

FISIOLOGIA DE LA REPRODUCCION DEL MACHO

Dr. Héctor Pérez Esteban DrC.

INTRODUCCIÓN

En el macho bovino, la pubertad aparece entre los 7 y 12 meses de edad. Se asocia con el desarrollo testicular, y desde el punto de vista endocrino es expresión de los cambios en los pulsos de secreción de LH así como del impacto de esta gonadotropina sobre la gónada masculina donde inicialmente ocurre producción de estrógenos, cambiando el perfil secretor hacia la androstenediona y la testosterona cerca de los 7 meses de edad. A partir de este momento, las pruebas empleadas para evaluar la calidad seminal dan como resultado la observación del incremento de la motilidad y concentración espermática, así como del porcentaje de espermatozoides normales. Por otra parte, se ha informado que en el toro la máxima eficiencia productiva se observa hacia los 4 años donde es mayor la producción de semen, declinando hacia los 7 años de edad.

Los factores que afectan la presentación de la pubertad son similares a los mencionados anteriormente cuando se abordó este tópico en la hembra. No obstante, en la literatura existe convergencia al señalar que la subalimentación constituye uno de los mas frecuentes.

ANATOMOFISIOLOGÍA DE LOS ORGANOS GENITALES MASCULINOS

El sistema genital masculino está integrado por los órganos sexuales primarios representados por las gónadas o testículos; los órganos sexuales secundarios que comprenden un sistema canalicular constituido por la red de testis, los conductos eferentes, epidídimo y conductos deferentes; los órganos sexuales accesorios cuyas secreciones forman el plasma seminal (próstata, vesículas seminales, glándulas bulbouretrales o de Cowper y glándulas uretrales o de Littre y el pene.

Los tubulos seminíferos constituyen el lugar de producción de los espermatozoides que posteriormente migran a los conductos eferentes, de estos al epidídimo y de aquí al conducto deferente que presenta una dilatación o ampolla localizada próxima a la glándula prostática. A cada lado de la próstata se encuentran las vesículas seminales que vierten su contenido en el extremo prostático de la ampolla, mientras que el contenido de la ampolla y la vesícula prostática pasan al conducto eyaculador que atraviesa el cuerpo de la glándula prostática para vaciarse en la porción inicial de la uretra y de aquí salir al exterior. En este segmento encontramos una secreción mucoide producida por las glándulas de Littre, localizadas en toda la extensión de la uretra y por las glándulas bulbo uretrales. Estas últimas son voluminosas y se localizan lateralmente cerca del origen de la uretra. La secreción de ambas glándulas tiene como función limpiar y lubricar la uretra antes de la cópula.

Organos sexuales primarios

Testículos

En los mamíferos, son órganos pares generalmente asimétricos, de forma ovalada, comprimidos lateralmente y situados en la región inguinal, untuosos al tacto y alojados en un divertículo del abdomen, las bolsas escrotales que exteriormente se encuentran revestidas por una gruesa túnica fibrosa que les sirve de protección y garantiza la adecuada función espermatogénica, mientras que en las aves se localizan en la cavidad abdominal. De forma similar ocurre en los roedores, con la diferencia de que los testículos descienden a las bolsas escrotales en la estación de reproducción. En los mamíferos, el borde de inserción epididimario del testículo es el punto por el que la glándula se encuentra suspendida en el escroto por medio del cordón espermático y el epididimo. En el bovino los testículos son algo más grandes (15 cm de longitud) y el escroto está situado algo más hacia adelante al comparar con el equino donde la gónada tiene aproximadamente entre 10 y 12 cm de largo, mientras que en el cerdo la implantación del escroto es a corta distancia del ano y los testículos presentan forma elíptica. En el perro el escroto está situado en el punto medio entre la región inguinal y el ano, siendo los testículos relativamente pequeños y ovoides.

Las gónadas en el macho tienen a su cargo dos papeles fisiológicos principales que son la función exocrina o espermatogénica y la endocrina o producción de andrógenos, siendo ambas controladas por las gonadotropinas hipofisarias FSH y LH. Se encuentra recubierto por el peritoneo y tiene una abundante irrigación (arterias epididimaria y espermática mayor y menor) e inervación y está dividido en lóbulos separados por septos que se proyectan hacia la porción más profunda del órgano donde se localiza el mediastino, mientras que el parenquima del órgano lo integran un gran número de tubos seminíferos presentes en cada uno de los lóbulos. De esta forma, el testículo, se compone básicamente de tubos seminíferos y tejido intersticial. Los tubos seminíferos son muy sinuosos, desembocan en la red de testis y están formados por varias capas de células superpuestas, limitando externamente con una membrana basal que se encuentra directamente en contacto con los capilares sanguíneos que aportan los nutrientes necesarios. Estos tubos son los encargados de elaborar y segregar los espermatozoides. Para ello constan de dos tipos de células, las espermatogonias que se encuentran en estrecho contacto con la membrana basal y que dan origen al gameto masculino y las células de Sertoli, intercaladas entre las espermatogonias, sirviendo no sólo de sostén (células de sustentación), sino además con una función trófica aportando elementos nutritivos que posibilitan su desarrollo inicial. Por otra parte, en los intersticios de los tubos seminíferos se encuentran las células intersticiales o de Leydig con función endocrina. Estas tienen a su cargo la producción de andrógenos, de los cuales el más representativo es la testosterona. La producción hormonal del testículo como veremos más adelante es de vital importancia para la adecuada formación de los espermatozoides y el desarrollo de los caracteres sexuales secundarios.

Función exocrina del testículo

Se denomina función exocrina del testículo o espermatogénesis al proceso gracias al cual tiene lugar la formación y almacenamiento de los espermatozoides a partir de las espermatogonias en el tubo seminífero bajo el gobierno de las gonadotropinas hipofisarias en acción sinérgica con los andrógenos. La duración total del ciclo partiendo de la espermatogonia hasta la formación del espermatozoide tiene una duración aproximada de 65, 49 y 38 días en el toro, carnero y cerdo respectivamente. En el macho impúber no hay receptividad para las gonadotropinas hipofisarias, indicando que existen otros factores de desarrollo somático que desencadenan esta respuesta a la edad requerida. Este proceso comienza en la mayor parte de las especies entre los 12 y 18 meses de edad cuando se alcanza la pubertad y se extiende durante toda la vida reproductiva.

En una primera etapa, las células germinativas, espermatogonias primitivas, de tipo A_1 o activas, sufren una división en 16 células para alcanzar un grado mayor de diferenciación, transformándose en espermatogonias latentes o de tipo A_2 que experimentan una nueva mitosis, de manera que el proceso se repite indefinidamente, existiendo siempre una población disponible de espermatogonias tipo A_2 que van migrando desde su posición inicial en la membrana basal para alcanzar una localización mas central y quedar envueltas por los pliegues citoplasmáticos de las células de Sertoli que le sirven de sostén, protección y nutrición. Posteriormente se produce la primera división meiótica formándose a partir del espermatocito primario el espermatocito secundario. La segunda división meiótica da lugar a 4 espermátides a partir del espermatocito primario original. Las dos divisiones meióticas ocurridas tienen la importancia de posibilitar que la espermátide así formada tenga la mitad del material genético contenido en la espermatogonia que le dio origen. En las semanas posteriores, las espermátides se mantienen próximas a las células de Sertoli, produciéndose en forma paulatina una serie de cambios morfofisiológicos que dan lugar finalmente al espermatozoide. Básicamente los eventos consisten en pérdida de una porción citoplasmática, reorganización de la cromatina nuclear y recolección de material citoplasmático y de la membrana celular para la formación de la cola. Durante la espermatogenesis el papel de las células de Sertoli es de vital importancia, porque además de las funciones que mencionamos estas tienen capacidad de síntesis esteroideogénica y enzimática lo que pudiera jugar un papel decisivo en la maduración espermática. De forma similar bajo la acción de la FSH producen una proteína denominada androgen binding protein (ABP) que tiene con elevada afinidad por la testosterona, lo que facilita su captura en el tubo seminífero y garantiza una adecuada concentración de la hormona, condición *sine qua non* para la maduración del espermatozoide. Los espermatozoides obtenidos de los tubulos seminíferos y primeras porciones del epididimo no tienen motilidad y en consecuencia poseen bajo poder fecundante. Sin embargo, después de permanecer un tiempo en el epididimo adquieren motilidad limitada gracias a la acción de proteínas inhibitoras. En tanto son expulsados al exterior mediante la eyaculación permanecen en la red testicular en un medio líquido que actúa como preservativo y medio de transporte, en parte aportado por las células de Sertoli.

La espermatogénesis se encuentra gobernada desde el punto de vista endocrino por la FSH, LH, testosterona, estrógenos y GH e influida por algunos factores tales como la temperatura testicular y las variaciones estacionales. La acción estimulante de la FSH sobre las células de Sertoli es de vital importancia en la espermiogénesis (transformación de espermátides en espermatozoides), mientras que la LH al estimular las células de Leydig promueve la síntesis necesaria de testosterona para la maduración espermática. Esta acción se ve reforzada por la síntesis de ABP en las células de Sertoli con lo que se garantiza una adecuada concentración en los tubulos seminíferos, no sólo de testosterona sino también de estrógenos en la fase de maduración de los espermatozoides. Por otra parte, la GH con sus acciones contribuye a regular los procesos anabólicos básicos del testículo y promueve la mitosis de las espermatogonias. Además resulta probable que otras hormonas como los factores de crecimiento similares a la insulina de tipo I y II (FCSI) también intervengan de forma similar a la GH. Además del control hormonal de la espermatogénesis, resulta de vital importancia la adecuada posición y temperatura del escroto, aspectos estos muy vinculados entre sí. Si bien es cierto que en algunas especies de mamíferos y en las aves los testículos son funcionales desde su ubicación anatómica en la cavidad abdominal, para los mamíferos domésticos adultos y normales, los fallos que se producen en el descenso testicular a las bolsas escrotales determina el fenómeno conocido como criptorquidia. De lo anterior se desprende que cuando es unilateral ello ocasiona una disminución proporcional de la fertilidad, pero cuando el fallo se produce para ambos testículos ocasiona esterilidad irreversible. La importancia de la temperatura testicular en su relación con la espermatogénesis se pone de manifiesto a través de este hecho. Para lograr una correcta interacción entre ambas funciones el testículo debe mantener una temperatura inferior a la corporal y para ello posee un mecanismo propio de termorregulación en el que participan el escroto, los músculos cremaster y el riego sanguíneo regional. Básicamente, el problema estriba en la regulación del área de la superficie escrotal y ascenso o descenso de los testículos en las bolsas escrotales lo que determina su grado de proximidad a la cavidad abdominal donde la temperatura es superior. En este sentido, la túnica dartos y los músculos cremastericos regulan el area de superficie escrotal, mientras que la arteria espermática y el plexo panpiniforme permiten un mecanismo de intercambio termico. De esta forma, durante la época más calurosa del año, el dartos y los músculos cremastericos se relajan al máximo y los testículos se alejan de la cavidad abdominal al descender en las bolsas escrotales con lo que aumentan las perdida de calor, ocurriendo el fenómeno inverso cuando desciende la temperatura ambiente. Esta respuesta refleja es inducida por los termorreceptores presentes en la pared escrotal que incluso pueden desencadenar una respuesta generalizada en el organismo. Además la piel del escroto cuenta con glándulas sudoríparas con inervación adrenérgica.

Función endocrina del testículo

La síntesis de andrógenos testiculares tiene lugar a partir de la acción de una compleja batería enzimática en las células de Leydig ubicadas en los intersticios de los túbulos seminíferos del testículo. La hormona más representativa es la testosterona que posee mayor actividad biológica al comparar con la dihidrotestosterona y la androstendiona. La síntesis hormonal teniendo como precursor al colesterol ocurre a nivel del retículo

endoplásmico. El colesterol al entrar a las mitocondrias se transforma por acción enzimática en pregnenolona. Posteriormente en los ribosomas la pregnenolona tiene 2 destinos. Se hidroxila a 17-alfa-hidroxipregnenolona precursor de la dehidroepiandrosterona o se transforma en progesterona y esta en 17-alfa-hidroxipregnenolona. En ambos casos a partir de estos metabolitos intermedios, en la pubertad se produce la síntesis de testosterona y los otros andrógenos que abandonan la célula de Leydig por difusión para alcanzar la linfa, el líquido tubular y la sangre donde viajan en equilibrio entre una forma unida a proteínas transportadoras como la albúmina y las globulinas y la forma libre que constituye la fracción más pequeña pero biológicamente activa de la hormona.

Papeles fisiológicos de los andrógenos

Sus acciones pueden dividirse en 2 grandes grupos, aquellas que tienen como órgano blanco el propio aparato genital del macho y un segundo grupo de acciones que se despliegan sobre el metabolismo en virtud de sus efectos anabólicos. Los andrógenos estimulan el crecimiento, desarrollo y mantenimiento de la actividad funcional de los órganos sexuales primarios, secundarios y accesorios incluyendo el pene. Estimulan la libido y potencia sexual del macho. Así mismo son responsables del desarrollo de los caracteres sexuales secundarios, lo que se traduce en el mayor desarrollo corporal que se observa sin excepción en el macho donde la cintura escapular es mas ancha que la pelviana y una distribución diferente a la hembra de los depósitos de grasa corporal. Un ejemplo muy ilustrativo es el toro donde el peso corporal del animal maduro con frecuencia duplica al de la hembra de igual raza. Por otra parte, influyen en la pigmentación (dicromismo del pelaje) y crecimiento del pelo en los mamíferos y de las plumas en las aves donde son mas oscuros en ciertas regiones del cuerpo, el desarrollo de los cuernos en los ungulados, la vocalización grave por hipertrofia laríngea y engrosamiento de las cuerdas vocales y la conducta excretora de micción. Incluso se considera también la producción de feromonas ya que algunas son específicas del sexo y dependen de los esteroides gonadales.

Las acciones metabólicas de los esteroides androgénicos se traducen en un efecto anabólico sobre las proteínas lo que unido a una disminución del catabolismo aminoacídico da como resultado un efecto miotrófico que conduce al incremento de la masa muscular que conjuntamente con el retraso del cierre epifisario determinan la mayor talla corporal en el macho con respecto a la hembra. Otras acciones vinculadas con el crecimiento son el incremento de la retención de nitrógeno y calcio.

Organos sexuales secundarios

Epidídimo

Se localiza a lo largo de la región medial del testículo, su longitud es variable de acuerdo con la especie y constituye un tubo único enrollado que consta de 3 partes que son cabeza, cuello y cola. Este segmento tubular esta tapizado por epitelio cilíndrico ciliado rodeado de tejido conectivo y fibras de músculo liso que son mas abundantes en la cola.

La zona de la cabeza esta localizada en el extremo proximal del testículo y la misma recoge los espermatozoides que provienen de los tubulos seminíferos. Se estima que aproximadamente el tiempo de migración epididimaria es de 10, 11, 14 y 15 días respectivamente en el conejo, toro, cerdo y caprino. En este segmento, los espermatozoides sufren cierto grado de maduración y pueden permanecer viables durante periodos prolongados de tiempo debido a que su motilidad y metabolismo son muy bajos. En el macho bovino, el epididimo tiene una amplia capacidad de almacenaje de espermatozoides que oscila entre 20,000 y 80,000 millones lo que esta en relación con la edad y el desarrollo testicular.

Conducto deferente

Este segmento posee una túnica de músculo liso bien desarrollada. Se extiende desde la cola del epididimo hasta el cuello de la vejiga, desembocando en la pared dorsal de la uretra junto con los conductos de las glándulas dando lugar a la formación de una vía común que es el conducto eyaculador. La ampolla del conducto deferente no esta presente en el cerdo y en otras especies tiene un tamaño variable ya que es pequeña en caninos y felinos y de mayor tamaño en equinos y bovinos.

ORGANOS SEXUALES ACCESORIOS

Las glándulas sexuales accesorias constituyen un pool de secreciones exocrinas que suministran la mayor parte del plasma seminal rico en carbohidratos, sales de ácido cítrico, proteínas, aminoácidos, enzimas, vitaminas hidrosolubles y sustancias minerales con un poder tampón relativamente elevado. De aquí que el plasma seminal constituye un medio líquido especialmente apto para el desarrollo de las funciones vitales de los espermatozoides. Las glándulas anexas del aparato genital entran en actividad tras la aparición de la pubertad, tienen un desarrollo variable de acuerdo con la especie, son palpables en parte por vía rectal en animales mayores y en los machos castrados son rudimentarias.

Las secreciones de estas glándulas se vierten a la uretra en el momento de la eyaculación gracias a la contracción de las fibras de músculo liso presentes en su parenquima y que están inervadas por el sistema nervioso vegetativo.

VESÍCULAS SEMINALES

Las vesículas seminales son glándulas pares, situadas en la cavidad pelviana, encima de la vejiga urinaria. En el caballo sólo forman una vesícula propiamente dicha, mientras que en el cerdo y los rumiantes tienen apariencia de glándulas compactas y no están presentes en los carnívoros. Se encuentran revestidas de epitelio secretor que produce un material mucoide rico en levulosa y pequeñas cantidades de ácido ascórbico, inositol, ergotonina, aminoácidos, fosforilcolina y prostaglandinas. Durante la eyaculación, las vesículas seminales vacían su contenido en el conducto eyaculador al mismo tiempo que el conducto deferente evacua el semen. El producto de su secreción tiene gran influencia en los espermatozoides y participa en el volumen del eyaculado hasta un 50%. Una vez depositado el semen en el aparato genital de la hembra, resulta

probable, que el incremento de la liberación de prostaglandinas en el útero contribuya a la progresión de los espermatozoides hacia las trompas de Falopio.

PRÓSTATA

La próstata está situada sobre el cuello de la vejiga y la primera porción de la uretra, vertiendo su secreción mediante varios conductos excretores. La misma se caracteriza por ser un líquido alcalino claro de aspecto lechoso, rico en fosfatasa ácida, prótidos, lípidos, hexosas y espermina, sustancia que le da al eyaculado su olor característico. Entre sus componentes vale la pena destacar por su importancia la síntesis de una proteína conjugada, denominada antiglutinina cefálica cuya función estriba en evitar la aglutinación espermática. Durante la eyaculación la cápsula de la glándula se contrae simultáneamente con las contracciones del conducto deferente y las vesículas seminales, de modo que el líquido excretado se une a la masa de espermatozoides. La reacción alcalina de la secreción prostática es esencial para la adecuada fertilización del oocito ya que neutraliza las secreciones ácidas con las que el espermatozoide entra en contacto al ingresar en el aparato genital de la hembra. Esta glándula es voluminosa en el perro, tal vez por ser la única glándula accesoria existente, en tanto que es proporcionalmente menor en orden decreciente en el equino, bovino, cerdo y pequeños rumiantes. En el bovino y el cerdo esta compuesta de un cuerpo y una porción difusa localizados en el origen de la uretra, mientras que en pequeños rumiantes esta formada por dos lóbulos unidos por un istmo. En el hombre de forma similar a como sucede en el perro la glándula puede sufrir hipertrofia a edades avanzadas y dificultar la micción por compresión de la uretra, mientras que la castración produce disminución considerable de su volumen. Por otra parte, su extirpación en animales de experimentación no va siempre acompañada de reducción del poder fecundante, sobre todo si se mantiene el funcionalismo de las vesículas seminales y de las glándulas bulbo uretrales.

GLANDULAS BULBOURETRALES O DE COWPER

Son glándulas ovoides y pares, de 2-3 cm de largo. Están envueltas en el músculo bulbo-cavernoso y desembocan por separado en la uretra con la que se encuentran en contacto a la altura del estrecho posterior de la pelvis. Tienen una estructura lobulosa y los lóbulos se encuentran divididos por tabiques ricos en tejido conectivo.

Su desarrollo varía de acuerdo con la especie, siendo más voluminosas en el cerdo, mientras que en el caballo y el toro tienen aproximadamente el tamaño de una nuez, para disminuir proporcionalmente en pequeños rumiantes y en el gato, en tanto que están ausentes en el perro. Su secreción tiene como función limpiar y lubricar la uretra antes de la copula, con el objetivo de facilitar el tránsito de los espermatozoides por este segmento que constituye una vía común de los sistemas genital y urinario.

GLANDULAS URETRALES DE LITRE

Están a su vez constituidas por dos tipos de glándulas, las intra mucosas que son pequeñas, muy numerosas en la región cavernosa de la uretra y localizadas en la lamina propia y las extra mucosas, de mayores dimensiones con conductos que suelen

abrirse en la uretra formando ángulos agudos. Ambos tipos de glándulas segregan una sustancia mucoide que conjuntamente con la secreción de las glándulas de Cowper tienen la función de limpiar y lubricar la uretra antes del paso de los espermatozoides.

CONDUCTOS SEXUALES

Los conductos sexuales o sistema canalicular del testículo derivan embriológicamente de los conductos de Wolff. Este sistema tubular comunica los testículos con el exterior a través de la uretra vía común de los sistemas genital y urinario. Los conductos sexuales se originan en el testículo y forman la red de testi (rete testi) integrada por una serie de tubulos muy finos recubiertos de epitelio y situada en el mediastino testicular. Del mediastino parten 12 o 15 tubulos que son los conductos eferentes, que son rectos al principio y después sinuosos, para reunirse y formar un solo conducto, denominado epidídimo.

Los espermatozoides maduros al separarse de las células de Sertoli viajan por este sistema canalicular a partir de los tubulos seminíferos a la rete testi, los conductos eferentes y llegan finalmente al epidídimo donde pueden permanecer viables durante largo tiempo gracias a que su motilidad y su metabolismo son casi nulos. En este segmento continúan madurando y se recubren de una fina película proteica que los protege. En el momento de la eyaculación la contracción de la musculatura lisa del epidídimo posibilita que una parte de los espermatozoides alcancen el canal espermático, cuyas contracciones peristálticas facilitan su transito por la uretra donde se reúnen con las secreciones de las glándulas anexas para ser expulsados al exterior. En el conducto deferente esta a continuación del epidídimo y se extiende a partir de la base del testículo en dirección dorsal; formando parte del cordón espermático atraviesa el anillo inguinal, a cuyo nivel se separa de las arterias, venas, nervios y otros elementos anatómicos del cordón. Se dirige por la cavidad abdominal hacia la pelvis, y es fundamentalmente un segmento tubular destinado a la conducción de los espermatozoides desde el epidídimo hasta la porción pélvica de la uretra.

El conducto deferente participa en el mecanismo de eyaculación, merced a las contracciones involuntarias de su musculatura. En la región pelviana se ensancha para formar la ampolla de Henle que posee numerosas glándulas y sirve de almacén a los zoospermicos. Estas glándulas van a segregar fructosa y ácido cítrico (aunque no son la fuente principal de estas sustancias).

La uretra es la zona común de transito para los productos elaborados por los testículos, las vías genitales excretoras y las glándulas accesorias, así como para la orina excretada.

Se extiende por la cavidad pelviana y a lo largo del pene para terminar la extremidad del glande pasando, en el orificio uretral externo.

Pene

Constituye el órgano copulador del macho, forma la porción extrapelviana de la uretra y está compuesto básicamente de 2 cuerpos de tejido eréctil que forman el cuerpo

cavernoso del pene y de la uretra respectivamente. El pene se localiza en la región inguinal y se extiende desde el arco isquiático hacia delante hasta la región umbilical a nivel de la línea media. Está sostenido por la fascia del pene y la piel y su extremo libre está envuelto en una bolsa cutánea denominada prepucio. El órgano desde el punto de vista anatómico se divide para su estudio en raíz, cuerpo y glande. La raíz se inserta en las porciones laterales del arco isquiático por 2 pilares convergentes en la parte ventral del arco, mientras que la uretra discurre por encima del arco entre los pilares y se encorva hacia delante para incorporarse al pene. El cuerpo constituye la parte más importante, se inicia en la unión de ambos pilares donde se inserta en la sínfisis isquiática por los ligamentos suspensorios del pene que a su vez se unen con el tendón de origen de los músculos rectos internos. La región dorsal del cuerpo se caracteriza por presentar nervios, arterias y un abundante plexo venoso, en tanto que por la cara ventral discurre la uretra y las caras laterales están tapizadas por un plexo venoso. Finalmente el glande constituye la porción libre y más ancha del órgano cuya base presenta un reborde prominente denominado corona.

La introducción del pene en la vagina requiere de la previa erección que se efectúa por la acción conjunta del llenamiento de sangre de los cuerpos cavernosos gracias a la dilatación arterial y contracción de las vénulas facilitado ello por la distribución de válvulas en estas últimas, unido a la contracción de los músculos isquiocavernosos que comprimen la vena dorsal del pene contra el arco isquiático. Por otra parte, el grado de dilatación de los cuerpos cavernosos con el objetivo de incrementar el tamaño del órgano en la erección se encuentra en relación directa con el desarrollo de las capas de tejido conectivo que rodean al tejido de tipo esponjoso.

Los rumiantes y el cerdo presentan un tipo de pene fibroelástico, no existiendo gran aumento de su tamaño durante la erección. En el perro, el glande presenta un cuello largo con un bulbo prominente, mientras que el cuerpo del órgano posee una abundante distribución de tejido fibroso, en tanto que el tejido conectivo del glande está poco desarrollado pero presenta una amplia distribución de fibras elásticas y músculo liso. En esta especie, el prepucio es laxo y después de la introducción del pene, el aumento de tamaño del músculo bulbouretral unido a la contracción de los músculos vestibulares determinan el anclaje característico que se extiende incluso más allá de efectuada la eyaculación. Por su parte el gato presenta espinas cornificadas en la región del glande cuyo desarrollo es proporcional con los niveles de andrógenos y las mismas tienen como función estimular la respuesta ovulatoria refleja. En este sentido debemos recordar que para esta especie la ovulación tiene lugar en forma inducida por el coito. Por su lado, en el macho bovino, el pene es muy susceptible a sufrir desviaciones durante la erección y protrusión, lo que da como resultado que con frecuencia se produzcan intentos fallidos al ser introducido en la vagina. Se encuentra rodeado de una serie de pequeñas laminillas que tienen importancia para su sostén y protrusión.

Erección y eyaculación

La erección se desencadena básicamente por excitaciones de naturaleza sensorial, a partir de la percepción de las secreciones odoríferas de las hembras en celo unido a

todas las excitaciones que ingresan al sistema nervioso central a través de los órganos de los sentidos. De esta forma, la copula en todas las especies de animales domésticos va precedida de un periodo de preparación en el que se produce la excitación sexual de la hembra y el macho durante la cual en este último se incrementa considerablemente la irrigación de los genitales que posibilita la erección. La erección del pene comienza en el bulbo uretral progresando hasta la extremidad y se produce gracias a la dilatación arterial que se acompaña de una reducción de la circulación venosa, en parte por la presencia de válvulas venosas, pero sobre todo gracias a la fuerte contracción del músculo isquiouretral que refuerza la acción de erección al comprimir el sistema venoso regional. Los cambios vasculares del pene se producen bajo el gobierno de los nervios erectores y dan como resultado un aumento de hasta 5 veces su tamaño por incremento progresivo del volumen de los cuerpos cavernosos del pene, la uretra y el glande, mientras que la contracción de los músculos bulbo e isquiocavernosos durante la ejecución de la cópula amplifican el grado de erección. La presencia del glande en algunas especies como el equino y los carnívoros determina que la erección máxima se alcance después de la introducción del pene en la vagina lo que probablemente tenga como objetivo facilitar la misma, mientras que en el toro la abundante presencia de tejido fibroelástico es la causa que determina el escaso aumento de volumen del pene que sin embargo aumenta su longitud de manera apreciable por relajación del músculo retractor del pene. El control nervioso de la erección se produce a partir de la presencia de un centro genitoespinal localizado en la región lumbosacra el que a su vez está bajo la influencia de la corteza a través de los estímulos sensoriales que ingresan a la misma mediante los órganos de los sentidos.

La excitación sexual de la hembra en celo durante la fase preparatoria del coito unido a la penetración del pene en la vagina propician en la misma el establecimiento de reflejos encaminados no sólo a facilitar el desarrollo exitoso del acto sexual, sino además a proveer condiciones favorables para el desplazamiento de los espermatozoides y por consiguiente para que se consume la fecundación. De esta forma, la secreción de las glándulas vestibulo vaginales y las secreciones uterinas que alcanzan la vagina facilitan la introducción y desplazamiento del pene en la vagina. Los músculos que rodean la vagina se contraen, comprimiendo al pene y se producen contracciones peristálticas del cervix que facilitan el ascenso de los espermatozoides hacia el oviducto. Los reflejos que desencadenan la eyaculación tiene como punto de partida la estimulación mediante fricción de los corpúsculos y terminaciones nerviosas sensitivas del pene. Ello va antecedido según el caso por las contracciones de la musculatura lisa y los movimientos peristálticos del epididimo, conducto deferente y glándulas accesorias que incorporan su secreción, transitando el semen hasta la uretra donde las contracciones peristálticas de los músculos bulbo e isquiocavernoso que la rodean determinan su salida al exterior. La coordinación de todas estas acciones que permiten la ejecución de este complicado reflejo asienta en el centro genitoespinal localizado en la región lumbar desde L2 hasta L4. Las fibras simpáticas procedentes de los pares de nervios lumbares de esta región hacen sinapsis en el ganglio mesentérico posterior y de aquí inervan las estructuras mencionadas a través del nervio hipogástrico.

En especies como equinos, rumiantes y cerdos, donde el cervix se encuentra abierto, la mayor parte del eyaculado se deposita en el útero lo que unido a las contracciones del miometrio producto de la descarga de oxitocina facilita el transporte de los espermatozoides.

Conducta copulatoria

Está en relación con el patrón de comportamiento de acuerdo con la especie, lo que a su vez se relaciona con algunos factores como la estructura anatómica del pene y el aporte que hacen las glándulas accesorias al volumen final del eyaculado, existiendo una relación directa entre el tiempo de duración de la copulación y de la eyaculación. De acuerdo con esto, para machos con pene de constitución fibroelástica y pequeños volúmenes de eyaculado, la copula es rápida y el periodo refractario corto. Pudiera pensarse que por la estructura histológica fibroelástica del pene en el cerdo este debería poseer un tiempo de copulación corto, sin embargo, su abundante volumen de eyaculado que puede alcanzar los 250 ml determina un incremento de esta fase. En el equino, la elevada vascularización del órgano copulador unido al elevado volumen eyaculatorio, en el perro la prolongada salida de la secreción prostática y el anclaje del bulbo del glande en la vulva, y en el gato, donde la LH se libera en la hembra para desencadenar la ovulación producto de un reflejo neuroendocrino, son las razones que en estas especies explican una prolongación en el tiempo de copulación.

Aún cuando la cubrición se produce de forma similar descansando el macho sobre el tren posterior de la hembra a la que abraza lateralmente con sus extremidades anteriores a nivel de la región lumbar, este acto tiene varios componentes comunes. Se describe como palpación el movimiento rápido de las extremidades anteriores del macho sobre la zona de los flancos de la hembra, lo que se acompaña de movimientos rítmicos de la pelvis denominados empujes pélvicos, mientras que la introducción del pene con o sin eyaculación se denomina copulación completa, en tanto que cuando el macho no logra la introducción y cesa en su intento, se dice que la copulación fue incompleta. A la copulación completa le sigue un periodo refractario donde no existe respuesta a estímulos sexuales para dar paso finalmente a la fase de recuperación. Por ello, teniendo en cuenta el desarrollo de acuerdo con la edad y el fisiologismo del aparato genital del macho en las diferentes especies, se recomienda para caballos jóvenes la monta 1 vez por semana para cubrir de 15 a 20 yeguas, mientras que para sementales de 3 años de edad resulta permisible copular 2 veces por semana para cubrir de 40 a 50 yeguas, y los sementales maduros 5 a 6 veces en igual periodo de tiempo para servir hasta 80 hembras en la estación reproductiva. En esta especie, en la fase preparatoria el macho muestra una gran intranquilidad y la eyaculación se hace evidente por los movimientos de la cola que se eleva y desciende por contracción de los músculos del ano y el pene. El toro añojo puede emplearse para cubrir 1 a 2 veces por semana y los más jóvenes no se les debe asignar más de 15 hembras en un periodo de hasta 3 meses. En este caso la duración del coito en virtud de las razones señaladas anteriormente es corto con una duración aproximada de 5 a 10 segundos y la eyaculación se produce prácticamente de forma inmediata a la introducción del pene. Esta se caracteriza por un movimiento brusco que se conoce comúnmente con golpe de riñón. En líneas generales, las características señaladas para el bovino son muy

similares a las observadas en pequeños rumiantes. Para el caprino maduro que puede montar aproximadamente 3 veces al día, el límite de distribución es de 2 a 3 machos por cada 100 hembras. El cerdo de 1 año de edad puede emplearse 3 veces por semana y cuando alcanza la madurez no más de 1 vez al día. En el perro la copula no debe exceder las 2 o 3 veces por semana. Esta especie se caracteriza por una prolongada fase preparatoria para la cópula y por el considerable aumento de tamaño que adquiere el bulbo del glande una vez producida la máxima erección lo que trae como consecuencia que el macho quede unido a la hembra al verse imposibilitado de retirar el pene de la vagina después de eyacular.

Igualmente resultan de interés dentro de la especie las conductas individuales de apareamiento lo que unido a otros criterios nos permitiría realizar una adecuada selección de sementales. Así tenemos por ejemplo que en el bovino existen casos donde el toro con una sola cubrición deja gestante a la hembra y posteriormente se desplaza para localizar otras vacas en celo, en tanto que otros copulan reiteradamente a la hembra para luego buscar otras hembras en estro.

Regulación del eje hipotalámico hipofisario testicular

El factor de liberación gonadotropico del hipotálamo o GnRH alcanza el sistema portal hipotalámico hipofisario donde estimula la liberación de FSH y LH cuyo órgano diana es el testículo. La FSH actúa sobre las células de Sertoli y de esta forma promueve la espermatogénesis y la síntesis de ABP, en tanto que la LH actuando sobre las células de Leydig estimula la síntesis de testosterona. A partir de aquí se establece una retroalimentación negativa testículos-hipófisis-hipotálamo ya que el incremento de testosterona reprime la síntesis y liberación de LH a nivel hipofisario y de GnRH en el hipotálamo. En este último caso la reducción en la liberación de GnRH además determina una retroalimentación negativa sobre la FSH. Por otro lado, la FSH además se encuentra bajo otro mecanismo de retroalimentación negativa a partir de la acción de las inhibinas sintetizadas en las propias células de Sertoli. En algunos casos también se plantea que la PRL tiene una acción sinérgica con la LH para la producción de testosterona. Lo cierto es que lo anterior siempre ha sido un punto muy controvertido ya que la mayor parte de los autores señalan que no existe una absoluta claridad en cuanto a las acciones de la PRL en el macho.