

1. ASPECTOS ECOLÓGICOS DE LA REPRODUCCIÓN

1.1. SISTEMAS DE APAREAMIENTO. DIMORFISMO SEXUAL. ESTRATEGIAS REPRODUCTIVAS

Los sistemas de apareamiento se dividen habitualmente en cuatro tipos:

- Monogamia: consiste en que un macho y una hembra establecen un vínculo más o menos duradero, de modo que cada macho se aparee con una hembra y cada hembra se aparee con un macho. A menudo ambos progenitores participan en la crianza de la prole.
- Poliginia: un macho se aparee con varias hembras, mientras que cada hembra se aparee sólo con un macho. Normalmente, la hembra es la única que se encarga del cuidado de las crías.
- Poliandria: es exactamente lo contrario de la poliginia y consiste por lo tanto en que cada hembra se aparee con varios machos, mientras que cada macho se aparee sólo con una hembra. A menudo suele ser el macho el que se encarga del cuidado de las crías.
- Promiscuidad: tanto los machos como las hembras se aparean con más de un individuo, de modo que en realidad se produce una combinación de poliginia y poliandria.

La monogamia es el sistema de apareamiento más común en las aves, mientras que la poliginia es el sistema más extendido entre los mamíferos. No obstante, hay varias excepciones interesantes. Así, algunos mamíferos, tales como los cánidos (incluyendo el lobo, que es el antepasado doméstico del perro, ver Capítulo 1), y algunos roedores, primates y ungulados, son monógamos. Entre las aves, muchas galliformes (incluyendo el antepasado salvaje de la gallina doméstica) son poligínicas.

Una característica asociada normalmente a la poliginia es el dimorfismo sexual. Así, en la mayoría de especies poligínicas el macho es mayor que la hembra y la diferencia de tamaño entre ambos sexos está correlacionada positivamente con el grado de poliginia. La hipótesis más aceptada para explicar la relación entre poliginia y dimorfismo sexual es la de la selección sexual: en las especies poligínicas, unos pocos machos se aparean con la mayoría de las hembras, mientras que la mayoría de machos no pueden aparearse. Por el contrario, prácticamente todas las hembras se aparean con un macho. Por lo tanto, en estas especies, la competencia entre machos es mayor que entre hembras y la selección ha favorecido a los machos más grandes y, en consecuencia, capaces de desplazar a otros machos. Precisamente por que las hembras no se ven

obligadas a competir entre ellas –o, al menos, no en la misma medida que los machos– la selección sexual no ha favorecido un tamaño corporal especialmente grande en las hembras. Tal como hemos explicado en el capítulo 1, la domesticación ha reducido el dimorfismo sexual, precisamente porque en las especies domésticas el éxito reproductivo de un macho no depende normalmente de su capacidad para vencer o desplazar a otros machos.

En el Cuadro 5.1 se discute brevemente el concepto de estrategias reproductivas.

CUADRO 5.1

Tamaño corporal y riesgo de extinción.

Hace unos 12.000-10.000 años, América del Norte sufrió un episodio de extinción masiva que causó la desaparición de buena parte de su fauna. Las causas de dicho episodio siguen siendo motivo de discusión entre los científicos: mientras que algunos especialistas consideran que fue consecuencia directa de la llegada del ser humano a América del Norte, otros piensan que estuvo causada por el cambio climático del final de la última glaciación. Sea como fuere, de lo que no hay ninguna duda es que la extinción afectó especialmente a las especies grandes. En realidad, en otros muchos episodios de extinción masiva –y no sólo en el que afectó a América del Norte– las especies grandes se han extinguido en mayor medida que las pequeñas.

Uno de los problemas de las especies grandes es que, en una misma superficie, hay lógicamente más individuos de una especie pequeña que de una especie grande. Al tener poblaciones más pequeñas, las especies grandes son más susceptibles a los efectos de la caza o de las enfermedades, por ejemplo.

Por otra parte, las especies grandes muestran una serie de características biológicas que aumentan su riesgo de extinción y que están relacionadas con su comportamiento reproductor. En efecto, los animales de especies grandes suelen ser más longevos que los de especies pequeñas. Al mismo tiempo, las especies grandes tienen una tasa de reproducción inferior a la de las especies pequeñas. Así, por ejemplo, los animales de especies grandes llegan a la pubertad más tarde que las pequeñas y tienen períodos de gestación más largos y un intervalo entre partos mayor que las especies pe-

queñas. A menudo, los científicos utilizan los términos “estrategia de la K” y “estrategia de la r” para referirse a las especies longevas y de baja tasa reproductiva, y a las especies poco longevas y de elevada tasa reproductiva, respectivamente. En aquellas situaciones en las que los animales están sometidos a una caza excesiva, por ejemplo, las especies grandes con baja tasa de reproducción tienen una mayor riesgo de extinguirse que las especies pequeñas con alta tasa de reproducción.

Algunas especies constituyen una excepción a la relación que hemos comentado entre tamaño corporal y estrategia reproductiva. Un ejemplo muy claro son los murciélagos, que a pesar de ser en general pequeños o muy pequeños, son muy longevos y tienen una tasa de reproducción muy inferior a la de un roedor de tamaño parecido, por ejemplo. Tal como corresponde a un animal de la “estrategia de la K”, los murciélagos son muy sensibles a la caza y a la modificación del ambiente.

Referencias

1. Southwood R 2004. *La Historia de la Vida*. Buenos Aires: Editorial El Ateneo.
2. Withfield J 2006. *In the Beat of a Heart*. Washington: Joseph Henry Press.

1.2. ESTACIONALIDAD REPRODUCTIVA

La reproducción –muy especialmente la lactación– causa un aumento muy importante en las necesidades energéticas de la hembra; por consiguiente, en ambientes que muestran cambios estacionales, es importante que el nacimiento de las crías tenga lugar en la estación en la que la disponibilidad de alimento es mayor. La concentración de los partos en una época determinada del año es consecuencia a su vez del control estacional de la actividad sexual; dicha estacionalidad es característica de varias especies de mamíferos domésticos, incluyendo el gato, el caballo y la oveja.

En algunas especies –tales como la oveja doméstica, por ejemplo– existe un ritmo biológico endógeno que es directamente responsable de la estacionalidad de la función gonadal y, por consiguiente, de la conducta sexual. Dicho ritmo se mantiene aún en ausencia de estímulos ambien-

tales, y tiene un período de aproximadamente un año. Además, los cambios periódicos en la función gonadal son sensibles a señales ambientales que permiten sincronizar el ritmo endógeno con las estaciones del año. Otras especies de mamíferos –tales como el hámster (*Mesocricetus auratus*), por ejemplo– no disponen de un ritmo biológico endógeno, y los cambios estacionales en la función gonadal están controlados únicamente por señales ambientales.

La señal ambiental que juega un papel más importante es el fotoperíodo. El efecto del fotoperíodo sobre la actividad sexual está mediado principalmente por la melatonina, que es una de las hormonas sintetizadas por la glándula pineal. La síntesis y secreción de melatonina tiene lugar sólo durante los períodos de oscuridad; por consiguiente, la producción de melatonina aumenta en los meses de otoño y disminuye en primavera. El control de la síntesis y secreción de melatonina depende de vías nerviosas procedentes del núcleo supraquiasmático del hipotálamo que, a su vez, recibe información procedente de la retina.

Los cambios en la producción de melatonina modifican el patrón de secreción de hormona liberadora de gonadotropinas (GnRH) y, en consecuencia, la actividad gonadal y la conducta sexual. No obstante, el mecanismo de acción de la melatonina no se conoce con exactitud, y resulta particularmente intrigante el hecho de que el aumento o la disminución en la producción de melatonina tengan efectos opuestos en diferentes especies. En efecto, en las especies que muestran actividad sexual en otoño –como la oveja, por ejemplo–, el aumento en la duración de la señal nocturna de melatonina estimula la función gonadal; en las especies que muestran actividad sexual en primavera –como la yegua–, la función gonadal se activa en respuesta a una disminución en la duración de dicha señal.

Tal como hemos explicado en el capítulo 1, la domesticación ha eliminado el carácter estacional del comportamiento reproductivo en varias especies. Así, mientras que el lobo, el jabalí y el uro son –o eran, en el caso del uro– especies estacionales, el perro, el cerdo y la vaca no lo son. No obstante, algunos estudios indican que el estro de la

perra es más intenso durante la primavera-verano que en otoño. Es interesante recordar que la época de actividad sexual del lobo está comprendida entre enero y abril, dependiendo de la latitud. Tal como hemos explicado en el Capítulo 1, a finales de verano la cerda muestra frecuentemente un fenómeno conocido como “infertilidad estacional” y que consiste en una disminución de la eficacia reproductiva. La infertilidad estacional podría ser consecuencia de que el mecanismo fisiológico responsable del carácter estacional del jabalí no ha desaparecido totalmente.

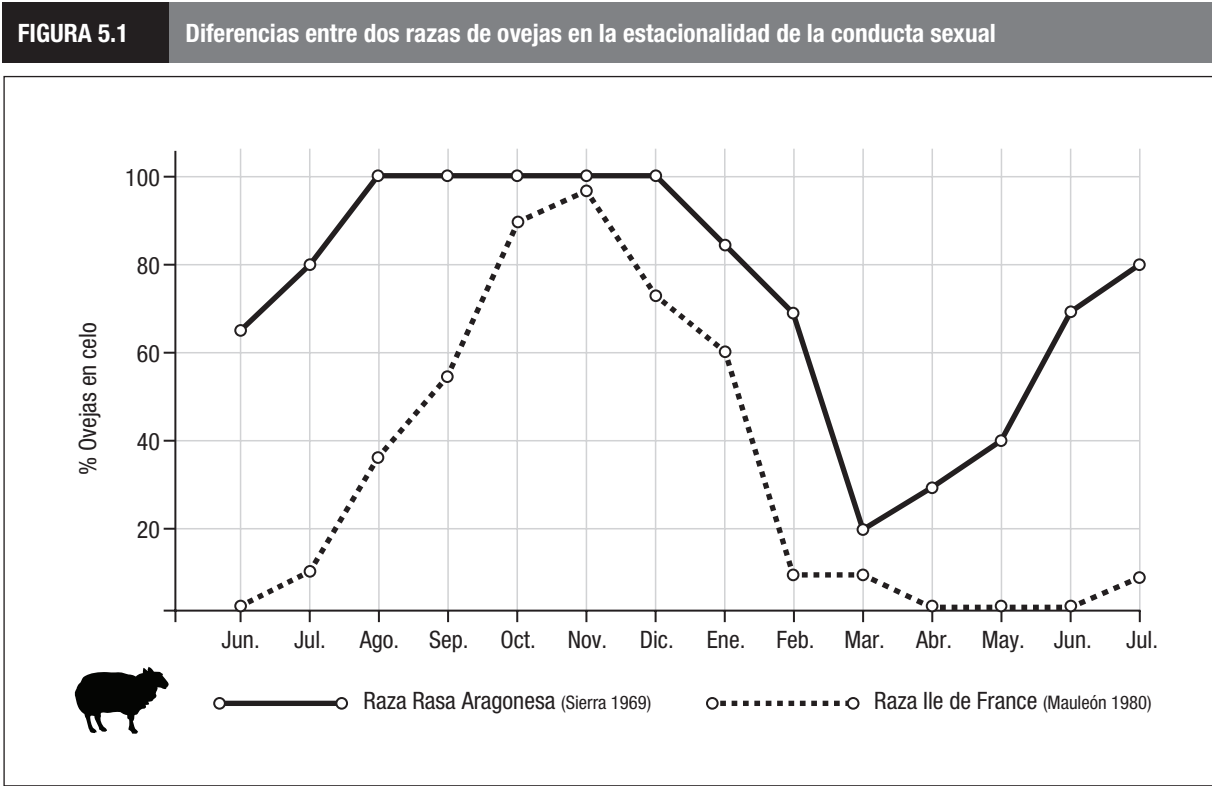
En el hemisferio norte, las gatas suelen mostrar un período de anestro –es decir, de ausencia de actividad sexual– desde finales de septiembre hasta finales de diciembre o comienzos de enero. Además, durante los meses inmediatamente anteriores a dicho período, la gata puede mostrar una disminución en la intensidad de su conducta sexual. No obstante, existe una enorme variabilidad individual en la estacionalidad de la conducta reproductiva, y algunos animales son sexualmente activos durante todo el año. Se ha sugerido, además, que las razas de pelo largo pueden mostrar una estacionalidad reproductora más marcada que las razas de pelo corto. Por otra parte, la estacionalidad disminuye en lugares relativamente próximos al ecuador o cuando el animal está expuesto a luz artificial durante el otoño e invierno. Entre las especies domésticas de reproducción estacional, el gato es una de las más sensibles a los cambios en el fotoperíodo y un aumento de tan solo 15 minutos en el período diario de luz es suficiente para estimular la actividad gonadal.

La yegua muestra en ocasiones un período de inactividad sexual a finales de otoño y en invierno. Si de forma experimental se proporcionan horas adicionales de luz después de la puesta del sol, este período de inactividad sexual se reduce. Al igual que en la gata, sin embargo, existe una gran variabilidad individual y algunas yeguas muestran conducta sexual todo el año.

Finalmente, la oveja muestra un período de inactividad sexual en primavera. La estacionalidad reproductiva depende, entre otras cosas, de la raza y de la condición corporal. En general, las razas

originarias de zonas más próximas al ecuador son menos estacionales que aquellas que proceden de latitudes superiores (Figura 5.1). Las ovejas que tienen una buena condición corporal muestran un período de inactividad sexual menos pronunciado que las que tienen una mala condición corporal (Tabla 5.1). Finalmente, la introducción brusca de machos en un rebaño de ovejas durante el perío-

do de inactividad sexual produce la aparición de celos de manera más o menos sincronizada en todas las hembras. Para ello es necesario que hembras y machos hayan estado separados durante un tiempo. Este fenómeno se conoce con el nombre de “efecto macho” y está causado principalmente por feromonas producidas por glándulas cutáneas del macho.



La raza Ile de France procede de una zona más alejada del ecuador que la raza Rasa Aragonesa y muestra un período de inactividad sexual más largo y más pronunciado
(A partir de Folch J 1984 *Manejo reproductivo de los ovinos de carne y sus bases fisiológicas* Zaragoza: Diputación Provincial)

TABLA 5.1 Efecto de la alimentación sobre la estacionalidad reproductiva en la oveja

Tipo de alimentación	% de ovejas en anoestro	% de ovejas con anoestro muy corto (May)	% de ovejas con anoestro corto (Abr-May)	% de ovejas con anoestro largo (Abr-May-Jun)
Con suplementación	64,0	42,0	22,0	—
Pastos de mala calidad y sin suplementación	70,7	—	33,0	37,0

(A partir de Folch J 1984 *Manejo reproductivo de los ovinos de carne y sus bases fisiológicas* Zaragoza: Diputación Provincial)

2. DIFERENCIACIÓN SEXUAL DEL SISTEMA NERVIOSO CENTRAL Y CONDUCTAS SEXUALMENTE DIMÓRFICAS. EFECTOS DE LA CASTRACIÓN SOBRE LA CONDUCTA

Los machos y las hembras de una misma especie difieren en su comportamiento. La principal diferencia consiste en que hay algunas conductas que son más frecuentes en un sexo que en otro. Estas conductas se llaman “conductas sexualmente dimórficas”. Es importante mencionar que las conductas sexualmente dimórficas pueden en realidad manifestarse en cualquiera de los dos sexos. Sin embargo, son mucho más frecuentes en un sexo que en otro; por consiguiente, las diferencias de comportamiento entre machos y hembras son básicamente de tipo cuantitativo.

Las conductas sexualmente dimórficas incluyen no sólo varios aspectos del comportamiento sexual sino también otras pautas de conducta que no están directamente relacionadas con la reproducción y que son más frecuentes en machos que en hembras. Entre éstas últimas, destacan la conducta de marcaje territorial con orina, el “*roaming*” (ver más adelante) y algunas formas de agresividad ofensiva, muy especialmente la denominada agresividad intrasexual (ver Capítulo 7). La agresividad competitiva también es sexualmente dimórfica y más frecuente en machos que en hembras. No obstante, el aprendizaje desempeña un papel fundamental en esta forma de agresividad, especialmente en el caso de la agresividad competitiva hacia personas. La denominada conducta de “*roaming*”, que en castellano podría traducirse como “vagabundeo” es también más frecuente en machos que en hembras. El carácter sexualmente dimórfico de otras conductas es más controvertido. Así, por ejemplo, algunos autores sostienen que la agresividad territorial es más frecuente en machos que en hembras, mientras que otros estudios parecen indicar que no hay diferencias significativas entre sexos en la incidencia de este problema de conducta. Finalmente, la ansiedad por separación, que en principio no debería considerarse sexualmente dimórfica (ver Capítulo 9), parece ser más frecuente en machos que en hembras, al menos según algunos autores. En este sentido, es interesante mencionar que en roedores de laboratorio

se han descrito diferencias entre sexos en cuanto a la respuesta de miedo.

Las conductas sexualmente dimórficas son consecuencia del proceso de diferenciación sexual del sistema nervioso central, que es consecuencia a su vez de la acción de las hormonas sexuales. El proceso de diferenciación sexual del sistema nervioso central de los mamíferos fue descrito al final de la década de los 50 y consta de dos fases bien diferenciadas:

1. Fase de organización: los andrógenos actúan durante fases tempranas del desarrollo para organizar rutas neuronales responsables de la conducta reproductora y de otras pautas de conducta. Estos efectos son permanentes y se producen sólo si el sistema nervioso central se ve expuesto a la acción de los andrógenos durante un período crítico. Este período crítico representa una etapa del desarrollo durante la que el tejido nervioso es especialmente sensible a la acción organizadora de las hormonas sexuales masculinas. En la rata –y probablemente también en los carnívoros domésticos– el período crítico incluye unos días antes y unos días después del nacimiento. En realidad, es posible que no exista un solo período crítico, sino que exista un período crítico ligeramente distinto para cada conducta o grupo de conductas. En cualquier caso, la exposición del sistema nervioso central a los andrógenos durante el período o períodos críticos resulta en lo que se denomina masculinización y desfeminización del cerebro. La masculinización consiste en la organización de las vías neuronales responsables de las conductas típicamente masculinas, mientras que la desfeminización hace referencia al efecto organizador de los andrógenos que impide que el animal muestre conducta sexual femenina al llegar a la madurez sexual.
2. Fase de activación: al llegar a la pubertad, los andrógenos actúan sobre las rutas neuronales previamente diferenciadas para activar las conductas característicamente masculinas. Este efecto de activación es reversible.

Al menos en lo referente al proceso de desfeminización, los andrógenos no ejercen su efecto organizador por sí mismos, sino que éste es consecuencia –por paradójico que parezca– de la acción de los estrógenos. A su vez, los estrógenos resultan de la conversión de los andrógenos en estrógenos, proceso que tiene lugar en el citoplasma de las neuronas. Si los estrógenos son directamente responsables de la desfeminización del sistema nervioso central, cabe preguntarse la razón por la cual las hembras no experimentan un proceso de diferenciación sexual similar al de los machos. Según parece, la razón estriba en la acción de la denominada proteína neonatal ligadora de estrógenos (f-EBP). Esta proteína está presente en el plasma de la hembra durante el período perinatal y actúa bloqueando la posible acción masculinizadora de los estrógenos. Probablemente, la acción de la f-EBP es más compleja, y en etapas posteriores del desarrollo actuaría como fuente de estrógenos que contribuirían entonces a la feminización del sistema nervioso central de la hembra.

Recientemente, nuestra comprensión del mecanismo responsable del proceso de diferenciación sexual del sistema nervioso central que hemos descrito antes se ha modificado ligeramente. Así, se ha comprobado que el efecto organizador de los andrógenos no se produce únicamente durante el período crítico. Por otra parte, la conversión de andrógenos en estrógenos parece ser más importante en las especies altriciales que en las precoces.

En las aves, la diferenciación sexual del sistema nervioso central muestra varias diferencias importantes con respecto a los mamíferos. En primer lugar, en las aves el sexo heterocigótico es el femenino, y no el masculino como ocurre en los mamíferos. Por otra parte, si en los mamíferos el sistema nervioso central y el comportamiento evolucionan hacia la forma femenina en ausencia de estímulos hormonales, en las aves la situación es más compleja. En efecto, en ausencia de estímulos hormonales, algunas conductas de las aves evolucionan hacia la forma masculina, otras hacia la femenina y otras hacia una forma que no es ni la normal de los machos ni de las hembras.

Aspectos morfológicos del efecto organizador de los esteroides sexuales

De forma muy general, las hormonas sexuales actúan sobre el núcleo celular regulando la producción de ARNm y la síntesis proteica. Los efectos organizadores de los esteroides sexuales se deberían a cambios en la migración, proliferación y muerte celular, crecimiento de prolongaciones nerviosas y establecimiento de nuevas conexiones entre neuronas. Estos cambios no tendrían lugar de forma homogénea en todo el sistema nervioso central, sino que el efecto organizador afectaría solamente a estructuras concretas. Las zonas del sistema nervioso central que muestran una mayor densidad de receptores de esteroides sexuales son el área preóptica medial –que es una estructura situada inmediatamente craneal al hipotálamo–, el hipotálamo ventromedial, la amígdala y el cuerpo mamilar. En la rata, el área preóptica medial incluye el denominado núcleo sexualmente dimórfico (SDN-POA), que es mayor en el macho que en la hembra. La castración neonatal del macho causa una marcada disminución de su tamaño, mientras que la administración de andrógenos a hembras recién nacidas hace que el tamaño de su SDN-POA aumente considerablemente. En definitiva, en la rata –y muy probablemente también en otras especies– los esteroides sexuales ejercen su efecto organizador en el área preóptica medial. No obstante, es importante tener en cuenta que existen otros núcleos sexualmente dimórficos en el sistema nervioso central; entre ellos, destaca el denominado núcleo espinal bulbocavernoso, que se encuentra en el asta ventral de la región lumbar de la médula espinal. Tal como veremos más adelante el núcleo espinal bulbocavernoso está implicado en el control de la conducta sexual.

Efectos de la castración

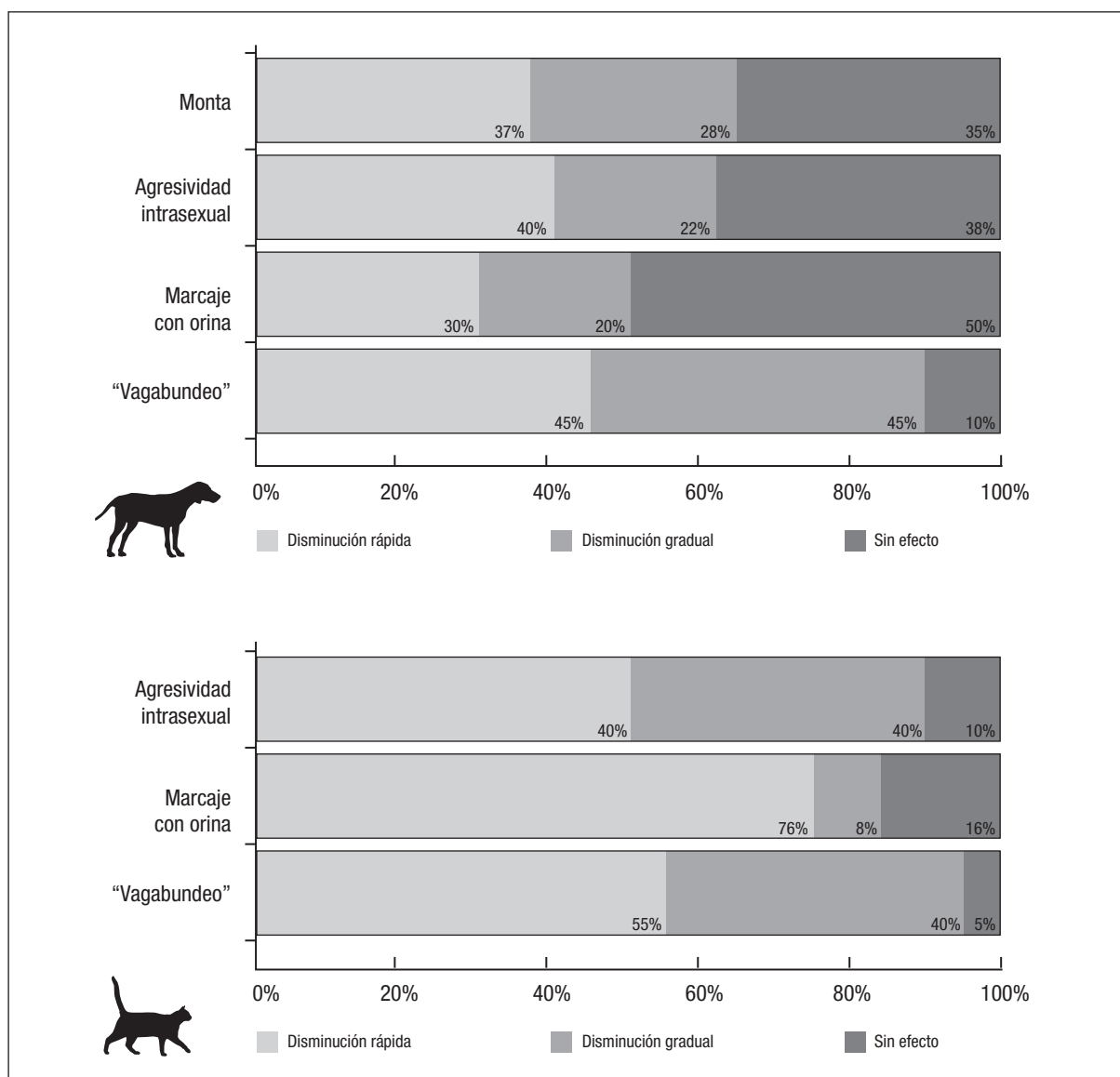
La castración ha sido utilizada durante mucho tiempo para modificar el comportamiento de los animales. A continuación resumimos brevemente dichos efectos en el perro, el gato y el caballo.

Efectos sobre las conductas sexualmente dimórficas no relacionadas directamente con la reproducción

La castración de los machos disminuye las conductas sexualmente dimórficas que no están directamente relacionadas con la reproducción y que requieren los efectos tanto organizadores como activadores de los andrógenos. En el perro y el gato, el marcaje con orina, la agresividad intrasexual y el vagabundeo son las tres conductas más importantes de este grupo. En el perro, la castración elimina o reduce muy significativamente dichas conductas

en un 50-60% de los casos aproximadamente. En el gato, el porcentaje de éxitos es más elevado, y se sitúa alrededor del 80-90% de los animales (Figura 5.2). Es importante señalar que estas cifras fueron publicadas hace ya bastante tiempo y el diagnóstico de los problemas de comportamiento ha mejorado sustancialmente desde entonces. Cabe la posibilidad, por lo tanto, de que un estudio realizado actualmente con criterios de diagnóstico más modernos arrojará otros resultados.

FIGURA 5.2 Efecto de la castración sobre la conducta del perro y del gato.



(A partir Hart B L and Hart L A 1985 *Canine and Feline Behavioral Therapy* Philadelphia: Lea and Febiger)

Tanto en el perro como en el gato, los efectos de la castración no son siempre inmediatos, sino que pueden manifestarse de forma gradual y no ser aparentes hasta varias semanas después de la intervención. Por tanto, antes de concluir que la castración no ha sido eficaz, es imprescindible esperar algún tiempo. Esto es debido probablemente al mecanismo de acción de las hormonas sexuales. En efecto, dichas hormonas actúan induciendo la síntesis de proteínas en las células diana y sus efectos se mantienen hasta que dichas proteínas son catabolizadas.

Finalmente, es importante señalar que la eficacia de la castración no puede preverse administrando progestágenos sintéticos; aunque los progestágenos inhiben la síntesis de hormonas sexuales – y, por lo tanto, simulan los efectos de una castración – sus efectos sobre la conducta a las dosis normalmente empleadas parecen deberse principalmente a su acción directa sobre el sistema nervioso central. En consecuencia, es posible que una determinada conducta sea modificada por la administración de progestágenos sintéticos y no por la castración. Los efectos de la castración sobre las conductas sexualmente dimórficas no dependen de la edad a la que se realiza la intervención quirúrgica.

En el caballo macho, la castración elimina o reduce la agresividad hacia las personas en un 60–70% de los casos, mientras que la agresividad hacia otros caballos se reduce en un 40% de los casos. Si la castración se realiza antes de la pubertad, aproximadamente un 20–30% de animales muestran agresividad hacia otros machos y un 5% hacia las personas al llegar a la edad adulta (Figura 5.3).

Efecto sobre la conducta sexual

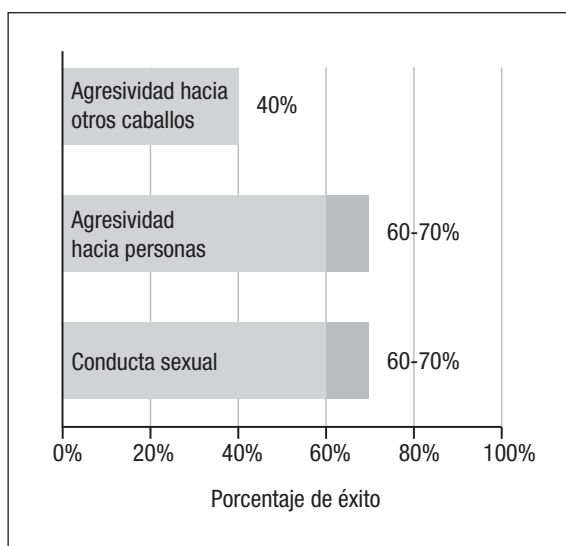
La castración tiene efectos muy distintos sobre la conducta sexual de machos y hembras. En el caso de las hembras, la conducta sexual desaparece de forma definitiva después de la castración en la práctica totalidad de los casos. En los machos, por el contrario, los efectos de la castración son muy variables; en general, la frecuencia e intensidad de la conducta sexual disminuye, pero es muy frecuente que algunos de sus elementos –o, en ocasiones, todos ellos– continúen manifestándose durante un

largo período de tiempo o incluso durante toda la vida del animal (ver sección 3.2). La permanencia de la conducta sexual después de la castración parece ser más marcada en el perro que en el gato; esto podría deberse a que la castración causa la atrofia de las espinas peneanas del gato y los estímulos táctiles procedentes de las espinas cuando se inicia la intromisión del pene en la vagina son importantes para la expresión completa de la conducta sexual en esta especie. En cualquier caso, existe una marcada variabilidad individual en el mantenimiento de la conducta sexual después de la castración en los machos. Algunos trabajos sugieren que parte de esta variabilidad podría deberse a la experiencia previa del animal, de forma que los individuos que hubieran copulado repetidas veces antes de la castración seguirían manifestando conducta sexual después de la intervención en mayor medida que los animales sin experiencia sexual previa.

En el caballo, la castración reduce o elimina la conducta sexual en un 60–70% de los machos. Si la castración se realiza antes de la pubertad, un 20–30% de los animales muestran conducta sexual masculina al llegar a la edad adulta (Figura 5.3).

FIGURA 5.3

Efecto de la castración sobre el comportamiento sexual y agresivo en el caballo



(A partir de Line SW, Hart B L and Sanders L 1985 Effect of prepubertal versus postpubertal castration on sexual and aggressive behavior in male horses. *Journal of the American Veterinary Medical Association* 186: 249-251)

Efectos sobre la conducta de alimentación y la tendencia a desarrollar obesidad en el perro y el gato

La castración puede aumentar el riesgo de obesidad, especialmente en hembras. La experiencia obtenida con roedores de laboratorio sugiere que este efecto de la castración podría deberse al menos a los tres mecanismos siguientes:

1. Los estrógenos disminuyen la ingestión voluntaria de alimento; por tanto, las hembras castradas comen más que las hembras no castradas.
2. Los estrógenos aumentan la actividad del animal; por tanto, las hembras castradas tienen un gasto energético menos que las no castradas.
3. Los estrógenos inhiben la actividad de la enzima lipoproteinlipasa. Esta enzima se encuentra en el endotelio de los capilares del tejido adiposo y facilita la entrada de ácidos grasos al interior de los adipocitos; dichos ácidos grasos son utilizados en la síntesis de triglicéridos. Por tanto, las hembras castradas tienen una mayor tendencia a acumular reservas energéticas en forma de grasa.

Obviamente, el efecto de estos mecanismos no tiene por qué ser directamente extrapolable a los carnívoros domésticos, entre otras cosas porque los roedores de laboratorio –a diferencia de la perra y de la gata– muestran ciclos ováricos a lo largo de todo el año. Esta diferencia podría explicar el hecho de que el aumento de peso que se observa en ratas después de la extirpación de los ovarios sea en general mayor que el observado en la perra. En todo caso, no obstante, las perras castradas tienden a aumentar de peso y a desarrollar obesidad con más facilidad que las no castradas, y la razón principal parece ser un aumento en el consumo de alimento. Un estudio realizado en perras de raza Beagle mostró que las hembras castradas consumían hasta un 20% más de Kcal./día y ganaban hasta un 38% de peso en relación a las no castradas. Por tanto, los efectos de la castración sobre el desarrollo de obesidad pueden corregirse en gran medida restringiendo el consumo de alimento del

animal. De forma anecdótica se ha descrito una disminución de la actividad en perras después de la castración, aunque en la mayoría de ocasiones resulta difícil precisar si el efecto se debe a la castración por sí misma o al envejecimiento del animal. En todo caso, parece razonable concluir que la castración puede en ocasiones disminuir la actividad, particularmente en animales de trabajo. Los efectos de la castración sobre el consumo de alimento y sobre el desarrollo de obesidad en la gata son menos claros, aunque algunas observaciones sugieren que dichos efectos serían parecidos a los observados en la perra.

Otros efectos en el perro y el gato

La castración impide la manifestación de pseudogestación o pseudolactación (ver Capítulo 7). Contrariamente a la opinión de algunos criadores y veterinarios, no existe ninguna evidencia que demuestre que la castración antes del primer estro afecte negativamente la conducta posterior del animal o que ésta mejore a consecuencia del parto y crianza de una camada. En la perra, es probable que la castración aumente el riesgo de agresividad por dominancia o competitiva. Muy probablemente este efecto sólo es relevante en aquellos casos en los que la perra ya muestra antes de la castración agresividad por dominancia. Por otra parte, algunos autores han sugerido que este efecto es menor si la castración se realiza cuando el animal tiene unos pocos meses de edad. Finalmente, la castración tiene efecto sobre la incidencia de algunas enfermedades. Posiblemente, el efecto más conocido es la reducción de la incidencia de tumores mamarios en perras castradas comparadas con perras enteras, aunque este efecto sólo es aparente si la castración se realiza cuando la perra es joven. Así mismo, la castración reduce la incidencia de piometra. En cuanto al posible aumento de la incidencia de algunas patologías como resultado de la castración, la principal es la incontinencia urinaria por incompetencia uretral o que responde a estrógenos. La incidencia de este problema es mayor en perras castradas que en perras enteras y, de acuerdo con un estudio, puede estimarse que afecta aproximadamente al 4% de hembras castradas y

al 0,3% de hembras no castradas. En machos existe un problema similar que, sin embargo, parece ser extremadamente infrecuente.

Síndrome del resto ovárico en la perra y la gata.

La presencia de tejido ovárico funcional en una hembra castrada y la consiguiente manifestación de conducta sexual se denominan síndrome del resto ovárico. La presencia de tejido ovárico funcional es consecuencia de una extirpación incompleta de los ovarios. Los síntomas más frecuentes incluyen producción de feromona sexual, conducta proceptiva y receptiva (ver sección 3.3), y secreción vaginal. Algunas perras pueden incluso mostrar pseudogestación. La citología vaginal es la forma más sencilla de confirmar el diagnóstico.

Recapitulación y conclusiones: indicaciones de la castración en el perro y el gato

Teniendo en cuenta los efectos de la castración antes comentados, pensamos que las principales indicaciones de la castración para resolver problemas de comportamiento son las siguientes:

1. En el macho, la castración está indicada principalmente en tres problemas: marcaje con orina, agresividad intrasexual y conducta de “vagabundeo”. La eficacia de la castración es variable y es superior en el gato que en el perro. Es importante tener en cuenta, no obstante, que sus efectos no son siempre inmediatos, sino que en ocasiones pueden tardar unas pocas semanas en manifestarse.
2. La castración disminuye el comportamiento sexual del macho. Sin embargo, el efecto de la castración varía enormemente de un animal a otro, y en ocasiones el comportamiento sexual – o al menos algunos aspectos del mismo – se mantiene durante meses o incluso años después de la castración.
3. El efecto de la castración sobre la agresividad competitiva del perro es controvertido. En efecto, aunque algunos autores indican que la castración por sí misma nunca resuelve el problema, otros estudios indican que en determinados la castración tiene un efecto positivo,

es decir, disminuye la agresividad. En general, pensamos que la castración puede ser útil en machos, aunque en general debe ir acompañada de pautas de modificación de conducta y, en algunos casos, tratamiento farmacológico. La castración está contraindicada en perras con agresividad competitiva o intrasexual.

4. En el caso de la hembra, la castración está indicada para eliminar el comportamiento sexual y, en el caso de la gata, reducir el marcaje con orina. A diferencia de lo que ocurre en el caso de los machos, el comportamiento sexual desaparece inmediatamente después de la castración prácticamente en todos los casos. El efecto de la castración sobre el marcaje con orina es variable, pero la castración resulta muy eficaz cuando la conducta de marcaje está asociada al estro.
5. Tanto en machos como en hembras la castración tiene muy pocos efectos indeseables. No obstante, en algunos animales la castración aumenta la tendencia a la obesidad. En el caso de la hembra, los estrógenos poseen un efecto inhibitorio sobre el consumo de alimento, y su desaparición tras la castración provoca un incremento de la ingestión. Por lo tanto, el aumento de peso posterior a la castración puede evitarse con un adecuado control de la dieta.

3. CONTROL FISIOLÓGICO DEL COMPORTAMIENTO SEXUAL: GENERALIDADES

3.1. ONTOGENIA DEL COMPORTAMIENTO SEXUAL

El término pubertad hace referencia al conjunto de cambios morfológicos, fisiológicos y de comportamiento que son consecuencia del inicio de la actividad gonadal en el animal joven. Desde un punto de vista práctico, la pubertad en la hembra se define como la edad a la que se produce la primera ovulación o el primer estro. En el caso del macho, la pubertad se define como la edad a partir de la cual el animal es capaz de realizar una cópula completa o, alternativamente, como la edad a la que el animal empieza a producir espermatozoides con capacidad fecundante. No obstante, es im-

portante recordar que, especialmente en el macho, la pubertad es un proceso gradual. Por otra parte, debe distinguirse entre pubertad y madurez sexual, que es la edad a la que el animal ha adquirido toda su capacidad reproductiva.

Existen dos hipótesis principales –aunque no mutuamente excluyentes– acerca de los mecanismos fisiológicos responsables de la pubertad. De acuerdo con la primera de ellas, el mecanismo principal es el aumento en la secreción de hormona liberadora de gonadotropinas (GnRH) por parte del hipotálamo. De acuerdo con la segunda hipótesis, la pubertad depende, además, de los dos cambios siguientes: (1) una disminución en la sensibilidad del mecanismo de retroalimentación negativa que los esteroides sexuales ejercen sobre la secreción de gonadotropinas y (2) un aumento en la respuesta de la adenohipófisis a la GnRH. La evidencia experimental acumulada hasta el momento parece indicar que el mecanismo principal es el aumento en la secreción de GnRH por el hipotálamo.

La edad a la que se alcanza la pubertad depende de factores ambientales, entre los que destacan el fotoperíodo y la exposición a feromonas sexuales producidas por animales del mismo sexo o del sexo contrario. Así, por ejemplo, la edad a la que la cerda llega a la pubertad puede adelantarse si la hembra se expone a un macho después de los 160 días de edad.

Por otra parte, el peso del animal y, más concretamente, el porcentaje de tejido adiposo, tiene una importancia considerable en el comienzo de la actividad sexual; en consecuencia, la subalimentación causa un retraso en la manifestación de la pubertad. La relación entre el porcentaje de tejido adiposo y la función gonadal ha sido particularmente bien estudiado en la hembra, y algunos de los mecanismos que explican dicha relación podrían ser los siguientes:

1. El tejido adiposo es una fuente de estrógenos y, en algunas especies, los estrógenos producidos por los adipocitos a partir de los andrógenos suponen una parte importante de los estrógenos totales. Además, el porcentaje de tejido adiposo influye en la síntesis de formas más o

menos activas de estrógenos, de forma que en individuos con un bajo porcentaje de tejido adiposo, las formas más abundantes son las menos activas.

2. Un aumento en el porcentaje de tejido adiposo resulta en una disminución en la unión de los estrógenos a proteínas transportadoras y, por consiguiente, en un aumento de la fracción libre y biológicamente activa.

3.2. CONTROL DEL COMPORTAMIENTO SEXUAL DEL MACHO. MECANISMOS HORMONALES. CENTROS Y VÍAS NERVIOSAS IMPLICADAS

El comportamiento sexual del macho incluye las conductas de monta, erección, intromisión y eyaculación. Los centros nerviosos implicados en el control de la conducta sexual del macho incluyen las dos estructuras sexualmente dimórficas descritas anteriormente: el núcleo bulbocavernoso de la médula espinal y el área preóptica medial situada inmediatamente rostral al hipotálamo. Las secuencias más simples de la conducta sexual, tales como la erección y la eyaculación, son consecuencia de la estimulación genital, están controladas por la médula y no requieren la participación del encéfalo. Las secuencias motoras más complejas de la cópula, sin embargo, parecen depender del área preóptica medial.

Por otra parte, otras estructuras encefálicas participan también en el control de la conducta sexual. Los lóbulos temporales de la corteza y la amígdala intervienen en la modulación de la excitación sexual y en su dirección hacia el estímulo apropiado. La corteza cerebral puede ejercer un efecto inhibitorio sobre la conducta sexual, de manera que ésta no se manifiesta en situaciones que no son adecuadas. Esto explicaría el hecho de que los machos que experimentan miedo o dolor durante la cópula o en las fases inmediatamente anteriores a la misma pueden mostrar después una inhibición muy marcada y duradera de su conducta sexual. Este efecto es especialmente importante en animales jóvenes; por lo tanto, es muy importante procurar que el animal no asocie las primeras montas con experiencias desagradables.