

UNIDAD TEMÁTICA 1: AVICULTURA INDUSTRIAL

Tema 5: Manejo de reproducción en las aves

La reproducción de las aves comprende dos aspectos o contenidos temáticos íntimamente relacionados:

- las características anatómicas y fisiológicas del aparato reproductor del macho y de la hembra
- el manejo de la reproducción.

Las consideraciones anatómicas y funcionales se fundamentan en la necesidad de conocer los procesos involucrados en la esfera reproductiva, a fin de intervenir adecuadamente sobre ellos optimizando los resultados reproductivos.

Entre las normas de manejo se detallan las técnicas aplicadas sobre las aves con el objeto de lograr la mayor cantidad de huevos fértiles, objetivo central de este rubro de la producción avícola.

Aspectos reproductivos de las aves domésticas

Sistema reproductivo en la hembra

El sistema reproductivo de la gallina está compuesto por un ovario y un oviducto que operan en conjunto con el sistema nervioso central, esquelético, hepático e intestino delgado y grueso. Los componentes del sistema que están involucrados en la regulación de la actividad hormonal y reproductiva son conocidos colectivamente como **eje hipotálamo-hipófisis-gónada**.

El hipotálamo es el principal órgano regulador de la función reproductiva de la gallina y por ende un componente clave de su rendimiento reproductivo.

Su función como glándula de control es ejercida mediante la secreción de **las hormonas liberadoras de gonadotrofinas (GnRH)**, producidas en las aves por células neuronales y liberadas en sus terminales. Existen dos formas de GnRH conocidas como I y II, aunque la I es más importante fisiológicamente que la II. El hipotálamo segrega estas GnRH dentro del sistema portal, estimulando a la hipófisis para la secreción de gonadotrofinas que a su vez inducen el desarrollo ovárico y la ovulación. Una tercera hormona liberadora hipotalámica importante en el control y regulación de la reproducción en aves es el **Péptido Intestinal Vasoactivo (VIP)**, la cual cumple la función de estimular la producción y liberación de prolactina, hormona que regula la duración del ciclo reproductivo.

El hipotálamo recibe estímulos internos (de tipo nervioso y humoral) y señales ambientales que **facilitan** el desarrollo de la aptitud reproductiva en las aves. Algunas señales son de carácter **predictivas**, tales como aquellas que proveen información ambiental sobre la temporada de reproducción. Estas señales disparan cambios neuroanatómicos,

neuroendocrinos y fisiológicos preparando a los animales para la reproducción. Otras señales, denominadas **sincronizantes**, compatibilizan temporalmente el esfuerzo para realizar la cópula, favoreciendo la elaboración de aspectos comportamentales o el reconocimiento de caracteres externos específicos de especie.

Las señales predictivas son de diferente origen y poseen modos de acción e intensidad característicos cuando se las analiza por separado, aunque adquieren mayor complejidad cuando son analizadas en conjunto y en situaciones prácticas. En este grupo se incluyen la luz, alimentación, factores de confort (temperatura, humedad, etc.) y normas de manejo. Más allá de la relevancia que poseen todos los factores (individualmente y en conjunto), **la luz es la señal ambiental individual más importante** para el control del inicio y la duración de la temporada de reproducción. Este mecanismo fisiológico tiene un origen filogenético debido a que una mayor duración del fotoperiodo crea condiciones óptimas para que la supervivencia de la descendencia sea favorable, por lo cual la reproducción en ambientes naturales ocurre en épocas del año en que las temperaturas ambientales son altas y el alimento es abundante (la primavera y el verano).

La luz produce numerosos efectos sobre la fisiología reproductiva de las aves **modelando el patrón reproductivo futuro** desde etapas tempranas de la vida, **induciendo la madurez sexual y la producción de gametos**.

Los **fotorreceptores** ubicados en el hipotálamo reciben la señal lumínica, la cual genera un impulso neural en el órgano que es convertido en una señal neuroendocrina que **puede estimular o inhibir la función reproductiva**, dependiendo de la **receptividad** del hipotálamo a dicha señal lumínica:

La fotosensibilidad es el estado anatómico y fisiológico del hipotálamo que lo capacita para reaccionar ante el estímulo de la luz. Dicho estado se caracteriza por el desarrollo de adecuadas redes neurales en el hipotálamo mediobasal y, a su vez, bajas concentraciones de GnRH I y II. Cuando el hipotálamo se encuentra fotosensible, el estímulo lumínico (denominado **fotoestímulo**) activa el eje hipotálamo-hipófisis-gónada, estimulando la secreción de GnRH I, la cual a su vez desencadena la liberación de gonadotropinas FSH y LH dentro de la circulación sistémica, hormonas que promueven el desarrollo anatómico y funcional del aparato reproductor femenino. **En términos comunes se dice que el hipotálamo se encuentra maduro para reaccionar ante el estímulo lumínico.**

Por el contrario, la fotorefractariedad es la situación anatómica y fisiológica del hipotálamo en la cual este órgano no responde al estímulo producido por la luz. Esto determina la falta de desarrollo reproductivo en aves jóvenes (fotorefractariedad juvenil) y la regresión de las funciones reproductivas en gallinas adultas (fotorefractariedad del adulto) que se encuentran en el final de su ciclo de postura.

El sistema aviar de transmisión de la luz incluye una compleja trama de receptores y osciladores que dificultan la comprensión del mecanismo de transmisión. Se postula que los 3 posibles receptores del estímulo son la **retina**, la **glándula pineal** y el **prosencefalo**.

- **La glándula pineal** aloja pinealocitos cuyos fotorreceptores primarios contienen indolaminas capaces de segregar melatonina a partir de serotonina, habiéndose observado que existe un ritmo circadiano para la producción de esta sustancia, aunque la relación entre melatonina, longitud del día y reproducción no ha sido descrita en forma precisa en aves.
- La segunda vía es la existencia de **fotorreceptores localizados en la retina**, aspecto descartado por otros autores.
- La tercera vía postula que el **núcleo infundibular** ubicado en el **hipotálamo mediobasal** desencadena la producción de neurotransmisores que dan por resultado el desarrollo sexual en aves. **Los fotorreceptores del hipotálamo** contienen un fotopigmento, **la rodopsina**, la cual absorbe fotones siendo esta la primera etapa en la transmisión de la información visual. Se ha demostrado que gallinas genéticamente normales y ciegas tienen igual reacción a la fotoestimulación, alcanzando ambas la madurez sexual en edades similares e igual producción de huevos, lo que confirma que los ojos no son esenciales para el desarrollo sexual, en tanto los pequeños receptores hipotalámicos sí lo son.

Las aves domésticas perciben las variaciones en el fotoperiodo como cambios de estación que regulan el ciclo reproductivo. Aunque los mecanismos mediante los cuales miden la longitud del día son poco claros, permiten a las aves establecer en forma segura la estación reproductiva y el subsecuente reposo. En aves sexualmente inmaduras el incremento en la longitud del día incluye eventos fisiológicos que llevan a la maduración sexual y a la ciclicidad ovulatoria. Cuando no se aplica un plan de luz artificial durante la cría y recría, las pollas nacidas en invierno (“fuera de estación”), tendrán un adelantamiento del inicio de la postura con menor peso e inadecuada composición corporal al desarrollarse con luz natural creciente. Por el contrario, aquellas nacidas en verano (“en estación”) presentarán un crecimiento más armónico de sus tejidos y serán más uniformes.

La alimentación es otro claro ejemplo de una señal de tipo predictiva ejerciendo influencias sobre el desarrollo y normal funcionamiento del eje hipotálamo-hipófisis-gónada. El efecto de la alimentación inadecuada sobre la producción de hormonas se ve reflejado en alteraciones del desarrollo folicular, tanto durante las etapas previas a la madurez sexual como en el ave adulta, generalmente está mediado por interrupciones en el patrón normal de producción o secreción del factor de liberación hipotalámico.

Las situaciones de estrés también influyen sobre el normal funcionamiento del eje hipotálamo-hipófisis-gónada. En las aves, el sistema nervioso central recibe y procesa los estímulos generados por factores estresantes y canaliza su respuesta a través del eje hipotálamo-hipófisis-adrenal, sistema neuroendocrino que relaciona una estructura nerviosa, el hipotálamo y dos glandulares, la adenohipófisis y las adrenales. Cuando el estímulo actúa en forma aguda, el sistema nervioso central, operando a través del sistema simpático, promueve la liberación de adrenalina y noradrenalina desde la glándula adrenal (fight or flight response). Este cuadro fue descrito por *Cannon y de la Paz* en el año 1911 como *Teoría de la urgencia*, en el cual se incrementa la función cardiovascular y la circulación sanguínea de los músculos esqueléticos, se inhibe la actividad gastrointestinal y ocurren modificaciones metabólicas como la transformación de glucógeno en glucosa (glucogenólisis) y el aumento de los ácidos grasos libres en la sangre por incremento de la lipólisis periférica, cambios que garantizan una rápida provisión de energía. La finalidad de la respuesta no es lograr la adaptación del organismo al estímulo sino más bien su rechazo o cancelación. Cuando el agente estresante actúa sobre las vías del sistema nervioso central por un tiempo prolongado, son estimuladas células neurosecretorias del hipotálamo que producen diversas sustancias, una de las cuales es el factor liberador de adrenocorticotrofina, el cual aumenta la producción de esta hormona del lóbulo anterior de la hipófisis, estimulando la secreción de corticoides de las células adrenocorticales. Esto constituye un complejo reaccional al que Hans Selye denominó *Síndrome General de Adaptación* (SGA) y al que Elrom propone denominar *respuesta de estrés*. La activación de este eje constituye un ajuste a largo plazo. La activación del eje hipotálamo-hipófisis-adrenal no es un evento de todo o nada; su interacción con otros ejes neuroendocrinos, permite a las aves ajustar su morfología, fisiología y comportamiento ante distintos tipos de estímulos. Cada componente del eje cruza información con otros ejes, teniendo estos últimos sus propios parámetros y límites de estimulación. En producción avícola son muchas las situaciones que provocan la activación de este mecanismo, con la consecuente anulación de la producción de gonadotrofinas, entre las cuales pueden destacarse la muda forzada, despicado, traslados y cambios en el entorno, entre otros.

Las señales sincronizantes son las que provienen de los individuos del sexo opuesto de la misma especie. Las observaciones en aves indican que las señales específicas de especie juegan un rol fundamental en la regulación del comportamiento sexual. Los animales aprenden a reconocer a muy temprana edad el aspecto exterior de potenciales compañeros de cópula contribuyendo a mejorar su aptitud reproductiva. En gallináceas los sistemas auditivo, olfativo y visual se encuentran ampliamente desarrollados y sirven como órganos sensoriales involucrados en el comportamiento reproductivo de las aves.

La impronta sexual ha sido definida como un proceso de aprendizaje que tiene lugar en los animales jóvenes durante un corto período de receptividad, del que resulta una forma estereotipada de reaccionar frente a un modelo, que puede ser otro ser vivo o un juguete

mecánico y es el medio a través del cual las aves integran, en la primera edad, las características que las capacitan para encontrar a los individuos de su propia especie cuando son adultos. La más importante función de la **impronta sexual** es hacer capaces a las aves de reconocer a los miembros de su propia especie y así asegurar que, en condiciones naturales, el comportamiento sexual esté restringido a sus pares conespecíficos.

Se ha hecho referencia a la impronta sexual como el proceso de desarrollo de un vínculo social que ocurre en una etapa muy temprana después de la eclosión. Una de las ideas centrales alrededor del concepto de impronta sexual es que esta ocurre solamente en “**periodos críticos**” limitados y severamente restringidos a un momento muy temprano de la vida de los animales.

Las influencias sociales sobre los sistemas de control se traducen en cambios anatómicos relacionados con la **neuro-organización y expresión de los genes efectores relacionados con la función reproductiva**. Los procesos de aprendizaje que incluyen experiencias emocionales tempranas promueven cambios **en el patrón de contactos sinápticos en áreas concretas del cerebro**, por lo cual la falta de estos procesos debido a deprivaciones sociales, provoca consecuencias a largo plazo sobre la formación, función e interacción de las sinapsis dentro de la trama de neuronas. **Estas alteraciones son la base de desórdenes comportamentales más tarde en la vida del ave.**

Los mecanismos de acción de ambos tipos de señal son algo diferentes, ya que las predictivas sirven para establecer la condición reproductiva, induciendo y activando mecanismos que incluyen cambios anatómicos y fisiológicos en el eje hipotálamo-hipófisis-gónada y en la producción de hormonas sexuales. Por otra parte, las señales sincronizantes, tales como el color de las plumas de un individuo de la misma especie, el olor, los sonidos, ingresan al sistema nervioso estimulando células específicas del hipotálamo que son esenciales para determinar el comportamiento reproductivo. De igual forma que en las especies silvestres, los estímulos visuales son particularmente efectivos en el aprendizaje del comportamiento sexual en la gallina y en otras especies domésticas.

El logro de los objetivos reproductivos requiere la existencia de ambos tipos de señales (predictivas y sincronizantes), las que están correlacionadas con mecanismos fisiológicos tales como la maduración hormonal y la regulación del comportamiento reproductivo.

La hipófisis

La adenohipófisis produce hormonas que, actuando sobre las gónadas, regulan la función reproductiva a corto, mediano y largo plazo. Esta glándula recibe estímulos del hipotálamo para producir las hormonas gonadotróficas directamente relacionadas con la reproducción, foliculoestimulante y luteinizante (FSH y LH).

La **FSH** en las aves no tiene una función esteroideogénica, pero se la relaciona con el **crecimiento de los folículos ováricos, su reclutamiento y el mantenimiento de la jerarquía folicular**. También está relacionada con la diferenciación esteroideogénica de las células de la granulosa en los folículos pre-jerárquicos del ovario.

La **LH** hipofisaria posee una capacidad esteroideogénica muy manifiesta, su rol central consiste en estimular la producción de esteroides sexuales a partir de los folículos ováricos. Por este motivo es esencial para que ocurra la madurez sexual y posteriormente la ovulación y producción diaria de huevos. Se considera a esta hormona un **componente integral de los eventos diarios relacionados con la ovulación**.

Ovario y oviducto

El aparato reproductor femenino en la gallina adulta está constituido por 1 ovario y 1 oviducto. En el inicio del desarrollo embrionario, existen dos ovarios con sus respectivos oviductos, pero la distribución de células germinales se torna asimétrica en el día 4 de la incubación, produciéndose la regresión del ovario derecho en el día 10 del desarrollo embrionario por la influencia de la sustancia inhibidora mülleriana.

El ovario

El estudio y control del desarrollo anatómico y fisiológico del ovario debe abarcar todas las etapas de la vida de la hembra, muy especialmente aquellas previas a la madurez sexual, ya que la mayor parte de los procesos fisiológicos que ocurren antes de que el ave esté madura sexualmente, marcan el tipo y la calidad de su comportamiento reproductivo.

El **folículo ovárico** es la unidad anatómica y fisiológica de la biología reproductiva de la hembra. Estructura constituida por varios tipos celulares que se encuentran en el interior del ovario, rodeando un ovocito. El **pronúcleo del ovocito** se halla rodeado por capas concéntricas de yema o vitelo, envueltas por una membrana plasmática, una perivitelina y luego una capa de células de la granulosa que asienta sobre una basal. A esta le sigue la capa de células de la teca, junto con las cuales se presentan numerosas células fibroblásticas que otorgan sostén al tejido tecal. La teca contiene muchas fibras nerviosas dentro del folículo ovárico y una abundante vascularización, en especial en los folículos en proceso de maduración. La vascularización de la teca disminuye o desaparece en un sector del folículo (**estigma**) desde el cual la yema es expulsada durante la ovulación.

Evolución anatómica y funcional de los folículos ováricos

Durante el desarrollo embrionario de la ovogénesis se producen cambios histológicos significativos. Las *células germinales primordiales* se incorporan al epitelio germinativo y dan origen a las *ovogonias*, las cuales se dividen intensamente por mitosis desde el día 11 del desarrollo embrionario. Las ovogonias pasan de 28.000 en el día 9 a 680.000 en el día 17 del

desarrollo, para luego disminuir por apoptosis a 480.000 en el momento de la eclosión. En la fase siguiente las ovogonias comienzan un período de crecimiento y maduración transformándose en **ovocitos primarios**. El ovocito primario (**célula diploide**) entra a la primera división meiótica, quedando detenido en profase de la meiosis I desde el nacimiento hasta la madurez sexual.

A pesar de que la pollita al nacer tiene en su ovario miles de folículos con potencialidad de crecer y evolucionar hasta conformar la yema de un huevo, **solo una pequeña proporción de estos completan este ciclo**. Sin embargo, aunque no sean ovulados, la población de folículos pequeños cumple una función de reserva y producción de esteroides (**estrógenos**) durante toda la vida reproductiva del ave.

El crecimiento de los folículos se divide en periodos que, en función de la dinámica de los cambios que ocurren, se denominan fase de crecimiento lento, fase de aceleración en la velocidad de crecimiento (etapa prepuberal) y fase de crecimiento rápido.

La **fase de crecimiento lento** involucra aproximadamente el 1% del total de la población disponible, alcanzando un diámetro de 60 a 100 μ . Durante esta fase el disco germinal permanece en el centro del óvulo. **Independientemente de los estímulos externos**, en esta etapa los folículos ováricos liberan niveles basales de estrógenos que actúan sobre el hipotálamo inmaduro provocando una retroalimentación negativa sobre ese órgano. Esto se traduce en niveles muy bajos de hormonas gonadotróficas hipofisarias durante las primeras 8 a 12 semanas de vida de la polla.

La fase de aceleración en la velocidad de crecimiento (etapa prepuberal) transcurre a partir de las 12 semanas de vida de la polla. La capacidad de respuesta del hipotálamo a los estímulos externos se incrementa progresivamente con lo cual las bajas concentraciones de esteroides van perdiendo lentamente su capacidad de inhibir la secreción de las hormonas gonadotróficas, dando por resultado la desactivación del sistema de retroalimentación negativa que mantenía las hormonas hipofisarias en concentraciones basales bajas. Progresivamente la **FSH** incrementa su nivel plasmático, manifestándose histológicamente por la evolución de los pequeños folículos ováricos (**reclutamiento folicular**). El tamaño de los folículos se incrementa principalmente por deposición proteica en la yema pasando de 100 μ de tamaño hasta alcanzar 8 mm en promedio. En la polla prepúber, sobre un total de 2.000 folículos que se observan a simple vista, solo una pequeña cantidad crece y se diferencia a lo largo de la vida. El crecimiento incluye un número limitado de esos folículos pequeños y se caracteriza por la progresiva deposición de proteínas y lípidos de la yema. Además, se produce **un desplazamiento del disco germinativo** hacia la superficie del folículo dejando un rastro o huella denominada "**latebra**".

En el período previo a la madurez sexual se produce un incremento en la concentración de **LH plasmática** que se caracteriza por **niveles basales relativamente altos** que se mantienen hasta el inicio de la postura. **La LH** en este período **actúa sobre las células de la teca de los folículos ováricos**, induciendo la producción de **estrógenos**, que ejercen las siguientes funciones:

- ✓ Desarrollo del hueso medular.
- ✓ Estimulan la síntesis de lipoproteínas hepáticas que son depositadas en el folículo como parte de la yema.
- ✓ Incrementan el tamaño del oviducto preparándolo para la formación de albúmina y membranas del cascarón.
- ✓ Estimulan las glándulas que segregan el carbonato cálcico y la cutícula.
- ✓ Los estrógenos y andrógenos son los responsables del desarrollo de los caracteres sexuales secundarios en la gallina (aumento del tamaño y turgencia de crestas y barbillones, ensanchamiento del abdomen, cambios en el plumaje que incluyen la muda prenupcial). Debido a que el tamaño de la cresta correlaciona positivamente con los niveles de estrógenos y con la edad al primer huevo, dicha variable es considerada útil para medir el grado de maduración sexual. El tamaño de la cresta se incrementa entre 3 a 5 semanas antes de la puesta del primer huevo.

La fase de crecimiento rápido ocurre 6 a 11 días antes de la primera ovulación. En esta etapa se produce el desarrollo final del folículo ovárico, depositándose gran parte de la proteína y de los lípidos, que se transportan desde el hígado. Se estima que, en este periodo del ciclo ovárico, más de 2 g de lipoproteínas son transportados diariamente hacia el ovario, con un aumento muy manifiesto del **tamaño folicular** desde 8 mm iniciales hasta alcanzar un máximo de 37 mm. Durante esta fase, **el disco germinativo**, que se ubica en la superficie del folículo, experimenta una rotación en el interior del mismo, orientándose en función de su peso. Como consecuencia el polo más liviano (que contiene el *disco germinativo*) se desplaza hacia la parte superior.

Clasificación de los folículos ováricos

Al alcanzar la madurez sexual la polla presenta un ovario con folículos de diferente tamaño y color que permiten clasificarlos en categorías.

- ✓ Miles de folículos **pequeños blancos**, de menos de 1 mm.
- ✓ **Grandes blancos** de 2 a 5 mm (5 a 15).
- ✓ **Pequeños amarillos** con un tamaño de 5 a 8 mm (5 a 15).
- ✓ **Grandes amarillos** de más de 8 mm de diámetro, pudiendo alcanzar hasta 37 mm y en número de 7 a 9 en una gallina de raza pesada en postura, en aves livianas normalmente este número es inferior (4 o 5).

Los **folículos amarillos** poseen una deposición predominantemente lipídica; los **folículos blancos** presentan únicamente deposición proteica.

Organización anatómica y funcional de la jerarquía folicular

El ovario de las aves presenta una estructura folicular organizada (*jerarquía folicular*) que permite una ovulación en intervalos muy cortos de tiempo, dando generalmente por resultado un huevo cada día. De esta forma se establece una *secuencia* de postura que sigue un patrón establecido por la adecuada estructura anatómica y funcional alcanzada durante el crecimiento del ave.

Los folículos grandes amarillos se encuentran organizados en una *jerarquía folicular* en la cual el más grande es el preovulatorio denominado F1; el resto de estos folículos se denominan en orden decreciente de acuerdo a su tamaño del F2 a F8. Este conjunto de estructuras confiere al ovario un aspecto arracimado. En las reproductoras pesadas el número usualmente observado en el período de reproducción es de 7 a 9 folículos grandes amarillos, mientras que en las livianas no suelen superar los 4 o 5. Estos folículos grandes amarillos conforman la **jerarquía folicular** en la cual el más grande (F1), denominado **folículo preovulatorio** es ovulado primero, seguido por los folículos F2, F3 y así sucesivamente, a medida que completan su maduración y alcanzan la primera posición en la jerarquía. Normalmente existe muy poca atresia en este nivel ya que una vez que el folículo entra en la jerarquía, generalmente es ovulado. Por cada folículo amarillo que hace dehiscencia se produce la atresia de 20 folículos blancos, los cuales representan una pequeña fracción del número total de folículos en el ovario. Esta es la razón por la cual se necesita de un gran número de folículos al nacimiento, ya que muchos de ellos se pierden durante el proceso de maduración y explica porqué solo una pequeña parte alcanzan la madurez.

Luego de la madurez sexual, durante el período de postura, la secreción de LH se caracteriza por **concentraciones basales relativamente altas con dos picos bien definidos** que tienen una frecuencia constante. Por lo tanto, en la gallina en postura se observan **dos patrones de LH** en el plasma durante el ciclo ovulatorio: una **secreción tónica** (o basal) que sigue un ritmo diurno más o menos constante y **dos picos** de liberación de la hormona.

El ciclo de producción de LH plasmática se inicia al atardecer (**crepúsculo vespertino**), con el llamado "**pico crepuscular**" (incremento de poca intensidad que luego declina) que se observa cada 24 horas y actúa como una señal de ajuste del reloj circadiano que pone en marcha el proceso. Este pequeño pico de LH va seguido de un aumento progresivo de progesterona plasmática, desencadenando un *feedback* positivo que posteriormente estimula la onda **preovulatoria de LH (período abierto)**. Esto implica que, en las gallinas, el atardecer es la señal que permite al hipotálamo establecer el reloj circadiano.

El otro pico de mayor magnitud tiene una duración de 6 a 8 horas y se denomina **pico preovulatorio de LH**, considerado una condición necesaria para que ocurra la ovulación, es comúnmente llamado **período abierto de liberación de LH**. Este pico se caracteriza por presentar un fuerte incremento hasta alcanzar la máxima concentración plasmática seguida

de una declinación lenta hasta volver al nivel basal nuevamente. El pico preovulatorio de LH comienza aproximadamente 1 a 2 horas después del encendido de la luz y dura de 6 a 8 horas **coincidente con el periodo de la puesta** (normalmente entre las 6,00 y las 14,00 horas), con una rama ascendente de corta duración (de 2 a 3 horas) y una rama descendente más larga (de 4 a 6 horas).

Este ciclo se inicia a nivel de las células de la granulosa de los folículos preovulatorios (F1), la hormona LH induce la síntesis de progesterona la cual, por retroalimentación positiva, induce al hipotálamo a segregar cantidades crecientes de GnRH, que a su vez estimulan en el lapso de pocas horas la liberación de cantidades muy significativas de LH (**pico preovulatorio**), lo que producirá la ovulación. Si en ese período hay un folículo preovulatorio (F1) en el ovario, se producirá la retroalimentación positiva que culminará con la ovulación como punto final del proceso. Si el folículo alcanza la maduración fuera del período abierto (por lo general en horas de la tarde), el ovario entra en una pausa hasta el próximo período, de manera que el ave interrumpe la serie de postura.

El patrón de secreción tiene este formato característico sobre todo al inicio del período de producción de huevos. En la medida que el período reproductivo progresa, el intervalo entre picos de LH se hace más largo y las concentraciones basales disminuyen.

Estos fenómenos neuroendocrinos permiten explicar el comportamiento normal de la puesta en la gallina, que ocurre en secuencias seguidas por una pausa, ambas de duración variable.

La puesta y su ritmo

Control del patrón de ovulación

Alcanzada la madurez sexual, las gallinas comenzarán con la fase de postura cuya duración total es variable. La puesta se lleva a cabo siguiendo un ciclo que incluye períodos de oviposición llamados *secuencias de puesta*, interrumpidas por pausas, ambas de duración variable.

Las gallinas ponen huevos en secuencias siguiendo normalmente un patrón de producción que cumple ciertas reglas. El primer huevo de una secuencia es puesto 1-2 horas después de que se encienden las luces del galpón; luego, cada huevo de la serie será puesto más tarde en el día. El tiempo de demora en la postura de un día a otro se denomina *retraso*. Las gallinas que ponen secuencias largas efectúan la puesta en intervalos cercanos a 24 horas, de modo que hay un retraso mínimo. Por lo general, se asocia a esta característica, un periodo de maduración folicular breve (23 horas o menos).

Durante el período abierto de LH se produce la oviposición, la cual es seguida por la ovulación de un folículo maduro entre 5 y 60 minutos posteriores a la misma. Cuando un huevo es puesto hacia el final del período abierto de LH, este mecanismo se altera. En este caso, la gallina no ovulará después de la oviposición porque es demasiado tarde en el día (ha excedido

el límite de tiempo de su período abierto para la liberación de LH) y al no haber ovulación, la gallina no pondrá un huevo el día siguiente (día de pausa).

El tiempo de demora *dentro* de una secuencia de puesta (de un día a otro) se denomina "**retraso**", y se produce debido a 3 factores:

1. La tasa de maduración folicular, de duración variable en función del tipo de aves (24 a 26 h en líneas pesadas y 23 a 24 h en líneas livianas)
2. El ciclo de ovulación-oviposición (tiempo de formación del huevo en oviducto) generalmente tiene una duración de 23 a 24 h (líneas livianas) y 24 a 26 h (líneas pesadas).
3. A esto se suma un lapso de tiempo entre la oviposición y la ovulación, que abarca entre 5 y 60 minutos.

La pausa, que sobreviene luego de una secuencia de puesta, es un período de tiempo sin postura con una duración mínima de 40 a 44 horas. Como consecuencia del retraso, cuando un huevo es puesto hacia las 16 horas, el folículo F1 presente en el ovario (del cual dependería la continuidad de la secuencia) no hace dehiscencia debido a que queda fuera del período abierto para la liberación de LH y por lo tanto el ave interrumpirá la postura un día. En este caso, dicho folículo ovulará al día siguiente (con el nuevo período abierto) por lo cual el tiempo transcurrido entre el último huevo puesto y el subsiguiente luego de la pausa es de 40 a 44 horas.

Otra posibilidad en la cual puede sobrevenir la pausa es que durante el período abierto los folículos que siguen en la jerarquía no alcancen a completar su desarrollo, en cuyo caso, aunque el período abierto ocurra, el ovario no producirá la progesterona necesaria para desencadenar el proceso de retroalimentación positiva, por lo cual no se producirá el pico de LH preovulatorio y la ovulación no ocurrirá. Durante la pausa, el folículo permanece en el ovario y completa la maduración, siendo ovulado al comienzo del próximo período abierto para la liberación de LH.

Principales factores que afectan el ritmo de puesta

- **La tasa de maduración folicular** es considerada la base fisiológica de la intensidad o tasa de producción de huevos. Las gallinas con tasas de maduración folicular rápida tendrán siempre un folículo maduro durante el período abierto de LH. Estas aves pondrán un huevo por día sin la necesidad de una pausa para reiniciar el proceso. Las gallinas livianas ponedoras de huevos comerciales, tienen secuencias de puesta largas con una tasa de maduración folicular rápida (23 a 24 horas). Por el contrario, en las reproductoras pesadas, la tasa de maduración es lenta (24 a 26 horas), produciendo una ovulación un poco más tardía en días sucesivos.
- **La edad de las aves** también influye sobre el ritmo de producción. La secuencia más larga que ocurre alrededor del pico de producción, se denomina *secuencia primaria* y

se observa en las reproductoras pesadas a la edad de 30 a 35 semanas con un total aproximado de 20 huevos. El número total de huevos producidos por la gallina correlaciona positivamente con la longitud de la secuencia primaria. La tasa de maduración folicular disminuye a medida que el ave envejece haciendo que la secuencia de postura sea más corta. Las gallinas más viejas poseen un menor número de folículos grandes y una reducida respuesta a las señales endocrinas emitidas por las hormonas de la reproducción.

- **Las gallinas alimentadas *ad libitum*** durante su etapa de crecimiento (en particular las líneas pesadas) desarrollan un sobrepeso al momento de la madurez sexual que lleva a disfunciones en la ovulación y oviposición durante el ciclo de postura.

El oviducto

Es un tubo a través del cual pasa la yema y en el que se completa la formación del huevo. Participa activamente en el proceso de capacitación de los espermatozoides y en la fertilización

Las partes del oviducto son:

Trompa o infundíbulo: Tiene 9 cm de longitud y forma de embudo. Su función es la de englobar la yema al momento de la ovulación. Permanencia: 15'. El infundíbulo es el sitio de fecundación de la yema.

Las yemas que no son englobadas por el infundíbulo quedan libres en cavidad abdominal siendo reabsorbidas en algunos casos. Las aves para carne con frecuencia se afectan más que las ponedoras. Algunas veces el infundíbulo pierde su capacidad de recolectar una alta proporción de yemas, acumulándose en la cavidad abdominal más rápidamente de lo que pueden ser reabsorbidas, esto produce un cuadro de peritonitis crónica inutilizando al ave desde el punto de vista productivo. Ciertas condiciones patológicas y errores en el manejo pueden aumentar su incidencia.

Magnum o porción albuminífera: Mide 33 cm de longitud y sus paredes son ricas en glándulas. La yema tarda 3 horas en atravesarlo y aquí se deposita la clara o albúmina.

Istmo: Mide 20 cm, el huevo permanece 1 hora 15' y en él se forman las membranas del cascarón.

Útero o cámara calcígera: Mide 10 a 12 cm y el huevo permanece 18 a 20 horas, formándose en este órgano la cáscara del huevo.

Vagina: es la última parte del oviducto, tiene 12 cm y cumple función en el pasaje del huevo.

La fertilización

El papel de la hembra en relación a la fertilidad global de un lote no se restringe a la producción de una óptima cantidad y calidad de huevos, ya que cumple un rol activo y complejo en la fertilización del óvulo. Desde su lugar de almacenamiento en las glándulas útero-vaginales, los espermatozoides son trasladados al sitio de fertilización en la región del infundíbulo mediante movimientos antiperistálticos del oviducto. La eficacia de este mecanismo se halla en relación

directa al desarrollo anatómico y fisiológico que presenta dicho órgano al momento de la cópula.

La hembra puede almacenar esperma de una o más inseminaciones por un tiempo variable, dando como resultado la puesta de huevos fértiles durante varios días.

ESTRUCTURA INTERNA Y EXTERNA DEL HUEVO

El peso medio del huevo de una gallina es de 52 a 68 g (varía según razas, líneas, edad, ambiente y nutrición).

La composición promedio es:

Albúmina	55 a 60%
Yema	25 a 30%
Cáscara	9 a 12%
Membranas y cutícula	0,3%

Yema.

La yema es de color amarillento y presenta capas claras y oscuras que dependen de la deposición irregular de los pigmentos carotenoides de la dieta.

Clara o albúmina

Está compuesta de 4 capas, a saber:

- Chalazas (2,7 %) son dos cordones entrelazados localizados en los polos opuestos de la yema a la que mantienen en su posición central.
- Capa delgada interna fluida: (17%).
- Capa densa blanca: (57%).
- Capa delgada externa fluida: (23%).

Cáscara

Está compuesta por cinco capas: membrana testácea interna y externa, capa mamilar, esponjosa o empalizada y cutícula.

Las membranas testáceas, compuestas de fibras de proteína, son en número de dos, una interna y otra externa más gruesa. Estas membranas actúan como barreras evitando la entrada de microorganismos y la deshidratación del huevo.

Ambas están unidas íntimamente, pero al momento de la puesta se separan a la altura del polo obtuso, dando origen a la cámara de aire, que aumenta de tamaño a medida que el huevo se deshidrata. A veces la cámara de aire se desplaza libremente hacia otras zonas del huevo ("cámara de aire flotante").

La calcificación del cascarón del huevo comienza antes de la entrada del mismo al útero. Se presentan pequeñas agrupaciones de calcio en la membrana testácea externa (sitios de iniciación de los depósitos de calcio). El número de sitios es un factor heredable. Sobre estos sitios se forma la primera capa de la cáscara que se denomina *capa mamilar* por presentar en su estructura prolongaciones en forma de mamila. Sobre esta se deposita la *capa empalizada o esponjosa* de mayor grosor y dureza que la anterior.

Las dos capas presentan pequeños orificios, poros (cada uno mide unas 20 μ de diámetro) a través de los cuales el huevo produce el intercambio gaseoso. El tamaño de los poros se incrementa con el paso del tiempo. La cantidad es 7.000 a 17.000 por huevo.

Composición de la cáscara del huevo: El porcentaje del peso de la cáscara con relación al peso del huevo varía entre 9% (ponedoras livianas) y 12% (reproductoras pesadas). La cáscara tiene cerca de 0,1 g de agua, 0,2 g de materia orgánica (naturaleza proteica) y 6 g de materia inorgánica, dentro de la cual, el carbonato de calcio es la sal más importante. El color de la cáscara depende de la presencia de pigmentos (de naturaleza porfirínica) segregado por el útero.

Los problemas derivados de la mala calidad de la cáscara del huevo se deben a muchos factores (factores genéticos, cambios o deficiencias nutricionales, factores ambientales y de manejo, edad del lote, enfermedades, etc.) siendo de mucho valor llevar a cabo un programa de control de la calidad a efectos de detectar el problema en sus inicios y poder corregirlos a tiempo.

Cutícula

La cutícula es la barrera orgánica más externa de la cáscara con un espesor medio de 0,01 mm. Es insoluble en agua, evita la deshidratación del huevo y actúa como protección contra la entrada de gérmenes. Es la última capa del huevo y se forma en el útero ayudando a prevenir el ingreso de bacterias y la pérdida de humedad.

Está compuesta por proteína, lípidos y polisacáridos que actúan como primera barrera defensiva contra las bacterias, recubre no solo la superficie del cascarón, también se introduce en los poros que presenta el mismo formando tapones que sellan la entrada de los microorganismos. La cutícula se forma y se deposita sobre el cascarón justo antes de que ocurra la oviposición, teniendo una estrecha relación con el pigmento que provee la coloración marrón, denominado *protoporfirina tipo 9*, se sintetiza en la mucosa del útero y se deposita durante todo el período de formación del cascarón, su deposición se acelera 3 - 5 h antes de que ocurra la puesta del huevo. Esta protoporfirina se encuentra íntimamente asociada con la deposición de cutícula sobre el cascarón, esta última se considera como portadora del pigmento. Tanto la cantidad de cutícula como de pigmento depositado sobre el cascarón, no permanecen estáticos durante el ciclo productivo de la gallina, la cantidad es mejor al inicio de postura y tiende a declinar conforme avanza la edad de la gallina, de manera que el huevo quedaría más expuesto en aves viejas.

La cutícula tiene dos funciones:

- constituye una barrera física contra la penetración de los gérmenes
- regula la pérdida de agua y el intercambio gaseoso que tiene el embrión en desarrollo.

APARATO REPRODUCTOR MASCULINO

Generalidades

Aunque el tracto reproductivo recién se encuentra completamente funcional en el macho adulto, ya está formado en la vida embrionaria. Si bien la espermatogénesis se halla asociada a la pubertad, no está restringida a la edad cronológica del ave sino más bien a la naturaleza de los procesos fisiológicos que han operado durante el desarrollo inicial del animal.

Características anatómicas e histológicas

El aparato reproductor del macho consta de dos testículos que se localizan en el techo de la cavidad toraco-abdominal, por detrás del hígado y por delante del riñón, a nivel de las dos últimas costillas. Su forma es alargada en el ave impúber y arriñonada y de color blanquecino en el adulto.

El parénquima testicular consta de dos tipos de tejidos, uno formado por los túbulos seminíferos anastomosados que contienen el epitelio seminal con células germinales en distintos estadios de desarrollo y el otro, intersticial, asociado al anterior y formado por las células de Leydig (productoras de esteroides sexuales). Ambos tejidos se hallan envueltos por tejido conectivo (estroma).

El resto del aparato reproductor está constituido por dos conductos deferentes que trasladan el semen hasta la cloaca y un órgano copulador rudimentario.

El órgano copulador abarca el conjunto de los repliegues linfáticos de la cloaca, el falo y los cuerpos fálcos laterales. Estos últimos son cuerpos ovoides, incrustados en la pared de la cloaca, que se llenan de linfa en el momento de la erección. Dicha linfa trasuda en la cloaca, a través de los repliegues linfáticos, en forma de un fluido transparente que puede mezclarse con el semen. En el momento de la erección, los repliegues redondeados de la cloaca se hinchan, formando una ligera protuberancia hacia el exterior de la cloaca y constituyen un pequeño canal por donde se evacua el esperma. El falo, vestigial en el gallo y el pavo, está bien desarrollado y provisto de un canal de forma espiral en las palmípedas. En el momento de la cópula, solamente hay un contacto entre las cloacas del macho y la hembra en el primer caso, mientras que, en el segundo, hay una verdadera penetración.

El desarrollo testicular

Se inicia con una fase *proliferativa* (primeras 6 semanas de vida) en la cual se produce la multiplicación de espermatogonias y células somáticas de apoyo para la espermatogénesis (células de Sertoli y de Leydig). Seguidamente ocurre la segunda fase, que es la *diferenciación y capacitación funcional* de estas últimas células. Finalmente, en una tercera etapa (que en parte se superpone a la anterior), se produce la *diferenciación de las espermatogonias*, para

comenzar la meiosis. Si bien estas etapas no están claramente definidas, el resultado final será la conformación de los túbulos seminíferos en donde se producirá la espermatogénesis cuando se presente el estímulo hormonal adecuado.

El testículo de un gallo de 0 a 6 semanas posee abundante tejido intersticial y túbulos seminíferos (de 40 μ de diámetro), con poco lumen, formados por una sola capa de células, la mayoría de las cuales son espermatogonias y células de Sertoli. Estas últimas generan el ambiente óptimo en el cual se producirá la espermatogénesis. Durante esta etapa se produce una intensa proliferación celular en la que los túbulos crecen lentamente en diámetro, pero rápidamente en longitud. Estos procesos histológicos se traducen en un incremento leve del peso del testículo. En la segunda fase de desarrollo testicular las células de apoyo a la espermatogénesis van adquiriendo un carácter secretorio y se produce una reorganización de los tejidos que incluye la disminución en el área relativa del intersticio testicular. A medida que este proceso avanza, las espermatogonias inician también una serie de cambios citológicos (aumento de tamaño y complejidad) previos al comienzo de la meiosis. En este momento, las células se desplazan desde la membrana basal hacia la luz del túbulo seminífero.

Rol de las hormonas

Los cambios histológicos registrados en el testículo a lo largo de su desarrollo se producen en respuesta a la actividad de varias hormonas, por lo cual podría considerarse que el desarrollo del aparato reproductor depende más bien de un estímulo multihormonal (y no solo depende de las hormonas sexuales), ya que el proceso de multiplicación y diferenciación celular involucrado en el desarrollo sexual presentan una base eminentemente metabólica. No obstante ello, los niveles crecientes de hormonas gonadotróficas hipofisarias y de esteroides sexuales (testosterona) juegan un rol central a partir de que los testículos constituyen su órgano blanco.

Las células de Leydig responden principalmente a la hormona LH, produciendo testosterona, que además de participar en la espermatogénesis, es la responsable de la aparición de los caracteres sexuales secundarios del gallo y de su comportamiento reproductivo. Las células de Sertoli son estimuladas por la hormona FSH y testosterona. Entre ambas hormonas (testosterona y LH) existe un mecanismo de retroalimentación negativa que mantiene constantes sus niveles plasmáticos durante la actividad sexual.

Si bien existe una fuerte asociación entre la secreción de LH y testosterona, la respuesta endocrina del testículo depende de su grado de desarrollo, ya que testículos de menos de 10 gramos no responden adecuadamente. Esto se evidencia por una disminución en la amplitud y frecuencia de los pulsos de secreción y en la concentración basal de testosterona.

La espermatogénesis

Es un proceso complejo que ocurre dentro del epitelio seminífero y depende de la disponibilidad de testosterona y FSH, de la actividad de las células de Sertoli, así como también de las interacciones entre estas últimas y las células germinales. Aunque la espermatogénesis

es controlada en parte por células que están dentro del testículo, el proceso es regulado por neuronas situadas dentro del sistema nervioso central cuya actividad es afectada a su vez por estímulos somáticos y ambientales. El comienzo de la madurez sexual depende de un incremento progresivo del nivel de los factores de liberación del hipotálamo; la frecuencia y/o amplitud de los pulsos secretorios de esas hormonas dan inicio al proceso de maduración mediante la producción de las hormonas gonadotróficas.

La capacidad del testículo de producir espermatozoides parece estar asociada con la proliferación de las células de Sertoli, que ocurren en un periodo de ventana que desde el nacimiento hasta la octava semana de vida. Como la población de dichas células es proporcional al peso testicular, la producción de semen también está correlacionada con el tamaño de la gónada. Al llegar a la madurez sexual, el peso de ambos testículos aumenta desde 2 - 4 gramos alcanzando 25 - 35 gramos en el adulto (1,1 % del peso total del animal). El izquierdo es, normalmente 0,5 a 3 gramos más pesado.

Los gallos con mayor peso testicular tienen niveles más elevados de testosterona que explican el mayor desarrollo de la cresta, de manera que esta última variable puede predecir la masa testicular. Adicionalmente los machos que tienen mayor desarrollo de la cresta a la madurez sexual, presentan un mayor volumen de eyaculado y motilidad espermática, con menor porcentaje de defectos en los espermatozoides.

El semen: el volumen eyaculado es de 1 ml en las primeras montas y se reduce a 0,1 ml. en las subsiguientes. La concentración de espermatozoides es de 3 a 4 millones por mm^3 . Su reserva total es de 7 mil millones. El 25% se pierden por eyaculación espontánea, el 50% se pierde por orina y heces y solo el 25% de la reserva se usa para la reproducción. Un macho maduro produce 2 mil millones de espermatozoides por día y se requieren al menos 100 millones por apareamiento para lograr una buena fertilización

Si bien los espermatozoides se producen en los túbulos seminíferos del testículo, alcanzan su madurez a nivel del conducto deferente.

Si se centrifuga a bajas revoluciones el semen en un tubo de hematocrito, se pueden establecer aproximadamente la capacidad fertilizante del mismo: Valores normales de concentración: 10 a 15%.

El pH del líquido seminal oscila entre 7 y 7,4.