

UNIVERSIDAD DE LA REPUBLICA

FACULTAD DE VETERINARIA

**Influencias socio-sexuales en la
reproducción y el comportamiento social de chivos**

Programa de Posgrados

Lorena Lacuesta Gomez

Tesis de Doctorado

Producción Animal

2018

UNIVERSIDAD DE LA REPUBLICA

FACULTAD DE VETERINARIA

Programa de Posgrados

**Influencias socio-sexuales en la
reproducción y el comportamiento social de chivos**

Lorena Lacuesta Gomez

Tesis de Doctorado

Director de Tesis: Dr. Rodolfo Ungerfeld

Co-Director de Tesis: Dr. Agustín Orihuela

Producción Animal

2018

INTEGRACIÓN DEL TRIBUNAL DE

DEFENSA DE TESIS

Edgardo Rubianes; PhD, MSc

Facultad de Veterinaria – Universidad de la República

Marcelo Ratto, PhD, MSc

Facultad de Ciencias Veterinarias – Universidad Austral de Chile

Álvaro López, MSc, Dr

Facultad de Agronomía – Universidad de la República

ACTA DE DEFENSA



FACULTAD DE VETERINARIA
Programa de Posgrados

ACTA DE APROBACIÓN DE TESIS
DE DOCTORADO EN PRODUCCIÓN ANIMAL

“Influencias socio-sexuales en la reproducción y el
comportamiento social de chivos”

Por: Magíster Lorena LACUESTA GÓMEZ

Director de Tesis: Dr. Rodolfo Ungerfeld
Codirector de Tesis: Dr. Agustín Orihuela

Tribunal

Presidente: Dr. Álvaro López

Segundo Miembro: Dr. Marcelo Ratto

Tercer Miembro: Dr. Edgardo Rubianes

Fallo del Tribunal: *SSS con Mención*

Salón de Posgrados, 5 de julio de 2018

El Fallo de aprobación de la Tesis puede ser: Aprobada (corresponde a la nota BBB- en el Acta), o Aprobada con Mención (corresponde a la nota SSS- 12 en el Acta)

¿Qué le dirás a la vida cuando, en el último de tus instantes, ella te pregunte qué le has dado? ¿Qué le dirás cuando te mire a los ojos y te recuerde todo lo que, día tras día, año tras año, le has pedido? ¿Qué le dirás cuando te muestre todo lo que te ha dado (lo que has aprovechado y lo que has desperdiciado)? ¿Qué le dirás a la vida cuando tu tiempo aquí se acabe y puedas descubrir la realidad a través de sus ojos?

Lo que la vida espera de ti es que seas quien has nacido para ser, que saques lo mejor de ti en cada momento. La vida espera de ti que crezcas en la consciencia de ti mismo y te sacudas límites y penas. La vida quiere que disfrutes de la plena abundancia con la que te colma para poder ampliar tu poder manifestador. Para ello tendrás que entender tres cosas: la primera es que esta actitud requiere mucho valor y mucho amor. La segunda es que todo el desgaste y la frustración en los que caes al “hacer por los demás” solo hablan de tus carencias y de tus temores. Cuando haces por otros esperando una recompensa ni estás siendo ni estás amando, solo estás dejando de manifiesto tu necesidad de reconocimiento y por tanto tu falta de amor por ti. Finalmente, la tercera es que cada vez que te quejas por lo que crees que te falta y cada vez que sufres por no haber logrado lo que creías que deseabas, estás cerrando tu consciencia y las vías de abundancia y manifestación que la vida te entrega con infinita generosidad. Así que, antes de que llegue tu último aliento dime:

¿Qué le dirás a la vida cuando ya no puedas entregar nada de ti?

Virginia Blanes

DEDICATORIA

A los corazones que me han acompañado en estos últimos años...

A quien me sostuvo desde un principio...

A mi corazón

AGRADECIMIENTOS

Esta es la sección más importante de toda la Tesis. Agradecer implica recordar, y recordar implica volver a pasar por el **corazón**...

En este proceso de doctorado me han ocurrido muchísimas cosas, y casi todas ellas fueron acompañadas de las siguientes personas a quienes quiero agradecer. Hay tres personas que fueron esenciales en este tiempo. En primer lugar, Rodolfo Ungerfeld, "el **Unge**". Unge, quiero agradecerte por haber sido mi tutor de mis tres tesis, pero más allá de eso, quiero agradecerte por cómo me acompañaste en el momento en que más necesité. Quiero que sepas, que sin tu apoyo, hubiera sido una cuesta arriba mucho más difícil de subir, me aliviaste la carga. Siempre vamos a tener diferencias, pero también, se que todos los aprendizajes tienen un sentido y aprender a aceptarlos es parte del camino. **Julia**, llegaste en el momento indicado, sos una de mis mejores manifestaciones, hemos hecho un equipo de trabajo casi insuperable, y quizá nuestro trabajo y el denominador común que tenemos, el amor por los chivos, es la clave de nuestro éxito. El tercero, es la persona que me acompañó en el primer momento más duro de este doctorado, cuando la Facultad, ante una decisión que no estuve ni estaré de acuerdo, me solicitó eliminar definitivamente a todos los animales. **Pony**, no tengo palabras de agradecimiento por haberte encargado de eso.

Quiero agradecer a los responsables "indirectos" de todo, a mi madre **Ivonne** y a mi padre **Manuel**. Son los maestros que elegí para transitar esta vida. No sería mi vida de linda como es, si no hubiera sido por ustedes. En mi vida, mi familia siempre ha estado compuesta por mis amigos. De hecho, mi familia está compuesta de amigos. Mis hermanos **Álvaro Cedrés**, **Leonardo Dos Ramos**, **Leonardo De Sosa y Maykel Galloso** al final cuando las personas tienen que encontrarse... se encuentran. A mis hermanos, **Juan Manuel** y **Roque Lacuesta**, gracias por ser mis hermanos, los amo con el corazón entero. A mi prima **Marta**, por estar cuidando mis pasos.

A mi familia del corazón, **Cecilia**, **Leonardo** (va de nuevo), **Patricia**, **Analía**, **Belén** y **Guillermina**.

Quiero agradecer a mis compañeros de trabajo, a los que están físicamente y a los que ya no. A **Matías**, **Juan Pedro**, **Florencia**, **María**, **Fernando** y **Patricia**. A **Islamey** y a **Ricardo**, muchas gracias. Como en todas las familias, la familia laboral nos brinda los espejos necesarios para ir creciendo.

Hay una persona, que sin su trabajo, el mío no podría haberse hecho. Muchas gracias **Milton**. Durante el trabajo de campo, en el campo experimental, **Federico**, se lleva todos los premios. Gracias por compartir tu trabajo con nosotros, y gracias por tu dedicación.

Tuve la oportunidad de recorrer distintas tierras, entre esas, México ha sido mi casa. Gracias a los que hicieron posible que mis días allí fueran maravillosos. A mi co-tutor **Agustín** un agradecimiento especial, fue hermoso mi paso por tu tierra. **Teresita**, solamente... sin vos México no es México.

Quiero agradecer muy especialmente a **Julián Santiago-Moreno**, una persona entrañable, por su amabilidad, por su cuidado tanto en el trabajo, como su apoyo hacia mi persona durante mis días en Madrid. A todas las personas que me acompañaron en INIA (Madrid), a **Juan Carlos** y

su **hijo**, a **Juan Ramón**, a **Cristina**, a **Khalet**, y a la hermana que encontré en esas tierras, a **Jorgea**.

A **Juan Pablo**, nuestros encuentros y nuestras diferencias nos unen en este camino. Gracias por estar.

A **Laura Morena** y a **Aline Freitas de-Melo**, gracias por el apoyo brindado.

A mis amigos, **Patricia**, **Nico** y **Fabri**, agradezco profundamente nuestro encuentro.

A **José**, gracias.

Mis agradecimientos a los que permitieron que estos trabajos se realizaran: Agencia Nacional de Investigación e Innovación (FCE 540), CSIC y Dra. Elena de Torres (Directora del Campo Experimental N°2).

A esta Facultad, la **Facultad de Veterinaria**. El primer día que llegué aquí, lo primero que escuche fue: "Ésta va a ser tu segunda casa" (Dr. Pesce, Decano en ejercicio/1999). Tal cual lo dicho ese día, no sólo fue mi casa, es mi casa y siento un amor profundo por esta institución.

Al **Departamento de Bovinos**, especialmente a **José Repetto** y **Cecilia Cajarville** por su apoyo en el Campo Experimental.

A **Raquel Pérez Clariget** por su apoyo en este último tramo.

A los maestros que me mostraron que otra forma de vivir es posible, a **Virginia**, **Sandra** y **Daniel**. Los amo profundamente. Gracias.

A mi hermana gemela, **Loreley**.

Y por último, desde mi intención, a todos los presentes y a todos los que lean estas páginas, les deseo que puedan vivir en paz interior y puedan experimentar el amor en todas sus formas, independientemente de lo que la vida les traiga por vivir. Para llegar a eso, solamente necesitamos dos cosas; **coherencia**, para alinear nuestra mente con nuestro corazón y desde allí vivir, y **compasión**, comprendiendo que "el otro" no existe y que siempre, siempre estamos frente a nosotros mismos. Y no lo olviden...todo llega... y todo pasa...

A mis amores incondicionales, a **Honcha** y **Gatagorda**.

Muchas gracias a todos...

Lorena

Jueves, 5 de julio de 2018

ESTRUCTURA DE LA TESIS Y PUBLICACIONES

Esta tesis reúne información generada en una serie de experimentos que dieron lugar a la publicación de 4 artículos en revistas científicas internacionales. En la Tesis se presentan los aspectos más destacados de cada publicación. Las publicaciones completas se anexan al final y aparecen citadas en el texto con números romanos de acuerdo al siguiente orden.

- I. Reproductive development of goat kids reared with or without permanent contact with adult females until 10 month old. 2015. Lacuesta, L., Orihuela, A., Ungerfeld, R. *Theriogenology*, 83, 139-143.

- II. Rearing bucks isolated from females affects negatively their sexual behavior when adults. 2018. Lacuesta L., Giriboni, J., Orihuela, A., Ungerfeld, R. *Animal Reproduction*, 15 (2), 114-117.

- III. Bucks reared in close contact with adult does prefer to interact with females than with males. 2018. Lacuesta L., Giriboni, J., Orihuela, A., Ungerfeld, R. *Small Ruminant Research*, 162, 22-24.

- IV. Grouping previously unknown bucks is a stressor with negative effects on reproduction. 2015. Giriboni, J., Lacuesta, L., Damián, J.P., Ungerfeld, R. *Tropical Animal Health and Production*, 47, 317-322.

ÍNDICE

Dedicatoria

Agradecimientos

Estructura de la Tesis y publicaciones

Resumen **1**

Abstract **3**

1. *Introducción y antecedentes* **5**

1.1 Sistema productivo y reproductivo caprino **5**

1.2 Desarrollo y características del comportamiento sexual en rumiantes **5**

1.3 Factores sociales que afectan la reproducción **7**

2. *Hipótesis* **13**

2.1 *Hipótesis general* **13**

2.2 *Hipótesis específicas* **13**

3. *Objetivos* **14**

3.1 *Objetivos generales* **14**

3.2 *Objetivos particulares* **14**

4. *Metodología general* **16**

4.1 *Animales, ubicación y manejo general* **16**

4.2 *Procedimientos experimentales* **17**

4.3 *Análisis estadísticos* **17**

5. Experimentos	20
5.1 Experimento I. Presencia de hembras y desarrollo reproductivo prepuberal de cabritos	20
5.2 Experimento II. Comportamiento sexual de chivos adultos criados con o sin hembras adultas hasta la pubertad	23
5.3 Experimento III. Preferencia social de chivos adultos criados con o sin hembras adultas hasta la pubertad	26
5.4 Experimento IV. Agrupamiento de chivos de distinto origen	28
5.5 Experimento V. Respuesta al efecto hembra según jerarquía social de chivos adultos	30
6. Discusión general	37
7. Conclusiones generales	41
8. Referencias	42
9. Publicaciones	50
9.1 Publicación I	51
9.2 Publicación II	52
9.3 Publicación III	53
9.4 Publicación IV	54

RESUMEN

Los factores sociales afectan la reproducción en pequeños rumiantes. Entre ellos el ambiente y la experiencia social durante el período prepuberal afectan el comportamiento sexual de machos adultos. Carneros criados en grupos monosexuales muestran poco interés en hembras cuando son adultos. Por otra parte, agrupar animales de distinto origen produce la disrupción temporal de la estructura jerárquica, lo que en sí mismo representa un episodio de estrés social. Asimismo, se ha establecido que los machos de alto rango social tienen mayor éxito reproductivo que los de bajo rango. El objetivo general de la Tesis fue determinar cómo influyen algunos factores sociales sobre la reproducción en chivos. Los objetivos específicos fueron determinar si el contacto con hembras en la etapa prepuberal en chivos determina: 1) diferencias en el desarrollo reproductivo hasta la pubertad (Experimento I); 2) diferencias en el desempeño sexual frente a una primera exposición a una hembra en celo (Experimento II); y 3) diferencias en la preferencia social pospuberal (Experimento III). Un segundo objetivo específico fue determinar si agrupar chivos de distinto origen genera una respuesta de estrés y afecta el desempeño reproductivo de los machos (Experimento IV). Como tercer objetivo específico se planteó determinar si el estatus de dominancia (dominante o subordinado) en chivos adultos afecta el comportamiento sexual y la concentración de testosterona a la introducción de una hembra en celo (Experimento V). Se trabajó con dos grupos de chivos, uno criado con hembras adultas (FEM) y otro aislado de hembras (ISO) desde el nacimiento hasta el año de edad (Exp I). En dicho momento se agruparon (Exp IV) y permanecieron como grupo único hasta los 23 meses de edad (Exp II y III). El Exp V se realizó con dos grupos de chivos monteses adultos, y se determinaron las diferencias en el comportamiento sexual y en la concentración de testosterona entre chivos dominantes y subordinados frente a la presencia de una hembra en celo. En esta Tesis se demostró que criar cabritos en presencia de hembras adultas tuvo efectos positivos pero de corta duración sobre su desarrollo reproductivo (Exp I). Dichos efectos se mantuvieron aún a los dos años de edad, donde los chivos que fueron criados con hembras montaron y eyacularon más que los criados aislados de ellas y además prefirieron el contacto social con hembras en lugar de machos (Exp II y III). Por otra parte, agrupar chivos de diferente origen fue un evento

estresante que afectó negativamente la reproducción, lo cual se observó de forma más marcada en los chivos introducidos que en residentes (Exp IV). Por último, no se observó una respuesta en el comportamiento sexual ni cambios en la concentración de testosterona frente a una hembra en celo, al menos en condiciones de cautiverio, probablemente por una mayor respuesta al estrés generado por la introducción de un animal desconocido. En síntesis, mientras que la presencia de hembras durante la etapa prepuberal determinó cambios en la actividad reproductiva en chivos domésticos durante el desarrollo en la etapa adulta, en chivos monteses no se observó una respuesta sexual frente a un estímulo social con una hembra en celo.

ABSTRACT

Social factors affect reproduction in small ruminants. Among them, the environment and social experience during the prepubertal period affect the sexual behavior of adult males. Rams reared in monosexual groups' show little interest in females when they reach adulthood. On the other hand, grouping animals from different origin produces the temporal disruption of the hierarchical structure, which itself represents an episode of social stress. Likewise, it has been established that males of high social rank have greater reproductive success than those of low rank. The general aim of the Thesis was to determine how some social factors influence reproduction in male goats. The specific aims were to determine if the contact with females in the prepubertal stage in goats determines: 1) differences in reproductive characteristics during prepubertal period (Experiment I); 2) differences in sexual performance against a first exposure to an oestrous female (Experiment II); and 3) differences in postpubertal social preference (Experiment III). A second specific aim was to determine if grouping male goats of different origin generates a stress response and affects the reproductive performance of the males (Experiment IV). The third specific aim was to determine if the hierarchy position (dominant or subordinate) in adult male goats affects the sexual behavior and the concentration of testosterone to the introduction of an oestrous doe (Experiment V). We worked with two groups of male goats, one reared with adult females (FEM) and one isolated from them (ISO) from birth to one years old (Exp I). At that moment, they were grouped (Exp IV) and remained as a single group until 23 months of age (Exp II and III). The Exp V was performed with two groups of adult wild male goats, and differences in sexual behavior and testosterone concentration between dominant and subordinate goats were determined in the presence of an oestrous female. This Thesis showed that rearing male kids in the presence of adult females had positive but short-lived effects on their reproductive development (Exp I). These effects were still maintained at two years old, where male goats that were reared with females mounted and ejaculated more than those isolated from them and also preferred social contact with females over males (Exp II and III). On the other hand, grouping male goats of different origin was a stressful event that negatively affected reproduction, which was observed more markedly in the introduced

males than in residents (Exp IV). Finally, there was no response in sexual behavior or changes in the testosterone concentration when males were exposed to an oestrous female, at least in captivity, probably due to a greater response to stress generated by the introduction of an unknown animal. In summary, while the presence of females during the prepubertal period determined changes in reproductive activity in domestic male goats during adulthood, in wild male goats there was not a sexual response when males was exposed to an oestrous female.

1. Introducción y antecedentes

1.1 Sistema productivo y reproductivo caprino

Los predios caprinos son pequeños y con mano de obra familiar. El sistema de producción predominante en nuestro país es semi-intensivo, caracterizado por el pastoreo diurno de los animales (praderas) con encierros nocturnos y suplementación en base a concentrados o forraje.

En la especie caprina, las hembras presentan una patrón reproductivo poliéstrico estacional de día corto (Menchaca, 2011). Por tanto, el sistema productivo se caracteriza por un esquema de partos estacionales, concentrados en primavera, lo que se corresponde con el período natural de partos. Presentan un intervalo interpartos de un año, que lleva a un bajo número de individuos para reposición y con esto a un progreso genético limitado y lento (Menchaca y Rubianes, 2002). Los machos utilizados para la reproducción se mantienen en los predios en pequeños grupos. Durante la estación reproductiva los chivos inseminan a las hembras mediante la monta natural o inseminación artificial, aunque los machos pueden presentar actividad sexual durante todo el año. Es por esto que el conocimiento sobre el comportamiento sexual y la fisiología reproductiva de los machos tiene importancia relevante en el éxito reproductivo.

1.2 Desarrollo y características del comportamiento sexual en rumiantes

Los caprinos son reproductores estacionales y en climas templados la mayor actividad sexual se observa en los meses de otoño, cuando el fotoperiodo es decreciente (Walkden-Brown et al., 1994). Si bien durante los días cortos manifiestan alta libido, los caprinos pueden montar durante todo el año si tienen acceso a hembras en celo (Menchaca, 2011). Para la manifestación del comportamiento sexual se requiere una concentración de testosterona mínima (D'Occhio et al., 1982). Durante la estación reproductiva, la concentración de testosterona está por encima del umbral mínimo para presentar comportamiento sexual. La primera fase del comportamiento sexual involucra la

identificación de la hembra en celo. Los machos se aproximan a la hembra y despliegan una serie de comportamientos estereotipados: olfateos de la región anogenital y flehmen. Estos comportamientos están vinculados a la percepción olfativa utilizada para la identificación del estado fisiológico de la hembra (Odagiri et al., 1995). La segunda fase es la de cortejo propiamente dicho, en la que el macho se acerca al flanco de la hembra y levanta uno de sus miembros anteriores golpeándolo hacia el suelo al mismo tiempo que vocaliza. El cortejo precede a la monta, la que se repite varias veces hasta que ocurre la eyaculación (Orihuela, 2014).

El comportamiento sexual en rumiantes se manifiesta desde las primeras semanas de edad (Orgeur y Signoret, 1984). En esta etapa, este comportamiento no tiene una secuencia organizada y es considerado como “juego sexual” ya que no es consecuencia de un estímulo sexual propiamente dicho (Orgeur y Signoret, 1984). El aprendizaje es el proceso por el que un animal desarrolla sus patrones de comportamiento. El “juego sexual” es considerado un medio de aprendizaje por el que los machos aumentan la habilidad de apareamiento antes de llegar a la edad adulta (Poiani, 2010). Sin embargo, durante los primeros meses de vida también se observan montas entre machos. En corderos domésticos se observa un aumento marcado en la frecuencia de montas entre los 5-6 meses de edad (Ungerfeld et al., 2007). Además, los corderos que montan a mayor cantidad de machos despliegan mayor frecuencia de comportamientos de monta hacia ovejas en celo, sugiriendo que el desarrollo de los comportamientos homosexuales se asocia con el desarrollo de comportamientos heterosexuales (Ungerfeld et al., 2007). La exposición de corderos a hembras a edades tempranas favorece el desempeño sexual heterosexual cuando son adultos, aunque no evita que algunos machos muestren preferencias homosexuales (Katz et al., 1988).

1.3 Factores sociales que afectan la reproducción

Presencia de individuos de otro sexo

Los efectos de la presencia de individuos de otro sexo o “bioestimulación” sobre la reproducción en rumiantes han sido ampliamente estudiados, siendo el “efecto macho” el efecto social más estudiado en pequeños rumiantes (ver: Delgadillo et al., 2009). El efecto macho consiste en la introducción de un macho a un grupo de hembras previamente aisladas, lo que genera el inicio de la actividad reproductiva en forma sincronizada de las hembras que no están ciclando (Ungerfeld, 2007). La introducción de un macho en un grupo de hembras previamente aisladas desencadena un aumento en la liberación pulsátil de LH, el pico de LH y la ovulación (Walkden-Brown et al., 1999), determinando así que muchas hembras puedan quedar preñadas fuera de la época normal (Ungerfeld, 2007). Para que la respuesta de las hembras sea efectiva los machos deben ser sexualmente activos (Delgadillo et al., 2001). El efecto estimulante de los machos puede determinar que las hembras adelanten la pubertad (Oldham y Gray, 1984) e incluso reinicien la actividad cíclica posparto (Sánchez-Dávila et al., 2011). Además, el efecto de la presencia de los machos se ve potenciado por la presencia de hembras en celo, lo que estimula más a los machos y por ende, el efecto se potencia (Walkden-Brown et al., 1993).

Tanto la presencia de individuos del otro sexo, como la etapa de la vida en que se utiliza la bioestimulación tienen efectos sobre la reproducción en rumiantes. La experiencia socio-sexual que tengan los animales durante el período prepuberal puede afectar el comportamiento sexual que desplieguen cuando sean adultos. Zenchak y Anderson (1980) observaron que la actividad sexual de los corderos con otros machos en etapas tempranas del crecimiento se vincula con el éxito o fracaso en la actividad sexual con hembras al alcanzar la edad adulta. Estos mismos autores observaron que carneros criados en grupos monosexuales muestran poco interés en hembras cuando son usados como reproductores. Por otra parte, carneros criados entre machos y que exhiben niveles de actividad sexual relativamente altos dentro de su grupo de cría prefieren otros machos en lugar de ovejas en celo en tests de preferencia sexual (Zenchak et al., 1981). Welch (1972) (citado por Zenchak y Anderson, 1980) encontró que solamente el 30% de los

carneros criados en grupos monosexuales montaron exitosamente a hembras cuando fueron adultos, mientras que el 82% de los carneros criados con machos y hembras lo hicieron. Animales que tienen contacto con otros machos presumiblemente estarían más familiarizados con las características de individuos de su propio sexo (Zenchak y Anderson, 1980). Esto podría estar vinculado al olor que presentan los machos (ya que la exploración olfativa es un componente esencial del comportamiento sexual), y las características corporales masculinas (conformación, postura) (Zenchak y Anderson, 1980). Los carneros Awassi que fueron criados con corderas previo a la pubertad no aumentan su desempeño sexual al alcanzar la pubertad (Kridli y Al-Yacoub, 2006). Sin embargo, Katz et al. (1988) mostraron que los carneros que fueron criados con hembras adultas durante el período prepuberal montaron más veces que los carneros que fueron criados en grupos de machos.

Los chivos que son seleccionados como futuros reproductores o para inseminación artificial usualmente son criados separados físicamente de hembras, en corrales individuales o en grupos monosexuales. De Montigny y Lequenne (1975) (citado por Orgeur et al., 1990) observaron que chivos criados en grupos hasta los 5 meses de edad desarrollan comportamiento homosexual que puede perjudicar seriamente la recolección de semen debido a las montas entre machos. Asimismo, la exposición continua de los machos a hembras en el período reproductivo hace que dichos machos se conviertan en individuos sexualmente receptivos a las hembras (Hulet et al., 1964; citado por Price y Smith, 1984).

Orgeur et al. (1990) demostraron que la formación de grupos de machos desde el nacimiento (vs. desde la pubertad), facilita la recolección de semen. Además, observaron que los chivos criados juntos desde el nacimiento eyaculan más rápidamente durante las colectas de semen que los chivos agrupados recién en la pubertad. De acuerdo a estos autores, estas diferencias podrían estar vinculadas a la mayor tolerancia entre animales criados desde el nacimiento, lo que a su vez se vincularía a la menor reacción frente al hombre.

La exposición de los machos a una hembra también induce cambios endócrinos en los machos. En ovinos, Illius et al. (1976) determinaron que los corderos expuestos de forma continua a ovejas durante los primeros 6 meses de vida tuvieron mayor concentración de testosterona y tamaño testicular en su vida adulta. Por otra parte, también el contacto agudo con hembras induce cambios endócrinos en los machos. En este sentido, Gonzalez et al. (1989) observaron que este estrecho contacto entre ovejas y carneros genera un aumento en la secreción de testosterona de estos últimos. Considerando que la concentración de testosterona es esencial para la manifestación del comportamiento sexual en los machos (Lincoln et al., 1972), y que esta puede ser modificada por el ambiente social en que se encuentran los machos (Waites y Setchell, 1990), el comportamiento sexual de estos también puede modificarse.

Agrupamiento de animales

La introducción de nuevos individuos a un grupo socialmente estable causa un aumento inmediato en la frecuencia de interacciones agonistas en varias especies (bovinos: Hasegawa et al., 1997; ovinos: Sevi et al., 2001; suinos: Luescher et al., 1990; caprinos: Addison y Baker, 1982; Alley y Fordham, 1994). En bovinos, el reagrupamiento induce un aumento en la frecuencia de comportamientos agresivos, así como también una disminución en la producción de leche, principalmente en animales de bajo rango jerárquico (Hasegawa et al., 1997). Veissier et al. (2001) observaron que reagrupar repetidamente terneros de origen desconocido produce un aumento en la frecuencia de comportamientos agresivos, una disminución en el tiempo de descanso y un aumento en la cantidad de tiempo caminando. Sin embargo, estos cambios solamente son evidentes luego del primer reagrupamiento, sugiriendo que estos animales muestran una rápida habituación a los cambios de su ambiente social. Sevi et al. (2001) observaron que el reagrupamiento y realojamiento de ovejas produce un aumento en la frecuencia de comportamientos agresivos, una alteración en la respuesta inmune celular, y disminuye la producción y la calidad de la leche a corto plazo. De manera similar, en cerdos se observó

un aumento de la frecuencia de comportamientos agresivos inmediatamente después del reagrupamiento (Luescher et. al., 1990).

Fernández et al. (2007) observaron que la frecuencia de interacciones agonistas espontáneas aumenta hasta el tercer día luego de reagrupar cabras. Estos autores sostuvieron que dicho tiempo es suficiente para el restablecimiento de la jerarquía social en caprinos. Sin embargo, solamente durante el primer reagrupamiento se observó una disminución en la producción de leche, lo que podría indicar que en caprinos existe una importante capacidad de adaptación a los manejos que impliquen reagrupamientos (Fernández et al., 2007). Por otra parte, Andersen et al. (2011) observaron que la cantidad de interacciones agonistas entre cabras disminuye al aumentar el tamaño del grupo. La mayoría de las interacciones sociales ocurren el primer día luego del agrupamiento, momento en que se establecen las relaciones de dominancia en el grupo (Andersen et al., 2011). Patt et al. (2012) observaron que cabras introducidas individualmente en pequeños rebaños recibieron alto número de interacciones agonistas -resultando perdedoras en la mayoría de los enfrentamientos- y tuvieron mayor concentración de cortisol fecal luego del agrupamiento. Sin embargo, la introducción de nuevas cabras no afectó a las cabras residentes cuando el grupo era socialmente estable (Patt et al., 2012).

Jerarquía social

En muchos rumiantes, los individuos de alto rango jerárquico tienen mayor éxito reproductivo que los de bajo rango (Côté y Festa-Bianchet, 2001; Preston et al., 2003). Esto ya se manifiesta desde el desarrollo; por ejemplo, corderos de alta posición jerárquica aumentan su peso corporal y circunferencia escrotal más temprano que los de posición baja (Ungerfeld y González-Pensado, 2008). Estos corderos también son más precoces en la producción de semen y el comportamiento sexual entre macho y hembra (Ungerfeld y González-Pensado, 2008). Ese desarrollo diferencial determina diferencias, aunque atenuadas, entre esos carneros en su vida adulta (Ungerfeld y Lacuesta, 2010). En animales adultos la simple presencia de un carnero de alto rango jerárquico puede inhibir el comportamiento sexual de los de bajo rango (Synnott y Fulkerson, 1984; Tilbrook et

al., 1987; Ungerfeld y González-Pensado, 2009), representando una forma de “castración psicológica” (Price, 1987). Lindsay et al. (1976) observaron que cuando los carneros subordinados son observados por dominantes, montan y eyaculan menos que cuando son testados solos, fenómeno que se denominó como “efecto audiencia”. De hecho, la proporción de ovejas preñadas en una majada disminuye cuando los carneros de alto rango jerárquico están vasectomizados, pero no hay consecuencias si esto ocurre con los carneros de bajo rango (Fowler y Jenkins, 1976). Sin embargo, los carneros de bajo rango jerárquico pueden ser sexualmente más efectivos en tests a corral en ausencia de carneros de alto rango, lo que implica un comportamiento oportunista (Ungerfeld y González-Pensado, 2009). Por otra parte, la presencia de un carnero de rango bajo o medio no afectó el comportamiento sexual de carneros de alto rango en tests a corral, aunque la presencia de carneros de bajo rango sí estimuló el comportamiento sexual de carneros de rango medio (Ungerfeld, 2012).

Los machos utilizan diversas tácticas comportamentales para lograr acceder a las hembras tanto en condiciones de corral como en vida libre (Hogg, 1984; Ungerfeld y González-Pensado, 2009). En carneros bighorn (*Ovis canadensis*) se identificaron 3 tácticas de apareamiento utilizadas por diferentes machos de acuerdo a la edad y el rango social (Hogg, 1984). La táctica más exitosa es llamada “cuidar”, donde los machos dominantes defienden a la hembra en celo sin restringir sus movimientos (Hogg y Forbes, 1997). Las otras dos tácticas son habitualmente utilizadas por machos subordinados: “bloquear”, en la que los machos subordinados tienden a secuestrar a la hembra de los dominantes; y “cazar”, donde los subordinados pelean para ganar el acceso a la hembra temporalmente. En chivos de montaña las tácticas de apareamiento son similares a las observadas en ovinos, y también difieren de acuerdo a la edad y el rango social (Geist, 1964). Por lo tanto, ya que las distintas estrategias de monta de los machos se vinculan con el rango social (Mainguy et al., 2008), es posible que la respuesta reproductiva a los distintos estímulos sociales también se vincule con el mismo.

En síntesis, diversos factores sociales pueden determinar el éxito o el fracaso reproductivo en pequeños rumiantes. Por tanto, el objetivo general de esta Tesis es determinar cómo influyen algunos factores sociales -la presencia de hembras, el

agrupamiento de animales de distinto origen y la jerarquía social- sobre algunas variables reproductivas en chivos.

2. Hipótesis

2.1 Hipótesis generales

El contacto directo y las interacciones sociales con hembras y/o machos modifican el estatus reproductivo de los chivos.

2.2 Hipótesis específicas

Los cabritos criados en contacto directo con cabras adultas tienen un desarrollo reproductivo más precoz que aquellos criados en un grupo sólo de machos.

Los chivos adultos que fueron criados en contacto con hembras durante el periodo prepuberal tienen un mejor desempeño sexual frente a una hembra en celo que los chivos criados aislados de las mismas.

Los chivos criados en contacto con hembras durante el período prepuberal tienen preferencia social por hembras frente a machos.

Agrupar chivos adultos de distinto origen genera una respuesta de estrés y afecta negativamente el desempeño reproductivo. La disminución en el desempeño reproductivo afecta en mayor medida a los chivos que son introducidos al agruparse que a los residentes.

Los chivos dominantes tienen un mejor comportamiento sexual y concentración de testosterona frente a la introducción de una hembra en celo que los chivos subordinados.

3. Objetivos

3.1 Objetivos generales

Determinar si la presencia de hembras y/o el contacto entre machos influyen en el estatus reproductivo de los chivos.

3.2 Objetivos Específicos

» ***Presencia de hembras en la etapa prepuberal y desarrollo reproductivo en cabritos***

» Determinar si los cabritos criados en presencia de hembras tienen (Publicación I):

- un mayor aumento de peso corporal
- un mayor aumento de circunferencia escrotal
- un aumento más precoz de la concentración de testosterona sérica
- una maduración más precoz en la producción y características del semen

» ***Presencia de hembras en la etapa prepuberal y comportamiento sexual en chivos***

» Determinar si los chivos que fueron criados con hembras hasta la pubertad tienen un mejor comportamiento sexual y mayor concentración de testosterona cuando son expuestos a una hembra en celo en la etapa adulta que los criados en ausencia de hembras (Publicación II).

» ***Presencia de hembras en la etapa prepuberal y preferencia social en chivos***

» Determinar si los chivos criados con hembras hasta la pubertad tienen preferencia social por hembras o por machos cuando llegan a la etapa adulta (Publicación III).

» ***Efectos del agrupamiento sobre la reproducción en chivos***

- » Determinar si agrupar chivos de distinto origen produce una respuesta de estrés y afecta el peso corporal, las características reproductivas (circunferencia escrotal, concentración de testosterona, calidad seminal) y genera respuestas distintas según los animales sean residentes o introducidos (Publicación IV).

» ***Respuesta al efecto hembra según jerarquía social en chivos***

- » Determinar si existen diferencias en el desempeño sexual frente a una hembra en celo según la jerarquía social en chivos y si la respuesta es diferente según la estación reproductiva.

4. Metodología general

4.1 Animales, ubicación y manejo general

Experimentos I, II, III y IV

Los Experimentos I, II, III y IV se realizaron en el Departamento de Fisiología de la Facultad de Veterinaria (Montevideo) y en el campo Experimental N° 2 de la Facultad de Veterinaria (Libertad, San José). Se utilizaron 17 cabritos Saanen (*Capra hircus*) todos hijos de un mismo padre, destetados a las 24 h del nacimiento, y criados con suplemento lácteo hasta los 20 días de edad. En ese momento los cabritos fueron adjudicados a 2 grupos experimentales (grupos FEM e ISO), ambos alojados en corrales de 17 x 10 m. Los cabritos del grupo FEM (n= 8) fueron criados en contacto permanente y directo con 4 cabras adultas. Por otro lado, los cabritos del grupo ISO (n= 9) fueron criados aislados de cabras (a una distancia de hembras caprinas de 5000 m). Ambos grupos permanecieron alojados en estas condiciones hasta la semana 44 de vida. Durante todo este periodo los animales recibieron alfalfa y alimento concentrado ajustado a sus requerimientos de crecimiento y agua *ad libitum*. En el grupo FEM se consideró la presencia de cabras adultas para calcular la cantidad de alimento. Los experimentos I-IV fueron aprobados por la Comisión Honoraria de Experimentación Animal (CHEA, Facultad de Veterinaria, UdelaR).

Experimento V

El Experimento V se realizó en el Departamento de Reproducción del Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria (INIA), Madrid, España. El estudio se realizó en dos momentos del año: febrero-marzo (fuera de estación reproductiva) y setiembre-octubre (estación reproductiva). Se utilizaron 9 chivos monteses adultos (*Capra pyrenaica*), separados en dos grupos (repeticiones: grupo 1 n=4; grupo 2 n=5), alojados en 2 encierros de dimensiones similares 20 x 10 m. Todos los animales fueron alimentados con alfalfa y ración de acuerdo a sus requerimientos para mantenimiento y agua *ad libitum*. Se realizaron 3 desafíos en cada estación en los que se

expusieron a los chivos de cada grupo durante 30 minutos a una cabra doméstica en celo inducido y se registraron las interacciones de cada macho con la hembra y entre machos.

4.2 Procedimientos experimentales

En la Figura 1 se presenta una línea de tiempo en la que se realizaron los Experimentos I a IV de esta Tesis.

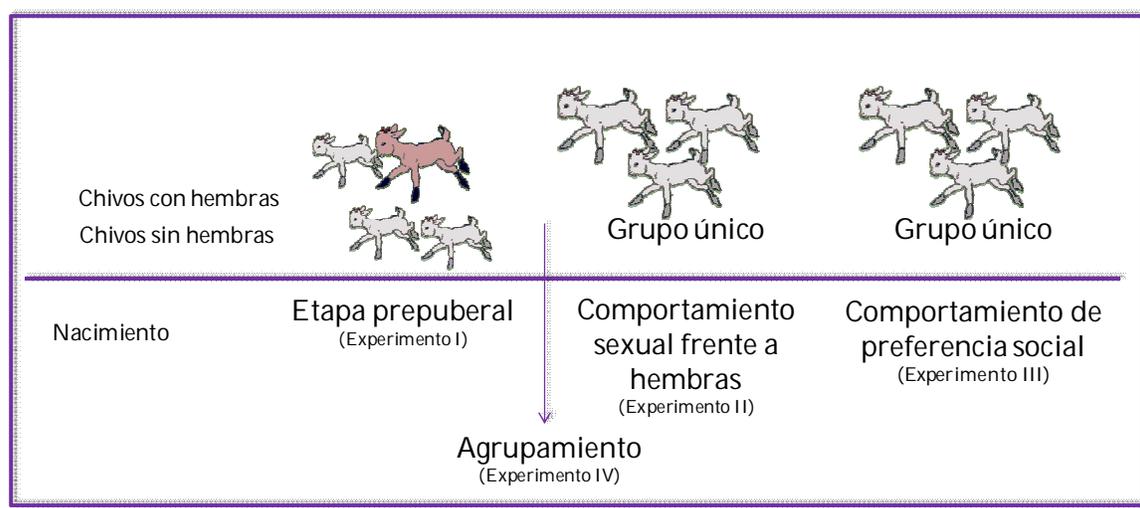


Figura 1. Línea de tiempo de los Experimentos I a IV realizados en esta Tesis.

4.3 Análisis Estadístico

Las variables registradas en el Experimento I: peso corporal, circunferencia escrotal, la concentración de testosterona y las características seminales se compararon mediante un ANOVA para mediciones repetidas (modelo mixto) determinando la influencia del grupo (FEM e ISO), el tiempo y la interacción entre grupo y tiempo. La edad a la pubertad fue comparada por ANOVA.

La frecuencia de comportamientos sexuales frente a una hembra en celo de los chivos criados con o sin hembras (Experimento II) fue comparada utilizando el procedimiento Glimmix del SAS asumiendo una distribución Poisson. Se consideró el grupo (FEM o ISO), el número de test y la interacción entre grupo y número de test. La latencia a la primera eyaculación y el número de chivos que eyacularon de cada grupo fue comparado de forma combinada con el test de supervivencia. Se realizó una regresión lineal entre la cantidad de comportamientos de monta (suma de los intentos de montas, montas y montas con eyaculación) y la concentración de testosterona registrada al final del primer test en cada grupo. El porcentaje de cambio de la concentración de testosterona final se comparó con ANOVA.

En el Experimento III, se comparó con un test binomial el área al que los chivos se dirigieron primero. El número de veces que cada chivo entró en el área del macho y en el área de la hembra se comparó con el test de Wilcoxon. El tiempo en que los chivos estuvieron en cada área se comparó mediante test de t pareado.

Las variables registradas en el Experimento IV fueron comparadas con ANOVA para mediciones repetidas (modelo mixto) determinando la influencia del grupo (grupo introducido y grupo residente), el tiempo y la interacción entre grupo y tiempo. Los valores obtenidos de peso y circunferencia escrotal antes del agrupamiento (día -7) fueron incluidos en el modelo como covariable para estas variables. Todas las características seminales fueron transformadas mediante la raíz cuadrada y la concentración de testosterona mediante su logaritmo.

En el Experimento V se calculó la posición jerárquica individual según Álvarez et al. (2003) (índice de dominancia (ID)= número de individuos desplazados/número de individuos desplazados + número de individuos que lo desplazaron). Este índice varía de 0 a 1, donde el individuo que dominó a todos los individuos con los que interactuó obtiene el mayor valor (1), mientras que el que se subordinó frente a todos los individuos con los que interactuó obtiene el menor valor (0). La concentración de testosterona antes y luego del desafío se comparó mediante ANOVA para mediciones repetidas (modelo mixto),

considerando el número de desafío, el tiempo dentro del desafío y la posición jerárquica como efectos fijos, y el grupo y el animal como efectos aleatorios.

5. Experimentos

5.1 Presencia de hembras y desarrollo reproductivo prepuberal de cabritos

Experimento I

Objetivos Específicos

Determinar si en cabritos criados en presencia de hembras se registra:

- Un mayor aumento de peso corporal
- Un mayor aumento de circunferencia escrotal
- Un aumento más precoz de la concentración de testosterona sérica
- Una maduración más precoz en la producción y características del semen producido

Materiales y métodos

Se evaluó el desarrollo reproductivo de los cabritos de ambos grupos. Se consideró la semana en que nacieron los cabritos como Semana 0. Desde la Semana 6 a la Semana 44 se registró el peso corporal y la circunferencia escrotal semanalmente. A partir de la Semana 10 de edad se colectaron semanalmente muestras de sangre para la medición sérica de testosterona. Desde la Semana 15 hasta la Semana 43 se colectó semen mediante electroeyaculador en forma quincenal y se determinaron las principales variables del espermograma normal.

Al final del experimento se realizó el diagnóstico de gestación de las cabras que se encontraban en el grupo FEM mediante ecografía transrectal.

Resultados

Los cabritos alcanzaron la pubertad a los $21,0 \pm 1,0$ y $22,1 \pm 0,8$ semanas de edad (FEM e ISO, respectivamente, ns).

El peso corporal y la circunferencia escrotal aumentaron con la edad ($P < 0,0001$ para ambas variables), y se observó una interacción entre la edad y el tratamiento ($P < 0,0001$ en ambas variables). Los cabritos del grupo ISO fueron más pesados que los del grupo FEM en las Semanas 26, 30 y 32 ($P < 0,05$) y tuvieron mayor circunferencia escrotal en las Semanas 30 y 32 ($P < 0,05$ y $P < 0,005$, respectivamente). Los cabritos del grupo FEM tuvieron mayor circunferencia escrotal que los del grupo ISO en las Semanas 12 y 14 ($P < 0,05$).

La concentración de testosterona aumentó con la edad ($P < 0,0001$), sin diferencias entre grupos. Sin embargo, se observó una interacción entre la edad y el tratamiento ($P < 0,0001$): la concentración de testosterona fue mayor en los cabritos del grupo FEM que en los del grupo ISO en las Semanas 20 y 22 ($P < 0,05$), y mayor en los cabritos del grupo ISO que los del grupo FEM en las Semanas 28 ($P < 0,05$), 32 a 40 ($P < 0,005$) y en la Semana 44 ($P < 0,05$).

Todas las características seminales aumentaron con la edad ($P < 0,0001$), y hubo una interacción entre edad y tratamiento en todas las características seminales ($P < 0,05$). La motilidad individual fue mayor en el semen colectado de los cabritos del grupo FEM que los del grupo ISO ($P < 0,05$), y fue mayor en los cabritos del grupo FEM en las Semanas 15 y 17 ($P < 0,0001$ y $P < 0,05$, respectivamente). No hubo diferencias entre tratamientos en la motilidad de masa, la cantidad total de espermatozoides en el eyaculado, ni en la cantidad total de espermatozoides motiles. En la motilidad de masa se observó una interacción entre edad y tratamiento ($P < 0,05$): la misma fue mayor en los cabritos del grupo ISO que FEM en la Semana 32 ($P < 0,05$). Hubo una interacción en la cantidad total de espermatozoides en el eyaculado ($P < 0,005$): fue mayor en los cabritos del grupo ISO que en los del grupo FEM en las Semanas 30, 32 y 40 ($P < 0,05$; $P < 0,05$; $P < 0,005$, respectivamente), y mayor en los cabritos del grupo FEM que en los del grupo ISO en la Semana 43 ($P < 0,05$). Finalmente, hubo una interacción entre edad y

tratamiento en la cantidad total de espermatozoides motiles ($P < 0,005$), la que fue mayor en los cabritos del grupo ISO que en los del grupo FEM en las Semanas 32 y 40, pero mayor en los cabritos del grupo FEM que en los del grupo ISO en la Semana 43 ($P < 0,005$).

5.2 Comportamiento sexual de chivos adultos criados con o sin hembras adultas hasta la pubertad

Experimento II

Objetivos específicos

Comparar el comportamiento sexual y la concentración de testosterona de chivos adultos criados con o sin hembras adultas hasta la pubertad cuando son expuestos a una hembra en celo (Publicación II).

Materiales y métodos

A los 21 meses de edad de los chivos (durante el mes de abril - estación reproductiva) se realizaron 4 tests de comportamiento sexual (un test cada 10 días) frente a una hembra ovariectomizada con celo inducido por tratamiento hormonal. Se realizaron en un corral de 2 x 2 m, enfrentando a cada chivo individualmente a una hembra en celo. Durante 30 min se registró la cantidad de olfateos ano-genitales, flehmen, acercamientos laterales, intentos de monta, montas, montas con eyaculación, el tiempo de inicio de cortejo, y los tiempos de las montas con eyaculación.

En el primer test se colectaron muestras de sangre por venopunción yugular inmediatamente antes e inmediatamente después de finalizado para determinar la concentración de testosterona.

Resultados

Los chivos FEM desplegaron más olfateos ano-genitales, flehmen y acercamientos laterales que los ISO ($P < 0,0001$; $P = 0,001$; $P < 0,0001$, respectivamente). La cantidad de comportamientos de cortejo (suma de olfateos ano-genitales, flehmen y acercamientos laterales) de los chivos FEM fue mayor que el de los chivos ISO ($P < 0,0001$), varió con

el número de test ($P < 0,0001$), y se observó una interacción entre el tratamiento y el número de test ($P < 0,0001$). El número de comportamientos de cortejo de los chivos FEM fue mayor que el de los ISO en el primer, segundo y cuarto test ($P < 0,0001$ para los tres tests). Los chivos del grupo FEM tuvieron mayor número de montas con eyaculación y número total de montas que los chivos ISO ($P < 0,0001$).

La cantidad de chivos que eyacularon con menor latencia en el grupo FEM fue mayor que en el grupo ISO en el primer y segundo test (test de supervivencia: $P < 0,03$).

La concentración de testosterona fue de $39,5 \pm 3,9$ nmol/L en los chivos FEM y $34,9 \pm 0,2$ nmol/L en los ISO al finalizar el primer test. El porcentaje de cambio de la concentración de testosterona en el primer test tendió a ser mayor en los chivos del grupo FEM que en los ISO ($134,0 \pm 18,7$ % vs $115,0 \pm 10,9$ %, FEM e ISO respectivamente; $P = 0,1$).

La Figura 2 muestra la relación entre el número de comportamientos de monta (intentos de monta, montas y montas con eyaculación) y la concentración de testosterona al finalizar el primer test en los chivos del grupo FEM e ISO. En los chivos del grupo FEM se observó una relación positiva significativa entre el número de comportamientos de monta y la concentración de testosterona final ($r = 0,76$; $P = 0,03$), mientras que en los chivos del grupo ISO tendió a ser significativa pero inversamente proporcional ($r = -0,57$; $P = 0,06$).

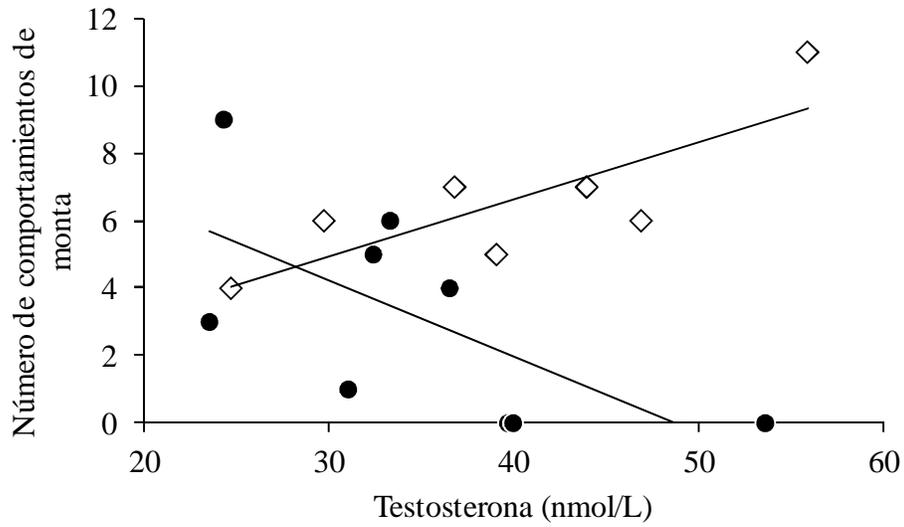


Figura 2. Número de comportamientos de montas (intentos de monta, montas y montas con eyaculación) y concentración de testosterona al finalizar el primer test sexual en chivos que fueron criados con hembras hasta la pubertad (FEM: ◇) o criados aislados de hembras (ISO: ●).

5.3 Preferencia social de chivos adultos criados con o sin hembras adultas hasta la pubertad

Experimento III

Objetivo específicos

Determinar si los chivos criados con hembras hasta la pubertad o criados aislados de las mismas tienen preferencia social por hembras o por machos cuando llegan a la etapa adulta (Publicación III).

Materiales y métodos

A los 23 meses de edad de los chivos se realizó un test de preferencia entre machos y hembras “frías”. Se enfrentó a cada chivo con otro chivo y una cabra en fase luteal artificial (utilizando esponjas impregnadas con medroxiprogesterona) atados en ambas esquinas de un corral, a igual distancia del sitio de entrada (ver Figura 3). Se registró el tiempo total que cada chivo estuvo dentro del área de cada animal, así como la cantidad de veces que entró a cada una de las áreas (Zenchak et al., 1981). También se registró el área hacia la que los chivos se dirigieron primero. Para minimizar los posibles efectos de la posición de los animales atados, los animales se colocaron de manera alterna sobre el lado izquierdo y derecho del corral.

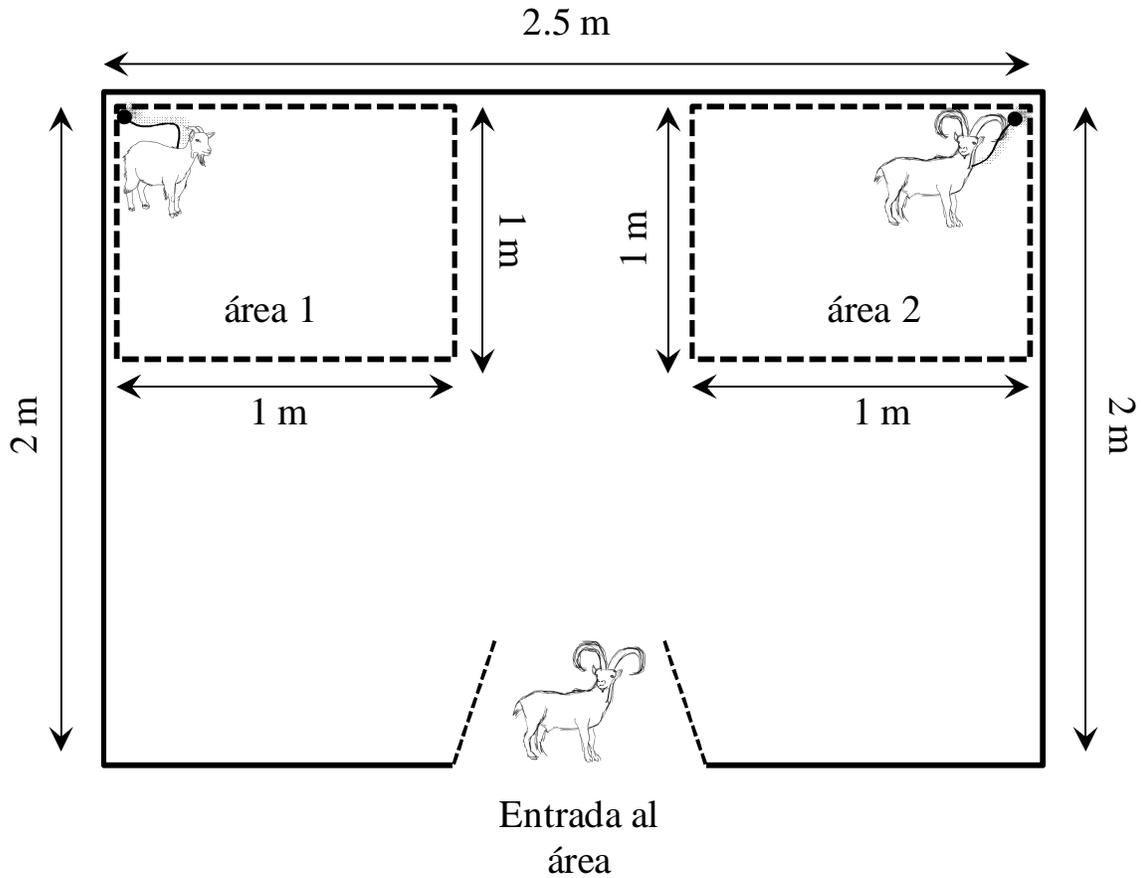


Figura 3. Área donde se realizó el test de preferencia en chivos criados con (FEM) o sin (ISO) hembras desde el nacimiento hasta la pubertad.

Resultados

No hubo diferencia en la proporción de tests en los que los chivos entraron primero a una u otra área ni en el número de veces que entraron a cada área. Los chivos ISO permanecieron la misma cantidad de tiempo dentro del área de la hembra y del macho; sin embargo, los chivos FEM permanecieron más tiempo en el área de la hembra que en el área del macho ($P = 0,02$).

5.4 Agrupamiento de chivos de distinto origen

Experimento IV

Objetivos Específicos

Determinar si agrupar chivos de distinto origen produce una respuesta de estrés y afecta el peso corporal, las características reproductivas (circunferencia escrotal, concentración de testosterona, calidad seminal) y genera distintas respuestas según los animales sean residentes o introducidos (Publicación IV).

Materiales y métodos

Todos los chivos FEM e ISO fueron agrupados al año de edad (día del agrupamiento: Día 0, hora 0). Para este experimento los chivos FEM fueron denominados Residentes (grupo RES) y los chivos del grupo ISO Introducidos (grupo INT). Los chivos del grupo INT fueron transportados al corral del grupo RES. Una semana antes del inicio del experimento las hembras que se encontraban en el corral del grupo RES fueron retiradas del corral, de forma que los chivos del grupo INT permanecieron sin contacto con hembras durante ese período.

Se registró el peso corporal, la circunferencia escrotal, y se colectó semen mediante electroeyaculador los Días -7, 2, 5, 8, 13, 22 y 29. El Día 0 se midió la temperatura rectal y se colectó sangre para determinar las concentraciones de cortisol y testosterona.

Resultados

El peso corporal disminuyó en ambos grupos desde el Día -7 al Día 2 ($39,9 \pm 1,4$ y $38,0 \pm 1,3$, respectivamente, $P < 0,0001$). Posteriormente, desde el Día 2 al 13 y del Día

23 al 29 el peso corporal aumentó en ambos grupos ($P < 0,0001$). Los chivos residentes tuvieron mayor peso corporal que los introducidos el Día 29 ($P = 0,05$).

La concentración de cortisol no fue diferente entre grupos luego del agrupamiento, pero se observó una interacción entre grupo y tiempo ($P < 0,0001$). La concentración de cortisol fue mayor en el grupo INT que en el RES en el momento del agrupamiento ($P < 0,0001$); sin embargo, a los 60, 90 y 180 min la concentración de cortisol fue mayor en el grupo RES ($P < 0,0001$).

La temperatura rectal aumentó en el Día 0 ($P < 0,0001$), fue mayor en el grupo INT que en el RES ($P = 0,02$; $39,7 \pm 0,2$ °C vs $39,6 \pm 0,2$, respectivamente) y se observó una interacción entre grupo y tiempo ($P = 0,02$). En los minutos 0, 30, 60, 90 y 120 la temperatura rectal fue mayor en el grupo INT que en el RES.

La circunferencia escrotal fue menor en los chivos del grupo INT que en los del grupo RES ($22,8 \pm 0,1$ vs. $23,1 \pm 0,2$, respectivamente; $P = 0,01$) y disminuyó desde el Día 5 al 13, retornando luego a valores similares a los iniciales el Día 22 ($P = 0,01$).

La concentración de testosterona disminuyó en ambos grupos luego del agrupamiento ($P < 0,0001$). En el Día 0, y desde el Día 13 hasta el final del experimento (Día 29) la concentración de testosterona fue menor en los chivos del grupo INT que en los del grupo RES ($P = 0,02$).

La concentración espermática y la cantidad total de espermatozoides no fueron afectados por el grupo, pero disminuyeron luego del agrupamiento ($P = 0,003$ y $P = 0,004$, respectivamente). La cantidad total de espermatozoides motiles disminuyó desde el Día 2 al Día 29 ($P = 0,003$), y se observó una interacción entre grupo y tiempo ($P < 0,05$): fue menor en los chivos del grupo INT que en los del RES en los Días 2 y 29 ($P = 0,002$ y $P = 0,005$, respectivamente). La motilidad de masa no fue diferente entre grupos, pero disminuyó el Día 5 (Día -7: $1,3 \pm 0,2$ vs Día 5: $0,6 \pm 0,3$, $P = 0,008$), y luego retornó a los valores registrados al inicio del experimento.

5.5 Respuesta al efecto hembra según jerarquía social de chivos adultos

Experimento V

Objetivo específico

Determinar si existen diferencias en el desempeño sexual frente a una hembra en celo según la jerarquía social en chivos y si la respuesta es diferente según la estación reproductiva.

Materiales y métodos

Determinación de la posición jerárquica

Se determinó la posición jerárquica de cada chivo de los grupos 1 y 2 por medio del registro de las interacciones agonistas espontáneas. Las observaciones de comportamiento se realizaron entre las 8:00 y las 12:00 h (lo que coincidía con el horario en que se les ofrecía alimento) y siempre por el mismo observador. Todos los animales estaban identificados mediante collares de colores lo que facilitó la observación a larga distancia. Se registró el individuo dominante y subordinado en cada interacción, considerando como dominante a aquel que generaba el desplazamiento físico del subordinado y se calculó el ID según Álvarez et al. (2003).

En el grupo 1, el chivo identificado con el color amarillo en febrero-marzo murió, por lo que se agregó a dicho grupo el chivo identificado como Rojo 2 en el periodo setiembre-octubre. Previo al período de setiembre-octubre el chivo identificado con el color azul murió por lo que en dicho momento sólo quedaron 4 chivos en el grupo 2.

Respuesta sexual frente a una cabra en celo

Se realizaron 3 desafíos separados 10 días cada uno, con una cabra doméstica en celo inducido hormonalmente. Cada desafío consistió en la introducción de dicha cabra durante 30 min en los corrales donde se alojaban los chivos, registrando las interacciones de cada macho con la hembra y entre machos.

Determinación de la concentración de testosterona

Se colectaron muestras de sangre inmediatamente antes y después de cada desafío, así como a los 30 min de finalizado el mismo por venopunción yugular para la determinación de la concentración de testosterona. La concentración de testosterona se determinó mediante radioinmunoanálisis de acuerdo a Santiago-Moreno et al. (2005).

Resultados y Discusión

Posición jerárquica individual

En la Tabla 1 se describe la posición jerárquica individual de los chivos de ambos grupos. Si bien entre un período y el otro se registraron cambios en el valor del ID individual, los chivos mantuvieron la misma posición jerárquica en los periodos febrero-marzo y setiembre octubre. Tanto el chivo color azul (grupo 1) como el de color verde (grupo 2) tuvieron un menor ID en setiembre-octubre que en febrero-marzo.

Tabla 1. Posición jerárquica individual de chivos monteses (*Capra pyrenaica*) calculada a partir del registro de interacciones agonistas, durante dos periodos de registro: febrero-marzo y setiembre-octubre.

Identificación chivo	Posición jerárquica individual	
	febrero-marzo	setiembre-octubre
Grupo 1		
Verde	1	1
Rojo	0,66	0,66
Azul	0,33	0,16
Amarillo	0	---
Rojo 2	---	0,16
Grupo 2		
Ch	1	1
Verde	0,75	0,66
Amarillo	0,25	0,33
Azul	0,25	---
Rojo	0	0

Comportamiento frente a la hembra en celo durante los desafíos

En la Tabla 2 se presenta la cantidad de interacciones durante los desafíos con una hembra en celo (cantidad de desafíos: 3) para los grupos 1 y 2 en los periodos de febrero-marzo y setiembre-octubre.

Las interacciones registradas con la hembra en celo tanto en febrero-marzo como en setiembre-octubre fueron exclusivamente agonistas, e incluyeron retirada (interacción donde un individuo se retira del lugar donde está cuando llega otro), retirada del piso (un individuo se retira del lugar donde está echado), acercamiento (un individuo se acerca a otro desde cualquier parte de su cuerpo y este segundo se desplaza), topetazo (dos individuos se paran en sus patas traseras y chocan sus cabezas), amague de topetazo (dos individuos se paran en sus patas traseras y se desvían cuando intentan chocar sus cabezas)

y cornada (dos individuos se chocan con sus cuernos). No se registraron interacciones sexuales de los machos con la hembra durante ninguno de los desafíos.

Tabla 2. Cantidad de interacciones agonistas durante los 3 desafíos con una hembra en celo en chivos monteses (*Capra pyrenaica*) durante los periodos de febrero-marzo y setiembre-octubre.

Cantidad de interacciones agonistas con la hembra en celo		
Grupo 1	febrero-marzo	setiembre-octubre
D 1	5	10
D 2	13	16
D 3	18	3
Grupo 2	febrero-marzo	setiembre-octubre
D 1	4	22
D 2	7	22
D 3	22	8

D: número de desafío frente a una hembra en celo.

Concentración de testosterona

La concentración de testosterona no fue diferente de acuerdo a la jerarquía social ni en febrero-marzo (P= 0,88), ni en setiembre-octubre (P= 0,85). Tampoco varió de acuerdo al momento dentro de cada desafío (feb-mar: P= 0,2; set-oct: P= 0,5). Las concentraciones de testosterona se presentan en las Figuras 4 y 5 como conjunto de los datos de los tres desafíos por periodo. La concentración de testosterona en los chivos monteses en febrero-marzo fue de $0,8 \pm 0,4$ nmol/L, mientras que en setiembre fue de $5,3 \pm 1,6$ nmol/L.

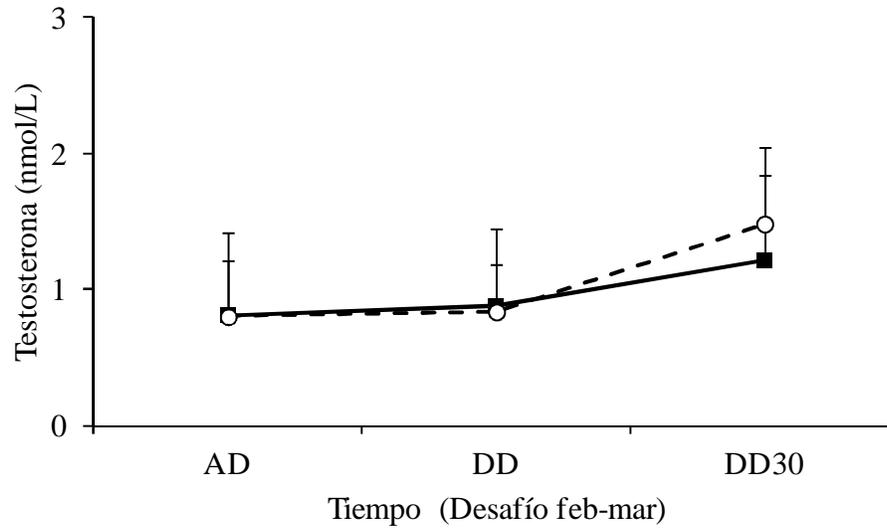


Figura 4. Concentración de testosterona durante los 3 desafíos (datos agrupados) con una hembra en celo de los chivos monteses dominantes (línea continua cuadrado negro) y subordinados (línea discontinua círculos blancos) en el periodo de febrero-marzo. AD: antes del desafío; DD: después del desafío; DD30: 30 minutos después del desafío.

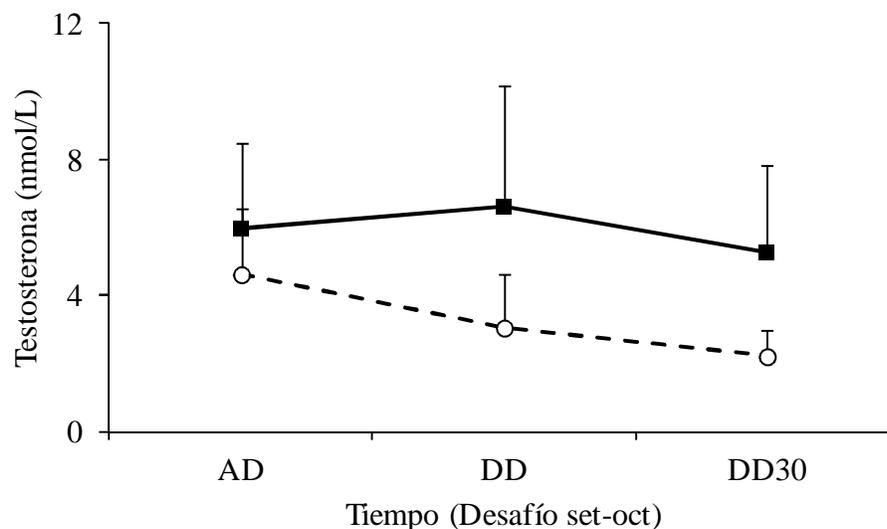


Figura 5. Concentración de testosterona durante los 3 desafíos (datos agrupados) con una hembra en celo de los chivos monteses dominantes (línea continua cuadrado negro) y subordinados (línea discontinua círculos blancos) en el periodo de setiembre-octubre. AD: antes del desafío; DD: después del desafío; DD30: 30 minutos después del desafío.

Ni la posición jerárquica ni la estación afectaron el comportamiento sexual frente a una hembra en celo en chivos monteses. De hecho, la exposición a una hembra en celo desencadenó principalmente el despliegue de comportamientos de tipo agonista por parte de los machos, pero no de comportamientos sexuales. Una posible explicación a esta respuesta es que, al realizarse el desafío bajo condiciones de cautiverio extremo, aislados de hembras de forma permanente, y en un grupo estable de machos, el manejo de introducir una hembra en los corrales pudo haber sido disparador de una respuesta de estrés que limitara una posible respuesta sexual. Los chivos monteses pertenecen a una especie de ungulados silvestres, presentan un dimorfismo sexual pronunciado y una jerarquía social establecida, con repercusiones importantes de las interacciones sociales en la biología reproductiva de esta especie (Santiago-Moreno et al., 2007). La cantidad de interacciones sociales y la secreción de cortisol aumentan una vez que los animales de especie son llevados a condiciones de cautiverio (Santiago-Moreno et al., 2007). Además,

la introducción de un animal nuevo a un grupo genera estrés social, el que se acompaña de un aumento en la actividad del eje hipotálamo-hipófiso-adrenal (HHA) (Tamashiro et al., 2005), desencadenando respuestas fisiológicas, como la liberación de cortisol y respuestas comportamentales que afectan negativamente la reproducción (Giriboni et al., 2015; Sapolsky et al., 2000). Por lo tanto, si bien no se evaluó la respuesta de estrés durante los desafíos, es probable que en machos de esta especie la respuesta de estrés pudiera haber ejercido un mayor impacto en condiciones de cautiverio. Otra posible explicación para la falta de respuesta, es que los machos pudieran no haber identificado a una cabra doméstica como posible estímulo sexual. Esto explicaría que al introducir un animal desconocido al grupo la mayor cantidad de interacciones fueran de tipo agonístico en lugar de sexuales.

Las concentraciones de testosterona fueron mucho mayores en setiembre-octubre que en febrero-marzo, lo que coincide con hallazgos previos en esta misma especie (Toledano-Díaz et al., 2007). No se observaron diferencias en la concentración de testosterona de acuerdo a la jerarquía social. Si bien la jerarquía se establece a través de interacciones agonistas, en chivos no se ha observado una relación entre la concentración de testosterona y la frecuencia de comportamientos agresivos (Ungerfeld et al., 2016). Por otra parte, una respuesta de estrés puede afectar la secreción de gonadotrofinas y por tanto la de testosterona (Wingfield y Sapolsky, 2003). En chivos monteses no hay una relación directa entre la concentración de cortisol y el rango social (Santiago-Moreno et al., 2007). Por tanto, independientemente del rango social, es posible que la respuesta endócrina de testosterona frente a la exposición a una cabra en celo también se haya enmascarado junto con la respuesta comportamental debido al estrés social.

En síntesis, en chivos monteses no se observó una respuesta en el comportamiento sexual ni en la secreción de testosterona frente a una hembra en celo. Los chivos expuestos a una cabra doméstica en celo no desplegaron comportamientos sexuales probablemente como respuesta al estrés social del propio manejo.

6. Discusión general

A partir de los resultados obtenidos en esta Tesis se demostró que la presencia de hembras caprinas durante la etapa prepuberal afecta positivamente el desarrollo reproductivo de los cabritos (Experimento I), el comportamiento sexual (Experimento II) y la preferencia social de chivos adultos por hembras (Experimento III). Por otra parte, agrupar animales de distinto origen generó un efecto negativo sobre la reproducción (Experimento IV). Por último, la respuesta sexual al efecto hembra no difirió según la jerarquía social de los chivos, al menos en condiciones de cautiverio (Experimento V). Por lo tanto, los diversos factores sociales que afectan la reproducción tuvieron efectos sobre la reproducción de los machos, dependiendo del tipo de estímulo, el momento en que se realizó la exposición al mismo, y las condiciones ambientales en que se encontraban los animales cuando fueron estimulados.

El efecto del contacto permanente con hembras adultas sobre distintas características de la actividad reproductiva de chivos se demostró en esta Tesis comparando el desarrollo y el comportamiento sexual de los chivos adultos que fueron criados en presencia o ausencia de hembras hasta el año de vida. La presencia de hembras durante el desarrollo indujo un efecto positivo en el desarrollo reproductivo prepuberal de los cabritos (Experimento I). Si bien los cabritos criados con hembras, no adelantaron su pubertad, tuvieron una mayor circunferencia escrotal, mayor concentración de testosterona y mayor motilidad espermática individual antes del comienzo de su primera estación reproductiva. En una segunda etapa, durante la estación reproductiva, los cabritos criados aislados de hembras tuvieron mayor circunferencia escrotal, concentración de testosterona y mayor cantidad total de espermatozoides en el eyaculado. Esta diferencia pudo deberse a la desaparición del estímulo de las hembras ciclando (al quedar éstas preñadas) o a la refractariedad al estímulo de los machos criados con hembras. En un experimento que se realizó con estos mismos animales se observó que los chivos que fueron criados aislados de hembras reconocen a otros machos como parejas sexuales en un mayor grado que los criados con hembras (Ungerfeld et al., 2013). Por tanto, los

cabritos criados aislados de hembras podrían reconocer a otros machos como estímulos manteniendo mejores indicadores, principalmente durante la estación reproductiva.

La presencia de hembras durante el periodo prepuberal también determinó diferencias en el comportamiento sexual de los chivos cuando llegan a la edad adulta. Los chivos que fueron criados aislados de hembras durante el periodo prepuberal manifestaron un menor despliegue de comportamientos sexuales que los criados con hembras (Experimento II). Esta diferencia en el comportamiento sexual se observó a pesar de que ambos grupos habían estado 9 meses aislados de hembras antes de su evaluación. Estos resultados ponen en evidencia la importancia del ambiente socio-sexual en el que se crían los cabritos en el comportamiento sexual cuando llegan a la etapa adulta. De manera similar, los carneros criados aislados de hembras despliegan menor comportamiento sexual (Casteilla et al., 1987; Katz et al., 1988). En chivos se observó que breves exposiciones a hembras en celo durante el primer año de edad no aumentan su comportamiento sexual cuando llegan a adultos (Price et al., 1998). Sin embargo, el contacto continuo con cabras en celo estimula la actividad testicular y mejora las características seminales (Giriboni et al., 2017). Por lo tanto, el contacto con hembras durante las primeras etapas del desarrollo influyó positivamente en el comportamiento sexual de los chivos adultos.

El porcentaje de cambio de la concentración de testosterona en el primer test con una hembra en celo tendió a ser mayor en los chivos del grupo FEM que en los ISO. Esto sugiere que el eje reproductivo en los chivos que fueron criados con hembras es más sensible a responder frente a una hembra en celo, lo que genera que respondan más rápidamente a un estímulo ya conocido. Además, se observó una relación positiva entre los comportamientos de monta y la concentración de testosterona en los chivos FEM. Más aún, algunos chivos ISO que tuvieron altas concentraciones de testosterona no desplegaron comportamientos de monta. Por tanto, al menos en estas condiciones experimentales, las diferencias en el comportamiento sexual, en el porcentaje de cambio en la concentración de testosterona y la relación entre el comportamiento de monta y la testosterona en chivos adultos podrían atribuirse a la falta de contacto permanente con

hembras durante el periodo prepuberal, efecto que no se revirtió al menos luego de repetidas exposiciones a una hembra en celo.

El contacto con hembras durante el periodo prepuberal no sólo determinó un mejor comportamiento sexual frente a una hembra, sino que además determinó diferencias en la preferencia social de los chivos adultos (Experimento III). Los chivos que fueron criados con hembras prefirieron permanecer más tiempo cerca de hembras que de machos. Dicha preferencia es atribuible a la hembra en sí misma ya que al no estar en celo los estímulos sexuales pudieron desaparecer. Los lazos sociales en pequeños rumiantes se comienzan a establecer durante etapas tempranas del desarrollo (Ligout et al., 2002). Por tanto, es probable que los chivos que fueron criados aislados de hembras no reconozcan a las cabras como posible pareja social y por tanto no la prefieran.

Por otra parte, el agrupamiento desencadenó una respuesta de estrés evidenciada por un aumento de la concentración de cortisol y de la temperatura rectal, una disminución del peso, todo lo que tuvo consecuencias negativas sobre las características reproductivas en los chivos (Experimento IV). Los chivos que fueron introducidos tuvieron un aumento en la concentración de cortisol inmediatamente antes del agrupamiento probablemente debido al transporte previo, lo que no permitió discriminar entre el impacto del transporte y del agrupamiento en la concentración de cortisol. Los chivos RES tuvieron un mayor aumento en la concentración de cortisol luego del agrupamiento que los chivos INT. Es posible que estos últimos igual se mantuvieran estresados a pesar del descenso en la concentración de cortisol ya que por más que el estresor permanezca, esta hormona no permanece elevada por periodos prolongados (Sapolsky et al., 2000). El agrupamiento generó un efecto negativo sobre la reproducción, incluyendo una disminución en la circunferencia escrotal, la concentración de testosterona y la calidad seminal, efecto que fue más marcado en los chivos INT que los RES. Este es un aspecto a considerar en manejos productivos, pero también en manejos de animales experimentales en que es frecuente que no se considere el comportamiento social del modelo utilizado.

Por último, la exposición a una hembra en celo en chivos monteses no desencadenó una respuesta sexual en los chivos, independientemente del rango jerárquico

de los mismos (Experimento V). Dicha exposición generó el despliegue de comportamientos agonistas de los machos, posiblemente como resultado de una respuesta de estrés vinculada a la introducción de un animal extraño al grupo. En el mismo sentido, no se observó una respuesta en la secreción de testosterona diferente según el rango jerárquico en los chivos monteses.

En síntesis, la presencia de hembras durante el periodo prepuberal no sólo determinó un desarrollo más precoz en los chivos, sino que además afectó positivamente el comportamiento sexual de adultos. A su vez, este contacto permanente influyó en el comportamiento social de adultos: mientras los chivos que fueron criados en contacto con hembras prefirieron permanecer mayor tiempo con hembras que con machos cuando llegaron a la vida adulta, los chivos criados aislados de hembras no mostraron preferencias en el contacto social. Por otra parte, el agrupamiento de chivos desencadenó una respuesta de estrés y afectó negativamente la reproducción. Por último, la exposición a una hembra en celo desencadenó el despliegue de comportamientos agonistas en chivos monteses. Ni los chivos dominantes ni los subordinados desplegaron una respuesta sexual frente a la hembra en celo probablemente como consecuencia de una respuesta de estrés.

7. Conclusiones generales

Los chivos que fueron criados con hembras hasta la pubertad presentaron un mayor desarrollo testicular en algunas semanas previas a la pubertad y mejor comportamiento sexual frente a hembras de adultos que los chivos criados en un grupo monosexual.

Los chivos que fueron criados con hembras hasta la pubertad prefirieron el vínculo social con una hembra que con un macho cuando llegaron a la etapa adulta, mientras que los chivos criados entre machos no tuvieron una preferencia de acuerdo al género del compañero.

Agrupar chivos de diferente origen generó una respuesta de estrés y afectó negativamente la reproducción.

En chivos monteses en cautiverio no se observó una respuesta en el comportamiento sexual frente a un desafío con una hembra en celo.

8. Referencias

Addison W.E., Baker, E., 1982. Agonistic behaviour and social organization in a herd of goats as affected by the introduction of non-members. *Appl. Anim. Ethol.* 8, 527-535.

Alley, J.C.; Fordham, R.A., 1994. Social events following the introduction of unfamiliar does to a captive feral goat (*Capra hircus* L.) herd. *S. Rum. Res.* 13, 103-107.

Álvarez, L., Martín, G.B., Galindo, F., Zarco, L.A., 2003. Social dominance of female goats affects their response to the male effect. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 84, 119-126.

Andersen, I.L., Tønnesen, H., Estevez, I., Cronin, G.M., Bøe, K.E., 2011. The relevance of group size on goats' social dynamics in a production environment. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 134, 136-143.

Casteilla, L., Orgeur, P., Signoret, J.P., 1987. Effects of rearing conditions on sexual performance in the ram: practical use. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 19, 111-118.

Côté, S.D., Festa-Bianchet, M., 2001. Reproductive success in female mountain goats: the influence of age and social rank. *Anim. Behav.* 62, 173-181.

Delgadillo, J.A., Carrillo, E., Morán, J., Duarte, G., Chemineau, P., Malpoux, B., 2001. Induction of sexual activity of male creole goats in subtropical northern Mexico using long days and melatonin. *J. Anim. Sci.* 79, 2245-2252.

Delgadillo, J.A., Gelez, H., Ungerfeld, R., Hawken, P.A.R., Martín, G.B., 2009. The "male effect" in sheep and goats-Revisiting the dogmas. *Behav. Brain. Res.* 200, 304-314.

D'Occhio, M.J., Brooks, D.E., 1982. Threshold of plasma testosterone required for normal mating activity in male sheep. *Horm. Behav.* 16, 383-394.

Fernández, M.A., Álvarez, L., Zarco, L., 2007. Regrouping in lactating goats increases aggression and decreases milk production. *Small Rumin. Res.* 70, 228-232.

Fowler, D.G., Jenkins, L.D., 1976. The effects of dominance and infertility of rams on reproductive performance. *Appl. Anim. Ethol.* 2, 327-337.

Geist, V., 1964. On the rutting behavior of the mountain goat. *J. Mammal.* 45, 551-568.

Giriboni, J., Lacuesta, L., Damián, J.P., Ungerfeld, R., 2015. Grouping previously unknown bucks is a stressor with negative effects on reproduction. *Trop. Anim. Health. Prod.* 47, 317-322.

Giriboni, J., Lacuesta, L., Ungerfeld, R., 2017. Continuous contact with females in estrus throughout the year enhances testicular activity and improves seminal traits of male goats. *Theriogenology.* 87, 284-289.

Gonzalez, R., Orgeur, P., Signoret, J.P., 1989. Seasonal variation in LH and testosterone responses of rams following the introduction of oestrous ewes. *Anim. Reprod. Sci.* 21, 249-254.

Hasegawa, N., Nishiwaki, A., Sugawara, K., Ito, I., 1997. The effects of social exchange between two groups of lactating primiparous heifers on milk production, dominance order, behaviour and adrenocortical response. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 51, 15-27.

Hogg, J.T., 1984. Mating in bighorn sheep: multiple creative male strategies. *Science.* 225, 526-529.

Hogg, J.T., Forbes, S.H., 1997. Mating in bighorn sheep: frequent male reproduction via a high-risk “unconventional” tactic. *Behav. Ecol. Soc.* 41, 33-48.

Illius, A.W., Haynes, N.B., Purvis, K., Lamming, G.E., 1976. Plasma concentrations of testosterone in the developing ram in different social environments. *J. Reprod. Fert.* 48, 17-24.

Katz, L.S., Price, E.O., Wallach, S.J.R., Zenchak, J.J., 1988. Sexual performance of rams reared with or without females after weaning. *J. Anim. Sci.* 66, 1166-1173.

Kridli, R.T., Al-Yacoub, A.N., 2006. Sexual performance of Awassi rams lambs reared in different sex composition groups. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 96, 261-267.

Ligout, S., Porter, R.H., Bon, R., 2002. Social discrimination in lambs: persistence and scope. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 76, 239-248.

Lincoln, G.A., Guinness, F., Short, R.V., 1972. The way in which testosterone controls the social and sexual behavior of the red deer stag (*Cervus elaphus*). *Horm. Behav.* 3, 375-396.

Lindsay, D.R., Dunsmore, D.G., Williams, J.D., Syme, G.J., 1976. Audience effects on the mating behavior of rams. *Anim. Behav.* 24, 818-821.

Luescher, U.A., Friendship, R.M., McKeown, D.B., 1990. Evaluation of methods to reduce fighting among regrouped gilts. *Can. J. Anim. Sci.* 70, 363-370.

Mainguy, J., Côté, S.D., Cardinal, E., Houle, M., 2008. Mating tactics and mate choice in relation to age and social rank in male mountain goats. *J. Mamm.* 89, 626-635.

Menchaca, A., 2011. Principales aspectos de la fisiología reproductiva en la especie caprina. En: Reproducción en los animales domésticos. Ed. Rodolfo Ungerfeld. Melibea Ediciones.

Menchaca, A., Rubianes, E., 2002. Incremento de la eficiencia productiva en el tambo caprino mediante la incorporación de un sistema de reproducción acelerada. X Congreso Latinoamericano de Buiatría, XXX Jornadas Uruguayas de Buiatría, Paysandú, Uruguay, pp 245-246.

Odagiri, K., Matsuzawa, Y., Yoshikawa, Y., 1995. Analysis of sexual behavior in rams (*Ovis aries*). *Anim. Sci.* 44, 187-192.

Oldham, C.M., Gray, S.J., 1984. The “ram effect” will advance puberty in 9 to 10 month old Merino ewes independent of their season of birth. *Proc. Austr. Soc. Anim. Prod.* 15, 727.

Orgeur, P., Signoret, J.P., 1984. Sexual play and its functional significance in the domestic sheep (*Ovis aries L.*). *Physiol. Behav.* 33, 111-118.

Orgeur, P., Mimouni, P., Signoret, J.P., 1990. The influence of rearing conditions on the social relationships of young male goats (*Capra hircus*). *Appl. Anim. Behav. Sci.* 27, 105-113.

Orihuela, A., 2014. Ram's sexual behavior. Review. *Rev. Mex. Cien. Pecu.* 5, 49-89.

Patt, A., Gygax, L., Wechsler, B., Hillmann, E., Palme, R., Keil, N.M., 2012. The introduction of individual goats into small established groups has serious negative effects on the introduced goat but not on resident goats. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 138, 47-59.

Poiani A, 2010. *Animal homosexuality: a biosocial perspective*. 1st ed. Cambridge, Inglaterra: Cambridge University Press.

Preston, B.T., Stevenson, I.R., Pemberton, J.M., Coltman, D.W., Wilson, K., 2003. Overt and covert competition in a promiscuous mammal: the importance of weaponry and testes size to male reproductive success. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 270, 633–640.

Price, E.O., 1987. Male sexual behavior. En: The Veterinary Clinics of North America. Food Animal Practice. (Ed.) Price, E. O. Philadelphia, USA, 3, 405-422.

Price, O.E., Borgwardt, R., Orhiguera, A., Dally, M.R., 1998. Sexual stimulation in male sheep and goats. Appl. Anim. Behav. Sci. 59, 317-322.

Price, O.E., Smith, V.M., 1984. The relationship of male-male mounting to mate choice and sexual performance in male dairy goats. Appl. Anim. Behav. Sci. 13, 71-82.

Santiago-Moreno J., Gomez-Brunet A., González-Bulnes A., Toledano-Díaz A., Malpoux B., López-Sebastián A., 2005. Differences in reproductive pattern between wild and domestic rams are not associated with inter-specific annual variations in plasma prolactin and melatonin concentration. Dom. Anim. Endocr. 28, 416-429.

Santiago-Moreno J., Gomez-Brunet A., González-Bulnes A., Toledano-Díaz A., Pulido-Pastor, A., López-Sebastián, A., 2007. Social dominance and breeding activity in Spanish ibex (*Capra pyrenaica*) maintained in captivity. Reprod. Fertil. Develop. 19, 436-442.

Sánchez-Dávila, F., Bernal, H., Colín, J., Olivares, E., del Bosque, A.S., Ledezma, R., Ungerfeld, R., 2011. Environmental factors and interval from the introduction of rams to estrus in postpartum Saint Croix sheep. Trop. Anim. Health. Prod. 43, 887-891.

Sapolsky, R.M., Romero, L.M., Munck, A.U., 2000. How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory, and preparative actions. Endoc. Rev. 21, 55-89.

Sevi, A., Taibi, L., Albenizio, M., Muscio, A., Dell'Aquila, S., Napolitano, F., 2001. Behavioral, adrenal, immune, and productive responses of lactating ewes to regrouping and relocation. J. Anim. Sci. 79, 1457-1465.

Synnott, A.L., Fulkerson, W.J., 1984. Influence of social interaction between rams on their serving capacity. *Appl. Anim. Ethol.* 11, 283-298.

Tamashiro, L.K.L., Nguyen, M.M.N., Sakai, R.R., 2005. Social stress: from rodents to primates. *Front. Neuroendocrin.* 26, 27-40.

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. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 18, 173-184.

Toledano-Díaz A., Santiago-Moreno J., Gomez-Brunet A., Pulido-Pastor A., López-Sebastián A., 2007. Horn growth related to testosterone secretion in two wild Mediterranean ruminant species Spanish ibex (*Capra pirenaica hispanica*) and mouflon (*Ovis orientalis musimon*). *Anim. Reprod. Sci.* 201, 300-307.

Ungerfeld, R., 2007. Socio-sexual signalling and gonadal function: opportunities for reproductive management in domestic ruminants. *Soc. Reprod. Fertil. Suppl.* 64, 207-221.

Ungerfeld, R., 2012. Sexual behavior of medium-ranked rams toward non-estrual ewes is stimulated by the presence of low-ranked rams. *J. Vet. Behav.* Aceptado para publicación.

Ungerfeld, R., Freitas-de-Melo, A., Giriboni, J., Lacuesta, L., Toledano-Díaz, A., Santiago-Moreno, J., 2016. Influence of seasonality and stimulus of oestrous does in buck`s aggressiveness. *Behav. Proc.* 133, 1-5.

Ungerfeld, R., González-Pensado, S.P., 2008. Social rank affects reproductive development in male lambs. *Anim. Reprod. Sci.* 109, 161-171.

Ungerfeld, R., González-Pensado, S.P., 2009. Social dominance and courtship and mating behavior in rams in non-competitive and competitive pen test. *Reprod. Dom. Anim.* 44, 44-47.

Ungerfeld, R., Ramos, M.A., Bielli, A., 2007. Relationship between male–male and male–female sexual behavior in 5–6-month-old male. *Anim. Reprod. Sci.* 100, 358-390.

Ungerfeld, R., Lacuesta, L., 2010. Social rank during pre-pubertal development and reproductive performance of adult rams. *Anim. Reprod. Sci.* 121, 101-105.

Ungerfeld, R., Lacuesta, L., Damián, J.P., Giriboni, J., 2013. Does heterosexual experience matter for bucks' homosexual mating behavior? *J. Vet. Behav.* 8, 471–4.

Veissier, I., Boissy, A., dePassille, A.M., Rushen, J., van Reenen, C.G., Roussel, S., Andanson, S., Pradel, P., 2001. Calves' responses to repeated social regrouping and relocation. *J. Anim. Sci.* 79, 2580-2593.

Waites, G.M.H., Setchell, B.P., 1990. Physiology of the mammalian testis. En: *Physiology of Reproduction*. 4^a Ed., (Eds.) Lamming G. E., UK, 1-150.

Walkden-Brown, S.W., Martin, G.B., Restall, B.J., 1999. Role of male-female interaction in regulating reproduction in sheep and goats. *J. Reprod. Fert. Dev. Suppl.* 5, 243-257.

Walkden-Brown, S.W., Restall, B.J., Henniawati, 1993. The male effect in Australian cashmere goats 3. Enhancement with buck nutrition and use of oestrous females. *Anim. Repr. Sci.* 32, 69-84.

Walkden-Brown, S.W., Restall, B.J., Norton, B.W., Scaramuzzi, R.J., 1994. The “female effect” in Australian cashmere goats: effect of season and quality of diet on the LH and testosterone response of bucks to oestrous does. *J. Reprod. Fert.* 100, 521-531.

Wingfield, J.C., Sapolsky, R.M., 2003. Reproduction and resistance to stress: when and how. *J. Neuroendocrinology.* 15, 711-724.

Zenchak, J.J., Anderson, G.C., 1980. Sexual performance levels of rams (*Ovis aries*) as affected by social experiences during rearing. *J. Anim. Sci.* 50, 167-174.

Zenchak, J.J., Anderson, G.C., Schein, M.W., 1981. Sexual partner preference of adult rams (*Ovis aries*) as affected by social experiences during rearing. *Appl. Anim. Ethol.* 7, 157-167.

9. Publicaciones

9.1 Publicación I

9.2 Publicación II

9.3 Publicación III

9.4 Publicación IV