



UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE VETERINARIA



**EFFECTOS DE LA DOMINANCIA SOCIAL SOBRE EL DESARROLLO
REPRODUCTIVO Y CORPORAL EN VAQUILLONAS DE LECHE DURANTE EL
PERIODO PREPUBERAL**

Por

Annie DOS SANTOS

Augusto LACAVA

Ana MAVERINO

**TESIS presentada como uno de los
requisitos para obtener el título de
Doctor en Ciencias Veterinarias
(Orientación Producción Animal, Bloque
Rumiantes)**

MODALIDAD Ensayo Experimental

**MONTEVIDEO
URUGUAY
2015**

PÁGINA DE APROBACIÓN

Tesis aprobada por:

Presidente de Mesa:

Segundo Miembro (Tutor)

DMTV (MsC) Carolina Fiol

Tercer Miembro

Cuarto Miembro

Lic. (MSc, PhD) Rodolfo Ungerfeld

Fecha:

Autores:

Br.

Br.

Br.

AGRADECIMIENTOS

A nuestros familiares y amigos por el apoyo incondicional a lo largo de nuestra carrera.

A Carolina Fiol por su paciencia y dedicación así como a Rodolfo Ungerfeld.

A nuestros compañeros de tesis, Ignacio Donadío, Leticia Estathiou, Guillermo Matto, María Noel Méndez, Verónica Sánchez, Francisco Triay por compartir con nosotros esta linda experiencia.

A Martín Aguerre, Stephani Bachini y Federico De León por colaborar con nosotros en la realización del experimento.

A nuestra Facultad, por brindarnos todas las herramientas y permitir la realización del ensayo en el Campo Experimental N°2.

TABLA DE CONTENIDO

	Página
PÁGINA DE APROBACIÓN	2
AGRADECIMIENTOS	3
LISTA DE TABLAS Y FIGURAS	6
1. RESUMEN.....	7
2. SUMMARY	8
3. INTRODUCCIÓN.....	9
4. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA	11
4.1 Importancia de la recría de las hembras en el sistema productivo.....	11
4.2 Desarrollo corporal en terneras y vaquillonas de leche	12
4.3 Desarrollo reproductivo y pubertad en vaquillonas	14
4.4 Desarrollo folicular en vaquillonas	16
4.5 Factores que influyen sobre el desarrollo corporal y reproductivo en vaquillonas.....	17
4.5.1 Nutrición.....	17
4.5.2 Factores ambientales	20
4.5.2.1 Jerarquía y dominancia social en rumiantes	20
5. HIPOTESIS.....	25
6. OBJETIVOS.....	26
7. MATERIALES Y METODOS.....	27
7.1 Determinación de la dominancia.....	28
7.2 Evaluación del desarrollo corporal.....	28
7.3 Evaluación del desarrollo reproductivo.....	29
7.4 Análisis estadístico	29

8. RESULTADOS	30
8.1 Desarrollo corporal.....	30
8.2 Desarrollo reproductivo	32
9. DISCUSIÓN.....	34
10. CONCLUSIÓN	37
11. BIBLIOGRAFÍA.....	38

LISTA DE TABLAS Y FIGURAS

Tabla 1. Composición química de la dieta.....	27
Figura 1. Evolución del peso corporal.....	30
Figura 2. Evolución de la circunferencia torácica.....	31
Figura 3. Evolución de la altura a la cruz.....	31
Figura 4. Evolución del espesor de grasa subcutánea.....	32
Figura 5. Evolución del número total de folículos.....	33
Figura 6. Evolución del tamaño del folículo dominante.....	33

1. RESUMEN

El objetivo del presente trabajo fue evaluar los efectos de la dominancia social sobre el desarrollo reproductivo y corporal en vaquillonas de leche durante el periodo pre-puberal. Se utilizaron 16 terneras Holando ($8,2 \pm 0,3$ meses de edad; $208,5 \pm 13,9$ kg de peso vivo), provenientes del mismo rodeo lechero e igual manejo previo, las que fueron agrupadas en pares homogéneos en edad y peso vivo. La duración total del experimento fue de 120 días, durante los cuales las vaquillonas fueron alimentadas a corral (ración totalmente mezclada) bajo condiciones de alta competencia. Cada par compartió un mismo potrero, y fueron separados entre sí por divisiones con alambrados eléctricos. Se estableció un 5% de restricción en cada par de animales con el objetivo de maximizar la competencia entre ellas. La dominancia (una vaquillona dominante, DOM, y una subordinada, SUB) se determinó luego de administrada la RTM, registrándose todas las interacciones agonistas realizadas por ambas vaquillonas. A lo largo de los 120 días se evaluó la evolución del peso vivo, la condición corporal, la altura a la cruz, la circunferencia torácica, el espesor de grasa subcutánea, el desarrollo folicular y la edad en que alcanzan la pubertad. Para evaluar el desarrollo corporal se registró cada 15 días el peso vivo, la condición corporal, la altura a la cruz, la circunferencia torácica y el espesor de grasa subcutánea de todos los animales. El desarrollo reproductivo se evaluó en forma semanal hasta el inicio de la pubertad, determinando el tamaño del folículo mayor, el número de folículos totales y la presencia de cuerpo lúteo por ecografía ovárica. La edad de la pubertad fue menor en las vaquillonas DOM que en las SUB, no presentando diferencias en el peso vivo con el que ambos grupos alcanzaron la pubertad. A su vez, las vaquillonas DOM pesaron más y tuvieron mayores ganancias de peso diarias a lo largo del experimento que las vaquillonas SUB. Se concluyó que en las condiciones del presente trabajo, las vaquillonas dominantes presentaron un mayor peso vivo e inicio más temprano de la pubertad. La dominancia también afectó el desarrollo folicular, siendo mayor el diámetro folicular así como la cantidad de folículos totales en las vaquillonas dominantes en comparación con las subordinadas al inicio del experimento.

2. SUMMARY

The aim of this study was to evaluate the effects of social dominance on reproductive and bodily development in dairy heifers during the pre-pubertal period. 16 Holstein heifers (8.2 ± 0.3 months old; 208.5 ± 13.9 kg of body weight) were used, from the same dairy herd and equal previous management, which were grouped in homogeneous pairs in age and live weight. The experiment lasted for a total of 120 days, during which heifers were fed in pens (total mixed ration RTM) under conditions of high competition. Each pair shared the same paddock, and were separated by divisions with electric fences. 5% restriction in each pair of animals in order to maximize competition between them was established. Dominance (a dominant heifer, DOM, and a subordinate, SUB) was determined after the RTM was administered, recording all agonists interactions made by the two heifers. Over 120 days they were evaluated on the evolution of body weight, body condition, height at withers, heart girth, subcutaneous fat thickness, follicular development and age at puberty. To evaluate the bodily development it was registered every 15 days live weight, body condition (BCS), height at withers, heart girth and subcutaneous fat thickness in all animals. Reproductive development was evaluated on a weekly basis until the onset of puberty, determining the size of the largest follicle, the total number of follicles and the presence of ovarian corpus luteum by ultrasound. The age of puberty was less in DOM heifers than in SUB, without showing differences in body weight when both groups reached puberty. In turn, DOM heifers were heavier and had higher daily gains throughout the experiment than SUB. It is concluded that under the conditions of this study, dominant heifers had a higher body weight and earlier onset of puberty. Dominance also affected follicular development, being larger the follicular diameter and the total amount of dominant follicles in DOM heifers as compared to subordinate at the start of the experiment.

3. INTRODUCCIÓN

Aproximadamente unos 150 millones de hogares en el mundo se dedican a la producción de leche. En la mayoría de los países en desarrollo, los pequeños productores son quienes producen la mayor cantidad de leche y ésta contribuye a los medios de vida, la seguridad alimentaria y la nutrición de los hogares. La leche genera ingresos a corto plazo y a su vez en efectivo, lo que se traduce en un gran beneficio para los productores. En los últimos tiempos, la producción lechera mundial se ha incrementado debido a la participación de países en desarrollo. Dicho incremento se explica por el aumento del número de animales destinados a la producción, y no por una mayor productividad individual. Muchos de los países en desarrollo encuentran como limitación en su producción la mala calidad de los recursos forrajeros, las enfermedades, el acceso limitado a mercados y servicios (p. ej., sanidad animal, crédito y capacitación) y el reducido potencial genético de los animales lecheros (FAO, 2015)

La lechería en Uruguay constituye el sector más dinámico de la agricultura nacional. El sector se encuentra fuertemente institucionalizado, lo que sumado al trabajo asociativo del productor lechero uruguayo entre otros factores, permiten lograr un desarrollo sostenido y de esta manera alcanzar elevados estándares de productividad y calidad (INALE, 2015). En nuestro país, la producción láctea se ha incrementado en un 40% en la última década, llegando en el 2012 a 2.177 millones de litros de leche, 5,8 % por encima del año anterior (DIEA, 2014). En el 2012 el consumo de lácteos per cápita en Uruguay osciló en torno a los 250 litros, siendo equiparable al consumo en los países desarrollados. El 70% de la producción es exportada a diversos mercados, destacándose la tecnología y la organización de la producción primaria, convirtiéndose en una de las más eficientes del mundo (FIDAMERCOSUR, 2013).

El incremento en la producción se ha acompañado de una disminución del área destinada a la lechería, pasando de 850.000 há en el periodo 2010-2011 a 817.000 en 2011-2012. Esta disminución está determinada, entre otras causas, por el incremento también sostenido de la agricultura (DIEA, 2014). Por lo tanto, en dicho contexto altamente competitivo, es de suma importancia optimizar la eficiencia reproductiva del rodeo lechero, especialmente en lo referente a la edad al primer servicio y al primer parto (Berra, 2005). Se entiende a la recria como el periodo comprendido entre el desleche y el primer parto. La finalidad de la misma consiste en que cada animal logre expresar su potencial genético como productor de leche a la edad adecuada y al más bajo costo (Berra, 2005). La edad óptima al primer parto es de 24-25 meses, no menor a 21 meses, con un peso vivo de 530 kg, lo que representa un 80% del peso vivo adulto (Heinrichs y Swartz, 1990 y Crowley et al., 1991 citados por Hoffman 1997). A su vez, en caso de parir antes ó con un peso vivo inadecuado, la producción de leche en la primera lactancia se verá limitada debido al

poco desarrollo que tuvo la glándula mamaria (Zanton y Heinrichs, 2005). Por lo tanto, las vaquillonas deben tener un tamaño corporal adecuado para asegurar una lactación aceptable y reducir al mínimo la distocia (Hoffman y Funk, 1992). Para lograr dichos objetivos, la pubertad debería alcanzarse a una edad promedio de 10 meses y 275 kg de peso vivo, y el primer entore o inseminación debería realizarse a los 15 meses de edad con 350 kg de peso vivo.

La recría a corral de las terneras y vaquillonas es un sistema en el que los animales se mantienen en piquetes donde se les administra la totalidad del alimento en forma controlada. Es una alternativa que permite un mayor control sobre el crecimiento y desarrollo corporal de los animales, en comparación con la recría a campo, ya que es posible conocer con mayor exactitud lo que el animal consume y en qué cantidad (González Besteiro, 2010), permitiendo así un mayor control de variables como consumo/ganancia e inicio de la pubertad. Muchos factores influyen sobre los resultados obtenidos en dichos sistemas, dentro de los que se encuentran la dominancia social entre los animales. En éste sentido, es de esperar que la dominancia tenga una mayor repercusión en la recría a corral debido a que se dan más interacciones entre los animales, especialmente cuando las condiciones de alojamiento promueven una mayor competencia entre los mismos. Por lo tanto, en el presente trabajo nos planteamos determinar los efectos de la dominancia social sobre el desarrollo corporal y reproductivo en vaquillonas de leche prepuberales mantenidas en situación de alta competencia.

4. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

4.1 Importancia de la recría de las hembras en el sistema productivo

Las vaquillonas son un segmento importante del costo total de producción, por lo que es fundamental disminuir al mínimo los gastos que genera la reposición y así poder mantener la rentabilidad del establecimiento (Berra, 2005). Durante el periodo de recría se originan gastos sin obtener ingresos en el corto plazo, por lo cual es considerado un periodo improductivo. Por dicho motivo, esta categoría es en general destinada a potreros con escasa producción de pastura, resultando en una menor eficiencia en toda la cadena productiva. Por otro lado, “la vaquillona de hoy es la vaca en ordeño de mañana, y deficiencias en su crianza podrían afectar su desempeño productivo y reproductivo adulto” (Conaprole, 2008), lo que determina que la eficiencia de esta categoría impacte sobre la eficiencia global de todo el sistema de producción. A su vez, las vaquillonas componen entre un 20 y un 30% del rodeo en ordeño, por lo que una falla en esta categoría tendrá un impacto significativo en la producción (Conaprole, 2008).

Los productores deben necesariamente invertir en tiempo, alimento y capital para criar sus animales. Todo sistema de producción animal pretende maximizar su eficiencia minimizando costos, tarea no sencilla en el manejo de la ternera de reemplazo. Según Berra (2005): “La planificación del manejo de la vaquillona de reemplazo es una combinación de equilibrios determinados por factores biológicos, económicos y productivos”. Dicho autor considera cinco conceptos claves en lo que respecta al manejo de la reposición:

1. Al disminuir la edad al primer parto también se ve reducido el costo del reemplazo.
2. Reducir la edad al primer parto implica mejorar el plano nutricional.
3. Al aumentar en exceso el nivel nutricional puede afectarse el desarrollo prepuberal de la glándula mamaria y por ende la producción láctea.
4. Si se logra el aumento de peso sostenido en el tiempo durante el periodo de crecimiento, se produce una disminución en el riesgo de distocias y además tiene un efecto positivo en la producción de la primera lactancia.
5. La eficiencia del aprovechamiento del alimento es influenciada negativamente por planos nutricionales que determinan elevados aumentos de peso (Berra, 2005).

La mejora en los indicadores mencionados, edad al primer parto y primer servicio, repercute en beneficios sobre todo el sistema: a) aumento de la vida productiva del animal, logrando mayor número de lactancias, b) incremento del progreso genético por disminución del intervalo generacional, c) liberación de superficie que puede ser destinada a diversas actividades y d) menor cantidad de animales de reemplazo para mantener el tamaño del rodeo (Conaprole, 2008). En contrapartida, estudios

realizados en Uruguay sobre un total de 40 mil vacas en ordeño, determinaron que las vaquillonas quedan preñadas en promedio a los 26,6 meses y tienen su primer parto a los 35,6 meses (Mejoramiento lechero, 2008-2012), disminuyendo así la vida productiva del animal.

Para optimizar el crecimiento sostenido del sector se requiere contar con medidas de manejo económicas que a su vez garanticen un impacto positivo en el sistema. En éste sentido, para alcanzar los objetivos planteados durante la recría, existe un interés creciente en la intensificación de las estrategias de alimentación para vaquillonas en crecimiento. Uno de los métodos de intensificación implica la recría a corral, en la cual los animales se mantienen en potreros donde se les administra el alimento en forma controlada, logrando así un crecimiento homogéneo de los animales. Esto significa mayores costos, como por ejemplo los resultantes del uso de alimentos concentrados o forrajes conservados, así como inversión en equipo y personal (González Besteiro, 2010). Como ventajas, la intensificación de la recría lleva a mayores ganancias de peso a lo largo de todo el periodo lo que permite una disminución de la edad al primer servicio y por ende al primer parto (Conaprole, 2008).

Diversos factores tales como nutrición, manejo, sanidad, genética, y las condiciones ambientales influyen, en mayor ó menor medida, sobre el desarrollo corporal y reproductivo de las hembras y en consecuencia determinan los resultados del sistema de recría. A continuación se presentan las características del desarrollo corporal y reproductivo en vaquillonas de leche, y los principales factores que influyen sobre ellos, haciendo especial énfasis en los factores ambientales y la dominancia social.

4.2 Desarrollo corporal en terneras y vaquillonas de leche

El registro de diferentes parámetros de desarrollo corporal de las terneras y vaquillonas, permite compararlos con los promedios de la raza para una determinada edad, y así realizar una evaluación objetiva e identificar posibles problemas a lo largo de la etapa de recría (Henrichs y Lammers, 1998). Las medidas de desarrollo corporal más utilizadas para tales fines son: el peso vivo, la circunferencia torácica, la altura a la cruz, y la condición corporal.

El tamaño corporal de las vaquillonas se relaciona generalmente con el peso vivo. Numerosos estudios (Fisher et al., 1983; Keown y Everett, 1986) han observado una relación positiva entre el peso vivo al parto y la producción de leche en la primera lactancia. Keown y Everett (1986) evaluaron 305.000 registros ajustados por edad donde observaron una producción de leche óptima (entendiendo como óptima, la producción adecuada para esa raza y edad) en la primera lactancia cuando las vaquillonas de reemplazo Holstein pesaban entre 590 y 635 kg en el momento del parto. Si bien estas recomendaciones han proporcionado información valiosa, el uso

del peso vivo como el único criterio para definir el tamaño óptimo de vaquillonas Holstein de reemplazo presenta ciertas limitaciones (Hoffman, 1997). El mismo se ve afectado por la estructura corporal o frame (relación entre altura a la grupa y edad, para una raza determinada), la presencia o ausencia de preñez y el contenido en tracto digestivo. Por lo tanto, el peso corporal por sí solo puede ser engañoso como un descriptor del tamaño de un animal. En este sentido, un animal puede ser corto y gordo y pesar tanto como un animal que es alto y delgado (Radcliff et al., 1997).

Por dicho motivo, otras medidas como la circunferencia torácica, altura de la cruz, y la condición corporal (CC) también se utilizan para definir el tamaño del cuerpo de vaquillonas Holando de reemplazo. Estas mediciones tratan de definir el tamaño del esqueleto y pueden reflejar el verdadero tamaño de los animales, mejor que el peso vivo dado (Hoffman, 1997). Es por esto que la mayoría de los datos sugieren que estas medidas del tamaño del esqueleto deben ser incluidas a la hora de definir el tamaño del cuerpo de las vaquillonas de reemplazo (Seiber et al., 1988; Markusfeld y Ezra, 1993).

Para la determinación de la circunferencia torácica se requiere que el animal esté de pie, con la cabeza erguida. Colocar la cinta, no demasiado ajustada, rodeando el tórax, justo detrás de los miembros anteriores y las escápulas. Por su parte, para el registro de la altura a la cruz, se debe mantener la cabeza del animal en posición vertical sobre una superficie nivelada. Asegurarse que el animal esté de pie, correctamente posicionado, lo más natural posible y no tirando contra el bozal, se debe medir al animal en el punto más alto de la cruz (Henrichs y Lammers, 1998). Markusfeld y Ezra (1993) demostraron que la altura a la cruz de vaquillonas Holstein al primer parto fue un mejor determinante del pico de producción de leche y de la producción durante los 305 días de la primera lactancia en comparación con el peso vivo. Sieber et al. (1988) observaron resultados similares, reportando relaciones más fuertes entre la producción de leche de la primera lactancia y la circunferencia torácica, altura a la cruz, la profundidad del pecho, o la anchura de la pelvis en comparación con el peso vivo. La mayoría de las pautas de crecimiento de vaquillonas de reemplazo Holstein incluyen altura a la cruz junto con peso vivo como un método para evaluar el crecimiento corporal (Crowley et al., 1991; Hoffman et al., 1992, citados por Hoffman 1997). Hoffman (1997) considera que bajo condiciones ideales de manejo, vaquillonas Holando de 15 meses de edad, deberían presentar un rango de altura a la cruz de 124-126 cm. Por otro lado, Heinrichs y Lammers 1998, establecen como rango óptimo para vaquillonas Holstein de quince meses de edad, una circunferencia torácica de 173-178 cm.

La medición de la condición corporal (CC) es un método subjetivo para evaluar la cantidad de energía almacenada en el tejido adiposo o en el músculo en el animal vivo. Para ello, se utiliza una tabla, con una escala de 1 a 5, donde 1 indica una condición de emaciación y 5 de obesidad (Edmonson et al., 1989). Hoffman (1997)

considera un valor de 3 como condición corporal óptima para vaquillonas de 15 meses de edad, en desarrollo.

La composición corporal de las vacas lecheras influye en la producción láctea y la salud del animal (Waltner et al., 1993), entendiéndose dicha composición como la relación entre los tejidos muscular, adiposo y óseo. La composición corporal de vaquillonas de reemplazo antes de la pubertad tiene relación con el desarrollo de tejido mamario secretor y la futura producción de leche (Sejrsen et al., 1982). Las diferencias en la composición corporal se pueden presentar cuando las vaquillonas paren con el mismo peso vivo pero a diferentes edades (Waldo et al., 1989, citado por Hoffman, 1997). Grummer et al. (1995) investigaron los efectos de la composición corporal de vaquillonas al primer parto y el rendimiento en la lactancia utilizando dos planos nutricionales, uno estándar y el otro con altos niveles energéticos desde los 19 meses de edad hasta el parto (24,7 meses). La alimentación con dietas de alta energía preparto aumentó el peso corporal (694 vs 664 kg) y la CC (3,72 vs 3,55) al parto, pero esto no mejoró el desempeño en la primera lactancia. A su vez, los mayores planos energéticos determinaron cambios en metabolitos indicativos de una mayor movilización grasa durante el posparto, y el consumo de alimento posparto de las vaquillonas con mayores niveles energéticos fue menor que las vaquillonas alimentadas con dietas estándar en el preparto. Las investigaciones de Grummer et al. (1995) demostraron que aumentar el peso vivo y la CC al parto por encima de 660 kg o 3,5, respectivamente, no se justificaban, a la vez que determinan una mayor predisposición a sufrir patologías metabólicas.

El empleo de tecnologías como la ultrasonografía permite conocer aspectos relativos a la composición corporal, como lo es la estimación del espesor de grasa subcutánea. La ultrasonografía es una técnica no invasiva que proporciona datos referentes a tejidos musculares y grasos en el animal vivo. El espesor de grasa subcutánea a nivel del cuadril se determina en la intersección entre los músculos *glúteus medius* y *bíceps femoris*. Ésta es una medida que nos permite determinar la grasa externa y predecir así puntos finales de la composición corporal (INIA, 2001). Considerando lo anterior, podría utilizarse esta herramienta en forma indirecta para controlar el grado de engrasamiento de la glándula mamaria.

4.3 Desarrollo reproductivo y pubertad en vaquillonas

El comienzo de la pubertad representa la maduración del eje hipotálamo-hipófiso-ovárico resultando en la primera onda pre-ovulatoria de la hormona luteinizante (LH) y en consecuencia la ovulación (Murphy et al., 1991). Hafez (2000) define la pubertad como el momento en que un animal es capaz de liberar gametos y mostrar un comportamiento sexual por primera vez. La función ovárica está controlada primariamente por el eje hormona liberadora de gonadotrofinas (GnRH) - gonadotrofinas (LH y hormona folículo estimulante, FSH) – ovario. Ciertos

metabolitos tales como glucosa y hormonas metabólicas incluyendo la hormona de crecimiento (GH), insulina, y factores de crecimiento similares a la insulina (IGFs) también juegan un rol importante. En las vacas, el principal efecto de la GH sobre la reproducción implica la regulación de la síntesis hepática de IGF-1 y la síntesis y secreción de IGF-1 folicular dependiente de GH o de un efecto directo de la GH en los folículos (Gong, 2002). Por su parte, las concentraciones plasmáticas de IGF-I se asocian positivamente con la CC y la ingesta de nutrientes (Houseknecht et al., 1988; Yelich et al., 1996) y bajas concentraciones de IGF-1 están asociados con el retraso de la pubertad (Granger et al., 1989). Las concentraciones de IGF-1 aumentan en la pubertad, por lo que la IGF-1 puede servir como una señal metabólica del status nutricional para el hipotálamo y actuar en la hipófisis anterior para estimular la secreción de gonadotrofinas y así el inicio de la pubertad (Murphy et al., 1991). Las concentraciones circulantes de insulina se han correlacionado positivamente con la energía de la dieta (Vizcarra et al., 1998; Mackey et al., 2000) y se ha propuesto que esta hormona es el factor clave en la mediación de los efectos del consumo de la dieta y la función ovárica (Armstrong et al., 2002). A su vez, la insulina participa en el metabolismo de los carbohidratos, actúa como señal que influye en la liberación metabólica de LH por la hipófisis anterior (Monget y Martin, 1997) y desempeña un papel en la regulación de la capacidad de respuesta ovárica a las gonadotropinas.

Los principales factores que influyen sobre el inicio de la actividad cíclica son el peso vivo y la edad (Moran et al., 1989; Arije y Wiltbank, 1971). De acuerdo a la literatura internacional, en las vaquillonas de raza Holando la pubertad ocurre entre los 9-11 meses de edad, con un peso vivo promedio de 250-280 kg (Sejrsen y Purup, 1997). Laster et al. (1972, 1979) encontraron que las vaquillonas de cruzas lecheras alcanzan la pubertad con una menor edad relativa a su peso corporal que las vaquillonas de cruzas carniceras. En Uruguay, son escasos los trabajos que han determinado la edad de inicio de la actividad cíclica en vaquillonas de leche. En un trabajo reciente, De Trinidad (2014) utilizando dos grupos de terneras con diferentes planos nutricionales, uno alto y uno bajo hasta el día 56 de vida, encontró que las de alto plano nutricional alcanzaron la pubertad a una menor edad y menor peso que las de bajo plano.

Existe una relación positiva entre la cantidad de celos previos al inicio del entore, y el desempeño reproductivo posterior de las vaquillonas: a mayor cantidad de celos antes del primer servicio, mayor será la fertilidad (Byerley et al., 1987). Por lo tanto, es deseable que las hembras se encuentren ciclando regularmente al momento de iniciar los servicios. Los primeros ciclos se caracterizan por presentar una fase luteal corta, la cual no permite alcanzar un nivel adecuado de progesterona capaz de desencadenar el comportamiento de celo, por este motivo se denominan ovulaciones silenciosas. (Moran et al., 1989). Es más, actualmente se acepta que la pubertad y la primera ovulación no necesariamente coinciden ya que la mayoría de

las vaquillonas pueden presentar ovulaciones silenciosas y fases luteales cortas durante la fase peripuberal. (Adams y Singh, 2015). A su vez, Nelsen et al. (1985) y Rutter y Randel (1986) describieron el fenómeno de estro no-puberal en vaquillonas de carne. El mismo se caracteriza por la expresión del estro sin función lútea. Su aparición puede deberse a factores ambientales y factores genéticos (Nelsen et al., 1985), pero los procesos fisiológicos implicados en el estro no-puberal son desconocidos.

4.4 Desarrollo folicular en vaquillonas

Los folículos ováricos han sido clasificados de varias formas: en base a características morfológicas, al diámetro del ovocito y del folículo y a la presencia o ausencia de cavidad antral llena de líquido. La más generalizada los clasifica como primordial, primario, secundario y terciario (antral o vesicular) (Adams y Singh, 2015). En los mamíferos, la única fuente de ovocitos para ser ovulados durante la vida reproductiva es una reserva de ovocitos que han interrumpido su crecimiento en la etapa de folículo primordial. Éstos se forman durante la vida fetal del bovino (Fortune, 2002). El proceso de desarrollo a través del cual los folículos primordiales alcanzan un tamaño pre-ovulatorio se denomina foliculogénesis. Se logra mediante el crecimiento y diferenciación del ovocito y de las células de la granulosa que lo rodean (Gougeon, 1996; Knight y Glister, 2001).

El desarrollo folicular, hasta la formación del folículo ovulatorio, ocurre en ondas, siendo el 95% de los ciclos estrales en las vacas de 2 o 3 ondas foliculares, y el 5% restante de cuatro ondas. Las etapas de desarrollo de las ondas foliculares son: emergencia, selección, dominancia y atresia u ovulación, y la vida media de las mismas es de 7-10 días (Stagg, 2000 citado por Diskin et al., 2003). En la primera fase de reclutamiento, se da un desarrollo sincrónico de un grupo de folículos en ambos ovarios (Ginther et al., 1989). Antes de la emergencia de cada onda, se da un incremento en la concentración de FSH. Este aumento sería el responsable del reclutamiento de los folículos de una onda folicular (Adams et al. 1992). Los folículos crecen a un ritmo similar pero pronto se diferencian en un sólo folículo dominante y un grupo de folículos subordinados. El folículo de mayor tamaño se define como el folículo dominante (FD) antes de que se inicie la desviación del diámetro y de que el folículo que le sigue en tamaño logre un diámetro similar. Con esto se establece el dominio y el FD seleccionado sigue creciendo mientras que los subordinados dejan de hacerlo. En el momento de la desviación, en la que un folículo se vuelve dominante y los subordinados regresan, los niveles de FSH caen rápidamente. En ese momento el FD adquiere la habilidad de seguir creciendo con bajos niveles de FSH mientras que los subordinados se atresian (Ginther, 2000). Esto es debido a que el FD desarrolla receptores para LH en las células de la granulosa (Ginther et

al., 1996), y como consecuencia, esta hormona estimula una mayor secreción de estradiol permitiendo así la continuidad en el crecimiento del folículo (Ginther, 2001). Los estrógenos foliculares van a ejercer un efecto estimulador tanto a nivel del hipotálamo, estimulando la secreción de GnRH, como a nivel de la hipófisis, estimulando la secreción de LH. El aumento de la frecuencia de pulsos de LH determina el crecimiento continuo y la producción de estradiol por el FD (Sirois y Fortune, 1990). El desarrollo del pico preovulatorio de LH lleva a la ovulación del folículo preovulatorio y la posterior formación del cuerpo lúteo. De esta manera se produce un aumento en la frecuencia de pulsos de LH que determina el pico de la misma, en consecuencia la ovulación (Ungerfeld, 2002).

En vaquillonas prepuberales se evidenció que el desarrollo folicular ocurre en patrones de onda, similar a lo que se observa en animales adultos, y los mecanismos que controlan la emergencia de la onda, la selección y la regresión folicular también son similares al ganado adulto (Evans et al., 1994). Cada onda consiste en el reclutamiento de 3 a 6 folículos de 4-5 mm de diámetro. Los picos periódicos en las concentraciones séricas de FSH se encuentran asociados con cada emergencia de la onda folicular (Evans et al., 1994). A medida que se acerca la primera ovulación, se incrementan tanto la tasa de crecimiento del folículo como el diámetro máximo del mismo (Bossis et al., 2000; Stagg, 2000, citado por Diskin et al. 2003). A su vez, hay una disminución de la retroalimentación negativa del estradiol sobre la secreción de LH, lo que lleva a mayores concentraciones de estradiol y a un incremento en el diámetro máximo alcanzado por los sucesivos folículos dominantes (Day et al, 1987; Wolfe et al., 1989).

4.5 Factores que influyen sobre el desarrollo corporal y reproductivo en vaquillonas

El desarrollo corporal y reproductivo en vaquillonas, y específicamente el inicio de la pubertad, se ven afectados por factores genéticos, nutricionales y ambientales (manejo, factores socio-sexuales, condiciones climáticas). A continuación nos centraremos en los factores nutricionales y ambientales, y dentro de estos últimos, específicamente en los efectos de la jerarquía y dominancia social.

4.5.1 Nutrición

El crecimiento folicular, la maduración y la capacidad ovulatoria en los vacunos está afectado por el estado nutricional. El balance energético negativo interfiere en el rendimiento reproductivo, alterando la edad a la pubertad (Moran et al., 1989). En vaquillonas prepuberales, alteraciones en la dieta, tales como restricciones nutricionales ejercen un importante efecto sobre el desarrollo folicular y el inicio de la pubertad. En este sentido, existe una asociación entre la ganancia de peso corporal

y el momento de la pubertad en vaquillonas: el consumo de altos niveles de energía y proteína en la dieta acelera el crecimiento en las terneras, lo que determina que alcancen antes la pubertad (Yelich et al., 1995; Lammers et al., 1999). En contrapartida, dietas con insuficiente aporte energético pueden conducir a un crecimiento retardado de las vaquillonas. Esto da lugar a que los animales lleguen al primer parto a una mayor edad que la deseada (24 meses), lo que determina una disminución considerable de la producción de leche a largo de sus vidas. Al disminuir la energía de la dieta disminuye la tasa de crecimiento y en consecuencia el peso vivo al primer parto, lo que a su vez afecta negativamente la producción de leche (Keown y Everett, 1986). Por otra parte, varios estudios demostraron que no se obtiene ningún beneficio al incrementar la energía de la dieta y la tasa de crecimiento hasta alcanzar un incremento del peso preparto de aproximadamente 625 kg (Lacasse et al., 1993; Grummer et al., 1995). Incluso pueden obtenerse resultados indeseados. Si bien los altos niveles de energía en la dieta permiten alcanzar la pubertad con anterioridad (Gardner et al., 1977), el desarrollo y la producción láctea pueden verse comprometidos (Sejrsen, 1978 citado por Hoffman 1997). La reducción del crecimiento del parénquima mamario y el aumento en la deposición de tejido adiposo mamario ha sido relacionada con una disminución en la producción de leche asociado a la administración de dietas de alta energía durante el período prepuberal (Swanson, 1960). En éste sentido, si bien ganancias medias diarias de aproximadamente 800 g/día serían las recomendadas para optimizar la producción de leche y el desarrollo mamario en la primer lactancia (Stelwagen y Grieve, 1990), es posible obtener ganancias diarias de peso superiores cuando la dieta aporta una correcta relación proteína/energía. Radcliff et.al. (1997) en un experimento con vaquillonas prepúberes alimentadas con una dieta formulada para obtener una ganancia de 1,2 kg/d, la que a su vez presentaba niveles relativamente altos de proteína (19,4% en base seca), lograron no afectar negativamente el desarrollo de la glándula mamaria. En contrapartida, experimentos anteriores en los que el nivel de proteína en la dieta no fue lo suficientemente alto como para no reducir el número de células o la actividad metabólica de la glándula mamaria, se afectó en forma negativa el desarrollo mamario (Petitclerc et al., 1984, Sejrsen et al., 1982). Whitlock et al. (2002) trabajando con vaquillonas alimentadas con dietas bajas en proteína, que alcanzaron la pubertad temprano, reportaron una reducción en la cantidad de ADN del parénquima mamario, aunque el crecimiento corporal y la composición de la carcasa no se vio comprometida. Por lo tanto, se concluye que siempre que la dieta contenga suficiente proteína para el correcto crecimiento corporal, ésta no presentará efectos adversos sobre el desarrollo de la glándula mamaria en vaquillonas prepúberes con altas tasas de crecimiento (ganancias de peso diarias mayores a 800 g/d).

Murphy et al. (1991) determinaron la influencia de diferentes niveles de consumo de alimento (0,7 vs 1,1 y 1,8% del pv por día durante 10 semanas) sobre el patrón de

crecimiento folicular y la función luteal en vaquillonas. Estos autores reportaron que durante un ciclo estral, el diámetro máximo y la persistencia del FD se redujo en las vaquillonas restringidas, comenzando a las 5 semanas posteriores a la asignación de la dieta, aunque continuaban ovulando. Posteriormente, varios estudios obtuvieron similares resultados en vaquillonas y demostraron que la tasa de crecimiento, el diámetro máximo y la persistencia del folículo dominante, disminuían gradualmente resultando como consecuencia en el anestro (Rhodes et al., 1995; Bossis et al., 1999).

El inicio del anestro nutricional se produce luego de un período de tiempo variable desde el comienzo de la restricción dietética. La restricción dietética crónica ó a largo plazo en el ganado lleva a una reducción gradual de la tasa de crecimiento del folículo dominante, diámetro máximo y persistencia. Por el contrario, la restricción dietética más aguda (0,4% de una dieta de mantenimiento) causa una reducción inmediata (dentro de días) en la tasa de crecimiento del folículo y el diámetro máximo del FD y dentro de 13-15 días se produce el anestro en una alta proporción de vaquillonas (Diskin et al., 2003). Las principales diferencias entre los estudios de restricción dietética crónica y aguda se dieron en la tasa de crecimiento del folículo, diámetro máximo y la ovulación. De estos estudios se desprende que existiría un umbral que se relaciona con la restricción de la respuesta fisiológica a la privación nutricional por debajo del cual los efectos sobre el desarrollo del folículo son rápidos. Los resultados de los estudios de privación nutricional aguda (Mackey et al., 1999, 2000) y crónica (Murphy et al., 1991; Bossis et al., 1999) sugieren que este umbral se encuentra en el rango entre 0,4 y 0,6 de mantenimiento. Mackey et al. (2000) determinaron que una restricción aguda tuvo efectos supresores mucho más inmediatos en la tasa de crecimiento y diámetro máximo del folículo que una restricción dietética crónica. La restricción dietética aguda grave parecería afectar no sólo la tasa de crecimiento del folículo y el diámetro máximo, sino también comprometer la capacidad ovulatoria del folículo (Mackey et al., 1999).

Cuanto mayor es el porcentaje de pérdida de peso vivo como resultado de la restricción, menor es el intervalo desde el inicio de la restricción dietética a la aparición del anestro (Rhodes et al., 1995; Bossis et al., 1999). Varios estudios observaron que cuando las vacas y vaquillonas con una restricción nutricional crónica perdían entre un 22-24% de peso vivo se iniciaba el anestro (Rhodes et al., 1995; Bossis et al., 1999), con una importante variación individual (Rhodes et al., 1995). Bossis et al. (2000) observaron que, al igual que en vaquillonas prepúberes (Bergfeld et al., 1994) y vacas de carne en anestro postparto (Stagg et al., 1998), las ondas foliculares continúan creciendo y regresando a intervalos regulares en vaquillonas que presentan anestro de origen nutricional.

Debido a que no existen nutrientes que sean específicamente necesarios para la reproducción y no lo sean para otras funciones fisiológicas del organismo, es difícil determinar cuáles son las funciones y mecanismos por los que la nutrición puede afectar la reproducción (Roche y Diskin, 1994 citado por Diskin et al. 2003). Los sitios potenciales de acción de la nutrición en la función ovárica incluyen efectos sistémicos: (i) a nivel del hipotálamo a través de la síntesis y liberación de GnRH; (ii) la hipófisis anterior a través del control de la síntesis y liberación de FSH, LH y hormona de crecimiento (GH); y (iii) a nivel de ovario a través de la regulación del crecimiento del folículo y la síntesis de esteroides. En el estudio de Mackey et al. (1999) como resultado de una privación nutricional aguda observaron anovulación, la que fue vinculada con la ausencia del pico preovulatorio de LH y FSH, aunque no necesariamente asociado con la ausencia de un aumento pro-estral de estradiol. La ausencia de ovulación en vacas de carne en el postparto así como en vaquillonas de carne en anestro nutricional (Rhodes et al., 1996; Bossis et al., 1999) se debió a la disminución de la frecuencia de pulso de LH. Otros estudios (Acosta et al., 1983; Garcia-Winder et al., 1986; Chang y Reeves, 1987) encontraron que el ganado en anestro es más sensible a la retroalimentación negativa del estradiol que el ganado ciclando. Según Rhodes et al. (1995) no hay evidencia de que en la restricción dietética crónica en vaquillonas que están perdiendo peso (17-18% de su peso vivo inicial) pero que permanecen ciclando, se afecten negativamente la concentración media de LH o su frecuencia de pulsos. Existen evidencias que sugieren que la sensibilidad pituitaria para pulsos de GnRH disminuye durante la desnutrición (Tatman et al., 1990). A partir de diversos estudios (Mackey et al. 2000; Stagg et al., 1998) se concluye que la restricción dietética no afecta de forma negativa ni la síntesis ni la secreción de FSH y que la ovulación no está limitada por la ausencia de FSH en vaquillonas restringidas nutricionalmente.

4.5.2 Factores ambientales

4.5.2.1 Jerarquía y dominancia social en rumiantes

Los rumiantes son animales gregarios y como tales establecen relaciones de jerarquía. La jerarquía puede ser definida como un orden de rangos entre individuos, basado en mutuas relaciones de dominancia-subordinación (Hurnik et al., 1995). La dominancia implica que exista un individuo dominante y uno subordinado, y “se refiere a la condición de un individuo con respecto a otro dentro del mismo grupo” (Orihuela y Galindo, 2004). Si la composición grupal y el ambiente se mantienen estables, es de esperar que la jerarquía social en el grupo no varíe (Hurnik et al., 1995). El tamaño del grupo puede afectar el comportamiento de los animales de granja, sobre todo cuando el tamaño del grupo salvaje difiere del utilizado en el establecimiento (Bas Rodenburg y Koene, 2006).

Debido a la intensificación en la producción animal se constituyen grupos de animales conviviendo en forma muy cercana, generando frecuentemente una alta competencia por los recursos, que muchas veces resultan escasos. Las relaciones de dominancia regulan en un principio la competencia social entre los animales (Drews, 1993 citado por Val-Laillet et al., 2008). De esta manera, los animales dominantes van a presentar “prioridad a una situación provechosa (alimento por ejemplo) o alejarse de una situación peligrosa (peleas, condición dolorosa, medio ambiente) que un animal tiene sobre otro” (van Kreveld, 1970; Drews, 1993 citados por Val-Laillet et al., 2008). Schein y Fohrman (1955) observaron que en las relaciones de dominancia social, un animal de un par puede amenazar al otro sin represalias (agresión unidireccional) y que esas relaciones de dominancia eran transitivas (por ejemplo si $A > B$ y $B > C$ entonces $A > C$), lo que determinó una jerarquía lineal dentro del grupo. Se entiende así que la asimetría y la transitividad son las propiedades clásicas de la dominancia social (de Vries, 1995). Pero esto no siempre se cumple, pudiendo presentarse jerarquías no lineales.

Las características individuales, tales como morfología y fisiología, no siempre determinan el rango que los animales individuales van a alcanzar dentro de las jerarquías de dominancia (Chase et al., 2002). Val Laillet et al. (2008) demostraron que las características físicas no son las principales determinantes de la dominancia al presentar muchas tríadas circulares en su estudio. Sin embargo, Phillips y Rind (2002) trabajando con vacas encontraron que la dominancia parece estar fuertemente correlacionada con el peso corporal. Por otra parte, Brantas (1968, citado por Phillips y Rind, 2002) identificó que la circunferencia del tórax y el largo de cuerpo son características claves que contribuyen a la relación entre el peso del cuerpo y la dominancia. Por otro lado, Sárová et al. (2013) observaron que la edad de los animales prevalece sobre la masa corporal a la hora de establecer jerarquías en vacas de carne en pastoreo: vacas de más edad eran dominantes aún cuando la vaca más joven era más pesada. Sin embargo, este predominio de la edad en relación a la masa corporal puede no mantenerse para todo el ganado vacuno o bajo todas las condiciones. Así, cuando se agrupan terneros o vacas de carne, de la misma edad y de distintos orígenes (por ejemplo para un engorde intensivo), se evidencian comportamientos agresivos que en este caso dependen más de la masa corporal, posiblemente combinada con otros efectos, que de la edad (Landaeta-Hernandez et al. 2013).

Desde el punto de vista productivo, se ha reportado que la jerarquía puede actuar como una limitante al desempeño de muchos animales. Las relaciones de dominancia determinan un acceso desigual a recursos como alimento, áreas de descanso o sombra, inclusive individuos del otro sexo (Ingrand et al., 2001). La dominancia social adquiere una importancia práctica cuando se verifica una constante pérdida a recursos importantes por parte de los animales (Grant y Albright, 2001). La reducción al acceso de los recursos por parte de los animales

subordinados se observa cuando éstos son desplazados del comedero por los dominantes (Katainen et al., 2005). Cuando aumenta la competencia se evidencia un incremento en la frecuencia de los desplazamientos en el ganado a nivel del comedero (Olofsson, 1999; DeVries y von Keyserlingk, 2006). La privación de alimento puede ser un motivo suficiente para alterar la relación habitual de dominancia, llevando a que animales dominantes sean desplazados por subordinados. Por lo tanto, la jerarquía social altera el patrón de consumo de alimento (Olofsson, 1999; Gonzalez et al., 2008), lo que puede evidenciarse más claramente en los sistemas semi-intensivos e intensivos de recría. Debido a la presión generada por la competencia a nivel del comedero, existiría una alteración de la tasa de consumo. En general, los animales de bajo rango social son interrumpidos más frecuentemente durante el consumo de alimento, presentan periodos de consumo más cortos y mayor número de visitas al comedero que los animales de alto rango social (González et al., 2008). Al existir competencia entre individuos, el tiempo total de consumo disminuye pero la tasa de consumo aumenta en los animales de bajo rango (DeVries y von Keyserlingk, 2009). A su vez, las vaquillonas de alto rango social aumentan el tiempo total de consumo de alimento cuando el espacio de comedero se vuelve limitante (Olofsson, 1999). Greter et al. (2010) observaron una correlación positiva entre la ganancia diaria de peso y la tasa de éxito en las interacciones agonísticas en vaquillonas alimentadas con en sistemas a corral, y sugieren que las vaquillonas dominantes tendrían mayores ganancias diarias que las subordinadas. Otros autores (Miranda de la Lama et al., 2013) encontraron diferencias en la ganancia diaria de peso según orden jerárquico: los animales de rango medio obtuvieron una mayor ganancia de peso en comparación con los de alto y bajo rango, lo que podría explicarse por mayor nivel de estrés en estos últimos (mayor nivel de cortisol en sangre) en relación a los de rango medio. En éste sentido, existiría un estrés “social” vinculado al rango jerárquico que ocupen los animales en el grupo, afectando así su rendimiento productivo. En general no se han evidenciado diferencias en el consumo de alimento entre dominantes y subordinadas, tanto en dietas *ad libitum* como restringidas (DeVries y von Keyserlingk, 2009; González et al. 2008). En relación a otros parámetros productivos, Val-Lalliet et al. (2008) reportaron que vacas de alto rango jerárquico producen mayor cantidad de leche en comparación con las de bajo rango.

De acuerdo a la bibliografía consultada, existen pocos estudios que evalúen el impacto de la dominancia social sobre los parámetros reproductivos. Como fuera mencionado, los factores nutricionales afectan la función reproductiva y el inicio de la pubertad. De este modo, la organización social podría ejercer un efecto sobre la reproducción a través de la alteración del consumo de alimento, del patrón de consumo ó de la utilización de dicho alimento (Landaeta-Hernández et al., 2013). En vacas de carne, la organización social del grupo afectó el reinicio de la actividad ovárica postparto: se observó que el intervalo parto-reinicio de la actividad ovárica

aumentaba a medida que el rango de dominancia de las vacas disminuía. Esto se debió posiblemente a la alimentación diferencial de los individuos en relación a su orden jerárquico (Landaeta-Hernández et al. 2013). En el mismo sentido, Dobson y Smith (2000) observaron que vacas de leche que presentaron un rango jerárquico más elevado produjeron más leche y fueron más fértiles que aquellas cuyo estatus social era menor. Por su parte, Lopez et al. (1999) compararon la capacidad de servicio de toros de dos grupos de edades y reportaron que los toros de mayor edad (dominantes) inhibían el comportamiento sexual de los toros más jóvenes (subordinados).

En pequeños rumiantes, los corderos de alto rango social presentaron un aumento del peso corporal y de la circunferencia escrotal en forma más precoz que los de bajo rango; a su vez, la producción de semen y el comportamiento sexual macho-hembra también fue más precoz en los machos de mayor rango social (Ungerfeld y González- Pensado, 2008a). La presencia de un carnero de alto rango jerárquico en animales adultos puede inhibir el comportamiento sexual de los de bajo rango (Ungerfeld y González-Pensado, 2008b; Tilbrook et al., 1987). Además, se ha reportado que en ausencia de carneros de alto rango, los de bajo rango jerárquico pueden ser sexualmente más efectivos (Ungerfeld y González-Pensado, 2008b). De la misma manera, se observó que los chivos de alto rango jerárquico fueron sexualmente más activos que los de bajo rango (Orgeur et al., 1990). En carneros confinados, se observó que un animal dominante es capaz de suprimir el comportamiento sexual de sus subordinados, incluso con su sola presencia (Ungerfeld y Núñez, 2011). En condiciones de campo a menudo los carneros de mayor rango marcan más ovejas en celo que los de rango menor (Ungerfeld y Núñez, 2011).

El reagrupamiento de animales determina que se establezca una nueva jerarquía, lo que puede modificar el comportamiento reproductivo (Ortiz de Montellano, 2004). En machos, el reagrupamiento afectó la producción de andrógenos y por ende la actividad sexual (Ortiz de Montellano, 2004). Éste autor comprobó que al introducir nuevos individuos en una población se da un cambio en la posición jerárquica que determina una alteración repentina de variables reproductivas, como menor producción de testosterona y deterioro de la calidad del semen. Por otro lado, la disminución en la producción de testosterona es uno de los principales signos de estrés que repercute negativamente en la función reproductiva (Ferin, 2006). Como fuera mencionado anteriormente, se observa un efecto del estrés social, vinculado al rango jerárquico, no sólo en el rendimiento productivo (Miranda de la Lama, et al. 2013) sino también reproductivo.

En suma, de acuerdo a la bibliografía consultada, no existen estudios que evalúen los efectos de la dominancia social sobre el desarrollo reproductivo ni corporal en vaquillonas prepúberes. En éste sentido, es de esperar que cuanto más marcada

sea la competencia, mayores efectos tendrá la dominancia social, lo que podría resultar en diferencias observables a nivel productivo entre vaquillonas dominantes y subordinadas.

5. HIPÓTESIS

En condiciones de alta competencia, las vaquillonas dominantes presentan un mayor desarrollo corporal, sus folículos ováricos alcanzan un mayor tamaño y son más precoces en alcanzar la pubertad, que las vaquillonas subordinadas.

6. OBJETIVOS

Determinar los efectos de la dominancia social sobre: a) la evolución del peso vivo, la condición corporal, la altura a la cruz, la circunferencia torácica, el espesor de grasa subcutánea, y b) el desarrollo folicular y la edad en que alcanzan la pubertad, en vaquillonas de leche alimentadas a corral en condiciones de alta competencia durante el periodo pre-puberal.

7. MATERIALES Y MÉTODOS

El experimento se realizó en el Campo Experimental de Libertad N°2 de Facultad de Veterinaria, localizado en el km 42,200 de la Ruta 1, San José. Para la realización del mismo se utilizaron 16 terneras Holando que al inicio del estudio tenían $8,2 \pm 0,3$ meses de edad (media $\pm$ EE) y pesaban $208,5 \pm 13,9$ kg. Las mismas provinieron de un mismo rodeo lechero, mismo grupo genético e igual manejo previo. Al inicio, los animales fueron agrupados en pares homogéneos en edad y peso vivo. Los pares compartieron un mismo potrero, y fueron separados entre sí por divisiones con alambrados eléctricos para así minimizar las posibles interacciones entre animales de diferentes grupos.

La duración total del experimento fue de 120 días. Los animales fueron alimentados con una dieta en forma de ración totalmente mezclada (RTM) con la misma composición para todos (Tabla 1). La dieta se compuso de grano de maíz molido, harina de soja, silo de maíz ó de pradera, y un núcleo (carbonato de calcio, óxido de magnesio, Rumensin®, sal, bicarbonato de sodio, levaduras), en una relación aproximada de 60/40 de forraje/concentrado. La RTM fue formulada para cada par de vaquillonas, con el objetivo de alcanzar una ganancia diaria de 800 g/d (NRC, 2001). Las vaquillonas fueron alimentadas una vez por día durante todo el transcurso del experimento. Todos los días, a las 7 AM se realizaba la mezcla de la RTM (mezcla de la fracción seca con el silo) y el suministro a cada par de vaquillonas.

Tabla 1. Composición química de la dieta para vaquillonas mantenidas en encierro a corral. Valores expresados como porcentaje de MS de la dieta.

Componente	%
MS	89,9
PC	15,8
FDN	32,7
FAD	19,4
NIDN	3,3
EE	2,9

MS: materia seca. PC: proteína cruda. FDN: fibra neutro detergente. NIDN: nitrógeno insoluble en detergente neutro. FAD: fibra ácido detergente. EE: extracto etéreo.

Las mediciones (día 0) comenzaron luego de un periodo de adaptación de 20 días. Durante dicho periodo, se determinó el consumo potencial de cada par de animales, mediante la medición diaria de la oferta y rechazo de RTM. A partir de dicho consumo potencial, se estableció un 5% de restricción en cada par de animales con el objetivo de maximizar la competencia entre ellas. Los animales tenían acceso a 30 cm de comedero por vaquillona durante todo el experimento. El ajuste de las dietas se realizó luego de cada pesada, tomando como referencia el peso vivo promedio del par de animales. Debido a las altas precipitaciones que se registraron, periódicamente se realizaba la determinación de materia seca del silo para ajustar el aporte en base a la misma.

Todas las vaquillonas fueron provistas de agua a voluntad (dos bebederos en cada corral) y de sombra. Las determinaciones fueron realizadas en un cepo construido para tales fines al lado del potrero donde se alojaban los animales, de forma de minimizar el estrés resultante del traslado de los animales.

7.1 Determinación de la dominancia

Al día 0 se realizó la determinación de la dominancia, identificando una vaquillona dominante (DOM) y una subordinada (SUB) en cada par de animales. Para ello, durante los primeros 10-15 min de administrada la RTM se registraron todas las interacciones agonistas realizadas por ambas vaquillonas. La dominante se determinó como el animal que realizó la mayor cantidad de cabezazos y empujones (las únicas interacciones agonistas registradas) en el tiempo de registro. Posteriormente, se repitió la determinación a los 15 días, y luego a intervalos mensuales a lo largo del experimento.

7.2 Evaluación del desarrollo corporal

Para evaluar el desarrollo corporal se registró cada 15 días el peso vivo, la CC, la altura a la cruz, la circunferencia torácica y el espesor de grasa subcutánea de todos los animales. Para la determinación del peso vivo los animales fueron trasladados a las mangas a primera hora de la mañana, en forma previa a la administración del alimento. Se utilizó una balanza electrónica portátil. La tasa de ganancia de peso vivo diaria (kg/d) fue calculada para cada individuo como la relación entre la diferencia de peso y la cantidad de días transcurridos entre dos determinaciones del mismo.

Por su parte, la estimación de la CC fue realizada en forma visual utilizando una escala adaptada para vaquillonas lecheras (Heinrichs y Lammers, 1998). Para evitar diferencias entre observadores, todas las estimaciones de CC fueron realizadas por un único evaluador.

Se determinó la altura a la cruz colocando una regla junto a las patas delanteras, con el animal parado sobre una superficie bien nivelada. Se consideró la cruz como el punto más alto de la espalda, situado en la base del cuello y entre los omoplatos. Se midió la circunferencia torácica con una cinta métrica no elástica colocada justo por detrás de las patas delanteras y de los hombros de la vaquillona. Esta misma medida fue utilizada para estimar el peso vivo de las vaquillonas (Heinrich y Lammers, 1998) comparándola con el resultado registrado mediante la balanza.

Además se determinó el espesor de grasa subcutánea con ecografía (Ayres et al., 2009). El mismo se determinó en la zona de intersección entre una línea paralela a la columna desde la tuberosidad isquiática y una línea perpendicular a ésta desde el proceso espinoso de la tercera vertebra sacra (Johnson et al, 2003). Entre la piel y la *fascia trunci profunda* sobre los músculos glúteo medio y bíceps femoral.

7.3 Evaluación del desarrollo reproductivo

Se determinó en forma semanal y hasta el inicio de la pubertad el tamaño del folículo mayor, el número de folículos totales y la presencia de cuerpo lúteo por ecografía ovárica. Las vaquillonas fueron colocadas en un cepo y las ecografías se realizaron de forma transrectal directa utilizando un ecógrafo Aloka 500 (Aloka, Tokyo, Japón) equipado con una sonda lineal de 5,0 MHz. En cada día de ecografía se registró el número total de folículos presentes y el tamaño de cada uno de los folículos visibles en cada ovario.

La edad de la pubertad se consideró como el día de la primera de 2 ecografías sucesivas en que se observó un cuerpo lúteo en el mismo ovario. En caso de detectarse un animal en celo, se consideró como el día de la detección de celo si luego se visualizaba un cuerpo lúteo.

7.4 Análisis estadístico

Los parámetros de crecimiento corporal y el desarrollo folicular (tamaño del folículo dominante, número de folículos totales y número de folículos mayores a 6 mm) fueron analizados mediante ANOVA para medidas repetidas y datos pareados utilizando el PROC MIXED del SAS (SAS 9.0V, SAS Institute Inc., Cary, NC), considerando como efectos fijos el rango social (subordinada o dominante), el tiempo y su interacción. El animal fue considerado como efecto aleatorio y la fecha de nacimiento fue incluida como covariable en el modelo.

La edad y el peso vivo al momento de alcanzar la pubertad fueron analizados mediante test de t para datos pareados. Se consideraron diferencias significativas los valores de $P < 0,05$ y tendencias cuando $0,05 < P < 0,1$. Los resultados se presentan como media $\pm$ error estándar (EEM).

8. RESULTADOS

8.1 Desarrollo corporal

De la Figura 1 a la 4 se presentan las variables correspondientes a desarrollo corporal. En todas ellas se observó efecto del período ($P < 0,01$) excepto para condición corporal ($3,05 \pm 0,08$ vs $2,97 \pm 0,08$; $P = 0,75$ grupo DOM y SUB respectivamente). Las vaquillonas DOM pesaron más a lo largo del experimento que las SUB ($269,91 \pm 1,86$ vs $265,39 \pm 1,86$; $P = 0,017$; Fig. 1). En forma similar, la ganancia de peso diaria de las vaquillonas DOM ($0,86 \pm 0,03$ kg/d) fue mayor ($P = 0,03$) que la de las SUB ($0,77 \pm 0,03$ kg/d). En ningún caso hubo interacción grupo-período.

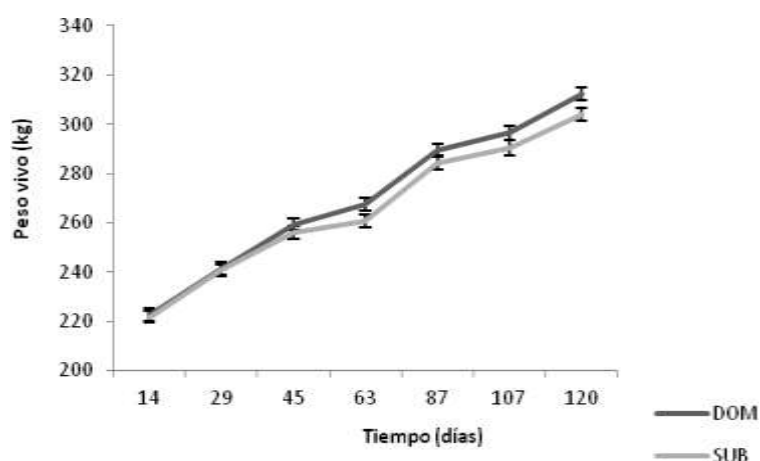


Figura 1. Evolución del peso corporal de vaquillonas ($8,2 \pm 0,30$ meses de edad al inicio) dominantes (DOM) y subordinadas (SUB) mantenidas en confinamiento a corral bajo situación de competencia por el alimento durante 120 días. Efecto período y grupo ($P < 0,01$; $P = 0,017$) respectivamente.

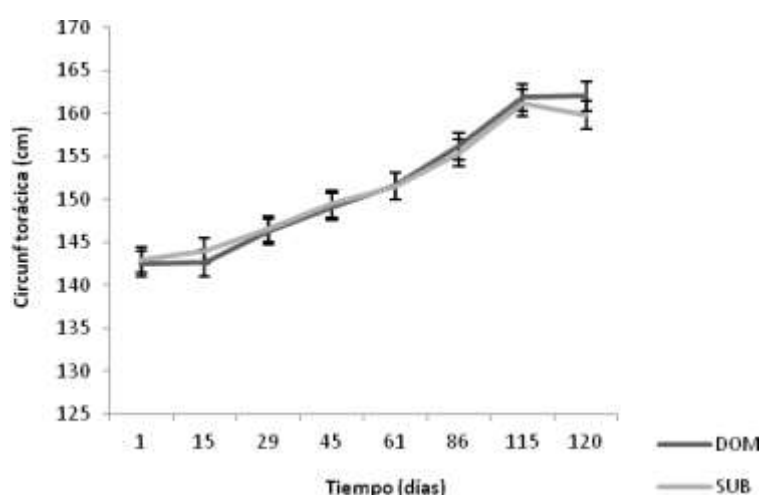


Figura 2. Evolución de la circunferencia torácica de vaquillonas ($8,2 \pm 0,30$ meses de edad al inicio) dominantes (DOM) y subordinadas (SUB) mantenidas en confinamiento a corral, bajo situación de competencia por el alimento durante 120 días. Efecto periodo ($P < 0,01$).

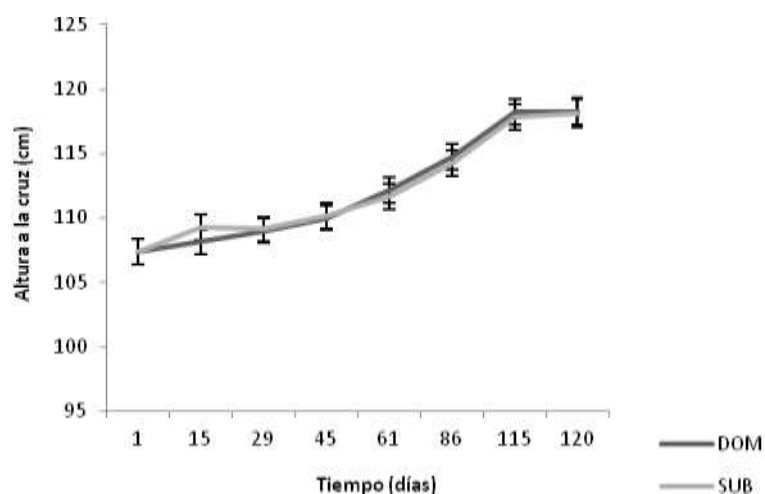


Figura 3. Evolución de la altura a la cruz de vaquillonas ($8,2 \pm 0,30$ meses de edad al inicio) dominantes (DOM) y subordinadas (SUB) mantenidas en confinamiento a corral, bajo situación de competencia por el alimento durante 120 días. Efecto periodo ($P < 0,01$).

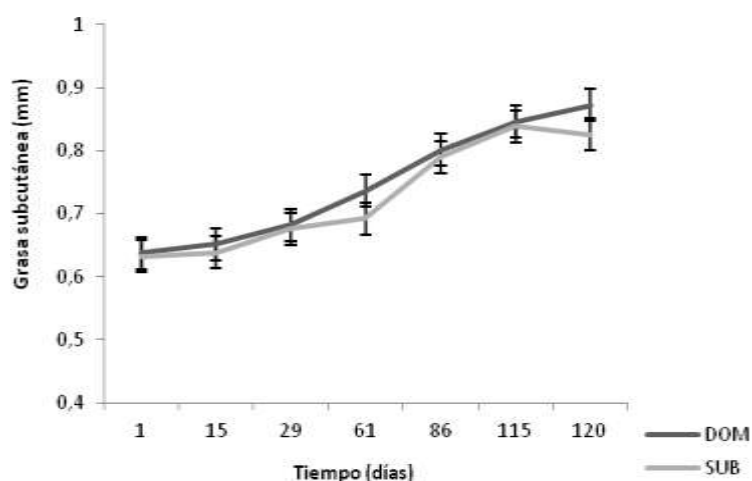


Figura 4. Evolución del espesor de grasa subcutánea de vaquillonas ($8,2 \pm 0,30$ meses de edad al inicio) dominantes (DOM) y subordinadas (SUB) mantenidas en confinamiento a corral, bajo situación de competencia por el alimento durante 120 días. Efecto periodo ($P < 0,01$).

8.2 Desarrollo reproductivo

La edad de la pubertad fue menor en las vaquillonas DOM que en las SUB ($314,0 \pm 5,0$ vs $330,0 \pm 5,7$; $P = 0,01$). No hubo diferencias en el peso vivo con el que ambos grupos alcanzaron la pubertad ($279,4 \pm 2,6$ vs $277,1 \pm 5,8$; $P > 0,05$).

La cantidad de folículos totales presentó una tendencia de interacción grupo-período ($P = 0,1$) además del efecto período ($P = 0,01$) (Figura 5). A los días 30, 37 y 53 las vaquillonas DOM presentaron mayor número de folículos que las SUB ($P = 0,02$), pero al día 70 las SUB mostraron una tendencia a presentar mayor número de folículos que las DOM ($P = 0,1$).

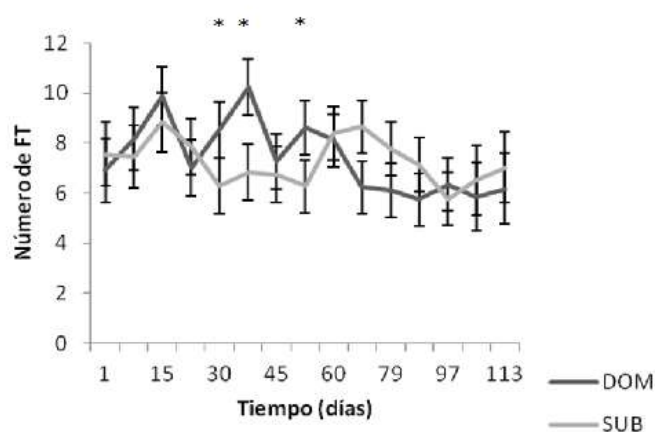


Figura 5. Evolución del número total de folículos (FT) de vaquillonas ($8,2 \pm 0,30$ meses de edad al inicio) dominantes (DOM) y subordinadas (SUB) mantenidas en confinamiento a corral bajo situación de competencia por el alimento durante 120 días. Efecto periodo ($P < 0,01$) y tendencia de interacción ($P = 0,1$). * $P < 0,05$ = diferencias significativas entre grupos.

Las vaquillonas DOM presentaron un mayor tamaño del folículo mayor que las SUB ($9,78$ vs $8,99 \pm 0,31$ mm; $P = 0,05$). La cantidad de folículos mayores a 6 mm sólo varió de acuerdo al periodo ($P = 0,01$), sin diferencias entre el rango social ($1,76$ vs $1,97 \pm 0,11$ mm; $P > 0,1$, DOM y SUB, respectivamente), o interacción entre rango social y periodo.

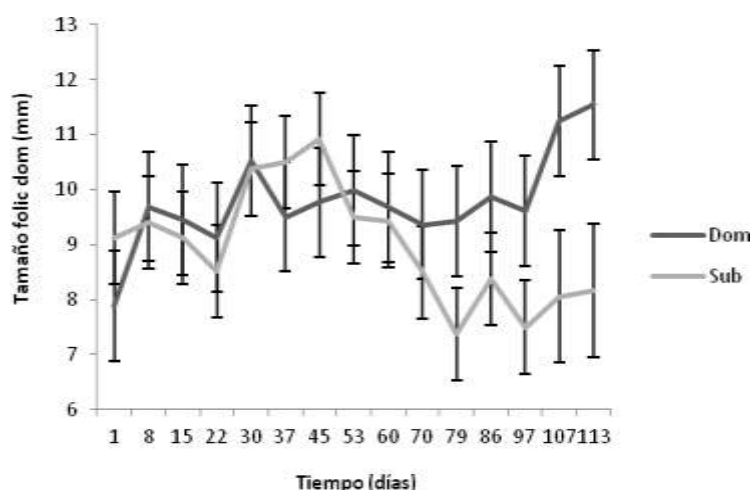


Figura 6. Evolución del tamaño del folículo dominante (FD) de vaquillonas ($8,2 \pm 0,30$ meses de edad al inicio) dominantes (DOM) y subordinadas (SUB) mantenidas en confinamiento a corral bajo situación de competencia por el alimento durante 120 días. Efecto del grupo $P = 0,05$.

9. DISCUSIÓN

En las condiciones del presente experimento, donde los animales estaban en confinamiento y en una situación de alta competencia, las vaquillonas dominantes presentaron un mayor peso vivo, folículos que alcanzaron mayor tamaño, y un inicio más temprano de la pubertad en comparación con las vaquillonas subordinadas. Esto coincide con nuestra hipótesis y demuestra el potencial impacto negativo de la dominancia en el crecimiento de las vaquillonas subordinadas, específicamente cuando las condiciones de manejo incrementan la competencia entre animales.

La pubertad fue más temprana en los animales dominantes en comparación con los subordinados, lo que concuerda con su mayor peso vivo y desarrollo folicular. La edad y el peso vivo al inicio de la ciclicidad coinciden con lo hallado por De Trinidad (2014) en Uruguay, a pesar de tratarse de animales mantenidos en diferentes sistemas de alimentación. Son pocos los estudios en bovinos, y específicamente en vaquillonas, que evaluaron los efectos de la dominancia social sobre los parámetros reproductivos. Entre ellos se encuentra el de Landaeta-Hernández et al. (2013) quienes observaron que el intervalo parto-reinicio de la actividad ovárica aumentaba a medida que el rango de dominancia de las vacas disminuía. En el mismo sentido, Dobson y Smith (2000) observaron una mayor producción de leche y fertilidad en vacas de leche de alto rango jerárquico que aquellas cuyo estatus era menor. Por su parte, Lopez et al. (1999) compararon la capacidad de servicio de toros de dos grupos de edades y observaron que los toros de mayor edad inhibían el comportamiento sexual de los toros más jóvenes. Esta inhibición del comportamiento sexual también se observa en carneros de bajo rango jerárquico ante la presencia de uno de alto rango (Ungerfeld y González-Pensado, 2008b; Tilbrook et al., 1987). En chivos, la actividad sexual también es afectada por el rango jerárquico, siendo más sexualmente activos los de alto rango en comparación con los de bajo rango (Orgeur et al., 1990), mientras que los corderos de alto rango social tienen un aumento mayor de la circunferencia escrotal, producción de semen y comportamiento sexual macho-hembra en forma más precoz que en los de bajo rango (Ungerfeld y González-Pensado, 2008a). En nuestro experimento las diferencias en el patrón de consumo de alimento entre animales de ambos rangos jerárquicos (dato no presentado) podrían haber determinado cambios en los niveles de hormonas y metabolitos mediadores del desarrollo reproductivo (Granger et al., 1989), llevando a un adelanto de la pubertad de las vaquillonas dominantes. A su vez, el estrés “social” al que se encontrarían expuestas las subordinadas podría ser otro factor mediador de las diferencias observadas. En ese sentido, Miranda de la Lama et al. (2013) al comparar tres grupos de animales, observaron que los de rango alto y bajo presentaban mayores niveles de cortisol en sangre en relación a los de rango medio.

El peso vivo y las ganancias de peso fueron mayores en las vaquillonas dominantes en relación a las subordinadas. En forma similar, Greter et al. (2010) encontraron que vaquillonas socialmente dominantes tendieron a ganar más peso que las subordinadas. Por otra parte, Miranda de la Lama et al. (2013) observaron diferencias en ganancias diarias de peso de acuerdo al rango jerárquico de los toros: mayor para rangos medios en relación con altos y bajos. Por su parte, González et al. (2008) no encontraron diferencias en la ganancia diaria de peso a medida que se aumentaba la cantidad de animales por comedero, pero evidenciaron mayor variabilidad de las ganancias de peso al incrementarse la competencia. En corderos, Ungerfeld y González-Pensado (2008a) encontraron que los animales de mayor rango jerárquico obtenían mayores pesos vivos que los subordinados. La mayor parte de los estudios no reportan diferencias en el consumo de alimento al incrementarse la competencia entre animales, pero sí alteraciones del patrón de consumo en los animales más restringidos. En ese sentido, Val-Laillet et al. (2008) encontraron que las vaquillonas dominantes al incrementarse el nivel de competencia permanecían más tiempo en el comedero, por lo que podría esperarse que las mismas alcanzaran un mayor peso corporal. A su vez, en la mayoría de los estudios (González et al., 2010; Olofsson, 1999) se reportó un aumento de la tasa de consumo en función del incremento de animales por comedero. En nuestro experimento, tampoco se encontraron diferencias en el consumo de alimento entre animales de ambos rangos jerárquicos, pero las subordinadas consumieron durante más tiempo en las últimas horas del día y presentaron mayor tasa de consumo en comparación con las dominantes (datos no presentados). Por lo tanto, es posible que la alteración del patrón de consumo determinara diferencias en la utilización del alimento entre ambos grupos de animales, lo que podría explicar las diferencias en peso vivo y ganancias de peso observadas. Las medidas de desarrollo corporal (excepto condición corporal) aumentaron a lo largo del experimento, como era de esperarse al tratarse de animales en crecimiento. Los valores promedio obtenidos para peso vivo, circunferencia torácica y condición corporal son similares a los reportados por Heinrichs y Lammers (1998). La altura a la cruz promedio registrada en el experimento se asemejó a la citada por Hoffman (1997).

Si bien el peso vivo fue mayor a lo largo del periodo, evidenciando un mayor desarrollo corporal de las hembras dominantes, no existieron diferencias en el peso con el que las vaquillonas alcanzan la pubertad. En éste sentido, el inicio de la ciclicidad en vaquillonas ocurre al lograr determinado desarrollo corporal (aproximadamente el 65% del peso vivo adulto; Freetly et al., 2011), lo que explica que el inicio de la pubertad en las vaquillonas dominantes haya ocurrido al mismo peso pero a una edad más temprana que las subordinadas en respuesta a su mayor desarrollo corporal a lo largo del experimento.

Las vaquillonas dominantes tendieron a presentar un mayor tamaño del FD a lo largo del experimento. Varios estudios reportan que a medida que se acerca la pubertad,

se incrementan tanto la tasa de crecimiento del folículo como el diámetro máximo del mismo (Bergfeld et al. 1994). A su vez, como fuera mencionado, es probable que la utilización del alimento fuera diferente entre animales de ambos rangos jerárquicos. En ese sentido, Murphy et al. (1991) observaron que las alteraciones en el consumo de alimento afectan el desarrollo folicular en vaquillonas, disminuyendo el diámetro máximo y la persistencia del folículo dominante. Houseknecht et al. (1988) y Yelich et al. (1996) demostraron que las concentraciones plasmáticas de IGF-I se correlacionan positivamente con la CC y la ingesta de nutrientes. En ese sentido, un bajo consumo de alimentos resultaría en bajas concentraciones de IGF-1 (Granger et al., 1989), las que serían insuficientes para aumentar la sensibilidad de las células de la granulosa a la estimulación de la FSH, determinando una alteración del crecimiento folicular (Murphy et al., 1991). Por lo tanto, las diferencias en el patrón de consumo de alimento podrían determinar cambios en los niveles de hormonas y metabolitos mediadores del crecimiento folicular, induciendo al menor tamaño de los folículos en las vaquillonas subordinadas que en las dominantes. El número total de folículos presentes en las vaquillonas dominantes fue superior al inicio del experimento (días 30, 37 y 53), pero luego las subordinadas mostraron una tendencia a presentar mayor número al día 70. Esta mayor cantidad de folículos totales en las dominantes probablemente se deba a su inicio de la pubertad más precoz, el cual afectó no sólo el diámetro del FD como la cantidad de folículos.

Por lo tanto, considerando todo lo anterior podemos decir que dependiendo de las condiciones de manejo, el rango jerárquico puede jugar un papel trascendente en los rendimientos productivos y reproductivos, afectando tanto el PV como el inicio de la pubertad.

10. CONCLUSIÓN

En base a los resultados del presente trabajo, concluimos que en condiciones de alta competencia, las vaquillonas dominantes presentaron un mayor peso vivo e inicio más temprano de la pubertad. La dominancia también afectó el desarrollo folicular, aumentando más tanto el diámetro del folículo mayor como la cantidad de folículos totales en las vaquillonas dominantes al inicio del experimento.

11. BIBLIOGRAFÍA

1. Acosta, B., Tarnavsky, G.K., Platt, T.E., Hamernik, D.L., Brown, J.L., Schoenemann, H.M., Reeves, J.J. (1983). Nursing enhances the negative effect of estrogen on LH release in the cow. *Journal of Animal Science*, 57: 1530–1536.
2. Adams, G.P., Mattery, R.L., Kastelic, J.P., Ko, J.C.H., Ginther, O.J. (1992). Association between surges of follicle stimulating hormone and the emergence of follicular waves in heifers. *Journal of Reproduction and Fertility*, 94: 177-188.
3. Adams, G.P., Singh, J. (2015). Ovarian follicular and luteal dynamics in cattle. Hopper, R.M.. *Bovine Reproduction*. Iowa, Wiley Blackwell, pp: 220-244.
4. Arije, G. F., Wiltbank, J.N. (1971). Age and weight at puberty in Hereford heifers. *Journal of Animal Science*, 33 (2): 401-406.
5. Armstrong, D.G., Gong, J. G., Gardner, J. O., Baxter, G., Hogg C. O., Webb, R. (2002). Steroidogenesis in bovine granulosa cells: the effect of short-term changes in dietary intake. *Reproduction*, 123: 371–378.
6. Ayres, H., Machado Ferreira, R., Ribamar de Souza Torres-Junior, J., Garcia Borges Demétrio, C., Goncalvez de lima, C., Sampaio Baruselli, P. (2009) Validation of body condition score as a predictor of subcutaneous fat in Nelore (*Bos indicus*) cows. *Livestock Science* 123: 175–179.
7. Bas Rodenburg, T., Koene, P. (2006). The impact of group size on damaging behaviours, aggression, fear and stress in farm animals. *Applied Animal Behaviour Science*, 103: 205–214.
8. Bergfeld, E.G.M., Kojima, F.N., Cupp, A.S., Wehrman, M.E., Peters, K.E., Garcia-Winder, M., Kinder, J.E. (1994). Ovarian follicular development in prepubertal heifers is influenced by level of dietary energy intake. *Biology of Reproduction*, 51(5): 1051-1057.
9. Berra, G. (2005). Buenas prácticas en la crianza y recría de vaquillonas de tambo. En: XXXIII Jornadas Uruguayas de Buiatría. Pp: 89-110.
10. Bossis, I., Wettemann, R.P., Welty, S.D., Vizcarra, J., Spicer, L.J., (2000). Nutritionally induced anovulation in beef Heifers: ovarian and endocrine function during re-alimentation and resumption of ovulation. *Biology of Reproduction*, 62: 1436–1444.
11. Bossis, I., Welty, S.D., Wettemann, R.P., Vizcarra, J.A., Spicer, L.J., Diskin, M.G., (1999). Nutritionally induced anovulation in beef heifers: ovarian and endocrine function preceding cessation of ovulation. *Journal of Animal Science*, 77: 1536–1546.
12. Byerley, D.J., Staigmiller, R. B., Berardinelli J. G., Short R. E., (1987). Pregnancy rates beef heifers bred either on puberal or third estrus. *Journal of Animal Science*, 65 (3): 645-650.
13. Chang, C.F., Reeves, J.J., (1987). Post-partum interval in beef cows shortened by enclomiphene. *Journal of Animal Science*, 65: 217–223.
14. Chase, I.D., Tovey, C., Spangler-Martin, D., Manfredonia, M., (2002). Individual differences versus social dynamics in the formation of animal dominance hierarchies. *Proceedings of the National Academy of Science of the U.S.A.*, 99: 5744–5749.

15. Conaprole. (2008). Recría intensiva de los reemplazos. Repetto, J.L., Cajarville, C., Mendoza, A., Oleggini, G. Ficha Técnica N° 8. Disponible en: www.eleche.com.uy/files/ficha-8-recia-intensiva-990?es. Fecha de consulta: 28/12/2015
16. Day, M.L., Wolfe, P.L., Kittok, R.J., Kinder, J.E., (1987). Endocrine mechanisms of puberty in heifers: role of hypothalamic–pituitary oestradiol receptors in the negative feedback of oestradiol on luteinising hormone secretion. *Biology of Reproduction*, 37: 1054–1065.
17. De Trinidad S. (2014). Alimentación diferencial durante la etapa lactante en terneras Holstein: efectos inmediatos y residuales sobre el crecimiento, desarrollo corporal y pubertad. Tesis de Maestría. Facultad de Veterinaria. UdelaR, p. 69.
18. de Vries, H., (1995). An improved test of linearity in dominance hierarchies containing unknown or tied relationships. *Animal Behaviour* 50: 1375–1389.
19. DeVries, T.J., von Keyserlingk, M.A.G. (2009). Competition for feed affects the feeding behavior of growing dairy heifers. *Journal of Dairy Science*, 92 (8): 3922–3929.
20. DeVries, T.J., von Keyserlingk, M.A.G., (2006). Feed stalls affect the social and feeding behavior of lactating dairy cows. *Journal of Dairy Science*, 89: 3522–3531.
21. DIEA. (2014) Anuario Estadístico Agropecuario. Disponible en: <http://www.mgap.gub.uy>. Fecha de consulta: 28/12/2015.
22. Diskin, M.G., Mackey, D.R., Roche, J.F., Sreenan, J.M. (2003) Effects of nutrition and metabolic status on circulating hormones and ovarian follicle development in cattle. *Animal Reproduction Science*, 78: 345–370.
23. Dobson, H., Smith, R.F. (2000). What is stress, and how does it affect reproduction? *Animal Reproduction Science* 60–61: 743–752.
24. Edmonson, A. J., Lean, I. J., Weaver, L.D., Farver, T., Webster, G. (1989) A Body Condition Scoring Chart for Holstein Dairy Cows. *Journal of Dairy Science* 72(1): 68–78.
25. Evans, A.C.O., Adams, G. P., Rawling, N. C. (1994). Follicular and hormonal development in prepubertal heifers from 2 to 36 weeks of age. *Journal of Reproduction and Fertility*, 102(2): 463–470.
26. FAO (2015), Producción Lechera. Disponible en: <http://www.fao.org/agriculture/dairy-gateway/produccion-lechera/es/>. Fecha de consulta: 29/09/2015
27. Ferin, M., (2006). Stress and the reproductive system. En: Knobil and Neill's *Physiology of Reproduction*. 3a Ed. Londres, ELSEVIER, p. 2627–2696.
28. FIDAMERCOSUR (2013). El sector lechero uruguayo. Contribuciones de las políticas públicas y la institucionalidad sectorial a su desarrollo. Disponible en: http://fidamercosur.org/site/images/BIBLIOTECA/2013/Publicaciones/El_sector_lechero_uruguayo.pdf Fecha de consulta: 29/09/2015
29. Fisher, L. J., Hall, J. W. Jones, S. E. (1983). Weight and age at calving and weight change related to first lactation milk yield. *Journal of Dairy Science* 66: 2167–2172.
30. Fortune, J.E. (2002) Activation of primordial follicles. En Eppig J, Hegele-Hartung CH, Lessl M (Eds.). *The future of the oocyte basic and clinical aspects*. New York, Springer. Nueva York, p. 11–21.

31. Freetly, H.C.; Kuehn, L.A.; Cundiff, L.V. (2011). Growth curves of crossbred cows sired by Hereford, Angus, Belgian Blue, Brahman, Boran, and Tuli bulls, and the fraction of mature body weight and height at puberty. *Journal of Animal Science*, 89: 2373-2379.
32. Garcia-Winder, M., Imakawa, K., Day, M.L., Zalesky, D.D., Kittock, R.J., Kinder, J.E., (1986). Effect of suckling and low doses of estradiol on luteinizing hormone secretion during the post-partum period in beef cows. *Domestic Animal Endocrinology*, 3: 79–86.
33. Gardner, R. W., Schuh, J. D., Vargus, L. G. (1977). Accelerated growth and early breeding of Holstein heifers. *Journal of Dairy Science* 60: 1941-1948.
34. Ginther, O.J., Kastelic, J.P., Knopf, L. (1989). Composition and characteristics of follicular waves during the bovine estrous cycle. *Animal Reproduction Science* 20: 187-200.
35. Ginther, O.J., Wiltbank, M.C., Fricke, P.M., Gibbons, J.R., Kot, K. (1996). Selection of the dominant follicle in cattle. *Biology of Reproduction*, 55: 1187-1194.
36. Ginther, O.J. (2000). Selection of the dominant follicle in cattle and horses. *Animal Reproduction Science*, 60-61: 61-79.
37. Ginther, O.J., Beg, M.A., Bergfelt, D.R., Donadeu, F.X., Kot, K. (2001). Follicle selection in monovular species. *Biology of Reproduction*, 65: 638-647.
38. Gong, J.G. (2002). Influence of metabolic hormones and nutrition on ovarian follicle development in cattle: practical implications. *Domestic Animal Endocrinology* 23: 229–241.
39. González Besteiro, A.V. (2010). Eficiencia en recría de vaquillonas en establecimientos lecheros. Trabajo Final. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Católica Argentina. Disponible en: <http://bibliotecadigital.uca.edu.ar/repositorio/tesis/eficiencia-recria-vaquillonas-establecimientos-lecheros.pdf> Fecha de consulta: 21/11/2014.
40. González, L.A., Ferret, A., Manteca, X., Ruíz-de-la-Torre, J.L., Calsamiglia, S., Devant, M. (2008). Performance, behavior, and welfare of Friesian housed in pens with two, four, and eight individuals per concentrate feeding place. *Journal of Animal Science*, 86 (6): 1446-1458.
41. Gougeon, A. (1996). Regulation of ovarian follicular development in primates: facts and hypotheses. *Endocrine Reviews*, 17: 121-156.
42. Granger, A.L., Wyatt, W.E., Craig, W.M., Thompson, D.L., Hembry, F.G., (1989). Effects of breed and wintering diet on growth puberty and plasma concentrations of growth hormone and insulin-like growth factor-I in heifers. *Domestic Animal Endocrinology*, 6: 253–263.
43. Grant, R.J., Albright, J.L., (2001). Effect of animal grouping on feeding behavior and intake of dairy cattle. *Journal of Dairy Science*, 84 (Suppl.): 156–163.
44. Greter, A.M., Leslie, K.E., Mason, G.J., McBride, B.W., DeVries, T.J. (2010). Effect of feed delivery method on the behavior and growth of dairy heifers. *Journal of Dairy Science* 93: 1668-1676.

45. Grummer, R. R., Hoffman, P. C., Luck, M. L., Bertics, S. J. (1995). Effect of prepartum and postpartum dietary energy on growth and lactation of primiparous cows. *Journal of Dairy Science*, 78: 172-180.
46. Hafez, E.S.E., Jainudeen, M.R., Rosnina, Y. (2000) Hormonas, factores de crecimiento y reproducción. En: Hafez, E.S.E., Hafez, B. Reproducción e inseminación artificial en animales. 7ª ed. Mexico, D.F. McGraw-Hill Interamericana, pp 33-55.
47. Heinrichs, J., Lammers. B. (1998). Monitoring dairy heifer growth. *Collage of Agricultural Sciences- Pennstate*.
48. Hoffman, P. C., Funk, D. A. (1992). Applied dynamics of dairy replacement growth and management. *Journal of Dairy Science*, 75 (9): 2504-2516.
49. Hoffman, P.C. (1997) Optimum body size of Holstein replacement heifers. *Journal of Animal Science*, 75 (3): 836-845.
50. Houseknecht, K.L., Boggs, D.L., Campion, D.R., Sartin, J.L., Kiser, T.E., Rampacek, J.B., Amos, H.E., (1988). Effect of dietary energy source and level of serum growth hormone, insulin-like growth factor-I, growth and body composition in beef heifers. *Journal of Animal Science*, 66: 2916–2923.
51. Hurnik, J.F., et al. (1995). En: *Farm Animal Behaviour. Laboratory Manual*. First Edition. University of Guelph, Guelph, Canada.
52. INALE (2015). Uruguay Lechero. Disponible en: <http://www.inale.org/innovaportal/v/3204/4/innova.front/uruguay-lechero.html>. Fecha de consulta 29/09/2015.
53. Ingrand, S., Agabriel, J., Dedieu, B., Jacques Lassalas (2001). Effects of reducing Access to food on intake and feeding behaviour of loose-housed dry Charolais cows. *Animal Research*, 50 (2): 145-148.
54. INIA (2001). Utilización de ultrasonografía para la predicción de la composición y calidad de canal.
55. Johnston, D.J., Reverter, A., Burrow, H.M., Oddy, V.H., Robinson, D.L. (2003). Genetic and phenotypic characterisation of animal, carcass, and meat quality traits from temperate and tropically adapted beef breeds. 1. Animal measures. *Australian Journal Agricultural Research*, 54 (2): 107-118.
56. Katainen, A., Norring, M., Manninen, E., Laine, J., Orava, T., Kuoppala, K., Saloniemi, H., (2005). Competitive behavior of dairy cows at a concentrate self- feeder. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section A – Animal Science*, 55: 98–105.
57. Keown, J. F., R. W. Everett. (1986). Effect of days carried calf, days dry, and weight of first calf heifers on yield. *Journal of Dairy Science*, 69: 1891-1896.
58. Knight, P., Glisther, C. (2001). Potencial local regulatory functions of inhibins, activins and follistatin in the ovary. *Reproduction*, 121: 503-512.
59. Lacasse, P., Block, E., Guilbault, L. A., Petitclerc, D. (1993). Effect of plane of nutrition of dairy heifers before and during gestation on milk production, reproduction, and health. *Journal of Dairy Science*, 76: 3420-3427.
60. Lammers, B.P, Heinrichs, A.J., Kensinger, R.S. (1999). The effects of accelerated growth rates and estrogen implants in prepubertal Holstein heifers on estimates of

mammary development and subsequent reproduction and milk production. *Journal of Dairy Science*, 82 (8): 1753–1764.

61. Landaeta-Hernandez, A. J., Rae, D. O., Kaske, M., Archbald, L. F. (2013). Factors influencing social organization in postpartum Angus cows under confinement: effect on cowecalf weight change. *Livestock Science*, 152: 47-52.
62. Laster, D.B., Glimp, H.A., Gregory, K.E. (1972) Age and weight at puberty and conception in different breeds and breed-crosses of beef heifers. *Journal of Animal Science*, 34 (6):1031-1036.
63. Laster, D.B., Smith, G.M., Cundiff, L.V., Gregory, K.E. (1979) Characterization of biological type of cattle (Cycle II). II. Postweaning growth and puberty of heifers. *Journal of Animal Science*, 48 (3):500-508.
64. López, H., Orihuela, A., Silva, E. (1999). Effect of the presence of a dominant bull on performance of two age group bulls in libido tests. *Applied Animal Behaviour Science* 65: 13–20.
65. Mackey, D.R., Sreenan, J.M., Roche, J.F., Diskin, M.G., (1999). The effect of acute nutritional restriction on incidence of anovulation and periovulatory estradiol and gonadotropin concentrations in beef heifers. *Biology of Reproduction*, 61: 1601–1607.
66. Mackey, D.R., Wylie, A.R.G., Sreenan, J.M., Roche, J.F., Diskin, M.G., (2000). The effect of acute nutritional change on follicle wave turnover, gonadotropin, steroid concentration in beef heifers. *Journal of Animal Science*, 78: 429–442.
67. Markusfeld, O., Ezra, E. (1993). Body measurements, metritis, and postpartum performance of first lactation cows. *Journal of Dairy science*, 76 (12): 3771-3777.
68. Mejoramiento Lechero. (2008-2012) Vaca lechera promedio 2008-2012. Disponible en: <http://www.mejoramientolechero.org.uy/pdf/vacaprom2008-12.pdf>. Fecha de Consulta: 21/11/2014
69. Miranda-de la Lama, G.C., Pascual-Alonso, M., Guerrero, A., Alberti, P., Alierta, S., Sans, P., Gajane, J.P., Villarroel, M., Dalmau, A., Velarde, A., Campo, M.M., Galindo, F., Santolaria, M.P., Sañudo, C., María, G.A. (2013). Influence of social dominance on production, welfare and the quality of meat from beef bulls. *Meat Science*, 94: 432-437.
70. Monget, P., Martin, G.B., (1997). Involvement of insulin-like growth factors in the interactions between nutrition and reproduction in female mammals. *Human Reproduction*, 12 (Suppl. 1): 33–52.
71. Moran, C. Quirke, J.F., Roche, J.F. (1989). Puberty in heifers: a review. *Animal Reproduction Science*, 18 (1989): 167-182.
72. Murphy, M.G., Enright, W. J., Crowe, M.A., K. McConnell, K., Spicer, L. J., Boland M. P., Roche J. F. (1991). Effect of dietary intake on pattern of growth of dominant follicles during the oestrous cycle in beef heifers. *Journal of Reproduction and Fertility*, 92: 333-338.
73. Nelsen, T.C., Short, R.E., Phelps, D.A., Staigmiller, R.B., (1985). Nonpuberal estrus and mature cow influences on growth and puberty in heifers. *Journal of Animal Science*, 61 (2): 470-473

74. Olofsson, J. (1999). Competition for total mixed diets fed for ad libitum intake using one or four cows per feeding station. *Journal Dairy Science*, 82 (1): 69-79.
75. Orgeur, P., Mimouni, P., Signoret, J. P. (1990). The influence of rearing conditions on the social relationships of young male goats (*Capra hircus*). *Applied Animal Behaviour Science*, 27 (1-2): 105-113.
76. Orihuela, A., Galindo, F. (2004). Etología aplicada en los bovinos. En: Galindo F, Orihuela A, (ed). Etología aplicada. México, UNAM, p. 89-112.
77. Ortiz de Montellano, A. M. (2004). Evaluación de las interacciones sociales en el macho cabrío y su efecto sobre la secreción hormonal y la calidad espermática. Tesis Doctor en Ciencias Agropecuarias, Fac. de MVZ, UAY. México.
78. Petitclerc, D., Chapin, L. T., Tucker, H. A. (1984). Carcass Composition and Mammary Development Responses to Photoperiod and Plane of Nutrition in Holstein Heifers. *Journal of Animal Science*, 58(4): 913-919.
79. Phillips, C.J.C. & Rind, M.I. (2002). The effects of social dominance on the production and behavior of grazing dairy cows offered forage supplements. *Journal of Dairy Science*, 85 (1): 51-59.
80. Radcliff, R.P, Vandehaar, M.J, Skidmore, A. L, Chapin, L.T, Radke, B.R, Lloyd, J.W, Stanisiewski, E..P, Tucker, H.A, (1997) Effects of Diet and Bovine Somatotropin on Heifer Growth and Mammary Development. *Journal of Dairy Science* 80(9): 1996-2000.
81. Rhodes, F.M., Entwistle, K.W., Kinder, J.E., (1996). Changes in ovarian function and gonadotrophin secretion preceding the onset of nutritionally induced anoestrus in *Bos indicus* heifers. *Biology of Reproduction*, 55: 1437–1443.
82. Rhodes, F.M., Fitzpatrick, L.A., Entwistle, K.W., De'ath, G. (1995). Sequential changes in ovarian follicular dynamics in *Bos indicus* heifers before and after nutritional anoestrus. *Journal of Reproduction and Fertility*, 104: 41–49.
83. Rutter, L. M., Randel, R. D. (1986). Nonpuberal estrus in beef heifers. *Journal of Animal Science*, 63(4): 1049-1053.
84. Rutter, L.M., Snopek, R., Manns, J.G., (1989). Serum concentrations of IGF-I in post-partum beef cows. *Journal of Animal Science*, 67: 2060–2066.
85. Sárová, R., Spinka, M., Stehulová, I., Ceacero, F., Simecková, M., Kotrba, R. (2013). Pay respect to the elders: age, more than body mass, determines dominance in female beef cattle. *Animal Behaviour* 86: 1315-1323.
86. Schein, M.W., Fohrman, M.H. (1955). Social dominance relationships in a herd of dairy cattle. *The British Journal of Animal Behaviour*, 3: 45–55.
87. Sejrsen, K., Huber, J. T., Tucker, H. A., Akers, R. M. (1982). Influence of nutrition on mammary development in pre- and postpubertal heifers. *Journal of Dairy Science*, 65:793-800.
88. Sejrsen, K., Purup, S. (1997). Influence of prepuberal feeding level on milk yield potential of dairy heifers: a review. *of Animal Science*, 75 (3): 828-835.
89. Sieber, M., Freeman, A.E., Kelley, D.H (1988). Relationship between body measurements, body weight and productivity in Holstein dairy cows. *Journal of Dairy Science*, 71:3437-3445.

90. Sirois, J., Fortune, J.E., (1990). Lengthening the bovine estrous cycle with low levels of exogenous progesterone: a model for studying ovarian follicular dominance. *Endocrinology* 127: 916–925.
91. Stagg, K., Spicer, L.J., Sreenan, J.M., Roche, J.F., Diskin, M.G. (1998). Effect of calf isolation on follicular wave dynamics, gonadotrophin and metabolic hormone changes, and interval to first ovulation in beef cows fed either of two energy levels postpartum. *Biology of Reproduction*, 59: 777–783.
92. Stelwagen, K., Grieve, D. G. (1990). Effect of plane of nutrition on growth and mammary gland development in Holstein heifers. *Journal of Dairy Science*, 73(9): 2333-2341.
93. Subcommittee on Dairy Cattle Nutrition, Committee on Animal Nutrition, National Research Council, (2001). *Nutrient Requirements of Dairy Cattle (NRC)*, 7^a Ed., Washington, NAS.
94. Swanson, E. W. (1960). Effect of rapid growth with fattening of dairy heifers on their lactational ability. *Journal of Dairy Science*, 43: 377-387
95. Tatman, W.R., Judkins, M.B., Dunn, T.G., Moss, G.E. (1990). Luteinising hormone in nutrient-restricted ovariectomised ewes. *Journal of Animal Science*, 68: 1097–1102.
96. Tilbrook, A. J., Cameron, A. W. N., Lindsay, D. R. (1987). The influence of ram mating preferences and social interaction between rams on the proportion of ewes mated at field joining. *Applied Animal Behaviour Science*, 18(2): 173-184.
97. Ungerfeld, R. (2002). Reproducción en animales domésticos. Montevideo, Melibea, v.1, p. 41-53.
98. Ungerfeld, R., Gonzalez-Pensado S.P. (2008a) Social rank affects reproductive development in male lambs. *Animal Reproduction Science*, 109:161–171.
99. Ungerfeld, R., González-Pensado, S. P. (2008b). Social dominance and courtship and mating behavior in rams in non-competitive and competitive pen test. *Reproduction in Domestic Animals*, 44(1): 44-47.
100. Ungerfeld, R., Núñez, M. L (2011). Jerarquía y dominancia en grupos de carneros: establecimiento y efectos sobre la reproducción. *Veterinaria (Montevideo)* 48(184): 7-12.
101. Val-Laillet, D., Passillé, A.M., Rushen, J., von Keyserlingk, M.A.G. (2008). The concept of social dominance and the social distribution of feeding-related displacements between cows. *Applied Animal Behaviour Science*, 111 (1-2): 158-172.
102. Vizcarra, J.A., Wettemann, R.P., Spitzer, J.C., Morrison, D.G. (198). Body condition at parturition and post-partum weight gain influence luteal activity and concentrations of glucose, insulin, and non-esterified fatty acids in plasma of primiparous beef cows. *Journal of Animal Science*, 76: 927–936.
103. Waltner, S. S., McNamara, J. P., Hillers, J. K. (1993). Relationships of body condition score to production variables in high producing Holstein dairy cattle. *Journal of Dairy Science*, 76(11): 3410-3419.
104. Whitlock, B.K., VandeHaar, M.J., Silva, L.F., and Tucker, H.A. (2002) Effect of dietary protein on prepubertal mammary development in rapidly growing dairy heifers. *Journal of Dairy Science* 85(6): 1516-1525.

105. Wolfe, M.W., Stumpf, T.T., Roberson, M.S., Wolfe, P.L., Kittok, R.J., Kinder, J.E., (1989). Opioid and 17 α -oestradiol regulation of LH and FSH secretion during sexual maturation in heifers. *Domestic Animal Endocrinology*, 8: 491–498.
106. Yelich, J.V, Wettemann, R.P., Dolezal, H.G., Lusby, K.S., Bishop, D.K., Spicer, L.J. (1995). Effects of growth rate on carcass composition and lipid partitioning at puberty and growth hormone, insulin-like growth factor I, insulin, and metabolites before puberty in beef heifers. *Journal of Animal Science*, 73 (8): 2390–405.
107. Yelich, J.V., Wettemann, R.P., Marston, T.T., Spicer, L.J., (1996). Luteinising hormone, growth hormone, insulin-like growth factor-I, insulin and metabolites before puberty in heifers fed to gain at two rates. *Domestic Animal Endocrinology*, 13: 325–338.
108. Zanton G.I., Heinrichs, A.J. (2005) Meta-Analysis to assess effect of prepubertal average daily gain of Holstein heifers on first-lactation production. *Journal of Dairy Science*, 88 (11): 3860-3867.