

RITA BŁOCIŃSKA

CYKL ESTRALNY U ŚWINI DOMOWEJ*ABSTRACT*

Pigs belong to polyestral animals because their reproductive cycle is repeated several times per year. The characteristics of the menstruation involves repeated cycles of the integrated cellular reproductive axis. The morphological changes of the reproductive organs such as uterus, fallopian tubes and vagina accompany the progress of the menstrual cycle.

The understanding of the estral cycle mechanism and the monitoring of the estrus phase in female individuals affect the efficiency of pig farming because they can help to resolve the problems in sow reproduction that cause financial loss in pig production.

WSTĘP

Świnie należą do zwierząt poliestralnych, co oznacza, że ich cykl płciowy powtarza się wielokrotnie w ciągu roku. Charakterystyka cyklu płciowego obejmuje cyklicznie powtarzające się ekspresje zintegrowanego działania ogniów osi rozrodczej. Prowadzi to do zmian, które uwidaczniają się również w morfologii narządów rozrodczych, tj. macicy, jajowodów i pochwy. Cykl płciowy u ssaków, z wyłączeniem naczelnych i człowieka, przebiega bez krwawienia i nazywany jest cyklem estralnym. W cyklu tym wyróżnić możemy cztery okresy: przedrujowy (*proestrus*), rui właściwej (*oestrus*), porujowy (*metestrus*) oraz międzyrujowy (*diestrus*)¹.

¹ C. Jura, J. Klag, *Podstawy embriologii zwierząt i człowieka*, t. 1, Warszawa 2005, s. 76-92.

CYKL PŁCIOWY

Loszki osiągają dojrzałość płciową w wieku 6-7 miesięcy, czego dowodem jest pojawienie się pierwszego cyklu rujowego. Długość cyklu zazwyczaj wynosi 21 dni, z odchyleniem od 18 do 24 dni, i zależy od wieku, dojrzałości płciowej, rasy oraz utrzymania zwierząt². Do charakterystycznych objawów świadczących o rozpoczęciu cyklu płciowego można zaliczyć³:

- wzmożoną pobudliwość nerwową,
- wzmożoną aktywność ruchową,
- częste oddawanie małych ilości moczu,
- brak apetytu,
- wydzielanie dużych ilości śluzu z dróg rodnych samicy,
- odruch tolerancji w stosunku do samca.

Cykl oestralny jest zsynchronizowany z cyklem jajnikowym i regulowany na drodze hormonalnej przysadki i neurohormonalnej podwzgórza⁴. Cykl ten możemy podzielić na dwie fazy. Pierwszą z nich nazywamy fazą pęcherzykową (trwa ona 7 dni), a drugą – fazą lutealną (trwa około 14 dni). W fazie folikularnej dochodzi do wzrostu i dojrzewania pęcherzyków. Fazę tę Goodman i Hodgen podzielili na wczesną, gdy następuje rekrutacja pęcherzyków jajnikowych, oraz późną, gdy dominujące pęcherzyki osiągają stadium pęcherzyka Graafa⁵.

Etap rekrutacji obejmuje te pęcherzyki, których wzrost i rozwój zależny jest od gonadotropin, zaś masowa atrezja oraz wyodrębnienie pęcherzyków dominujących (owulacyjnych) tworzą fazę późną. Wymienione etapy nie obejmują pęcherzyków pierwotnych, których rozwój odbywa się w życiu płodowym. Pęcherzyki te nie wymagają do swojego wzrostu i rozwoju hormonów gonadotropowych. Zostało to potwierdzone doświadczalnie poprzez wycięcie przysadki mózgowej, której brak nie zahamował rozwoju tychże pęcherzyków⁶.

W fazie folikularnej można wyróżnić wiele stadiów rozwojowych pęcherzyków jajnikowych. Niektórzy autorzy wyodrębniają aż 8 typów pęcherzyków jajnikowych. Inni dzielą

² M. Gasiński, H. Pawlak, *Budowa układu rozrodczego u lochy, ruja, ciąży*, „Informator” 1989, nr 16/2, s. 11-12; J. Udała, B. Błaszczuk, *Przebieg cyklu rujowego u samic zwierząt gospodarskich*, „Informator” 1999, nr 16/2, s. 2-3.

³ Ibidem.

⁴ Z. Bielańska-Osuchowska, *Embriologia*, Warszawa 2001, s. 63-78.

⁵ J. Ireland, *Control of follicular growth and development*, “Reproduction. The Journal of the Society for Reproduction and Fertility” 1987, Vol. 34, s. 39-54; C. Jura, J. Klag, op. cit., s. 76-92.

⁶ G. Erickson, S. Shimasaki, *The physiology folliculogenesis: The role of novel growth factor*, “Fertility and Sterility” 2001, Vol. 76, Issue 5, s. 943-949.

je na małe, średnie i duże, jednakże podział ten najprawdopodobniej dotyczy tylko pęcherzyków astralnych, a nie wszystkich stadiów rozwojowych⁷. Najbardziej optymalny podział opisujący proces folikulogenezy przedstawił Erickson⁸, następnie został on uzupełniony przez Sawickiego⁹, który wyróżnił pięć typów pęcherzyków:

- pęcherzyki pierwotne – proces ich tworzenia rozpoczyna się w życiu płodowym w korowej części jajnika, w pobliżu błony białawej¹⁰. W jego skład wchodzi oocyt 1. rzędu o średnicy 40 μm, który został zahamowany w diktiotenie pierwszego podziału mejotycznego. Dookoła oocytu znajduje się pojedyncza warstwa płaskich komórek, które przekształcają się w komórki ziarniste¹¹.
- pęcherzyki pierwszo- i drugorzędowe – ich wzrost odbywa się poprzez wzrost jądra komórkowego, w którym zachodzi intensywne syntezy RNA, oraz cytoplazmy oocytu. W cytoplazmie zachodzi produkcja białek, w szczególności glikoproteinowych komponentów ziaren korowych i osłonki przejrzystej¹². Obecność szorstkiej siateczki śródplazmatycznej wskazuje na wewnątrzkomórkową syntezę leptyny, która pobudza waskulogenezę i angiogenezę jajnikową. Poprawia to ukrwienie pęcherzyka i zaopatrywanie go w substancje odżywcze oraz tlen¹³. W stadium pęcherzyka pierwszo- i drugorzędowego dochodzi do formowania błony podstawnej osłonki pęcherzykowej z tkanki łącznej. Osłonkę pęcherzyka tworzą komórki fibroblastopodobne. Wewnętrzna warstwa osłonki pęcherzykowej zawiera liczne naczynia krwionośne, zaś zewnętrzną warstwę tworzą miocyty gładkie pozbawione kolagenu. Warstwa wewnętrzna pęcherzyka jajnikowego po owulacji ulega przekształceniu w małe komórki paraluteinowe¹⁴.
- pęcherzyki trzeciorzędowe – charakteryzują się istotnymi zmianami morfometrycznymi. Pomędzy powstałymi (sześcioma) warstwami komórek ziarnistych zaczynają pojawiać się wolne przestrzenie wypełnione płynem, które tworzą tzw. *antrum*, czyli jamę pęcherzyka. Pęcherzyki z tego oraz z późniejszych stadiów nazywamy pęcherzykami antralnymi¹⁵. Komórki ziarniste zaczynają produkować kwas hialuronowy, który dzięki wła-

⁷ M. Szołtys, *Struktura i funkcja pęcherzyków jajnikowych ssaków*, „Postępy Biologii Komórki” 1992, t. 26, supl. 12, s. 221-238.

⁸ G. Erickson, S. Shimasaki, op. cit., s. 943-949.

⁹ C. Jura, J. Klag, op. cit., s. 76-92.

¹⁰ H. Peters, K.P. McNatty, *The Ovary*, London 1980.

¹¹ W. Sawicki, *Histologia*, Warszawa 2000, s. 172-189.

¹² M. Szołtys, *Funkcja komórek ziarnistych wzgórka jajonośnego*, „Postępy Biologii Komórki” 1999, t. 26, supl. 12, s. 189-192.

¹³ Ibidem; W. Sawicki, op. cit., s. 172-189.

¹⁴ M. Szołtys, *Funkcja komórek ziarnistych...*, ed. cit., s. 189-192; W. Sawicki, op. cit., s. 172-189; C. Jura, J. Klag, op. cit., s. 76-92.

¹⁵ W. Sawicki, op. cit., s. 172-189; M. Szołtys, *Funkcja komórek ziarnistych...*, ed. cit., s. 189-192.

ściwościom wiązania cząsteczek wody powoduje powiększanie jamki¹⁶. Wypełniający wnętrze pęcherzyka płyn jest przesączem z osocza i zawiera wiele substancji, m.in.: glikozaminoglikany, białka, aminokwasy, cukry, sole, hormony oraz czynniki niesteroidowe¹⁷. Zgromadzony płyn wypycha oocyt na obwód pęcherzyka, w wyniku czego powstaje kompleks złożony z komórki jajowej, wieńca promienistego oraz pasma komórek ziarnistych. Kompleks ten nazywamy wzgórkem jajonośnym. Łączy on wieniec promienisty oocytu z komórkami ziarnistymi ściany pęcherzyka. Komórki ziarniste pęcherzyka jajnikowego tworzą warstwę, która pozbawiona jest naczyń krwionośnych, a wzajemny kontakt umożliwia im obecność złącz szczelinowych. W wyniku tego powstaje zintegrowane syncytium, które usprawnia transport substancji małowcząsteczkowych pomiędzy komórkami granulocy. Natomiast redukcji ulega liczba desmosomów i stref przylegania¹⁸. Dalsze różnicowanie komórek warstwy ziarnistej prowadzi do wyróżnienia się warstwy muralnej. Wspecjalizowanie komórek tejże warstwy związane jest ze zwiększoną ilością receptorów dla LH oraz enzymów biorących udział w steroidogenezie, co gwarantuje prawidłową indukcję dojrzewania i owulacji oocytów. Pęcherzyki trzeciorzędowe syntetyzują estradiol, który na zasadzie ujemnego sprzężenia zwrotnego kontroluje uwalnianie LH z gruczołowej części przysadki.

- pęcherzyki przedowulacyjne – tworzą ostatnie stadium pęcherzyka przed uwolnieniem komórki jajowej do cieśni jajowodu. Średnica pęcherzyka owulacyjnego nie przekracza 1,1 cm. Wydziela on znaczne ilości E2, co prowadzi do uwolnienia LH¹⁹. LH jest hormonem owulacyjnym, który indukuje procesy wznowienia mejozy przez oocyt i tworzenia na powierzchni pęcherzyka tworzącego owulacyjnego (stigmy). Działanie LH polega na prowokowaniu zaniku złącz szczelinowych między komórkami wzgórka i ścianą pęcherzyka, a także między komórkami tworzącymi wieniec promienisty a oocytem. Dodatkowo w procesie tworzenia się stigmy biorą udział enzymy proteolityczne, głównie kolagenaza, która jest odpowiedzialna za rozpad szkieletu pęcherzyka. Czynnikiem wspomagającym owulację może być również skurcz mięśni gładkich osłonki pęcherzyka, który powoduje obkurczanie podstawy pęcherzyka i rozciąganie jego części apikalnej²⁰.

¹⁶ Ibidem.

¹⁷ H. Peters, K.P. McNatty, op. cit.

¹⁸ D.F. Albertini, C.M. Combelles, E. Benecchi, M.J. Carabatsos, *Cellular basis for paracrine regulation of ovarian follicle development*, "Reproduction. The Journal of the Society for Reproduction and Fertility" 2001, Vol. 121, s. 647-653.

¹⁹ W. Sawicki, op. cit., s. 172-189.

²⁰ M. Szołtys, *Funkcja komórek ziarnistych...*, ed. cit., s. 189-192.

Jedną z głównych funkcji pęcherzyka jajnikowego jest produkcja żeńskich hormonów płciowych. Pęcherzyki syntetyzują steroidy, m.in. progestageny, androgeny i estrogeny. Zdolność do produkcji hormonów rozwija się w pęcherzyku wraz ze wzrostem i rozwojem receptorów dla hormonów gonadotropowych FSH i LH. Badania prowadzone przez Biersinga w 1967 roku oraz przez Ryana w 1966 dowodzą, że komórki osłonki wewnętrznej produkują androgeny, które w wyniku aromatyzacji w warstwie ziarnistej ulegają przemianie w estrogeny. Jest to tzw. teoria dwóch komórek i dwóch gonadotropin, wedle której komórki osłonki wewnętrznej są stymulowane przez LH, a komórki warstwy ziarnistej przez FSH²¹. Jednak należy pamiętać, że komórki warstwy ziarnistej w dużych pęcherzykach posiadają receptory dla FSH i dla LH (receptory dla LH – warstwa muralna). Zarówno FSH, jak i LH stymulują proces aromatyzacji w pęcherzyku jajnikowym²². U świń komórki osłonki zawierają czynną aromatazę, co umożliwia im wydzielanie E2 do krwiobiegu²³. W płacie gruczołowym przysadki obok FSH wydzielany jest również LH, który wpływa na syntezę i uwalnianie progesteronu przez ciało żółte²⁴.

Wzrost stężenia LH w środku cyklu płciowego prowadzi do szeregu zmian, mających na celu przekształcenie pęcherzyka jajnikowego w ciało żółte (CL) i przejście jajnika w drugą fazę cyklu estralnego. CL w trakcie trwania fazy lutealnej cyklu estralnego w całości przejmuje funkcje produkcji hormonów steroidowych. Głównym zadaniem CL jest zainicjowanie zmian wydzielniczych w endometrium, przygotowanie go na przyjęcie zarodka oraz utrzymanie ciąży przez pierwsze 12 tygodni. Jest to możliwe w wyniku wydzielania przez CL progesteronu.

W formowaniu CL biorą udział komórki tworzące pęcherzyk jajnikowy. Komórki tkalne tworzą małe komórki lutealne, zaś komórki pochodzące z warstwy ziarnistej tworzą duże komórki lutealne. Komórki te różnią się wielkością, ultrastrukturą oraz aktywnością enzymów biorących udział w steroidogenezie. Jednakże obydwa typy wymienionych komórek lutealnych charakteryzują się obecnością lipidów oraz aktywnością enzymu 3βhydroksysteroidodehydrogenazy (3βHSD). Enzym ten katalizuje przemianę steroidów D5 w steroidy D4 (pregnenolon w progesteron)²⁵.

²¹ Ibidem.

²² J.E. Fortune, J. Sivois, A.M. Turzillo, S. Savoie, *Follicle selection in domestic ruminants*, "Reproduction. The Journal of the Society for Reproduction and Fertility" 1991, Vol. 43, s. 187-198; S.G. Hillier, *Regulatory functions for inhibin and activin in human ovaries*, "Journal of Endocrinology" 1991, Vol. 131, s. 171-175.

²³ C. Jura, J. Klag, op. cit., s. 76-92.

²⁴ Z. Bielańska-Osuchowska, op. cit., s. 69-87.

²⁵ Ibidem.

CL u świń, w przeciwieństwie do przeżuwaczy, jest niewrażliwe na działanie prostaglandyny F₂α (PGF₂α) aż do 12 dnia cyklu. Uważa się, że PGF₂α może powodować degradację lutealnych kapilar. Dodatkowo obniża produkcję progesteronu, wynikiem czego jest śmierć komórki lutealnej.

Luteoliza CL u świń rozpoczyna się około 13 dnia cyklu w wyniku uwalniania z endometrium PGF₂α. Odzyskanie wrażliwości komórek lutealnych na PGF₂α związane jest z pojawieniem się na ich powierzchni receptorów PGF₂α oraz zmniejszaniem się liczby receptorów dla progesteronu w części nabłonkowej i gruczołowej błony śluzowej macicy. Odkrycie receptorów LH w endometrium macicy umożliwiło wysnucie hipotezy o ich udziale w procesie luteoliny CL oraz jako elementu protekcyjnego przed regresją CL we wczesnej ciąży.

Według teorii Bazera, u świń luteoliza jest przewycięzana przez zmianę kierunku wydzielania endometrialnej PGF₂α, która zamiast dostać się do krwi i dalej do jajnika, zostaje przekazana prosto do światła macicy.

W momencie powolnej luteolizy następuje zahamowanie syntezy progesteronu. W tym samym czasie dochodzi do wzrostu nowych pęcherzyków jajnikowych, a w układzie rozrodczym samicy zachodzą zmiany przygotowujące ją do podjęcia nowego cyklu²⁶.

Objawy charakterystyczne dla fazy rui właściwej mogą trwać do 4 dni. Jednakże samo jajczkowanie to zaledwie 10-15 godzin z całego okresu. Owulację pozwala nam rozpoznać spokojniejsze zachowanie lochy i tolerancja w stosunku do knura, dodatkowo podczas uciśnięcia części grzbietowej w okolicy lędźwiowo-krzyżowej locha stoi nieruchomo. Jest to najlepszy moment na dokonanie zabiegu inseminacji. Zmianie morfologicznej podlegają wargi sromu, które pod wpływem działania hormonów estrogenowych ulegają rozpulchnieniu oraz zmieniają zabarwienie z czerwonego na sinofioletowe.

Fazę porująco najłatwiej rozpoznać poprzez próby wyzwolenia u lochy odruchu tolerancji wobec samca. Dodatkowo samica nie wykazuje tolerancji na obskakiwanie przez inne lochy²⁷. Z dróg rodnych samicy zaczyna wyciekać gęsty śluz porujowy, który jest wynikiem intensywnej pracy gruczołów wydzielniczych macicy podczas fazy oestralnej. Ponadto, obserwuje się coraz spokojniejsze zachowanie u lochy oraz powrót apetytu²⁸.

²⁶ M. Gasiński, H. Pawlak, op. cit., s. 11-12; J. Udała, B. Błaszczuk, op. cit., s. 2-3.

²⁷ [Online]. Protokół dostępu: http://www.kpodr.pl/zwierzeca/trzoda/inseminacja_loch.php [1 czerwca 2010].

²⁸ Ibidem.

ZAKOŃCZENIE

Poznanie mechanizmów przebiegu cyklu estralnego pozwoli skutecznie prowadzić hodowlę trzody chlewnej poprzez monitorowanie terminu wystąpienia rui u samic oraz kontrolowanie rozrodczości zwierząt użytkowych na podstawie analizy parametrów behawioralnych oraz molekularnych. Dodatkowo, znajomość przebiegu cyklu estralnego ułatwia dostrzeżenie zaburzeń, które mogą wystąpić u niektórych loch w procesie rozrodu. Dlatego też warto prowadzić dalsze badania nad cyklem płciowym trzody chlewnej, aby wykorzystywać nowo poznaną wiedzę i zwiększać wydajność prowadzenia hodowli tych zwierząt.

BIBLIOGRAFIA

1. Albertini D.F., Combelles C.M., Benecchi E., Carabatsos M.J., *Cellular basis for paracrine regulation of ovarian follicle development*, "Reproduction. The Journal of the Society for Reproduction and Fertility" 2001, Vol. 121.
2. Bielańska-Osuchowska Z., *Embriologia*, Warszawa 2001.
3. Erickson G., Shimasaki S., *The physiology folliculogenesis: The role of novel growth factor*, "Fertility and Sterility" 2001, Vol. 76, Issue 5.
4. Fortune J.E., Sivois J., Turzillo A.M., Savoie S., *Follicle selection in domestic ruminants*, "Reproduction. The Journal of the Society for Reproduction and Fertility" 1991, Vol. 43.
5. Gasiński M., Pawlak H., *Budowa układu rozrodczego u lochy, ruja, ciąża*, „Informator” 1989, nr 16/2.
6. Hillier S.G., *Regulatory functions for inhibin and activin in human ovaries*, "Journal of Endocrinology" 1991, Vol. 131.
7. Ireland J., *Control of follicular growth and development*, "Reproduction. The Journal of the Society for Reproduction and Fertility" 1987, Vol. 34.
8. Jura C., Klag J., *Podstawy embriologii zwierząt i człowieka*, t. 1, Warszawa 2005.
9. Peters H., McNatty K.P., *The Ovary*, London 1980.
10. Sawicki W., *Histologia*, Warszawa 2000.
11. Szoltyś M., *Funkcja komórek ziarnistych wzgórków jajonośnego*, „Postępy Biologii Komórki” 1999, t. 26, supl. 12.
12. Szoltyś M., *Struktura i funkcja pęcherzyków jajnikowych ssaków*, „Postępy Biologii Komórki” 1992, t. 26, supl. 12.
13. Udała J., Błaszczak B., *Przebieg cyklu rujowego u samic zwierząt gospodarskich*, „Informator” 1999, nr 16/2.
14. [Online]. Protokół dostępu: http://www.kpodr.pl/zwierzeza/trzoda/inseminacja_loch.php [1 czerwca 2010].