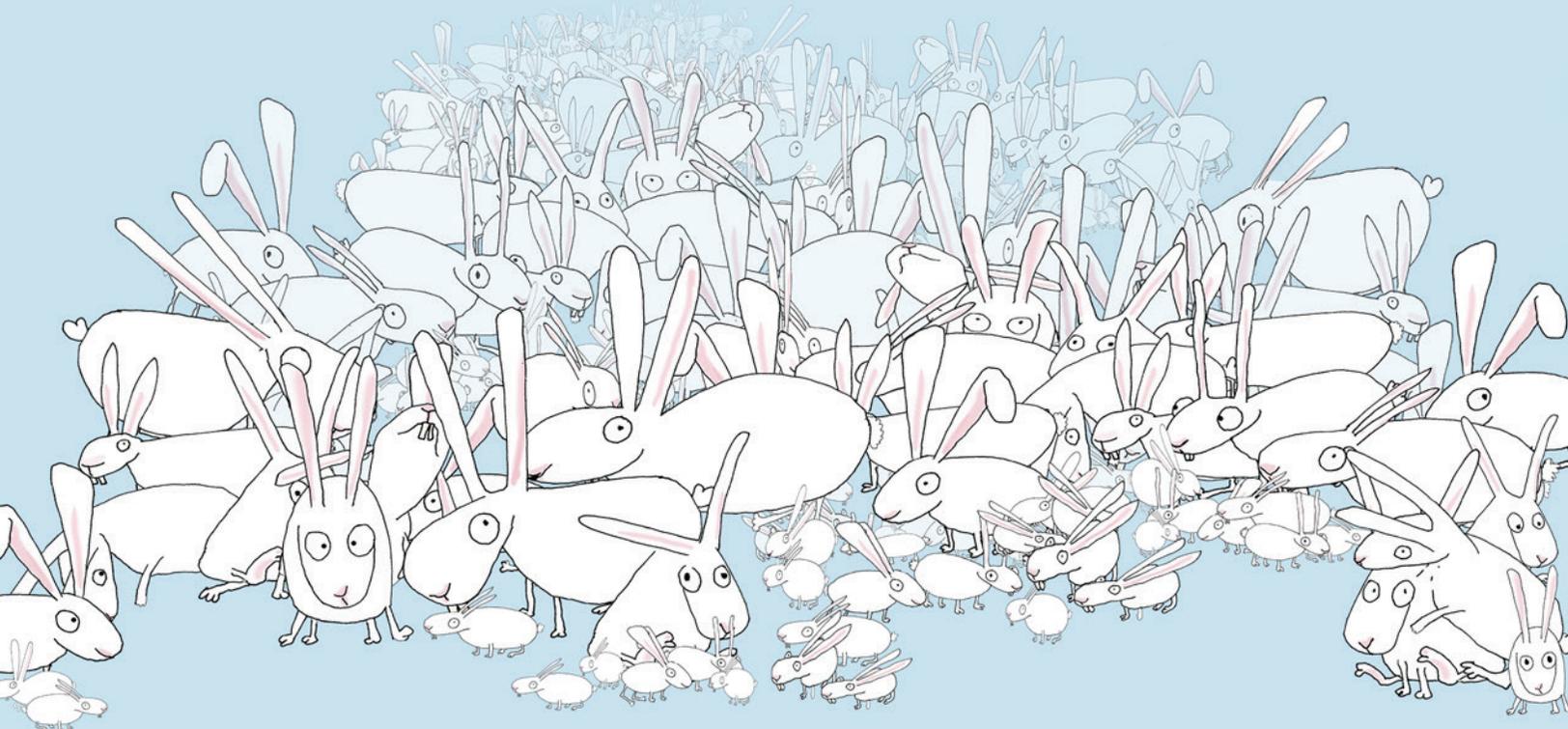




¡Se **REPRODUCEN** como **conejos!**

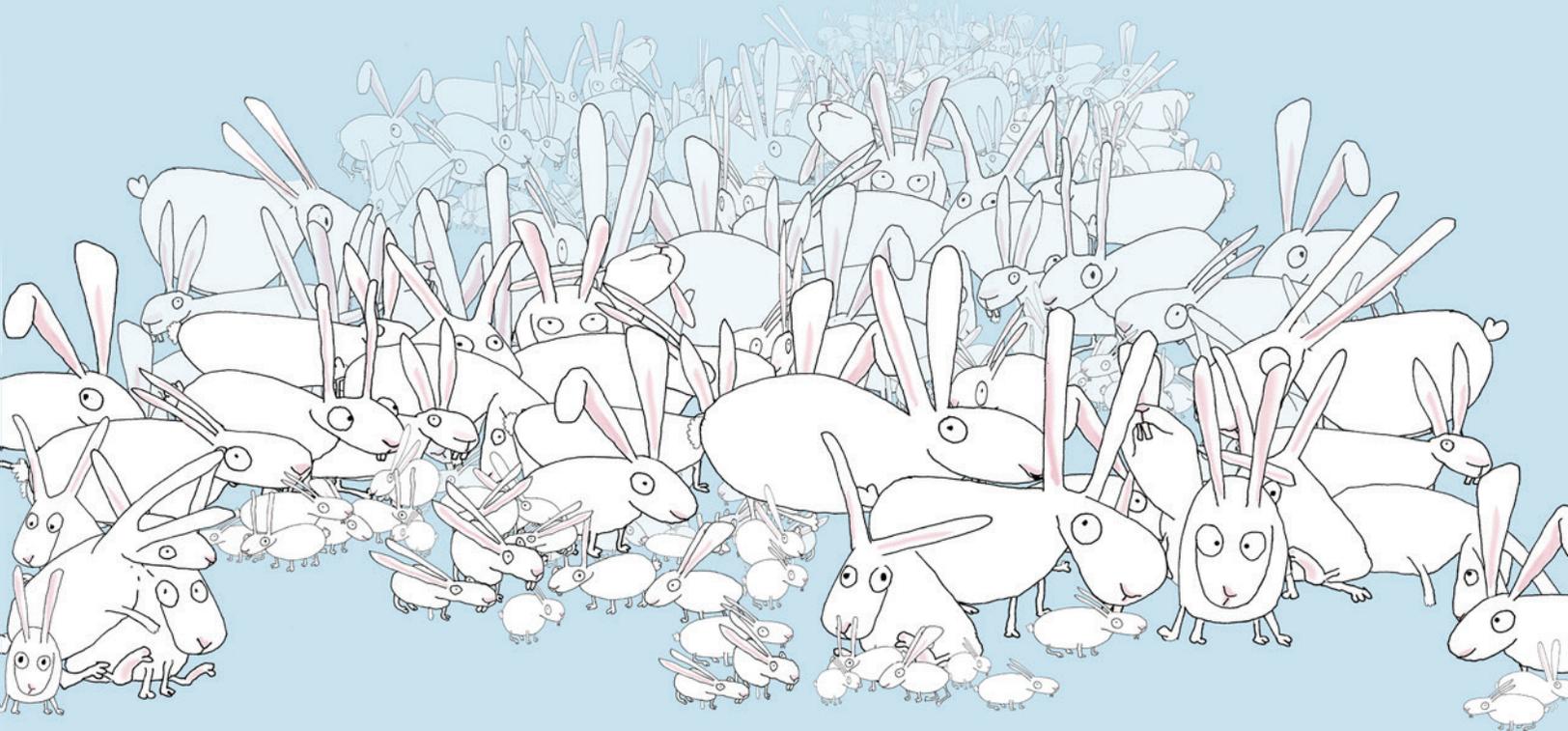
El estudio de la conducta reproductiva de animales es de gran interés para dilucidar los mecanismos biológicos involucrados, entender las posibles disfunciones que conducen a patologías diversas y, fundamentalmente, contribuir a mejorar la producción en las granjas dedicadas a ello. Es decir, es indispensable que los hallazgos de laboratorio se traduzcan en aplicaciones útiles.



iS e reproducen como conejos! Así versa el dicho cuando queremos expresar que una especie es muy prolífica. Se dice fácil, pero detrás de esta simple aseveración se encuentra una complicada maquinaria biológica que incluye al cerebro, las gónadas, diversos tipos de hormonas y, desde luego, los órganos sexuales periféricos en los conejos machos y hembras. Pero, ¿qué tiene de particular esta especie? Después de todo, la reproducción ocurre en todos los seres vivos que conocemos.

Comencemos por describir cómo viven los conejos en la naturaleza: sabemos que forman colonias con una marcada jerarquía social en la que existe un macho dominante que “controla” a un grupo de hembras. Esto quiere decir que ellas no se aparean con ningún otro macho (algo así como un harén).

Por ser animales pequeños, los conejos son presa fácil de carnívoros, serpientes, aves rapaces, etc. Para minimizar el riesgo de depredación, los conejos han adoptado hábitos crepusculares, lo que significa que durante el día permanecen ocultos en la madriguera subterránea y sólo al caer el sol emergen para ingerir alimento y agua. Es entonces cuando podemos verlos, habitualmente corriendo para alejarse de nosotros. Por tener esos hábitos, la conducta reproductiva de los conejos es muy difícil de observar en la naturaleza y ha sido en el laboratorio y en la granja donde se ha obtenido información sobre esta especie.





¿Cómo se expresa el comportamiento sexual en los conejos de ambos sexos?

Al colocar juntos a un conejo y a una coneja, lo primero que él intentará hacer es montarla. Ella, a su vez, tratará de huir. Esto resulta en una persecución que, si la hembra está sexualmente receptiva, termina en que el macho consigue montarla y ella responde adquiriendo la postura de lordosis (arqueamiento de la columna vertebral), que permite la intromisión penénea. El macho, entonces, realiza rápidos movimientos pélvicos sobre el dorso de la hembra y, unos segundos más tarde, eyacula, emite un chillido y se cae de lado. La hembra, por su parte, cambiará su conducta y su fisiología. A pesar de su brevedad, la cópula transforma a aquella “sexy conejita” en una especie de tapete peludo. Se queda inmóvil por varios minutos, su actividad cerebral –determinada a través del electroencefalograma– adquiere un patrón de ondas lentas (parecido al del sueño) y, si el macho intenta volver a montarla, puede mostrar nuevamente la postura de lordosis, pero raramente realiza el correteo con el que atrajo al macho la primera vez. Además, se suprime otro comportamiento que presenta la coneja en estro (sexualmente receptiva): la conducta de marcaje por frotamiento del mentón. Al realizarlo, la hembra deposita secreciones producidas por la glándula submandibular sobre aquellos objetos contra los cuales frote su mentón.

En la vida silvestre, la percepción olfativa de dichas secreciones indica al macho que la hembra está sexualmente receptiva. Esto es importante porque, si la coneja



Figura 1. Conejo realizando la conducta de marcaje por frotamiento del mentón sobre un ladrillo, colocado dentro de una arena circular.

no está en estro, el intento de monta por parte del macho puede provocar una fuerte respuesta agresiva hacia él.

¿Qué factores regulan el comportamiento sexual en los conejos?

Los estudios pioneros del Dr. Carlos Beyer y sus colaboradores se centraron fundamentalmente en explorar las hormonas que permiten la cópula en los conejos de ambos sexos. Encontraron que la extirpación de las gónadas (gonadectomía) abate la conducta de monta en los machos y la receptividad sexual en las hembras. En estudios posteriores, determinamos que la gonadectomía también suprime la conducta de marcaje por frotamiento del mentón en conejos de ambos sexos. Para determinar cuáles hormonas gonadales son las que estimulan los comportamientos sexual y de marcaje odorífero, el Dr. Beyer y colaboradores inyectaron diferentes tipos de esteroides a conejos y conejas gonadectomizados y evaluaron cuáles de ellos restauraban dichos comportamientos. Encontraron que, en los machos, la inyección de testosterona restauraba tanto la conducta sexual como el marcaje por frotamiento del mentón. Por el contrario, la 5-alfa-dihidrotestosterona provocaba escasos efectos al administrarse sola; pero, si se combinaba con estradiol, se estimulaban ambos comportamientos.

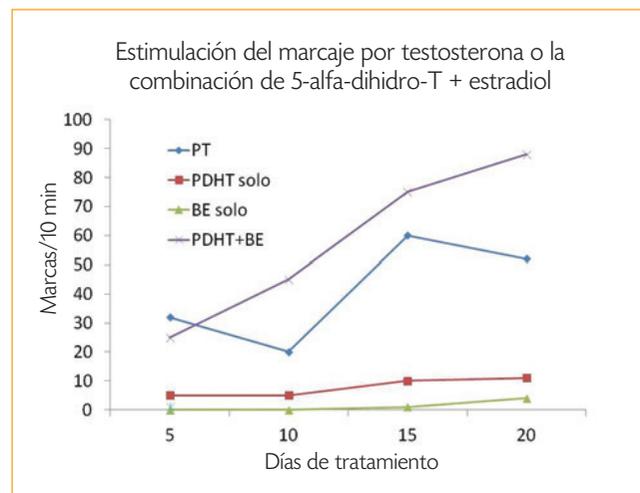


Figura 2. Estimulación de la conducta de marcaje por frotamiento del mentón en conejos machos castrados: por la inyección diaria de propionato de testosterona (PT; 1 mg/día) o de la combinación de propionato de 5-alfa-dihidrotestosterona (PDHT; a mg/día) + benzoato de estradiol (BE; 1 microgramo/día). Estos dos últimos, inyectados solos, no estimulan dicho comportamiento.

Estos resultados llevaron al Dr. Beyer a proponer la llamada “teoría de la aromatización”, que sigue vigente. Dicha teoría indica que estimular un comportamiento reproductivo depende de la capacidad de los andrógenos para transformarse tanto a estrógenos (a través de la acción de enzimas llamadas aromatasas; véase el artículo de Alonso Fernández y colaboradores, y de Verónica Oropeza y Gabriela Morali en el presente número) como a andrógenos reducidos en configuración alfa en el anillo A (a través de la enzima 5-alfa-reductasa). Esto explica por qué sólo la testosterona (que se transforma a estradiol) y no la 5-alfa-dihidrotestosterona (que no puede aromatizarse) estimula el comportamiento sexual y la conducta de marcaje odorífero en los machos.

¿Cuáles son las consecuencias de la cópula en los conejos?

Machos: señalábamos arriba que, a pesar de su brevedad, la cópula modifica drásticamente la conducta y la fisiología en los conejos de ambos sexos. En los machos, la eyaculación abate inmediatamente la conducta de marcaje por frotamiento del mentón; pero este efecto es transitorio, pues la conducta se recupera entre 2 y 24 horas posteriores a la cópula. Sin embargo, la capacidad de monta persiste y el macho puede volver a desplegar la conducta sexual completa casi

inmediatamente después de la primera eyaculación. No obstante, si se permite al conejo copular *ad libitum*, se observará que el intervalo entre eyaculaciones sucesivas se incrementa gradualmente.

Esto eventualmente llevará al abatimiento de la conducta sexual masculina... en ese día. La sorprendente capacidad reproductiva del conejo le permite reanudar la cópula al día siguiente prácticamente con las mismas características que en el día anterior. Este proceso se puede repetir en días sucesivos si se expone al macho a varias hembras sexualmente receptivas (ovariectomizadas, tratadas con estrógenos). Después de varios días de cópula *ad libitum*, comenzará a observarse que no todas las montas culminan en eyaculación. A este parámetro lo denominamos “tasa de error” (*miss rate*) y su incremento de 25 (mediana) en el primer día de prueba a 55 en el último día indica que el macho está alcanzando una verdadera saciedad sexual. Resulta intrigante, sin embargo, el posible sentido biológico que pueda tener una actividad sexual tan “exagerada”, dado que después de tres o cuatro eyaculaciones, el conejo ya no expelle semen. Tal vez tenga que ver con los efectos que

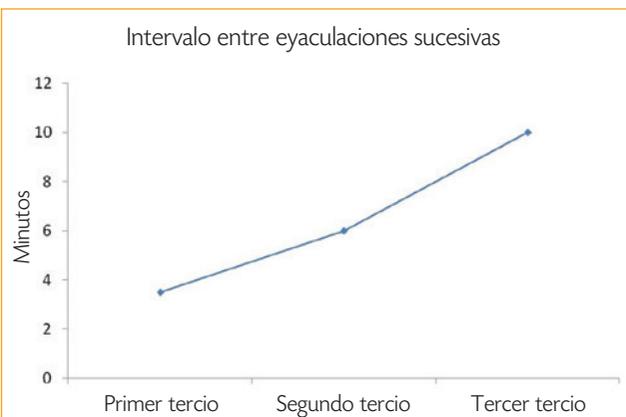


Figura 3. Duración del intervalo entre eyaculaciones sucesivas en conejos a los que se permitió copular *ad libitum*. El total de eyaculaciones desplegadas en la prueba por cada animal se dividió en tercios y después se determinó la duración promedio del intervalo intereyaculatorio en cada tercio. Nótese un incremento lineal en este parámetro conforme avanza la prueba.





ejerce sobre la hembra la estimulación vaginocervical que recibe durante la cópula.

Hembras: las conejas son mamíferos de ovulación refleja, es decir, ovulan sólo en respuesta al apareamiento. El conjunto de señales (odoríferas, táctiles, visuales) que recibe simultáneamente la coneja durante la cópula converge en el tallo cerebral, donde se inicia una cascada de señales que involucra a neuronas noradrenérgicas y colinérgicas. A través de otros “eslabones”, no bien conocidos, los estímulos recibidos durante la cópula eventualmente convergen en las neuronas a kipeptina que, a su vez, estimulará a las neuronas que sintetizan GnRH (hormona liberadora de gonadotropinas), ubicadas en la región preóptica, para que liberen este péptido. Ello provocará que los gonadotropos de la hipófisis secreten de manera masiva la hormona luteinizante, la cual actuará sobre los folículos ováricos para provocar la ovulación. Este proceso, a su vez, llevará a la formación del cuerpo lúteo, productor de progesterona. Tal hormona modifica drásticamente el comportamiento de la coneja pues, esencialmente, la convierte de pareja sexual a madre. La progesterona comienza a aparecer en la sangre aproximadamente a las 48 horas poscópula y es la hormona que mantiene inhibidos a los dos componentes de la conducta de estro: la lordosis y el marcaje por frotamiento del mentón.

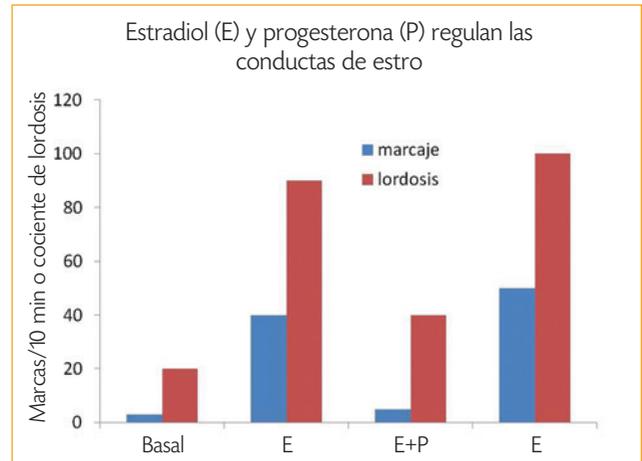


Figura 4. Estimulación de las conductas de lordosis y de marcaje por frotamiento del mentón en conejas ovariectomizadas: antes de recibir el tratamiento (basal), después de 7 días de la inyección de benzoato de estradiol (BE; 1 microgramo/día), después de 4 días de recibir BE + progesterona (10 miligramos/día) y a los 5 días de remover la progesterona (y continuar con el BE). Nótese cómo ambos comportamientos son estimulados por el estradiol e inhibidos por la progesterona.

Sin embargo, la vida del cuerpo lúteo (productor de progesterona) es sólo de 14 a 15 días; si ocurrió fertilización del óvulo poscópula y el huevo fecundado se implantó en el útero, entonces se desencadena un proceso denominado “rescate del cuerpo lúteo”. Este proceso permitirá que, en vez de hacer autólisis, el cuerpo lúteo permanezca vivo y siga produciendo progesterona para mantener el embarazo. Esto es particularmente importante al inicio de la gestación, cuando aún no se ha formado la placenta, que es la estructura que producirá las hormonas necesarias para el desarrollo fetal. Por el contrario, si la cópula no fue fértil (como podría ser el caso de una hembra apareada con un macho que ya evacuó todas sus reservas de semen), la coneja entra en pseudoembarazo. Este estado se caracteriza por la presencia de un cuerpo lúteo productor de progesterona sólo por 14 o 15 días. Esto representa una gran desventaja reproductiva para la coneja, pues mantendrá inhibida su conducta de estro sin estar ges-



tante. Para el macho, sin embargo, éste podría ser un mecanismo para asegurar que las hembras de su “hárén” no queden gestantes de otros machos aún cuando él esté transitoriamente incapacitado para fertilizarlas.

El comportamiento maternal

La progesterona –producida inicialmente por el cuerpo lúteo– comienza a estimular la construcción del nido, proceso que marca el principio del comportamiento maternal. En la naturaleza, la coneja comienza la conducta maternal excavando una madriguera subterránea en un sitio fuera de la colonia donde viven machos y hembras. Para cuantificar la conducta de excavación en el laboratorio, colocamos primero una caja nido dentro de la jaula maternal donde alojamos a cada coneja. Sobre el piso de esta caja colocamos una tabla de cartón comprimido previamente pesada. La dejamos ahí por 24 horas y después la volvemos a pesar: la diferencia en peso indica cuánto ha excavado la coneja en un día. Con este sencillo método determinamos que la conducta de excavación se incrementa a lo largo de los días 1 a 25 de embarazo y declina conforme se aproxima el parto (que ocurre entre los días 30 a 32 de gestación).

Esta declinación en la conducta de excavación coincide con el inicio del acarreo de la paja. En la vida silvestre, las conejas comienzan a colectar vegetación comestible poco antes del parto y la introducen a la madriguera que excavaron. En el laboratorio, encontramos que alrededor del día 3 antes del parto las futuras madres comienzan a introducir a la caja nido la paja que nosotros pusimos a su alcance. Esta conducta es sorprendente, pues, normalmente, una coneja se comería la paja si no estuviera gestante. Este cambio es consecuencia de que en esos días ocurre una marcada declinación en la concentración de progesterona en la sangre de la coneja gestante. El día anterior al parto,

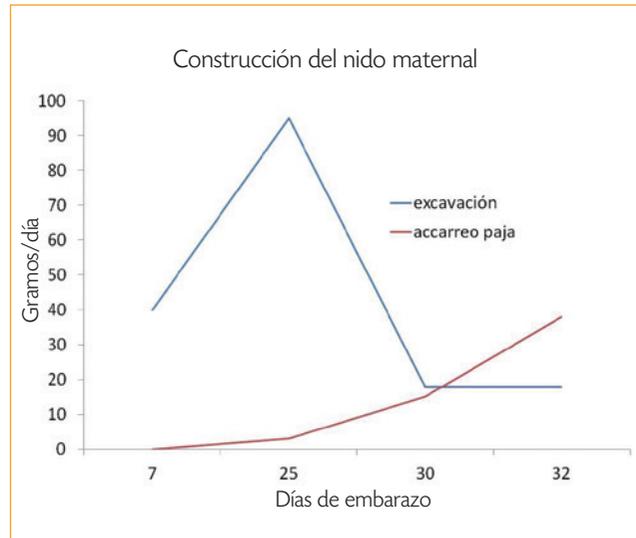


Figura 5. Cambios en las conductas de excavación y de acarreo de paja a lo largo del embarazo, indicativas de la construcción del nido maternal. Nótese cómo la declinación en la primera conducta coincide con el inicio de la segunda.

y durante los siguientes dos días posparto, la coneja completa la construcción del nido maternal arrancándose su propio pelo del vientre y de la cara interna de los muslos. Con ese pelo la coneja recubre el nido y así queda listo el sitio donde nacerán los críos y serán amamantados.

El amamantamiento en la coneja es mínimo, pues dura de 3 a 5 minutos y ocurre sólo una vez al día, y con periodicidad circadiana (es decir, aproximadamente cada 24 horas). A pesar de ello, los críos pueden llegar a ingerir hasta 30% de su peso corporal en leche. Esta precisa regulación de la temporalidad del amamantamiento, tanto en su periodicidad como en su duración, es innata, pues se observa en hembras primerizas, en múltiples razas y bajo diferentes condiciones de alojamiento en el laboratorio y en la granja. Sin embargo, las características del amamantamiento son moduladas de manera importante por la succión que proveen los críos al alimentarse. Si la camada es menor





a cuatro gazapos, la coneja entrará al nido varias veces para intentar amamantar y, en cada entrada, pasará un tiempo muy breve o un periodo demasiado largo. Estos resultados indican que el funcionamiento óptimo de la relación madre-críos depende de ambas partes.

Reflexiones finales

El conejo ha sido una especie clásica para el abordaje de problemas científicos en áreas como la psicología, la biología de la reproducción y las neurociencias. Lamentablemente, la investigación sobre el conejo generada en el laboratorio tiene poco contacto con los otros ámbitos en los que se encuentra esta especie,

tales como las granjas donde se crían los conejos para la producción de carne. A través de la interacción con el mundo de la cunicultura, nos hemos percatado, por ejemplo, de que existe una preocupación generalizada por el bienestar animal y el impacto que ejerce el estrés (al que contribuyen factores ambientales, sociales y genéticos) sobre el éxito reproductivo. También hemos detectado que algunos de los problemas relacionados con la optimización de la producción cunícola plantean modelos experimentales muy atractivos para quienes estudiamos la neuroendocrinología de la reproducción. Por ejemplo: *a)* los mecanismos que regulan la ovulación refleja y su modulación por factores ambientales; *b)* la modulación de conductas circadianas por estímulos táctiles periféricos; o *c)* la contribución de algunas aferencias táctiles a la medición de intervalos de tiempo.

En pocas palabras, pensamos que la investigación de la biología reproductiva del conejo puede generar tanto conocimiento científico “básico” como información objetiva que permita optimizar la productividad en diversos tipos de explotaciones cunícolas. Para lograrlo, es indispensable tener una comunicación bidireccional efectiva entre la granja y el laboratorio, a través de las publicaciones científicas, las reuniones nacionales e internacionales, y el contacto entre los productores y las



universidades locales. Aunque esta comunicación es escasa actualmente, pensamos que gracias a la identificación de tópicos de interés común puede promoverse una interacción efectiva entre estos dos nichos y así enriquecer nuestras estrategias de investigación y, a la vez, contribuir a mejorar la manera en que se manejan los conejos en las granjas.

Gabriela González Mariscal Muriel es licenciada en Biología (Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, 1978), maestra en Ciencias Fisiológicas (UNAM, 1982) y doctora en Fisiología (Cinvestav, 1990). Es Investigador Titular "D" en el Laboratorio de Biología de la Reproducción (Cinvestav y la Universidad Autónoma de Tlaxcala). Es miembro del Sistema Nacional de Investigadores, nivel III, la Academia Mexicana de Ciencias y la Academia Nacional de Medicina. Forma parte del Comité Editorial de las revistas *Hormones and Behavior* y *Developmental Psychobiology*. Fue editora (sección Conejos) de la revista *Animal, International Journal of the Biosciences* y es editora (sección Bienestar animal y etología) de la revista *World Rabbit Science*. Fue presidente de la Rama Americana de la Asociación Mundial de Cunicultura y de la Sociedad Mexicana de Ciencias Fisiológicas. Cuenta con 65 artículos en revistas indizadas y 21 capítulos en libros. gabygmm@gmail.com

Lecturas recomendadas

- Beyer, C. y G. Morali (1992), "Motor aspects of masculine sexual behavior in rats and rabbits", *Advances in the Study of Behavior*, 21:201-238.
- González Mariscal, G., V. Díaz Sánchez, A. I. Melo *et al.* (1994), "Maternal behavior in New Zealand white rabbits: quantification of somatic events, motor patterns and steroid plasma levels", *Physiology and Behavior*, 55:1081-1089.
- Jiménez, P., M. A. Serrano Meneses, E. Cuamatzi y G. González Mariscal (2012), "Analysis of sexual behavior in male rabbits across successive tests leading to sexual exhaustion", *World Rabbit Science*, 20:13-23.
- Morali, G. y C. Beyer (1979), "Neuroendocrine control of mammalian estrous behavior", en C. Beyer (comp.), *Endocrine control of sexual behavior*, Nueva York, Raven Press, pp. 33-75.
- Ramírez, V. D. y C. Beyer (1988), "The ovarian cycle of the rabbit: its neuroendocrine control", en E. Knobil y J. D. Neill (comps.), *The physiology of reproduction*, Nueva York, Raven Press, pp. 1873-1892.

