

Fisiología del ciclo estral de la cerda

Claudia Jiménez Escobar DVM MSc DVSc DACT
Profesor Asociado Universidad Nacional de Colombia

Una vez las cerdas llegan a la pubertad entre los 5 y los 7 meses de edad, el ciclo estral comienza de una manera regular con una duración promedio de 18-24 días. Los ciclos estrales se ven interrumpidos o no están presentes en las cerdas prepúberes, lactantes y con anestro patológico. El ciclo estral se ha dividido para su estudio en una fase folicular de 5-7 días (proestro y estro) y una fase luteal de 13-15 días (metaestro o diestro). Durante el estro se presenta la ovulación que varía entre 15-30 folículos, dependiendo de la nutrición, edad y otros factores. El propósito de esta revisión es discutir los aspectos fisiológicos del ciclo estral y sus implicaciones prácticas.

Pubertad

Las cerdas jóvenes afectan notoriamente la edad en que entran a la pubertad dependiendo de muchos factores. Dentro de estos, los más importantes son, la raza, interacción social (contacto con otras cerdas y/o con un macho adulto; Madej et al., 2005) y nutrición (Christenson y Ford, 1979). La pubertad se presenta cuando el hipotálamo pierde sensibilidad al influjo negativo de los esteroides ováricos y también presenta una maduración que le permite a la cerda manifestar las conductas de celo. Estos eventos inician alrededor de los 110 días en la cerda. El efecto raza se ha demostrado tanto para razas puras como para animales cruzados (figura).

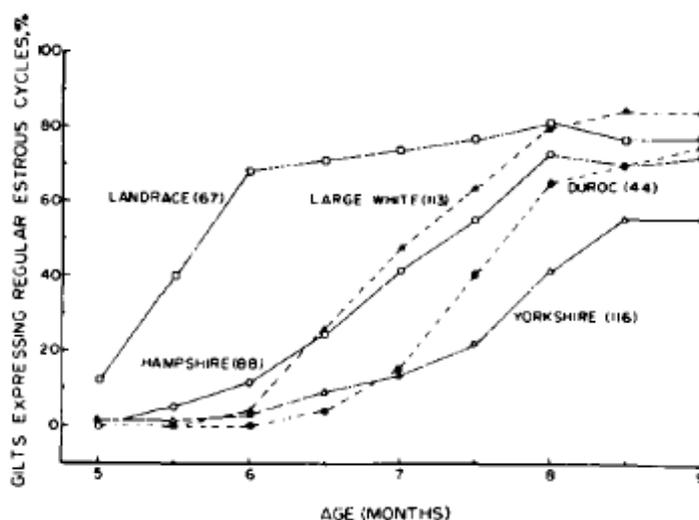


Figura 1. Variaciones de la edad a la pubertad entre diferentes razas (el estudio aisló las cerdas a los 145d de edad, después de ser destetadas a los 28 días y levantadas en grupo). El recele se realizó diariamente con un macho adulto (Christenson y Ford, 1979).

La interacción social, parece ser un factor importante con relación al inicio de la pubertad. Las cerdas que conviven en grupo entran en pubertad más rápido que las que se mantienen aisladas (6-12 días). Algunos estudios sugieren que más que el retraso en la edad al primer celo, lo que más se evidencia es una disminución en las manifestaciones de celo (Christenson y Ford, 1979). La introducción del macho a un grupo de cerdas prepúberes genera un pico de cortisol que tiene un efecto estimulante sobre la GnRH y la entrada a la pubertad. Las hembras que no entran en pubertad en la presencia del macho tienen niveles de cortisol persistentes.

Dinámica Folicular

Inmediatamente después de la ovulación, los ovarios están en un estado de supresión debido a las altas concentraciones de estrógenos e inhibina producidos por los folículos preovulatorios. Una vez descienden los niveles de estas dos hormonas, la FSH se incrementa 1-2 días postovulación generándose el crecimiento de una cohorte de folículos que empiezan a producir inhibina disminuyendo las concentraciones de FSH. Adicionalmente empiezan a subir los niveles de progesterona (P4) que también tiene un efecto inhibitor sobre la LH y FSH. Hacia el día 10 del ciclo, los niveles de P4 llegan al máximo y el tamaño folicular permanece entre 3-4mm (folículos antrales) por lo que la producción de estrógenos es mínima. Solamente cuando los niveles de progesterona empiezan a caer, los folículos empiezan a crecer hasta llegar al tamaño ovulatorio de 7-8mm. El número de folículos que entran a la fase folicular puede ser hasta de 100. El crecimiento de los folículos en esta etapa depende de la pulsatilidad de la GnRH y de la respuesta a ésta por parte de la hipófisis, de la LH y FSH. Debido a las característica poliovulatoria de la cerda, solo se considera que hay un verdadero desarrollo folicular al final del diestro e inicio del proestro y es en ese momento cuando se habla de reclutamiento folicular (Knox, 2005).

Al inicio del proestro se incrementa la frecuencia de los pulsos de LH/FSH y disminuyen su amplitud. Este desarrollo folicular es similar cuando la cerda empieza a ciclar ya sea en la pubertad o después del anestro lactacional. También se ha demostrado la importancia de la GnRH en iniciar la onda folicular en estudios donde se administra GnRH o Gonadotropinas (en cerdas prepúberes o en anestro) lográndose llevar estos folículos hasta el estro. En estos estudios se ha demostrado que la FSH (eCG) es importante para iniciar desarrollo folicular, pero que si no se administra LH los folículos no alcanzan el tamaño ovulatorio (Guthrie, 2005). Cuando se presenta la luteolisis (alrededor de 9 días antes de la ovulación), la LH incrementa su pulsatilidad y de esta manera los folículos empiezan a crecer hacia la ovulación y a producir estrógenos.

El proceso de selección del grupo de folículos ovulatorios de la cohorte de 100 folículos de 3-5mm, no es claro. Los folículos que adquieren una mayor cantidad de receptores de LH son capaces de crecer más y empiezan a producir estrógenos e inhibina que disminuyen los niveles de GnRH, y consecuentemente de FSH. Los folículos que se quedan atrás necesitan FSH y como ésta va en disminución, estos folículos sufren atresia. Los folículos seleccionados (por la acción de la LH) siguen creciendo, produciendo estrógenos y generando una retroalimentación positiva para la LH. El proceso de selección continúa durante el proestro y finaliza con el inicio del estro donde ese número de folículos llegará a la ovulación (Knox, 2005).

La dinámica folicular en la cerda parida empieza de manera diferente ya que se encuentra en anestro lactacional. Antes del destete, la dinámica folicular se presenta en forma de ondas. Se recluta un grupo de 20-30 folículos de 2mm por acción de la FSH, pero éstos alcanzan un tamaño máximo de 5 mm. Al destete, estos folículos continuarán su crecimiento y formarán parte del pool ovulatorio.

Factores que la tasa ovulatoria

La tasa de la ovulación depende del número de folículos reclutados y de la selección folicular. Así mismo depende de la raza, época del año, edad, nutrición. Los reportes de tasa de ovulación son muy variados, pero generalmente se reportan entre 10-20 ovulaciones. La tasa ovulatoria en cerdas primerizas puede ser de 12-14 mientras que la cerda múltipara puede ser mucho mayor (18-20).

La FSH tiene que mucho que ver en la tasa de la ovulación. Se ha demostrado que las cerdas con mayor tasa ovulatoria tiene niveles más elevados de FSH en la fase luteal tardía [asociando estos cambios a una mayor cantidad de folículos reclutados](#) (Knox et al., 2003). Los estudios donde se tratan cerdas con FSH muestran que se incrementa el número de folículos reclutados pero no la tasa ovulatoria, debido a la falta de LH. Por esta razón los tratamientos con eCG (contiene FSH y un poco de LH) proveen mejores resultados e incrementan la tasa de ovulación (Guthrie, 2005).

La ciclicidad de la cerda generalmente se ve interrumpida durante la lactancia. Este fenómeno ha sido utilizado en producción porcina para controlar el servicio de la cerda postdestete (que generalmente se da entre 4-7 días postdestete). El celo se presenta en promedio 93 a 118 h después del destete y la duración del mismo es de 37.0–40.6 h. A pesar de que varios estudios indican que la cerda primípara presenta intervalos más prolongados, esto no parece ser significativo a menos que haya problemas de nutrición (Tabla 1).

Tabla 1. Intervalo destete-celo, estro-ovulación y duración del estro después del destete en cerdas primíparas y múltiparas (adaptado de Madel et al., 2005).

	Primíparas	Múltiparas
Destete-estro	112.3 ± 2.6h	115.2 ± 26.4h
Estro-ovulación	37.3 ± 1.7h	37 ± 2.1h
Duración del estro	46.3 ± 2.2h	56 ± 7.9h

El intervalo destete primera ovulación depende de manera importante del estado nutricional de la cerda (energía), de las altas temperaturas, condición corporal y del número de partos entre otros. Estos factores parecen afectar el desarrollo folicular al destete (van den Brand et al., 2000). Por ejemplo la cerda de primer parto tiene folículos de menor tamaño (2.5mm al destete y 7 mm a la ovulación) comparado con la cerda múltipara (3,3mm y 8mm respectivamente). Este fenómeno parece estar relacionado con el balance energético y además puede prolongar el intervalo destete-ovulación (por casi una semana más comparado con cerdas múltiparas (van den Brand et al., 2000).

Los efectos nutricionales ocurren sobre las gonadotropinas afectando el reclutamiento y selección folicular con una reducción en la tasa ovulatoria. Las hormonas que parecen estar directamente afectadas son, la hormona del crecimiento, los factores insulínicos (IGFs), la insulina, la leptina y el NPY. Estas hormonas afectan a nivel hipotálamo-hipófisis-ovario (Barb et al., 2006). El flushing se ha utilizado para incrementar la tasa ovulatoria en cerdas pero se cuestiona si realmente aumenta el tamaño de la camada, ya que generalmente la cerda ovula un número mayor de oocitos comparados con el número de fetos al nacimiento.

Los estudios de Lucy et al., (2001) sugieren que lo que altera este intervalo es la dinámica folicular. Si al momento del destete los folículos están sufriendo atresia, el intervalo se prolonga hasta que se genere una nueva onda folicular.

El estrés, a través del cortisol, también ha demostrado afectar negativamente el desarrollo folicular e incluso retarda o inhibe el pico de la LH [afectando la ovulación](#) (Turner y Tilbrook, 2006). Al destete los niveles de cortisol y β endorfina se incrementan y en cerdas cuyos niveles se mantienen altos, prolongan el intervalo destete - primer celo (Madej et al., 2005).

Ovulación

Dos a tres días antes de la ovulación, los folículos alcanzan su máxima producción de estrógenos generando una inhibición de la LH y FSH. En este momento el pool de folículos es de diferente tamaño (hasta 2mm de diferencia) y con perfiles hormonales diferentes. Cuando los estrógenos llegan a su máximo nivel, se desencadena el pico de LH, los eventos asociados con la ovulación y empiezan a disminuir los estrógenos. La ovulación sucede 30 horas después

del pico de LH y el evento ovulatorio *per se* toma de 1-3 horas (Soede et al., 1998). Los folículos ovulatorios más grandes (3-5) tienen en promedio 6-8mm y de ellos generalmente se producen los cuerpos luteos de mayor tamaño.

Las alteraciones hormonales al momento de la ovulación tienen un impacto en la fertilidad de la cerda. Una alteración en la amplitud del pico de LH puede generar falla de la ovulación y folículos quísticos o alterar la formación de los cuerpos luteos. El retardo del pico de LH con relación a los niveles de estrógenos también parece afectar la luteinización y la consecuente supervivencia embrionaria.

La estimulación sexual (feromonal, auditiva, visual y/o táctil) por parte del macho parece tener un impacto sobre la ovulación. El efecto que más claramente se ha encontrado es el de la liberación de oxitocina (Figura 2). No se sabe si el efecto es benéfico o no pero la tasa de partos tiende a ser mayor en cerdas con monta natural que por IA (Madej et al., 2005).

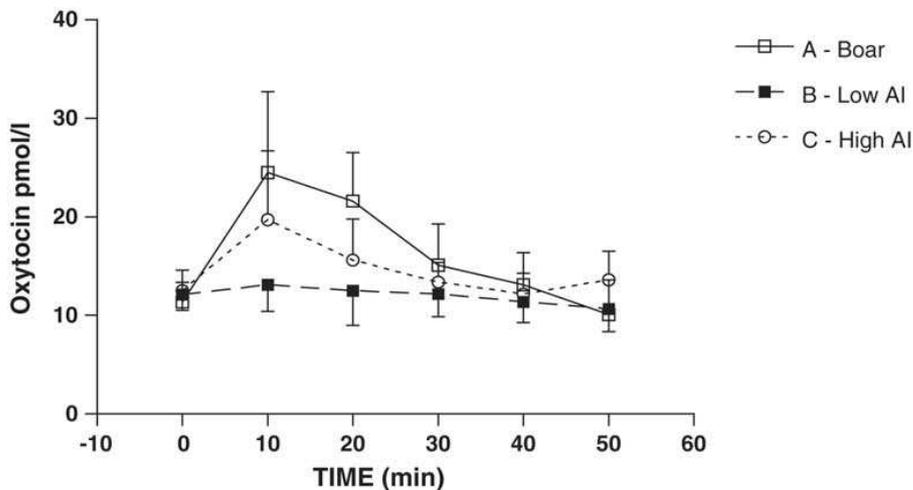


Figura 2. Efecto de la presencia del macho (boar), o del contacto humano "fuerte o débil" (Low AI, High AI) sobre la secreción de oxitocina en cerdas inseminadas (tomado de Madej et al., 2005).

Algunos autores han mostrado una reducción en el intervalo estro-ovulación (hasta de 14 horas) mediada por el plasma seminal aunque el mecanismo no está definido (Madej et al., 2005).

Estro

Durante el estro la cerda se torna receptiva al macho, muestra reflejo de permanencia, arquea el lomo, mantiene las orejas erectas, está inquieta, gruñe más, disminuye el apetito, monta a otras hembras. También se observa enrojecimiento y edema de la vulva (sobre todo en jóvenes) y aumenta la producción de moco. Los estrógenos son los responsables de estos cambios aunque no se ha demostrado una relación entre los niveles de 17 β estradiol y la intensidad o la duración del estro (Steverink et al., 1999).

La duración del celo varía entre fincas con promedio entre 12 y 60 horas (con variaciones de 24 a 96 horas). Dicha duración la afecta el tiempo de exposición al macho durante el estro, el estrés, las altas temperaturas ambientales, paridad de la cerda, intervalo destete-celo (inverso).

El inicio del celo es el que marca el momento de la ovulación y es de máxima importancia en programas de inseminación artificial (IA). La ovulación sucede hacia las 2/3 del celo y los

programas de IA basan su éxito en detectar no el celo sino el **inicio** del mismo y la **duración** promedio.

Fase luteal

Después de la ovulación, viene el proceso de luteinización conocido como la etapa de cuerpo hemorrágico (metaestro). El proceso de luteinización sucede a la par de un proceso de angiogénesis muy activa apoyada por varios factores como los IGFs y factor de crecimiento endotelial vascular (VEGF; Ptak et al., 2003). El cuerpo luteo (CL) alcanza su funcionalidad máxima hacia el día 7 del ciclo estral (350-450 mg de peso) y los niveles de P4 se correlacionan con el número de cuerpos luteos ($r=0.2-0.4$). Como se había mencionado anteriormente, el desarrollo del cuerpo luteo depende del estatus nutricional y está relacionado con los niveles del IGF1. La formación del CL se da por el pico de LH y es independiente de la secreción tónica de LH. Es decir que el CL no necesita de soporte gonadotrópico durante los primeros 10 días. En la segunda mitad de la fase luteal, los CL dependen ahora si de las LH la cual tiene un patrón de pulsatilidad de baja frecuencia y mayor amplitud.

Los niveles de progesterona y el nivel nutricional están asociados a una mayor supervivencia embrionaria. Al mantener un nivel nutricional alto, se aumenta el metabolismo hepático y se pueden disminuir los niveles de P4. Por esta razón es frecuente incrementar el nivel de energía en la dieta para proteger la gestación de la cerda. Sin embargo esta relación nutrición-supervivencia embrionaria no ha sido claramente demostrada (Quesnel et al., 2010).

La luteolisis sucede hacia los 15 días del ciclo, pero solo hasta el día 12-13 el CL es sensible a las prostaglandinas (PG). El CL es resistente a la luteolisis antes del día 12 debido a un escaso número de receptores para la PG y por esta razón las PGs no son utilizadas en sincronización del ciclo en porcinos.

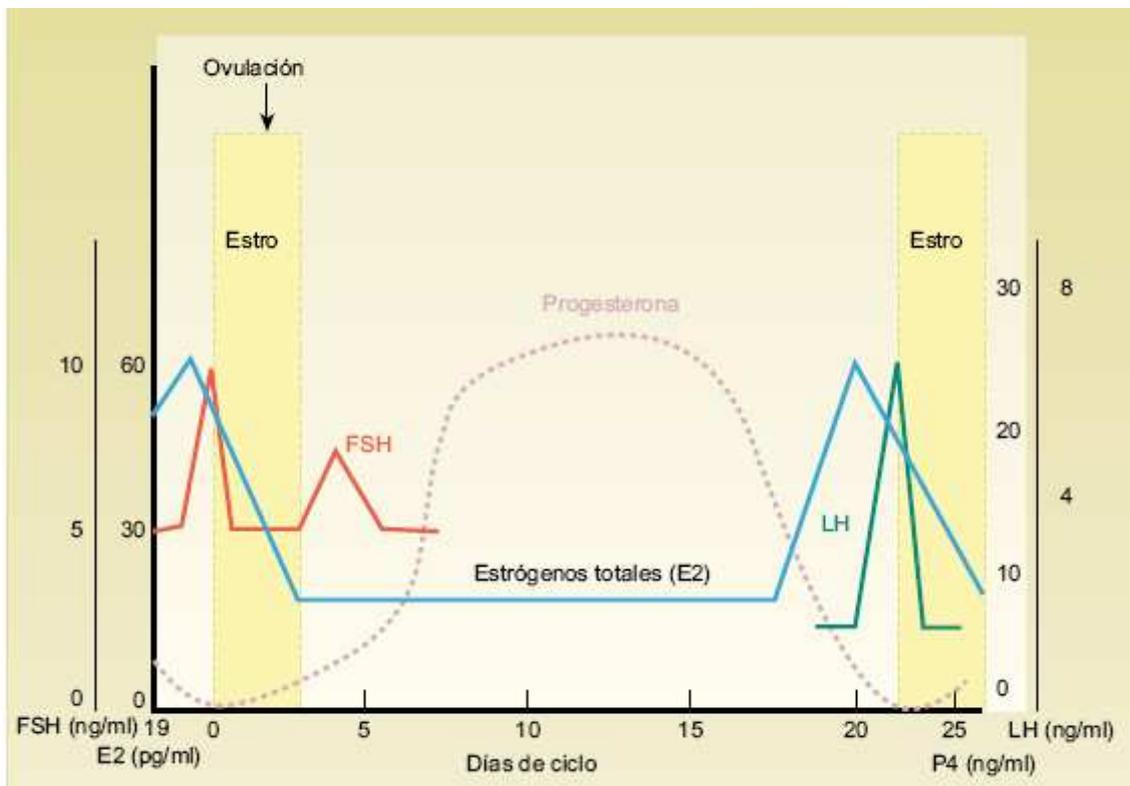


Figura 3. Diagrama que ilustra los eventos endocrinos durante el ciclo estral de la cerda (Tomado de Laing et al., 1991).

La ultrasonografía como herramienta de monitoreo del ciclo estral

La ultrasonografía (US) ha permitido conocer aun mejor la dinámica folicular en la cerda. Esto ha tomado implicaciones prácticas ya que es posible monitorizar los ovarios de la cerda al momento del celo y predecir de mejor forma el momento más adecuado para inseminar la cerda. La recomendación para realizar este monitoreo es de intervalos de 24 horas. Aunque puede ser demasiado trabajo monitorear por US las cerdas al servicio puede ser una manera de mejorar tasa de preñez y podría justificarse económicamente. El US también permite detectar patologías del tracto reproductivo, como son los quistes ováricos (estructuras mayores a 11mm), fallas en la ovulación, ovarios inactivos, CL persistentes, endometritis, metritis, piómetra. Otra forma práctica de manejar el US, es diagnosticando preñez a las 20-21 días. Las hembras que no estén preñadas se deben valorar de mejor manera, evaluando los ovarios y el útero para detectar patologías y así corregirlas o tomar la decisión sacrificar la cerda (Kauffold y Althouse, 2007).

Conclusiones

Las investigaciones en fisiología del ciclo estral han ayudado a entender los mecanismos asociados con la fertilidad de la cerda y han mostrado sus interrelaciones con factores como nutrición, estrés edad, destete entre otros. También ha permitido mejorar el desempeño reproductivo al manipular el ciclo a través de las mismas hormonas que intervienen el ciclo. Cada día se conoce más de la fisiología reproductiva y a través de entenderla se desarrollan herramientas biotecnológicas que buscan mejorar la productividad de la piara.

BIBLIOGRAFIA

Barb, C.R., Kraeling, R.R., Rampacek, G.B., Hausman, G.J., 2006. The role of neuropeptide Y and interaction with leptin in regulating feed intake and luteinizing hormone and growth hormone secretion in the pig. *Reproduction* 131: 1127–1135.

Christenson RK, Ford JJ. Puberty and estrus in confinement-reared gilts. *J Anim Sci.* 1979; 49(3): 743-51.

Guthrie, H.D., 2005. The follicular phase in pigs: follicle populations, circulating hormones, follicle factors and oocytes. *J. Anim. Sci.* 83: E79–E89.

Kauffold J., Althouse GC. 2007. An update on the use of B-mode ultrasonography in female pig reproduction. *Theriogenology* 67: 901–911

Knox, R.V., 2005. Recruitment and selection of ovarian follicles for determination of ovulation rate in the pig. *Domest. Anim. Endocrinol.* 29: 385–397.

Knox, R.V., Vatzias, G., Naber, C.H., Zimmerman, D.R., 2003. Plasma gonadotropins and ovarian hormones during the estrous cycle in high compared to low ovulation rate gilts. *J. Anim. Sci.* 81: 249–260.

Lucy, M.C., Liu, J., Boyd, K., Bracken, C.J., 2001. Ovarian follicular growth in sows. *Reproduction* 58 (Suppl.): 31–45.

Madej A., Lang A., Brandt Y., Kindahl H., Madsenc MT., Einarsson S. 2005. Factors regulating ovarian function in pigs. *Domestic Animal Endocrinology* 29: 347–361

Ptak, A., Gregoraszczyk, E.L., Rzas, J., 2003. Growth hormone and insulin-like growth factor-1 action on progesterone secretion by porcine corpora lutea isolated at various periods of the luteal phase. *Acta Vet. Hung.* 51: 197–208.

Quesnel, H., Boulot, S., Serriere, S., Venturi, E., Martinat-Botté, F., 2010. Post-insemination level of feeding does not influence embryonic survival and growth in highly prolific gilts. *Anim. Reprod. Sci.* 120: 120–124.

Soede, N.M., Hazeleger, W., Kemp, B., 1998. Follicle size and the process of ovulation in sows as studied with ultrasound. *Reprod. Domest. Anim.* 33: 239–244.

Steverink, D.W., Soede, N.M., Groenland, G.J., van Schie, F.W., Noordhuizen, J.P., Kemp, B., 1999. Duration of estrus in relation to reproduction results in pigs on commercial farms. *J. Anim. Sci.* 77: 801–809.

Turner, A.I., Tilbrook, A.I., 2006. Stress cortisol and reproduction in female pigs. In: Ashworth, C.J., Kraeling, R.R. (Eds.), *Control of Pig Reproduction VII*. Nottingham University Press.

van den Brand, H., Dieleman, S.J., Soede, N.M., Kemp, B., 2000a. Dietary energy source at two feeding levels during lactation of primiparous sows: I. Effects on glucose, insulin, and luteinizing hormone and on follicle development, weaning-to-estrus interval, and ovulation rate. *J. Anim. Sci.* 78: 396–404.

Waclawik, A., Blitek, A., Kaczmarek, J., Kiewisz, J., Ziecik, A.J., 2009. Antiluteolytic mechanisms and the establishment of pregnancy in the pig. In: Rodriguez-Martinez, H., Vallet, J.L., Ziecik, A.J. (Eds.), *Control of Pig Reproduction VIII*. , pp. 307–320.