⁸⁾. Los niveles optimos de P4 provienen de los CL recién formados quienes son esenciales para proveer de un ambiente al embrión en el oviducto y el útero ⁽¹⁷⁾. Durante la gestación se puede secretar de 100 – 300 mg diarios de P4 para mantener la gestación ⁽³⁶⁾.

17 BETA ESTRADIOL

El estradio es el responsable de la aparición de los síntomas típicos del celo (cerda que se deja montar, comportamiento nervioso, moco vaginal viscoso más denso, cristalino y en cantidad etc. La FSH estimula el crecimiento de los folículos ováricos e indirectamente la formación de 17 beta estradiol, regida por la acción directa de la LH. EL estradiol ejerce un efecto de Feed-Back sobre el hipotálamo e hipófisis, es decir aumenta la producción de GnRH y está a su vez, la de LH que inicia la ovulación (celo) ⁽²⁵⁾.

Un factor importante durante el posparto, es la recuperación del eje hipotálamo-hipofisario de los elevados niveles de esteroides presentes durante la preñez. El 17 beta estradiol, juega un papel muy importante en esta supresión, a pesar de que la P4 por si sola es capaz de disminuir la frecuencia de los impulsos de

GnRH. Con la expulsión del feto y la placenta, se produce una caída abrupta de los niveles circulantes de P4 y estradiol. Las concentraciones de 17 beta estradiol permanecen bajas y empiezan a subir alrededor del día 15 posparto ⁽¹⁶⁾.

INHIBINAS Y ACTIVINAS

Son proteínas de 116 y 115 aminoácidos, llamadas inhibinas A y las inhibinas B respectivamente. Todas las activinas son biológicamente activas para estimular la secreción de FSH por la pituitaria ⁽⁴⁷⁾.

Las inhibinas y las activinas son sustancias solubles en agua, miembros de la súper familia del factor de transformación de crecimiento ⁽⁶⁾.

Las inhibinas son glicoproteínas diméricas compuestas de dos subunidades diferentes (A o B), dando origen así, a la inhibina A e inhibina B respectivamente. Las activinas son proteínas que están relacionadas estructuralmente con las inhibinas y compuestas por dos subunidades, formando así, la activina A (A + A), activina AB (A + B) o la activina B (B + B) ⁽⁷⁾.

Tanto las inhibinas como las activinas ejercen un efecto autócrino y/o parácrino sobre la función gonadal⁽¹³⁾ y se caracterizan funcionalmente por sus acciones sobre el crecimiento, diferenciación y función celular ⁽⁴⁰⁾. También se ha demostrado que la inhibina, de la liberación de FSH por la hipófisis, tiene un efecto totalmente opuesto a éste, determinado por la activina ⁽⁷⁾.

La inhibina está presente en el fluido folicular y es producida predominantemente por las células de la granulosa. Además la producción de inhibinas es influenciada por el tamaño y ausencia de atresia de los folículos. Las células de la granulosa, de folículos atrésicos y pequeños no atrésicos (5 mm) producen cantidades similares de inhibinas *in vitro*. Como se aumenta del diámetro folicular, también se

incrementa la capacidad de las células de la granulosa de folículos no atrésicos para producir inhibina ⁽¹⁹⁾. En sentido general la FSH es el principal regulador de la inhibina ya que estimula su producción en las células de la granulosa de folículos no atrésicos.

Esta estimulación establece un mecanismo de feed-back negativo sobre las síntesis y liberación de FSH tanto en la hipófisis como en el hipotálamo. La activina aumenta los receptores para la LH inducidos por la FSH incrementa el número de receptores para FSH en las células de la granulosa ⁽²⁷⁾.

Las subunidades de inhibina pueden actuar intragonadalmente y extragonadalmente como hormonas y como factores de diferenciación o de crecimiento. Se ha demostrado que la subunidad inhibina bloquea la unión de FSH a sus receptores en las células de la granulosa ovárica ⁽⁶⁾.

En resumen tanto la inhibina como la activina son expresadas en las células de la granulosa del ovario. Su presencia varía en dependencia en estado de desarrollo folicular en que se encuentre y por ende su acción ⁽¹⁾.

OXITOCINA Y VASOPRESINA

La oxitócina tiene como función el provocar las contracciones uterinas así como la bajada de la leche, es producida por el lóbulo posterior de la hipófisis y también se produce en el cuerpo amarillo; por lo tanto, tiene dos lugares de origen, el ovario y el hipotálamo ⁽²⁰⁾.

Estas dos hormonas están formadas por ocho aminoácidos y la oxitócina influye sobre la musculatura lisa del útero y luego también sobre las células mioepiteliales de la ubre, relacionadas con la producción de la leche. Las hormonas neurohipofisarias, oxitocina y vasopresina se forman en los núcleos para

ventriculares y supraópticos cuyos neuritos (axones) se unifican, constituyendo el trayecto hipotálamo-hipofisiario, terminando en el lóbulo posterior de la hipófisis.

Según Holy (1983), Dichas hormonas son transportadas vía axones nerviosos en forma de pequeños gránulos hacia la neurohipófisis donde se acumula según las necesidades de la circulación sanguínea,. Estas dos hormonas se pueden liberar en la circulación sanguínea de manera inmediata solo en pequeñas cantidades, no mas del 10% del contenido, existiendo siempre una reserva potencial ⁽²⁰⁾.

La oxitócina también tiene un efecto muy importante en los procesos reproductivos. Durante la fase folicular del ciclo estral y donde las ultimas etapas de la circulación la oxitócica estimula las contracciones uterinas ⁽³⁵⁾.

El estiramiento del cuerpo uterino durante el parto que es causado por el paso del feto estimula una liberación refleja de oxitócina (reflejo de Ferguson). Sin embargo la acción de la oxitócina más conocida es la liberación refleja de la leche. La oxitócina ovárica esta involucrada en la función lútea. Esta actúa en el endometrio para inducir la liberación de PgF2a que tiene una acción luteolica (regresión del cuerpo amarillo) ⁽¹¹⁾.

CICLO ESTRAL

El ciclo estral se define como, el período de tiempo que va desde el inicio del celo o estro hasta el inicio del siguiente. En este ritmo biológico se pueden diferenciar las siguientes etapas: *Estro*, etapa de receptividad sexual, durante la cual se produce la ovulación. *Metaestro*, periodo inicial de formación del cuerpo lúteo. *Diestro*, etapa de predominio de la actividad del cuerpo amarillo o lúteo, también se le domina progesterona. *Proestro*, periodo previo al estro.

FASE FOLICULAR

El ovario fue reconocido como una entidad anatómica independiente por Herófilo de Alejandria (300 A de C), sin embargo, el oocito de los mamíferos fue identificado por De Graaf (1670), quien señaló acertadamente que los oocitos provenían del ovario, aunque se equivocó al considerar que todo el folículo (folículo de Graaf) era el gameto femenino.

No fue hasta 1870 por Waldeyer quien fue el primer investigador en plantear que las hembras de los mamíferos poseían una cantidad finita de oocitos, que es única para toda su vida reproductiva.

Goette (1875) y Nussbaum (1880), reconocieron que las células primordiales germinales, destinadas a construir los futuros oocitos, se forman de células indiferenciadas y se disponen en cordones sexuales en la vida intrauterina.

A principios del siglo XX se avanzó considerablemente en el conocimiento de las funciones del ovario y que además se establecieron y conocieron más profundamente las relaciones entre el oocito y el desarrollo folicular.

Se llega a la década de los 70, caracterizada por la gran cantidad de trabajos que estudian el metabolismo y los requerimientos bioquímicos del cultivo *in vitro* de oocitos en diversas especies de animales.

OOGENESIS

El número de gametos que poseen las hembras domésticas está fijado desde el mismo momento de su nacimiento y serán, durante toda la vida del animal, los únicos capaces de ser fecundados⁽⁵⁾. En la vida embrionaria comienza la oogenesis o formación.

La gametogénesis comienza en la vida intrauterina, entendiéndose como tal el proceso que permitirá a una célula llegar a ser el gameto femenino, con plena capacidad de ser fecundado.

En la gametogénesis es necesario un proceso de reducción cromosómica y un proceso de crecimiento del propio oocito, al incorporar sustancias nutritivas, necesarias para mantener los estadios iniciales del desarrollo embrionario.

El proceso de reducción cromosómica se denomina meiosis y es imprescindible para que el oocito pueda ser fecundado correctamente.

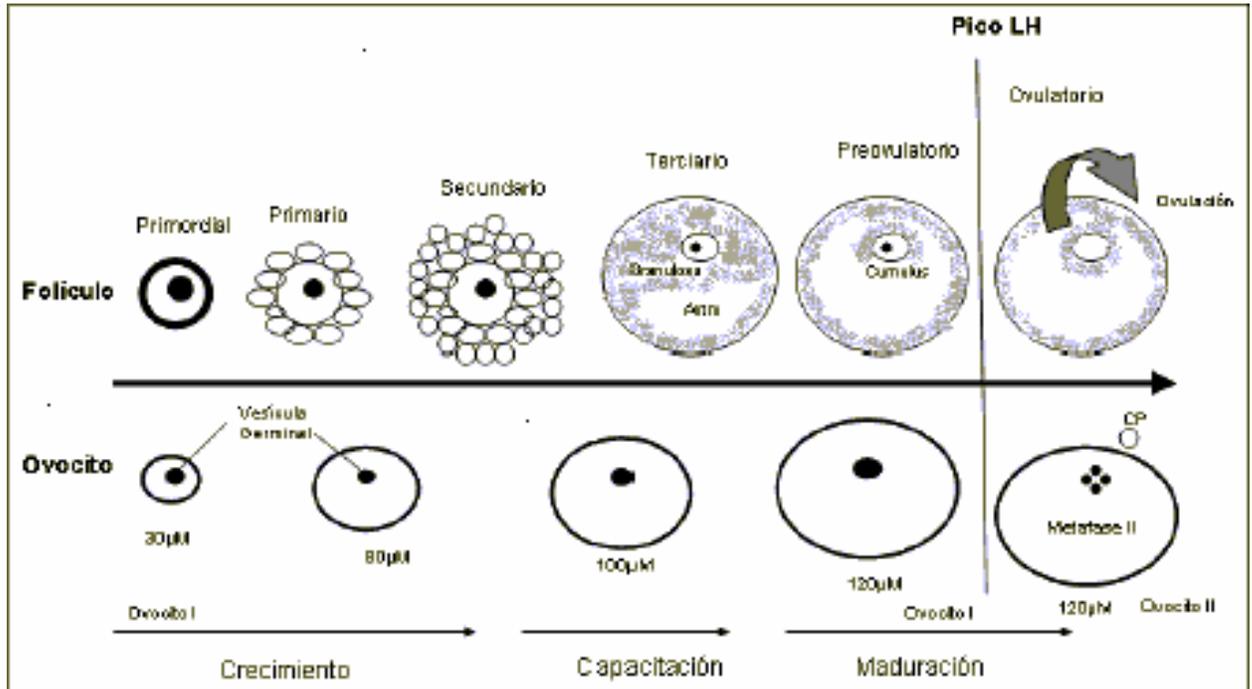
Las oogonias entran en meiosis en la vida intrauterina⁽⁵⁾. La meiosis se detendrá en dos momentos específicos: alrededor del nacimiento y en la ovulación y sólo se completará totalmente al producirse la fecundación del oocito.

El proceso meiótico consta de dos divisiones denominadas meiosis I y meiosis II, divididas cada una a su vez en cuatro fases: profase, Metafase, Anafase y Telofase con sus dos respectivas divisiones I y II.

FOLÍCULOGENESIS

El proceso de *folículo*genesis (Fig 3) comprende el crecimiento del folículo y su pasaje a través de los distintos estadios de desarrollo, desde el momento en que emerge del pool de folículos formado durante la ovogénesis, hasta el momento en el cual es ovulado o sufre atresia. Este proceso es llevado a cabo en la corteza del ovario ⁽⁵⁾.

Fig 3 Representación esquemática de crecimiento del ovocito, capacitación y maduración durante la folículo



Los folículos primordiales representan la unidad fundamental de desarrollo del ovario de los mamíferos. A lo largo del ciclo estral ocurren etapas sucesivas de crecimiento y regresión de folículos antrales que conducen al desarrollo de los folículos preovulatorios, constituyendo lo que denominamos dinámica folicular.

El desarrollo de los folículos comienza con la formación de los folículos primordiales en la etapa prenatal; tras el nacimiento, el proceso se interrumpe y continúa en un período que transcurre desde la pubertad a la menopausia.

La clasificación de los folículos puede estar basada en los cambios morfológicos observados durante su desarrollo o en el tamaño y diámetro folicular, o en el número de capas de células de la granulosa, y varía según los autores como folículos primordiales, primarios, secundarios, folículos de De Graaf y folículos atrésicos, otros como folículos primordiales, primarios, secundarios, y terciarios tempranos y tardíos ⁽⁵⁾.

FOLÍCULOS PRIMORDIALES

Los folículos primordiales son el único tipo de folículos presentes en las hembras antes de la pubertad. Tiene una estructura constituida por un ovocito primario (detenido en la metafase de la primera división meiótica), rodeada de una sola capa de células aplanadas, llamadas células foliculares (células de la granulosa) ⁽⁴⁶⁾.

Los folículos primordiales constituyen la reserva de folículos en reposo, los cuales serán progresivamente eliminados durante la vida reproductiva se encuentran principalmente en la periferia de la corteza, inmediatamente por debajo de la túnica albugínea. Sin embargo, al llegar a la pubertad se desarrollan otros tipos de folículos primordiales ⁽⁴⁶⁾.

FOLÍCULOS PRIMARIOS

Contienen un ovocito primario (Fig 4) rodeado por varias capas de células foliculares, a medida que el oocito aumenta de tamaño, la capa única de células aplanadas se convierte inicialmente en una capa de células cúbicas y cilíndricas.

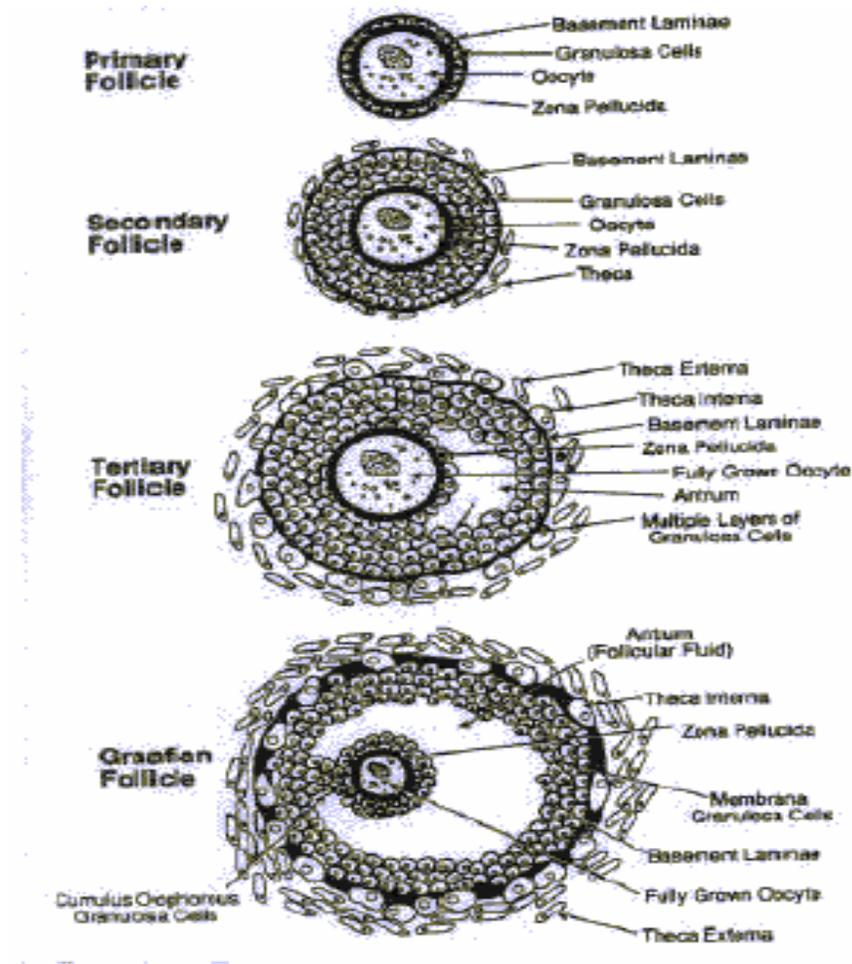
Entre el oocito y las células de la granulosa circundantes se originan espacios en donde se deposita una sustancia que representa el inicio de la zona pelúcida y que está formada por glicoproteínas producidas por el ovocito ⁽¹⁸⁾.

La adquisición de la zona pelúcida es una característica del folículo primario. A medida que los folículos aumentan de tamaño, van desplazándose gradualmente hacia el interior de la corteza.

FOLICULO SECUNDARIO

La transformación de folículos primarios a folículos secundarios (Fig 4), implica la transformación de células foliculares que forman un epitelio estratificado alrededor del ovocito, llamándose células de la granulosa. Además en esta etapa, se completa la maduración de la zona pelúcida, posee glicoproteínas, las cuales poseen propiedades funcionales durante la fecundación mucopolisacaridos, ácido sialico y ácido hialuronico. Las células de la granulosa del folículo secundario tiene la capacidad de sintetizar los tres tipo de esteroides ováricos (progestágenos, andrógenos y estrógenos) en cantidades limitadas.

Fig.4 Estructura y clasificación del folículo ovárico durante su desarrollo y crecimiento



FOLÍCULOS TERCIARIO

Al desarrollarse el folículo secundario, las células de la granulosa producen líquido folicular en respuesta a las gonadotropinas. El líquido se almacena paulatinamente en el espacio intercelular, formando fisuras entre ellas, las cuales se van uniendo hasta construir una cavidad (antro folicular) ⁽¹⁸⁾.

Con la aparición de la *cavidad antral*, el folículo se convierte en *folículo terciario*, y esta fase se denomina *fase antral*. En el *folículo terciario* (antral), las células de la teca se dividen en dos capas: una interior y otra exterior; una glandular y vascularizada, llamada teca interna, y otra, formada por tejido conectivo y células del músculo liso, denominada teca externa.

El folículo antral está tapizado por un epitelio estratificado de células de la granulosa que presentan un engrosamiento localizado en uno de sus lados llamado *células del cumulus*, estas células mantienen una estrecha relación con el oocito. La relación con estas células se vuelve más laxa debido a la gradual aparición del líquido que llena los espacios intercelulares.

Al desprenderse el oocito, una ó más capas de las células del cumulus, permanecen unidas a él, formando la *corona radiata*, envoltura celular laxa que persiste alrededor del oocito aún después de la ovulación ⁽⁵⁾.

FOLÍCULO MADURO O DE GRAAF

Conforme el folículo terciario continúa almacenando líquido, llega a crecer a tal grado que protuye sobre la superficie del ovario. En este momento se le denomina folículo maduro o de Graaf ⁽⁵⁾.

Como respuesta al pico preovulatorio de la hormona luteinizante (LH) poco antes de la ovulación se reanuda la meiosis del ovocito primario, lo que resulta en la formación del ovocito secundario y del primer cuerpo polar ⁽⁵⁾.

Estos folículos se caracterizan por una baja tasa mitótica de las células foliculares y una alta relación estrógenos/andrógenos y estrógenos/progesterona en el fluido folicular (contrario a lo que se observa en los folículos atrésicos asociado a pérdida de capacidad de aromatización por parte de las células de la granulosa).

Además presentan receptores de LH en células de la granulosa (ausentes ó no funcionales en los folículos atrésicos), alta producción de inhibina y alto flujo sanguíneo comparado a los atrésicos ⁽⁵⁾.

Fig 5 Ilustración esquemática del folículo de Graaf.

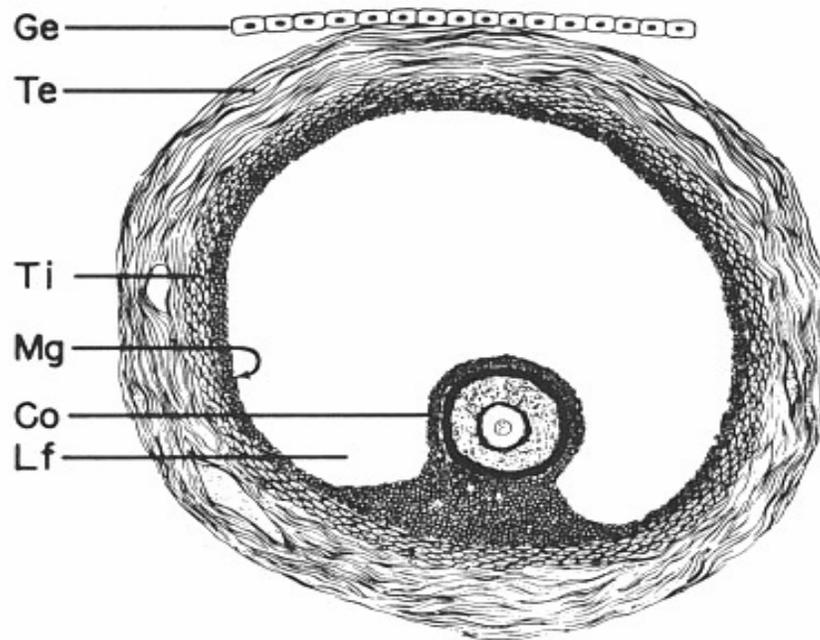


Ilustración del folículo de De Graaf.
Co, cumulus oophorus; Ge, epitelio germinal;
Lf, licor folicular; Mg, membrana granulosa;
Te, teca externa; Ti, teca interna.

**En Reproducción de los mamíferos. C.R. Austin y
R.V. Short (eds.) Cambridge, Prensa de la
Universidad de Cambridge.**

FOLÍCULOS ATRÉSICOS

No todos los folículos primordiales que comienzan a desarrollarse logran madurar hasta llegar a la ovulación; de hecho sólo un número reducido de éstos lo logra. El resto de los folículos no ovulados degenera progresivamente, mecanismo que se conoce como atresia folicular.

Existen dos tipos de atresia folicular: a) la atresia quística; cuando un proceso de degeneración del folículo mantiene por cierto tiempo el antro folicular antes de desaparecer, y b) atresia obliterativa; en la cual rápidamente desaparece el antro folicular ^(18,46).

FASE LUTEAL

El cuerpo hemorrágico, se forma después de la ovulación, al producirse la ruptura de la pared ovárica y por ende de los vasos sanguíneos, por lo que el folículo se llena de sangre, dando origen al cuerpo hemorrágico, a partir del cual se formará el cuerpo lúteo, al ser invadido el coágulo por células de la granulosa y de la teca.

El cuerpo lúteo es un órgano endócrino transiente formado por las células foliculares remanentes del folículo que ha sido ovulado. Su principal función es la de secretar progesterona, la cual tiene numerosas funciones, entre ellas, el acondicionamiento del útero para el período de preñez y la regulación de las contracciones del oviducto para el transporte del óvulo al útero.

La formación del cuerpo lúteo se inicia mediante numerosos cambios bioquímicos y morfológicos que sufren las células de la teca interna y las células de la granulosa de los folículos preovulatorios. Estos cambios que determinan el proceso de *luteinización*, se producen como consecuencia del incremento en los niveles séricos de LH asociado al pico preovulatorio de esta hormona.

CUERPOS LÚTEOS EN DIFERENTE ESTADO DE DESARROLLO O REGRESIÓN

Las células del cuerpo hemorrágico que correspondían (Fig. 6) a las de la granulosa y a las de la teca interna comienzan una transformación denominada luteinización que consiste en el aumento de volumen (hipertrofia) y del número de las células (hiperplasia), las cuales además sufren modificaciones bioquímicas y morfológicas. El proceso de luteinización da por resultado el desarrollo de células con capacidad esteroideogénica, ahora reciben el nombre de células lúteas. La estructura que se forma por la inacción del cuerpo hemorrágico con células lúteas se conoce como cuerpo lúteo ⁽⁴⁶⁾.

En el cuerpo lúteo pueden distinguirse dos tipos de células lúteas:

a) *Células lúteas grandes*, estas se originan a partir de las células de la granulosa y son células poligonales con núcleos esféricos prominentes y vesiculares que producen oxitócina.

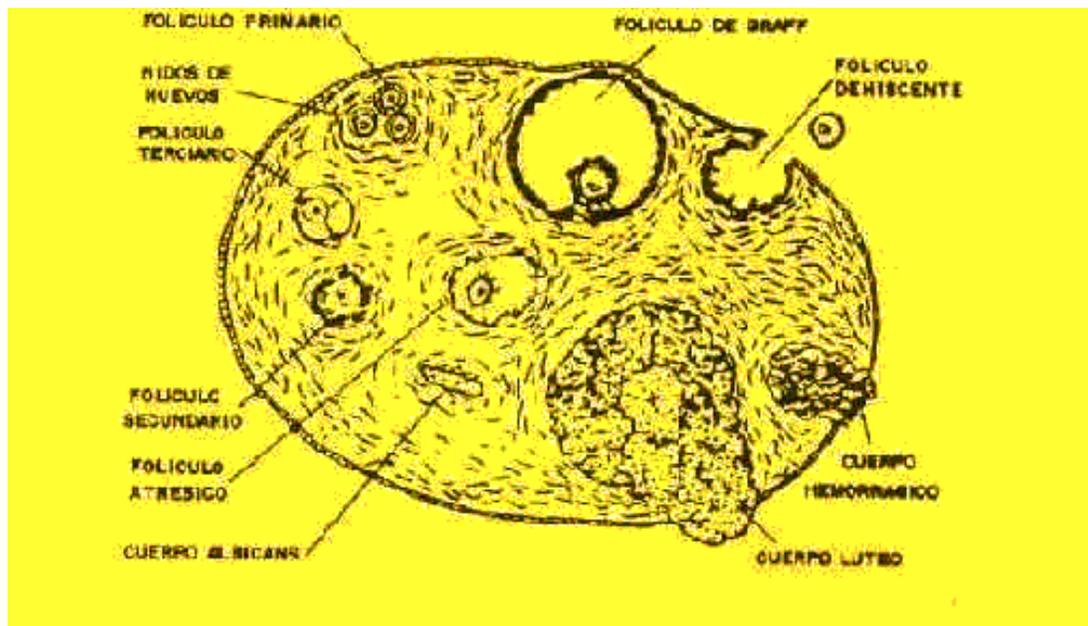
b) *Células lúteas pequeñas*, se forman a partir de las células de la teca interna y generalmente se encuentran en la periferia del cuerpo lúteo, formando pequeños grupos celulares que son las responsables de producir la Progesterona.

Los cuerpos lúteos permanecen en los ovarios por 15 días aproximadamente, pero si ocurre la gestación persisten hasta el momento del parto ⁽⁴⁶⁾.

CUERPO BLANCO

Si no se presenta la gestación, hay regresión del cuerpo lúteo o también llamado luteólisis, ocurriendo proliferación del tejido conjuntivo, formándose una cicatriz denominada cuerpo blanco, que está será reabsorbida paulatinamente ⁽⁴⁶⁾.

Fig 6 Esquema de las diferentes etapas del folículo, cuerpo hemorrágico y cuerpo lúteo.



CICLO ESTRAL DE LA CERDA

El ciclo estral es un proceso biológico y fisiológico que tiene como finalidad preparar las condiciones para que ocurra la monta, fertilización, la anidación y el desarrollo del feto ⁽⁴⁸⁾.

La cerda es un animal poliéstrico que en condiciones favorables manifiesta su actividad sexual a lo largo de todo el año. Su ciclo estral es aproximadamente de 21 días con un rango de 15 a 28 días. De acuerdo a los cambios que tienen lugar

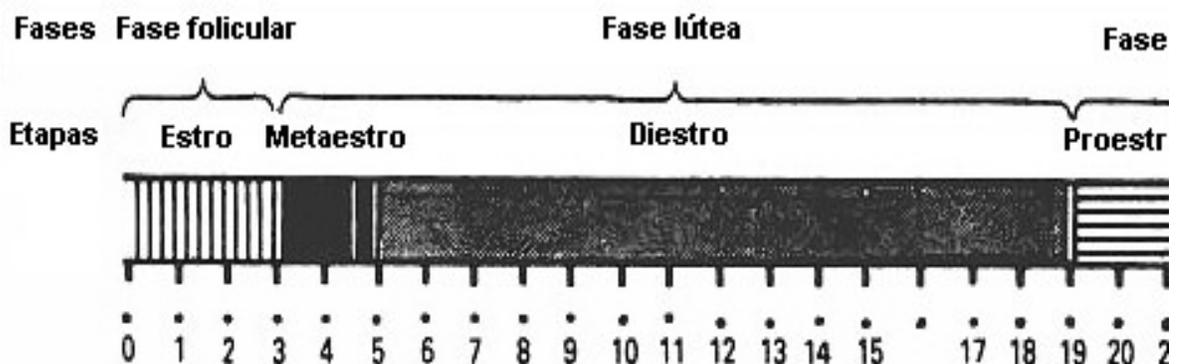
tanto en sus manifestaciones internas como externas, se divide en cuatro etapas; proestro, estro, metaestro y diestro y dos fases; fase folicular y la fase lútea ⁽²⁹⁾.

Estos ciclos se interrumpen durante la gestación, la lactancia y hasta siete días después del destete; algunas alteraciones endocrinas también inhiben su presentación ^(18, 47).

Fig 7. Esque de las fases y etapas del ciclo estral.

Etapas del ciclo estral

El ciclo estral de la cerda dura 21 días, con un intervalo de variación de 18 a 24 días; de estos 21 días se reconocen dos fases y cuatro etapas, como lo muestra la figura



CAMBIOS QUE OCURREN DURANTE EL CICLO ESTRAL

PROESTRO

La duración de la fase del proestro es de dos a tres días y se caracteriza por el crecimiento folicular. En algunas hembras ésta fase se puede alargar excesivamente hasta por 5 ó 7 días ⁽²⁹⁾.

Entre 10 y 20 folículos crecen rápidamente, al tiempo que hay un descenso en el número de folículos más pequeños. Durante esta etapa, la progesterona desciende a su nivel más bajo. El nivel de estrógenos aumenta a causa del crecimiento folicular, lo cual provoca el incremento del tamaño e hiperemia de la vulva. Estos cambios de la vulva se pueden apreciar entre 2 y 6 días antes del celo y son más evidentes en la hembra primeriza ⁽²⁾.

Los cambios en el comportamiento son graduales. La cerda se muestra alerta, busca al verraco y está atenta a los movimientos de la explotación. Puede adoptar una actitud de macho y trompear e intentar montar a otras hembras. Atrae al verraco, pero no lo acepta ⁽⁴⁸⁾.

ESTRO

El primer estro, generalmente ocurre entre los 5 y 8 meses de edad y está influenciado por muchos factores externos e internos. Se presenta una gran cantidad de cambios que se manifiestan gradualmente en el cerebro, ovarios y tracto reproductivo, los cuales preceden la manifestación de la pubertad ⁽¹²⁾.

El estro (celo) dura de 2 a 3 días. De acuerdo con su presentación durante la vida de la cerda, se clasifican en:

Puberal: es el primer estro e indica el inicio de la pubertad.

Pospartum: se presenta de 1 a 3 días después del parto y generalmente es anovulatorio.

Posdestete: ocurre al 7.5 +- 2.5 días después del destete.

Recurrente: el que se presenta durante el periodo no lactante hasta la concepción.

Durante el estro, los folículos maduros alcanzan un tamaño de 9 a 11 mm. y casi al final de ésta etapa ocurre la ovulación⁽⁴⁹⁾. El fenómeno más significativo durante el ciclo estral, es el período de estro (celo o calores), el cual se repite (con excepción durante la preñez) rítmica y cíclicamente, caracterizándose por el aumento de la libido sexual (irritación sexual) período durante el cual la hembra está dispuesta para la cópula. Dentro de la rama y función reproductora, el período de celo es necesario considerarlo como el resultado de la actividad ovárica folicular⁽²⁹⁾.

Durante este período la hembra se encuentra en condiciones fisiológicas y psicológicas adecuadas, de forma que la copulación está permitida. Las cerdas en celo se manifiestan nerviosas e inquietas, existiendo una notable reducción del apetito. Tratan de escapar del resto de los animales. Suele observarse salivación y sonidos acústicos característicos, una vez avanzado el celo es común que monten al resto de las hembras del corral. La vulva y vestíbulo vaginal se tornan tumefactas y enrojecidas. En ocasiones se puede observar la salida de un líquido mucoso opalescente a través de los labios^(2, 29).

De todos los síntomas del celo en las cerdas, el más importante es el denominado reflejo de inmovilidad. En presencia del macho, la cerda centra su atención en él, dirige sus orejas en esa dirección, se le aproxima y desarrolla el fenómeno de inmovilización, que consiste en que la cerda permanece quieta, arquea el dorso y permite la monta. Sin embargo Signoret (1971) afirma que solo el 48% de las hembras en celo manifiestan el reflejo de la inmovilidad en ausencia del verraco, pero si el estímulo es provocado por el macho, el 100% de las cerdas en celo manifiestan el referido síntoma.

El inicio del celo coincide con el momento de la liberación del pico ovulatorio de LH ⁽⁴⁸⁾ y entre 26 a 40 horas tras haber comenzado el inicio del celo debe ocurrir la ovulación ⁽²⁹⁾.

METAESTRO

Durante los dos días siguientes al estro la fase del metaestro dura alrededor de 7 días. A continuación de la ovulación la cavidad folicular se colapsa y se rellena de sangre, en un principio, se les denomina cuerpos hemorrágicos, ya que la sangre ocupa el interior del folículo colapsado y las células de la granulosa comienzan a proliferar ⁽²⁹⁾, dando lugar a la formación de los cuerpos lúteos a partir de la teca interna y la granulosa. Con la formación de los cuerpos lúteos se inicia la producción de progesterona ⁽¹⁸⁾.

Los cambios histológicos y las secreciones glandulares del útero de la cerda son similares a los de otras especies, significándose que no existe hemorragia en el ciclo como sucede en la vaca y la perra ⁽²⁹⁾.

DIESTRO

Durante esta etapa, que es la más larga del ciclo, durando alrededor de 9 días, si no ocurre la gestación, los cuerpos luteos alcanzan su máximo desarrollo y reciben un considerable aporte sanguíneo. En esta etapa la hormona que predomina es la progesterona, hasta que se producen la regresión de los cuerpos luteos. Al mismo tiempo en el ovario existen alrededor de 50 nuevos folículos pequeños e inmaduros y con ello el inicio de un nuevo ciclo ^(29,48).

BIBLIOGRAFÍA

- 1.-Aria K., Watanabe G., Toya K., and Sasamoto S. 1996. Roles of inhibin and estradiol in the regulation of follicle stimulating hormone and luteinizing hormone secretion during the estrous cycle of the rat. *Biol. Reprod.* 55: 127-13.
- 2.-Arancibia S K., Martínez G R. 1999. Mejoramiento Animal Reproducción en Cerdos. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. 1ra edición. pc 7-26.
- 3.-Britt J H. 1988. Current concept of Folliculogenesis and endocrinology. *Embryo Transf. The Journal of Clinical Endocrinology Metabolism.* pc 1525-1552.
- 4.-Carlos G, y Javier V. 2006. Reproducción de lo Animales Domésticos. Editorial LIMUSA. 2ª Edición. pc 27-126.
- 5.-Cecilia I M., Adriana B V. 2002. Actividad Sérica del Factor Precoz de Preñez (EPF) Durante la Gestación en Porcinos. *Rev. Col. Cient. Pec.* Vol. 15: 1.
- 6.-Chen C C., and Jhonson P A. 1996a. Expression of Inhibin and inhibin/Activin A –Subunit in the Granulosa Layer of the Large Preovulatory Follicles the Hen. *Biol. of Reprod.* 55: 450-454.
- 7.-Chen C C. and Jhonson, P A. 1996b. Molecular Cloning of inhibin/Activin A Subunit Complementary Deoxyribonucleic Acid and Expression of Inhibin/Activin and A-Subunitis in the Domestic Hen. *Biol. Reprod.* 54: 4429-435.

8.-D' Occhio M J., Gifford D R. Earl C R. Weatherly T., Rechenberg W. 1989. Pituitary and ovarian Responses of Postpartum Acyclic Beef Cow to Continuous long-term GnRH-agonist treatment. J. Reprod and Fert. Vol 45. pc 317-326.

9.-Denis G., y Gil A. 1997. Aplicaciones Prácticas de la Ultrasonografía en los Programas de Trnasferencia de Embriones. Informe Técnico. CIMA. La Habana. Cuba

10.-Donald L B., y Frank N. D. 1985. Ganado Lechero. Principios, Practicas, Problemas y Beneficios. 2da Edición. Nueva Editorial Iteramericana. pc 22-35.

11.-Duchens M. 1995. Influence of Suprabasal Progesterone on Preovulatory Follicle Development in Heifers. Doctoral Thesis. Swedish. University of Agricultural Sciences. Uppsala.

12.-Esbenshade, K. 2001. Secretos y Ciencia del Ciclo Estrual. National Hog Farmer. Publicaciones Profesionales C.A. Av. Bolívar Norte, Centro Comercial y Profesional Avenida Bolívar, Piso 3 Ofic. 323.

13.-Findlay J K. 1993. An Uptate on the Roles of Inhibin, Activin, and Follistatin as Local Regulators of Folliculogenesis. Biol. of Reprod. 48: pc. 15-23.

14.-Fradson B S., Spurgeon T L. 1995. Anatomía y Fisiología de los Animales Domésticos. Editorial MC Gran-Hill interamericana. 5ta. Edición. pc 324-356.

15.-Galina C A., Saltiel J., Valencia J., Becerril A., Calderón Y. 1988. Reproducción de los animales domésticos. Editorial Limusa-México. pc 17-66.

16.-Grffith K., y Williams G L. 1996. Roles of Maternal Visión and Olfation in Suckling-Mediated Inhibition of Luteinizing Hormone Secretion, Expression of

Maternal Selectivity, and Lactational Performance in Beef cows. *Biology of Reproduction*. Vol 32. pc 471-485.

17.-Gutiérrez C G. 1997. Influencia de la Nutrición en los Procesos Productivos. *Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia UNAM*. Vol 25. pc 22-53.

18.-Hafez E S E., Hafez B. 2002. *Reproducción e Inseminación en Animales*. Séptima edición. Interamericana. pc 13-69.

19.-Henderson K M., Franchimont P., Charlet-Renard Ch., and McNatty K P. 1984. Effect of Follicular Atresia on Inhibin Production by Bovine Granulosa Cells in Vitro and Inhibin Concentrations in the Follicular Fluid. *J. Reprod. And Fertil.* 72: 1-8.

20.-Holy I. 1983. *Biología de la Reproducción Bovina*. Editorial Diana, México. 1ra Edición. pc 14-36.

21.-Hughens P E., Varley M. A. 1984. *Reproducción del Cerdo*. Editorial ZARAGOZA España. 2da Edición. pc 17-24.

22.-Ireland J J., Roche J F. 1987. Hypothesis regarding Development of Dominant Follicles During a Bovine Estrous Cycle. En: Roche, J. F; Ó. Callegha, D. (Eds). *Follicular Growth and Ovulation Rate in Farm Animals*. Martinus Nijhoff. The Hague. pp. 1-18.

23.-J. Derivaux J. 1982. *Reproducción de los Animales Domésticos*. 2da Edición. Editorial Acribia. pc 33-54.

24.-Johan H. Koeslag. 1990. *Manual Para educación agropecuaria*. Madrid.ia. *Bovinos de leche*. 2da Edición. Editorial Trillas. *Novel Ovarian Regulatory Peptides: Inhibin, Activin and Follistatin*. *Clin. Obst. and Gynec.* 33 : 690-702.

25.-Knoppel E L., Stevenson J S., Minton J E., Salfen B E., Y Garverick H A. 1994. Estrus Ovulation, Luteinizing Hormonem and Suckling-Induced Hormones in Mastectomized Cows With and Without Unrestricted Presence of the Calf. Journal of Animal Science. Vol 26. pc 561-578.

26.-Lindell L O., Kindhal H. y Edquist L E. 1980. Uterine Involution in Relation to Postpartum rReleasee of PgF2a. Congreso Internacional de Reproducción Animal e Isemination Artificial. Madrid. Vol. IV. pp. 481.

27.-Ling N De Paolo L V., Bicsak T A., and Shimasaki S. 1990. Novel Ovarian Regulatory Peptides : Inhibin, Activin and Follistatin. Clin. Obst. and Gynec. 33: 690-702.

28.-Martínez A L., Sánchez J C. 1999. Alimentación y Reproducción en Vacas Lecheras. El Mensual Mundo Ganadero. Editorial Eumedia. Madrid. Vol 15. pc 612-634.

29.-Maritza F C., Liumar P G., Yolanda S H., Maylin S P. 2006. Características Reproductivas de la Cerda. Influencia de Algunos Factores Nutricionales. REDVET ISSN 1695-7504.

30.-Mario P M., Martha C., Romano P.1996. Interacción Inmunoendocrina en el Útero: Papel de las Hormonas Esteroidales Sexuales. Ciencias veterinarias 7. pc 192-209.

31.-Mateos R A., Hernández J C., Morales J R., y Rodríguez G T. 2002. Tamaño Folicular, Prgesterona y Estradiol Plasmáticos en los días 12 – 14 Postiseminación y Porcentaje de Concepción de Vacas Holstein. Departamento de Medicina Veterinaria de la UNAM. Arch. Zooot.

32.-McDonald L E. 1991. Endocrinología Veterinara y Reproducción. Editorial Interamericana Mcgraw-Hill. 4ta Edición. pc 294-344.

33.-Nalbandov A V. 1969. Fisiología de la Reproducción. Edición Acriba, Zaragoza. pc 93-117.

34.-Padrón D R S. 1990. Temas de Reproducción Femenina. Editorial Científico Técnica. Ciudad de la Habana. pc 14-31.

35.-Ramírez V D., Feder H H., Sawyer C H. 1986. The Role of Brian Catecholaminas in Regulation of LH Secretion: in Frontiers in Neuroendocrinology, vol 8 Raveen Press.

36.-Rivera G. 1993. Regulación Neuroendocrina de la Función Ovárica. En: Panama, G. y Brem, G. Transferencia de Embriones y Biotecnología de la Reproducción en la Especia Bovina. Editorial Hemisferio Sur. Buenos Aires. Argentina. pp. 43-63.

37.-Roberto P M., Rosa E L., Santiago R., Anzaldúa A., Mario P M. 1999. Distribución Diferencial de Células Cebadas en el Cuello Úterino en Ceradas con Desarrollo Folicular y Cuerpos Lúteos. Vet. Mex. 30 (2). pc 471-482

38.-Roche J F., y Boland M P. 1991. Turnover of Dominant Follicles in Cattle of different Reproductive status. Theriogenology. Vol 19. pc 719-734.

39.-Rodolfo C S. 2001. Anatomía Comparada de los Animales Domésticos. Impreso en México. Universidad Autónoma de Aguas Calientes. 1ra Edición. Av Universidad 940. CP. 20100. pc 94-107.

40.-Rombauts L., Vanmonrfort D., Decuypere E., Verhoeven G. 1996. Inhibin and Activin have Antagonistic Paracrine on Ganadal Steroidogenesis During the Development of the Cow embryo. Biol Reprod. 54: 1229-1237.

- 41.-Ruckebush Y L., Phaneuf P., y Duniop R. 1991. Fisiología de Pequeñas y Grandes Especies. México D. F. Editorial El manual moderno. Vol 2. 31-53.
- 42.-Stock A T., Fortune J E. 1993. Ovarian Follicular Dominance in Cattle; Relationship Between Prolonged Growth of the Ovuatory Follice end Endocrine Paremeters. Endocrinology. Vol1. pc 612-635.
- 43.-Sumano H S L.,Ocampo C L. 1997. Farmacología Veterinaria, 2da Edición. Editorial Mc Graw-hill Interamericana.de la Función ovárica. En: palma, G. y Brem, G. Transferencia de Embriones y Biotecnología de la Reproducción en la Especie Bovina. Editorial Hemisferio Sur Buenos Aires. Argentina pc. 43-63.
- 44.-Sunderland S J., Roche J F., Boland M P. 1994. Inmunomodulation of Ovulation Rate in Ruminants 8th Scientic Meeting European Embryo Transfer Association. Lyon, France. pc 51-66.
- 45.-Thais D. 1999. Dynamics of the Ovarian Follicular Development During The Estrous Cycle in Cattle. Instituto de Reproducción Animal e Inseminación Artificial. Universidad Central de Venezuela, Maracay 2101, Apdo. 4563. VENEZUELA.
- 46.-Trujillo, O. M. E., Martínez G. R. G. 2002. La piara reproductora. Editorial McGraw-Hill1ra Edición. pc 51-83.
- 47.-Vale W., Bilezikjian L M., Rivera C. 1994. Rerproductive and OthersRroles of Activins and Inhibins. in: the Physiology of Reproduction. Sec Ed. Raveen Press. Vol 2 pp. 1861-1878.
- 48.-Valencia M J. 2002. Fisiología de la Reproducción Porcina. Editorial Trillas. Edición 2a. pc 49-61.

49.-Walter D L., Shams D., and Shalleberg E. 1984. Pulsatile Secretion of Gonadotrophins, Ovarian Steroids and Oxitocin During the Luteal Phase of the Oestrus Cicle in the Cow. Vol 32. pc 81-97.

50.-Wiltbank M C., Gumen A., Sartori R. 2002 Physiological Classification of Anovulatoryconditions in Cattle. Theriogenology. Vol 13. pc 782-794.