

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA

FACULTAD DE VETERINARIA

**EFFECTO DE LA COMPETENCIA EN LA RESPUESTA ENDÓCRINA Y EL
COMPORTAMIENTO SEXUAL HACIA OVEJAS EN CELO DE CARNEROS
CRIADOS POR SUS MADRES O CRIADOS ARTIFICIALMENTE**

Por

Laura MORENA RAVIOLO

TESIS DE GRADO presentada como uno de
los requisitos para obtener el título de Doctor
en Ciencias Veterinarias.

Orientación: PRODUCCION ANIMAL

Modalidad: Ensayo experimental

MONTEVIDEO

URUGUAY

2017

PÁGINA DE APROBACIÓN

Tesis de grado aprobada por:

Presidente de mesa:

Dr. Fernando Sánchez Dávila

Segundo miembro (Tutor):

Dr. Juan Pablo Damián

Tercer miembro:

Dr. Danilo Fila

Cuarto miembro (Co - Tutor):

Dr. Rodolfo Ungerfeld

Fecha:

23/5/2017

Autores:

Br. Laura Morena

AGRADECIMIENTOS

A mis padres, Nilda y Carlos, por el apoyo incondicional, porque fueron y son el sostén más importante con el que puedo contar, y por los que todo esto es posible.

A mis hermanos, Ignacio y Victoria, por transitar juntos la vida, por alentarme siempre a seguir adelante, y por darme a mis dos soles adorados: Faustina y Guzmán.

A Juan Pablo Damián, por su entrega constante y gran compañerismo durante todo el trabajo práctico de tesis, y por sus continuas enseñanzas a nivel académico y sobre todo a nivel humano. Gracias!!

A Rodolfo (Unge), por abrirme hace tantos años las puertas del laboratorio, por su confianza y enseñanzas académicas y humanas, por estar SIEMPRE!!

A Julia Giriboni y Lorena Acuesta, por su constante apoyo y cariño, gracias!!

A todos mis ex compañeros de Fisiología, Florencia Beracochea, Matías Villagrán y Marcela Canabal por su apoyo.

A mis amigas de infancia, Lety, Pau, Jime y Ali, sin las que seguramente nada de esto sería posible.

A las grandes amigas que me brindo facultad, con las que hemos compartido tantos años de carrera y apoyo mutuo, en especial a Manu y Noel.

A todos aquellos que colaboraron en el trabajo experimental, la Dra. Georgett Banchemo y los funcionarios de INIA La Estanzuela.

A la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (FCE2626-ANII) por su apoyo para que se pudiera realizar el proyecto.

Por último quiero agradecer a Carol, María Jesús, Natalia, Santiago, César, Conrado, Gracialda, Santuza y Guillermo con quienes compartí el trabajo de campo durante tanto tiempo.

TABLA DE CONTENIDO

	Páginas
PAGÍNA DE APROBACIÓN	2
AGRADECIMIENTOS	3
LISTA DE TABLAS Y FIGURAS	5
RESUMEN	6
SUMMARY	7
1. INTRODUCCIÓN	
1.1. Factores sociales que afectan el comportamiento sexual en carneros	8
1.1.1. Contacto heterosexual	8
1.1.2. Jerarquía	8
1.1.3. Vínculo madre-cría	9
1.2. Comportamiento sexual	11
1.2.1. Comportamiento sexual en carneros	11
1.2.2. Bases neurales del comportamiento sexual	12
1.2.3. Factores endocrinos vinculados al comportamiento sexual	12
1.3. Estrés social y respuesta de estrés	13
1.3.1 Efecto de la cría con la madre durante la lactación sobre la respuesta de estrés	14
1.3.2 Estrés y reproducción en machos: efecto de la competencia	14
2. HIPÓTESIS	15
3. OBJETIVO	15
4. MATERIALES Y MÉTODOS	16
4.1. Manejo de los animales	16
4.2. Evaluación del comportamiento sexual	17
4.3. Muestras de sangre y determinación de hormonas	17
4.4. Análisis estadísticos	17
5. RESULTADOS	18
5.1. Primera estación reproductiva	18
5.1.1. Comportamiento sexual	18
5.1.2. Concentración sérica de cortisol y testosterona	19
5.2. Segunda estación reproductiva	20
5.2.1. Comportamiento sexual	20
5.2.2. Concentración sérica de cortisol y testosterona	21
6. DISCUSIÓN	22
7. CONCLUSIÓN	24
8. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	25

LISTA DE TABLAS Y FIGURAS

Figura 1: Test de comportamiento sexual con hembra en celo.....	17
Tabla 1: Frecuencia de las unidades de comportamiento sexual.....	18
Figura 2: Concentración sérica de testosterona y concentración de cortisol...	19
Tabla 2: Frecuencia de las unidades de comportamiento sexual.....	20
Figura 3: Concentración sérica de testosterona y concentración de cortisol...	21

RESUMEN

En corderos, el vínculo con la madre durante la lactación adelanta el desarrollo reproductivo e incrementa el despliegue del comportamiento sexual. Sin embargo, no existe información de cómo el vínculo con la madre durante la lactancia afecta el comportamiento sexual adulto en competencia. El objetivo de este experimento fue comparar la respuesta endócrina (concentración sérica de testosterona y cortisol) y el comportamiento sexual hacia una oveja en celo en condiciones de competencia en carneros que fueron criados por sus madres o artificialmente. Para el trabajo se utilizaron 27 corderos machos de raza Ideal, los cuales fueron asignados a dos grupos experimentales teniendo en cuenta el peso al nacimiento y la fecha del parto: corderos criados artificialmente, separados de sus madres 24-36 horas luego del parto (grupo CA, n=14); y corderos criados por sus madres hasta las 10 semanas de vida (grupo CM, n=13). Ambos grupos fueron mantenidos en potreros diferentes durante todo el trabajo. El destete se realizó cuando los corderos tenían en promedio 75 días de edad, y simultáneamente los corderos del grupo CA dejaron de recibir la leche ovina. Durante la primera y segunda estación reproductiva se realizaron a cada grupo tests de comportamiento sexual frente a una hembra en celo, en no competencia y en competencia con una semana de diferencia entre ambos. Los tests se realizaron en corrales de 5 m x 5 m en donde se introdujeron 2 ovejas en celo inducido hormonalmente. En ambos tipos de tests (no competencia vs competencia) durante 20 min se contabilizaron la cantidad de olfateos ano-genitales, acercamientos laterales, flehmen, intentos de monta, montas, y montas con eyaculación de cada individuo, y se calculó la cantidad de montas con eyaculación/montas totales. Se colectaron muestras de sangre de cada carnero mediante venopunción yugular antes (tiempo 0), inmediatamente después de cada test (20 min), y a los 40 y 60 min, y se determinaron las concentraciones séricas de cortisol y testosterona por radioinmunoanálisis. Durante la primera estación reproductiva, en los carneros CM disminuyó el número de flehmen ($p=0,04$) y tendió a disminuir el número de olfateos ano-genitales ($p=0,10$), a la vez que se incrementaron las eyaculaciones/total de montas ($p=0,03$) y hubo una tendencia al aumento de las montas con eyaculación ($p=0,09$). En los carneros CA, solo hubo una tendencia al aumento del número total montas ($p=0,10$) y una tendencia a la disminución del número de flehemen ($p=0,07$). Durante la segunda estación reproductiva, en ambos grupos hubo una disminución de las montas (CM $p=0,003$; CA $p=0,001$), montas con eyaculación (CM $p=0,007$; CA $p=0,002$), total de montas (CM $p=0,002$; CA $p=0,001$) y relación entre eyaculaciones/total de montas (CM $p=0,01$; CA $p=0,002$) por efecto de la competencia. También se observó una disminución en el número de: olfateos ano-genitales ($p=0,02$), acercamientos laterales ($p=0,02$), e intentos de monta ($p=0,02$) por efecto de la competencia sólo en los carneros CA. No se observaron diferencias en las concentraciones séricas de cortisol en ninguno de los grupos durante la primera y la segunda estación reproductiva, tanto en condiciones de competencia o no. La competencia disminuyó las concentraciones séricas de testosterona en los carneros CA durante la segunda estación reproductiva en los test competitivos. En conclusión, la presencia y el vínculo con la madre durante la lactación afecta positivamente la forma en que los carneros responden sexualmente en tests de competencia por una hembra en celo.

SUMMARY

In lambs, the bond with the mother during lactation promotes the reproductive development and increases the display of sexual behavior. However, there is a lack of information on how the bond with the mother during lactation affects adult sexual behavior in competition. The objective of this experiment was to compare the endocrine response (testosterone and cortisol serum concentration) and sexual behavior towards estrous ewes in under competitive conditions in rams that were raised by their mothers or artificially. For this, we used 27 Ideal male lambs, which were assigned to two experimental groups, considering birth weight and date of birth: artificially reared lambs were separated from their mothers 24-36 hours postpartum (group CA, n = 14); and lambs raised at by their mothers were separated from them at 10 weeks of age (group CM, n = 13). Both groups were kept in different paddock throughout the work. Weaning was performed when the lambs were an average 75 days of age, and simultaneously the lambs of the CA group stopped receiving ovine milk. During the first and second breeding season, tests of sexual behavior toward estrous females were performed to each group, in non-competitive and in competitive condition, with a week of difference between them. The tests were carried out in 5 m x 5 m pens where 2 ewes were induced into estrus with hormonal treatment. In both types of tests (non-competitive vs. competitive) during 20 min, the frequency of ano-genital sniffing, lateral approaches, flehmen, mounting attempts, mounts, and mounts with ejaculation of each individual were recorded, and the frequency of mounts with ejaculation / total mounts was calculated. Blood samples from each ram were collected by jugular venipuncture before (time 0), immediately after each test (20 min), and at 40 and 60 min, and the serum concentrations of cortisol and testosterone were determined by radioimmunoassay. During the first breeding season, the number of flehmen ($p = 0.04$) decreased in the CM rams and tended to decrease the number of ano-genital sniffing ($p = 0.10$), while there was a increase in ejaculations / total mounts ($p = 0.03$) and there was a tendency to increase the mounts with ejaculation ($p = 0.09$). In CA rams, there was only a tendency to increase the total numbers of mounts ($p = 0.10$) and a tendency to decrease the number of flehmen. During the second breeding season, in both groups there was a decrease in the mounts ($p = 0.003$, and $p = 0.001$, CM and CA respectively), mounts with ejaculation ($p = 0.007$, and $p = 0.002$, CM and CA respectively), total mounts ($p = 0.002$, and $p = 0.001$, CM and CA respectively) and the relation between ejaculations / total mounts ($p = 0.01$, and $p = 0.002$, CM and CA respectively) due to competition. There was also a decrease in the number of ano-genital sniffing ($p = 0.02$), lateral approaches ($p = 0.02$), and attempted mounts ($p = 0.02$) due to competition only in CA rams. No differences between groups were observed in serum cortisol concentrations during the first and second breeding season, either under non-competitive or competitive condition. Competition decreased serum testosterone concentrations in CA rams during the second breeding season in competitive tests. In conclusion, the presence and bond with the mother during lactation positively affects the way the rams respond sexually in competitive tests by a female in estrus.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Factores sociales que afectan el comportamiento sexual en carneros

En ovinos, el ambiente social en que se crían los corderos afecta el desarrollo reproductivo y el comportamiento sexual adulto. Algunos factores socio-sexuales como el contacto heterosexual especialmente en el período comprendido entre el destete y la pubertad, el vínculo con otros machos (y por tanto la posición jerárquica), y el vínculo madre-cría afectan el comportamiento sexual adulto.

1.1.1 *Contacto heterosexual*

La falta de exposición a hembras en celo durante el desarrollo temprano puede disminuir la expresión de la conducta sexual en carneros (Price y col., 1994). Sin embargo en carneros de un año de edad, una o dos exposiciones relativamente breves a hembras en celo mejora su rendimiento sexual (Price y col., 1991; Kridli y Said, 1999). Coincidentemente, otros trabajos observaron que el contacto de los corderos con hembras en celo a los 7-8 meses mejoró la actividad sexual de los mismos cuando adultos, aumentando la cantidad de montas y de comportamientos relacionados al cortejo (Casteilla y col., 1987, Stellflug y Lewis, 2007). Los carneros que fueron criados en contacto con hembras durante el desarrollo presentaron un aumento de la concentración de testosterona plasmática y del tamaño testicular (Ellis y col., 1976a). Por el contrario, carneros criados en un ambiente homosexual mostraron poco interés por ovejas en celo, incluso desplegando más frecuentemente el comportamiento homosexual (Zenchak y col., 1980; Orhiuela y Price, 2010). Katz y col. (1988) observaron resultados similares, resaltando la importancia de las experiencias heterosexuales en el desarrollo precoz del comportamiento sexual dirigido hacia hembras.

1.1.2 *Jerarquía*

Se ha demostrado que la jerarquía se establece desde una edad temprana en ovinos, y que la posición jerárquica afecta el desarrollo reproductivo de los corderos (Ungerfeld y González-Pensado, 2008). Los corderos de alto rango social maduran antes que los corderos de bajo rango, lo que se evidencia por un aumento precoz del peso corporal, la circunferencia escrotal, la producción seminal y el desarrollo del comportamiento sexual dirigido hacia hembras (Ungerfeld y González-Pensado, 2008).

En situaciones de competencia todos los carneros disminuyen el despliegue del comportamiento sexual independientemente de su rango social, ya que dedican tiempo a la interacción agonista (Ungerfeld y González-Pensado, 2009; Ungerfeld y Acuesta, 2015). En pruebas de competencia por una hembra se observó que los carneros de bajo rango son más afectados por la presencia de carneros de alto rango, que a la inversa, aunque todos disminuyeron el despliegue del comportamiento de cortejo. Según Ungerfeld y Acuesta (2012), los carneros de bajo rango social desarrollan tácticas oportunistas necesitando menos montas para eyacular y así mejorar su éxito reproductivo.

1.1.3 *Vínculo madre-cría*

El vínculo entre la madre y la cría es el factor social más fuerte que tiene un cordero durante su desarrollo (Poindron y Le Neindre, 1980). La madre es la primer congénere que los neonatos encuentran, la que además proporciona las necesidades básicas del recién nacido

incluyendo alimento, protección inmunológica, calor, abrigo y protección de los depredadores (Lévy y Keller, 2008). También interfiere en el desarrollo fisiológico, emocional y las relaciones sociales posteriores de los mismos (Nowak y col., 2000; Lévy y Keller, 2008).

En ovinos, el vínculo entre la madre y la cría se establece inmediatamente luego del parto (Poindron y Le Neindre, 1980), y se desarrolla bajo la influencia de estímulos hormonales y sensoriales (primero olfativos, luego auditivos y visuales) (Nowak y col., 2011). El aumento en las concentraciones periféricas de estrógenos preparto y la estimulación vaginocervical causada por la expulsión del feto, son eventos necesarios para el despliegue de la conducta materna en ovinos (Nowak y col., 2011; Hernández y col., 2012). En la expresión de la conducta materna en la oveja intervienen dos componentes, la capacidad de respuesta materna y la selectividad (Lévy y col., 2004). La capacidad de respuesta materna está dirigida hacia cualquier recién nacido que se presente a la oveja, y se establece durante un período crítico relacionado con el parto, de vital importancia para que la respuesta se mantenga (Lévy y Keller, 2008). Los criterios utilizados para evaluar la capacidad de respuesta materna consideran los siguientes indicadores: la emisión de balidos de tono bajo, el lamido, el amamantamiento y la ausencia de agresión materna. Inmediatamente luego del parto la madre presenta una intensa atracción por el líquido amniótico que la induce a lamer la región ano-genital de su cría, acción que seca y estimula al recién nacido (Lévy y Keller, 2008), a la vez que la ayuda a reconocer las señales sensoriales de su descendencia (Nowak y col., 2011). Dentro de las 2 h posteriores al parto la atención materna se convierte en selectiva, lo que significa que las ovejas restringen el cuidado a sus propias crías, rechazando enérgicamente los intentos de succión por parte de crías ajenas (Levy y col., 2008). Cuando se separan, tanto la oveja como los corderos manifiestan reacciones de estrés, emitiendo vocalizaciones intensas (balidos de tono alto) y aumentando la actividad motora (Poindron y col., 1994; Nowak y col., 2011).

Tal es la relevancia del vínculo madre-cría, que la ausencia de la madre durante la lactación impacta negativamente en el comportamiento de las crías durante la etapa adulta. En mamíferos en general, y en la rata en particular, la conducta de cuidado materno como el lamido-acicalamiento regula el desarrollo de varias vías y sistemas relacionados con la respuesta de estrés, la cognición y la conducta (Meaney y Szyf, 2005, citado por Sequeira y col., 2013). Por lo tanto, la ausencia de la madre en el período postnatal contribuye al desarrollo de comportamientos similares a la depresión y la ansiedad, además de modificar la actividad de sistemas fisiológicos homeostáticos relevantes durante la vida adulta (Mogui y col., 2011; Nishi y col., 2013).

La mayoría de los trabajos en que se evaluó la influencia del vínculo con la madre sobre la etapa reproductiva adulta de las crías, fueron realizados en roedores. Fillion y Blass (1986) concluyeron que los olores asociados con la succión durante la lactancia y los olores vaginales de la madre están relacionados con el comportamiento sexual de ratas macho adultas. La estimulación ano-genital a través del lamido materno contribuye al desarrollo de la conducta sexual masculina y los mecanismos del sistema nervioso central que controlan los reflejos de la cópula (Moore, 1992). Las crías machos que recibieron menor frecuencia de lamidos ano-genitales por parte de la madre tuvieron mayores intervalos intermontas cuando adultos (Moore y col., 1984; Birke y Sadler, 1987). Lenz y Sengelaub (2006) concluyeron que el lamido materno de la región ano-genital de crías de ratas afecta el desarrollo del núcleo espinal del músculo bulbocavernoso (SNB), encargado de controlar los reflejos del pene involucrados con la cópula. Rhees y col. (2001) observaron que la separación temporal del vínculo madre-cría durante la vida postnatal temprana afecta negativamente el comportamiento sexual de ratas machos adultas. En síntesis, en roedores el lamido ano-genital

que reciben las crías de su madre durante la lactancia, contribuye al desarrollo reproductivo y al comportamiento sexual de las crías machos adultas.

Hasta la fecha existen pocos trabajos que hayan estudiado como el vínculo madre-cría afecta el desarrollo reproductivo y el comportamiento sexual adulto en ovinos. Al-Nakib y col. (1986) observaron que los animales criados por sus madres presentaron mayor crecimiento corporal, mayor tamaño testicular y mayor concentración sérica de testosterona que los animales criados artificialmente. Los autores concluyeron que los corderos criados por sus madres presentan un desarrollo sexual precoz y un interés sexual tardío por ovejas en celo que los corderos criados artificialmente. Sin embargo, cabe destacar que la cantidad de comida ofrecida a los corderos criados artificialmente no fue ajustada en relación a la que recibían los corderos criados con sus madres lo que generó diferencias en la ganancia de peso. Kendrick y col. (1998) observaron que los carneros que fueron criados por cabras prefirieron montar cabras que ovejas demostrando que en los ovinos el vínculo entre la madre y su descendencia masculina incluso determina las preferencias sexuales de los animales adultos. Recientemente se reportó que el vínculo con la madre durante la lactación adelanta el desarrollo reproductivo e incrementa el despliegue del comportamiento sexual de los carneros durante la primera estación reproductiva (Damián y col., 2015).

1.2 Comportamiento sexual

1.2.1 Comportamiento sexual en carneros

En los sistemas de cría en que se utiliza la monta natural, deben ocurrir una serie de estímulos o eventos tanto en machos como en hembras para que se alcance la fertilización. Al principio, el carnero inicia una serie de actos motores con el fin de identificar el estado fisiológico de una posible pareja sexual (ver revisión: Pacheco y Quirino, 2010).

Para identificar el estado fisiológico en el que se encuentra la hembra el macho olfatea la región ano-genital de la misma (ver revisión: Orihuela, 2014). Es común que en este momento la oveja orine y el macho realice el comportamiento de flehmen, el que ayuda al carnero a detectar si las hembras se encuentran en celo (Ungerfeld, 2011). Durante el flehmen, el macho levanta el labio superior y lleva orina con la lengua hacia su paladar, poniéndola en contacto directo con el órgano vómero-nasal, determinando así la presencia o no de feromonas (Ungerfeld, 2011). Estas son sustancias químicas secretadas en la orina, heces o glándulas que provocan respuestas específicas en los individuos de la misma especie (ver revisión: Pacheco y Quirino, 2010). Animales anósmicos en condiciones extensivas presentan dificultades para identificar hembras en celo, pero finalmente logran hacerlo presumiblemente a través de señales visuales o auditivas (ver revisión: Orihuela, 2014).

Una vez identificada la posible pareja sexual, ya sea que la hembra se encuentre en celo o este por comenzar, el carnero realiza una serie de comportamientos de cortejo estereotipados y caracterizados por acercamientos laterales acompañados de vocalizaciones de tono bajo e intentos de monta (Banks, 1964). Según Kridli y Said (1999) la frecuencia de manifestación de cada comportamiento de identificación o de cortejo se encuentra fuertemente influenciada por la experiencia sexual. La exposición de carneros inexpertos a ovejas en celo mejora su rendimiento sexual (Kridli y Said, 1999).

Una hembra receptiva es aquella que permanece inmóvil frente al comportamiento del macho (Hull, M., Wood, I., McKenna, E., 2006). Frente a la receptividad de la hembra el carnero comienza con la cópula, que involucra una serie de eventos endócrinos y nerviosos que determinan la erección del pene, la monta, la intromisión y la eyaculación (Ungerfeld, 2011). Durante la monta, el carnero salta y aloja entre sus patas delanteras la región posterior de la hembra (Banks, 1964). La monta puede ir acompañada de movimientos pélvicos y erección, pero sin intromisión ni eyaculación (monta sin eyaculación), o producirse con intromisión y eyaculación. La eyaculación se evidencia por una contracción pélvica vigorosa denominada “golpe de riñón”, acompañada de movimientos de propulsión de las patas traseras (Banks, 1964; ver revisión: Orihuela, 2014). La eyaculación es el pasaje del semen por la uretra penénea (Hafez y Hafez, 2002), y se produce cuando el glande del pene toma contacto con la mucosa vaginal y culmina con el desmonte del macho (Banks, 1964).

1.2.2 Bases neurales del comportamiento sexual

Las áreas cerebrales más importantes involucradas en el comportamiento sexual del macho son el área pre óptica media y los núcleos amigdalinos mediales y corticales (Hull, M., Wood, I., McKenna, E., 2006). Si se lesiona el área pre óptica media se bloquea la expresión del comportamiento sexual en varias especies, y por el contrario si se estimula facilita la expresión del comportamiento copulatorio (Hull, M., Wood, I., McKenna, E., 2006). Los núcleos amigdalinos mediales y corticales procesan la información olfativa importante para el comportamiento sexual. Si se realizan lesiones en estas áreas, se bloquea o retrasa el comportamiento de cópula en los roedores, así como también se bloquea la acción de la

dopamina, neurotransmisor decisivo en el estímulo del comportamiento sexual en machos (Hull, M., Wood, I., McKenna, E., 2006). El olfato es el principal sentido utilizado por los animales para interactuar con el ambiente y desencadenar el comportamiento reproductivo (Gordon y col., 1999). Existen dos vías neurales independientes que perciben las señales químicas: a) la mucosa olfatoria y el bulbo olfatorio principal que perciben los olores, b) el órgano vomero-nasal (OVN) y el bulbo olfatorio accesorio, que perciben las feromonas (Olazábal, 2011; ver revisión: Orihuela, 2014). El bulbo olfatorio transmite las señales quimiosensoriales recibidas por la mucosa olfatoria, y el órgano vomeronasal las transmite a los altos centros superiores del cerebro anterior (Hull, M., Wood, I., McKenna, E., 2006). Ungerfeld y col. (2006) observaron que carneros con el OVN bloqueado fueron menos estimulados por las hembras en celo, mostrando una menor frecuencia de montas y eyaculaciones que los carneros sin bloqueo del OVN.

1.2.3 Factores endócrinos vinculados al comportamiento sexual

La actividad reproductiva está regulada por el eje hipotálamo-hipófiso-gonadal. El área pre óptica del hipotálamo secreta la hormona liberadora de gonadotropinas (GnRH), la cual actúa en la adenohipófisis promoviendo la liberación de las hormonas luteinizante (LH) y folículo estimulante (FSH) (ver revisión: Pacheco y Quirino, 2010). A nivel gonadal, la LH estimula la producción de testosterona, hormona responsable de la manifestación de los caracteres sexuales secundarios asociados con el fenotipo masculino, el desarrollo y mantenimiento de la libido y la actividad secretoria de los órganos sexuales accesorios (ver revisión: Pacheco y Quirino, 2010). En estudios recientes se demostró que al implantar testosterona en el área pre óptica del hipotálamo se restaura la conducta copulatoria suprimida por la castración de un animal adulto (ver revisión: Orihuela, 2014), así como también su inyección exógena en carneros castrados, restaura el patrón completo de cortejo masculino (Banks, 1964). He y col (2013) sugirieron que existe una relación entre la motivación sexual y un aumento de la expresión de receptores de andrógenos y testosterona en ciertas áreas del cerebro, independientemente de los niveles de testosterona. La expresión de la conducta de monta por parte del macho requiere un umbral mínimo de testosterona (Holmes, 1986). Algunos aspectos del comportamiento de cortejo se asocian con concentraciones altas de LH y testosterona, mientras que la monta y la intromisión del pene están relacionadas con el aumento en la concentración de prolactina y del cortisol entre otras hormonas (ver revisión: Orihuela, 2014).

Los mecanismos endógenos que controlan la actividad reproductiva interactúan permanentemente con estímulos externos, siendo los estímulos sociales uno de los más relevantes (Ungerfeld, 2011). Los factores ambientales como la duración de horas luz del día, la temperatura ambiental, la pluviosidad, entre otros, complementan el sistema de control endócrino incidiendo en la actividad reproductiva (Ungerfeld, 2011). Los ovinos son reproductores estacionales de día corto, y en áreas de clima templado se reproducen durante el verano y el otoño de forma que las pariciones se producen en primavera, momento de mayor disponibilidad de alimento. Una hormona clave entre el fotoperíodo (variación anual en la duración del día) y la reproducción es la melatonina (ver revisión: Orihuela, 2014), cuya síntesis y secreción se produce durante la oscuridad del día (Knobil y Neill's, 2006). La melatonina favorece la secreción de GnRH y la disminución de la secreción de prolactina (ver revisión: Orihuela, 2014). La percepción de la duración del día es transmitida desde la retina del ojo, vía nervios ópticos al núcleo supraquiasmático del hipotálamo, y desde éste a la glándula pineal. Los machos de la especie ovina son menos afectados que las hembras por el fotoperíodo, y aunque existe una disminución de la libido durante los meses de días largos, ésta no desaparece por completo (ver revisión: Orihuela, 2014).

1.3 Estrés social y respuesta de estrés

El estrés social se puede producir como consecuencia de la competencia por recursos como el espacio, una hembra en celo, agua o alimento (Tamashiro y col., 2005), así como también por reagrupamientos de animales de diferente origen, aislamiento o la interacción con humanos (ver revisión: Damián y Ungerfeld, 2013). Como respuesta al estresor, se activan una serie de mecanismos nerviosos, endócrinos y comportamentales (ver revisión: Damián y Ungerfeld, 2013), con el objetivo de proporcionar energía para que el organismo responda a la emergencia generada (Ewing y col., 1999). La respuesta comportamental al estrés depende de la especie y de los estresores a los que sea sometido el animal (ver revisión: Damián y Ungerfeld, 2012), pudiendo provocar una respuesta beneficiosa (Ruiz de la Torre y Manteca, 2009), o transformarse en nociva si el estresor es crónico. Dentro de los efectos generados por un estresor pueden verse la disminución del crecimiento, de la función reproductiva y de la inmunidad del animal (Sapolsky y col., 2000).

La respuesta endócrina que se desencadena frente a la exposición aguda a un estímulo estresante involucra la activación del eje hipotálamo-hipófiso-adrenal (HHA) (ver revisión: Damián y Ungerfeld, 2013). Cuando se percibe el estresor, se activa el eje HHA y provoca la liberación del factor liberador de corticotropina (CRF), que al ser liberado al sistema porta-hipotálamo-hipofisario estimula a las células corticotropas de la adenohipófisis (ver revisión: Damián y Ungerfeld, 2013). Estas células producen la hormona adrenocorticotropina (ACTH), que actúa sobre la corteza de las glándulas adrenales estimulando la secreción de glucocorticoides (cortisol, corticosterona) (Chichinadze y Chichinadze, 2008). Los glucocorticoides ejercen una retroalimentación negativa sobre el hipotálamo y la hipófisis, regulando la liberación de CRF y ACTH respectivamente (Tilbrook y col., 2000).

1.3.1 Efecto de la cría con la madre durante la lactación sobre la respuesta de estrés

En roedores, el cuidado materno juega un rol importante como modulador temprano del desarrollo neurológico y la función cerebral, y sus efectos se mantienen hasta la edad adulta (Sequeira-Cordero y col., 2013). Tal modulación o programación ha mostrado influencia en una serie de sistemas neuronales y vías relacionadas con la respuesta de estrés, la cognición y el comportamiento de las crías (Sequeira-Cordero y col., 2013).

En ovinos, Romeyer y col. (1992) observaron que las ovejas Romanov criadas por su madre presentan una mayor respuesta a estresores sociales que las criadas artificialmente. Vandenheden y col. (1993) obtuvieron resultados similares, ya que observaron que los animales criados por sus madres presentaron una mayor respuesta de estrés en pruebas de evaluación de miedo. En ambos trabajos se concluyó, que las condiciones de cría antes del destete condicionan la respuesta de miedo o estrés de las crías.

1.3.2 Estrés y reproducción en machos: efecto de la competencia

Los sistemas activados por el estrés impactan negativamente sobre la función reproductiva a nivel hipotálamo-hipófiso-gonadal. Diversos estresores producen la liberación de glucocorticoides como el cortisol, el que inhibe la esteroidogénesis a nivel testicular y por lo tanto, disminuye los niveles de testosterona en sangre (Chichinadze y Chichinadze, 2008). Acuesta y Ungerfeld (2012) observaron que se produce un pico en la concentración sérica de cortisol 30 min después del agrupamiento de carneros que estaban separados, lo que afectó negativamente las concentraciones de testosterona. Los niveles de testosterona en sangre

también pueden aumentar en las etapas iniciales de la respuesta frente a un estresor agudo, fenómeno que podría darse en individuos con un estado dominante en la jerarquía de una población (Chichinazde y Chichinazde, 2008).

2. HIPÓTESIS

Los carneros criados por sus madres durante la lactancia presentan un mayor desempeño sexual, mayor aumento en la concentración sérica de testosterona y menor en la concentración de cortisol que los corderos criados artificialmente en condiciones de competencia frente a hembras en celo.

3. OBJETIVO

Comparar la respuesta endócrina (concentración sérica de testosterona y cortisol) y el comportamiento sexual hacia una oveja en celo en condiciones de competencia en carneros que fueron criados por sus madres o artificialmente.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 Manejo de los animales

El trabajo se realizó en la Unidad Experimental de Ovinos del Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA)-Estación experimental “La Estanzuela”, departamento de Colonia. Se utilizaron 27 corderos machos de raza Ideal, nacidos de parto único, en un rango de 12 días. El potrero de parición fue recorrido 3-4 veces/día, donde se registró cada nacimiento identificando a ambos integrantes de la díada (madre-cordero). Previo a los nacimientos, las madres fueron alojadas en el mismo potrero y bajo las mismas condiciones. Los corderos fueron asignados a dos grupos experimentales teniendo en cuenta el peso al nacimiento y la fecha del parto: corderos criados artificialmente, separados de sus madres 24-36 horas luego del parto (grupo CA, n=14); y corderos criados por sus madres hasta las 10 semanas de vida (grupo CM, n=13).

Los primeros 15 días de vida ambos grupos fueron alojados en dos corrales adyacentes, de similares características, mantenidos a una temperatura ambiental de 20-23°C, en un galpón que permaneció cerrado durante la noche. Posteriormente fueron trasladados a dos potreros diferentes, de 25 m x 50 m cada uno, en donde disponían de libre acceso a sombra artificial y con agua *ad libitum*. Se introdujeron 4 ovejas con corderos de edad similar a los corderos experimentales en el potrero del grupo CA para reducir al mínimo las diferencias en las relaciones sociales que podrían influir en el proceso de aprendizaje de los corderos. A partir de los 20 días de edad todos los corderos recibieron ración sólida y pastorearon pasturas mejoradas.

La alimentación de los corderos criados artificialmente fue administrada a través de tetinas artificiales, y consistió en leche proveniente del ordeño de sus madres o de ovejas del lote de parición del rebaño. Tanto la cantidad como la frecuencia de administración del alimento fueron controladas para mantener un peso corporal similar en ambos grupos. Durante los primeros 7 días de edad, recibieron 0,5-0,7 L de leche/cordero/día repartidos en 6 tomas diarias a las: 8, 10, 12, 14, 16 y 19 h. De los 8 a los 15 días de edad se administraron 0,8-1 L cuatro veces/día a las: 8, 12, 16 y 19 h. A partir de los 16 días de edad y hasta el destete se proporcionó leche tres veces al día a las 8, 12 y 19 h. A partir del día 16 al día 30 recibieron 1,0-1,3 L de leche/día/cordero, y desde el día 31 al día 75 de edad los corderos recibieron 1,4-1,6 L leche/día/cordero. Durante la administración del alimento a los animales se intentó mantener un mínimo de contacto con los humanos.

El destete se realizó cuando los corderos tenían en promedio 75 días de edad (69-81 días de edad), al mismo tiempo que las madres de los corderos CM y las 4 ovejas con corderos alojadas en el potrero de los corderos CA, fueron trasladadas a otro potrero en donde no mantenían contacto visual ni acústico con los corderos en experimentación. Simultáneamente los corderos del grupo CA dejaron de recibir la leche ovina.

Respecto al manejo sanitario de los animales, se realizó de acuerdo al protocolo empleado por la unidad de ovinos de INIA la Estanzuela. El mismo incluye la vacunación contra ectima contagioso de los lanares (vacuna liofilizada, Ectisan de laboratorio Santa Elena) y clostridiosis (vacuna inactivada, Clostrisan de laboratorio Santa Elena), y las desparasitaciones fueron realizadas de acuerdo al índice Famacha y HPG, administrando en forma alterna Monepantel y Cidectin Zuletel.

4.2 Evaluación del comportamiento sexual

En la primera y segunda estación reproductiva se realizaron a cada grupo los tests de comportamiento sexual frente a una hembra en celo, en no competencia y en competencia, con una semana de diferencia entre ambos. Para los mismos se utilizaron 2 ovejas en celo inducido mediante tratamiento hormonal, que consistió en la colocación de esponjas intravaginales con acetato de medroxiprogesterona durante 7 días y la aplicación de 1,5 mg de benzoato de estradiol im a su retiro cada 12 horas. Las ovejas fueron colocadas en corrales de 5 m x 5 m, a los que fueron ingresando de a un carnero de forma alterna en los test en no competencia, de modo que al finalizar cada hembra fue utilizada en los test con la misma cantidad de machos de cada grupo. En los tests de competencia por la hembra en celo se colocaron en un mismo corral un carnero del grupo CA y otro del grupo CM. Las parejas de carneros de cada grupo (CA y CM) se aparearon de acuerdo al peso corporal. En ambos tipos de test (no competencia vs competencia) los carneros permanecieron 20 min con la hembra, y fueron registradas las siguientes unidades de comportamiento sexual: olfateos ano-genitales, flehmen, acercamientos laterales, intentos de monta, montas y montas con eyaculación de cada individuo (Fig. 1).

4.3 Muestras de sangre y determinación de hormonas

Se colectaron muestras de sangre mediante venopunción yugular antes (tiempo 0), inmediatamente después de cada test (20 min), y a los 40 y 60 min posteriores. A partir de las muestras de sangre se determinaron las concentraciones séricas de cortisol y testosterona por radioinmunoanálisis, utilizando un kit comercial de fase sólida (DPC, Siemens, Los Ángeles, CA, EUA). El límite de detección del ensayo para la testosterona fue 0,17 nmol/L y para el cortisol 8,1 nmol/L. El coeficiente de variación intra-ensayo e inter-ensayo para la testosterona y el cortisol fueron menores al 8%.

4.4 Análisis estadísticos

Los datos fueron analizados por separado para cada grupo y estación reproductiva. Las concentraciones séricas de cortisol y testosterona entre ambas pruebas (competencia vs no competencia) fueron analizadas mediante ANOVA para mediciones repetidas, donde se incluyó el efecto del tratamiento (no competencia vs competencia), del tiempo y la interacción entre ambos. Los datos se presentan como media \pm SEM. El número de cada comportamiento sexual en las pruebas competitivas y no competitivas en los carneros de cada grupo (CA y CM) fueron comparados mediante la prueba de Wilcoxon.

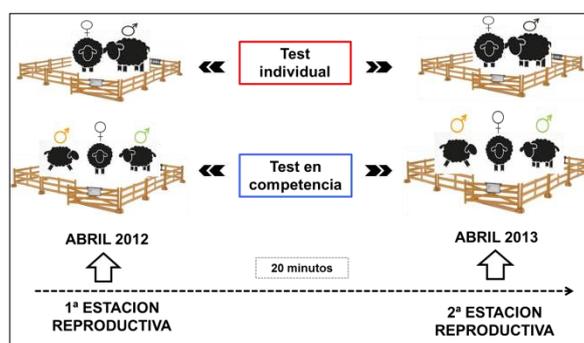


Fig. 1- Test de comportamiento sexual con hembra en celo

RESULTADOS

5.1 Primera estación reproductiva

5.1.1 Comportamiento sexual

En la Tabla 1 se presentan los resultados del comportamiento sexual en ambos tipos de tests (competitivos y no competitivos) de los grupos de carneros CM y CA durante la primera estación reproductiva. En los carneros CM la competencia disminuyó el número de flehmen ($p=0,04$) y tendió a disminuir el número de olfateos ano-genitales ($p=0,10$), mientras que las eyaculaciones/total de montas se incrementaron ($p=0,03$) y las montas con eyaculación tendieron a incrementarse ($p=0,09$). Los carneros CA tendieron a disminuir el número de flehmen ($p=0,07$) y a aumentar el número total de montas ($p=0,10$) por efecto de la competencia (Tabla 1).

Tabla 1: Frecuencia de las unidades de comportamiento sexual (media \pm SEM) desplegadas por carneros criados por sus madres (CM) y por los criados artificialmente (CA) registrados en los test sexuales competitivos y no competitivos, durante la primera estación reproductiva.

	Grupo CM			Grupo CA		
	No competitivo	Competitivo	P	No competitivo	Competitivo	P
Olfateos ano-genitales	9,1 \pm 2,0	5,8 \pm 1,1	0,10	6,6 \pm 2,1	7,8 \pm 1,6	ns
Acercamientos Laterales	11,2 \pm 4,3	6,0 \pm 1,7	ns	5,4 \pm 1,6	5,3 \pm 1,7	ns
Flehmen	1,4 \pm 0,5	0,6 \pm 0,3	0,04	1,3 \pm 0,3	0,3 \pm 0,1	0,07
Intentos de monta	1,5 \pm 0,8	0,7 \pm 0,3	ns	0,2 \pm 0,1	0,4 \pm 0,4	ns
Montas	4,0 \pm 2,3	3,4 \pm 1,4	ns	0,3 \pm 0,3	0,8 \pm 0,4	ns
Montas con eyaculación	0,2 \pm 0,2	0,6 \pm 0,2	0,09	0,1 \pm 0,1	0,25 \pm 0,13	ns
Total de montas	4,2 \pm 2,3	4,0 \pm 1,5	ns	0,4 \pm 0,3	1,1 \pm 0,4	0,10
Eyaculaciones/ total de montas	0,01 \pm 0,01	0,15 \pm 0,06	0,03	0,02 \pm 0,02	0,13 \pm 0,08	ns

ns- diferencia no significativa.

5.1.2 Concentración sérica de cortisol y testosterona

Las concentraciones de testosterona no se vieron afectadas ni por efecto de la competencia ni por la interacción entre la competencia y el tiempo en ninguno de los grupos (Fig. 1A y 1B). Por otro lado, la concentración sérica de testosterona en los carneros CA tendió a disminuir en el tiempo ($p = 0,067$), pero no en los CM.

No hubo efecto de la competencia ni interacción entre competencia y tiempo sobre las concentraciones de cortisol en ambos grupos (CA y CM). Las concentraciones de cortisol en ambos grupos cambiaron con el tiempo ($p < 0,05$): se incrementaron desde el tiempo 0 hasta el final de los tests (minuto 20), para luego disminuir desde los 20 a los 40 min ($p < 0,05$) (Fig. 2C y 2D).

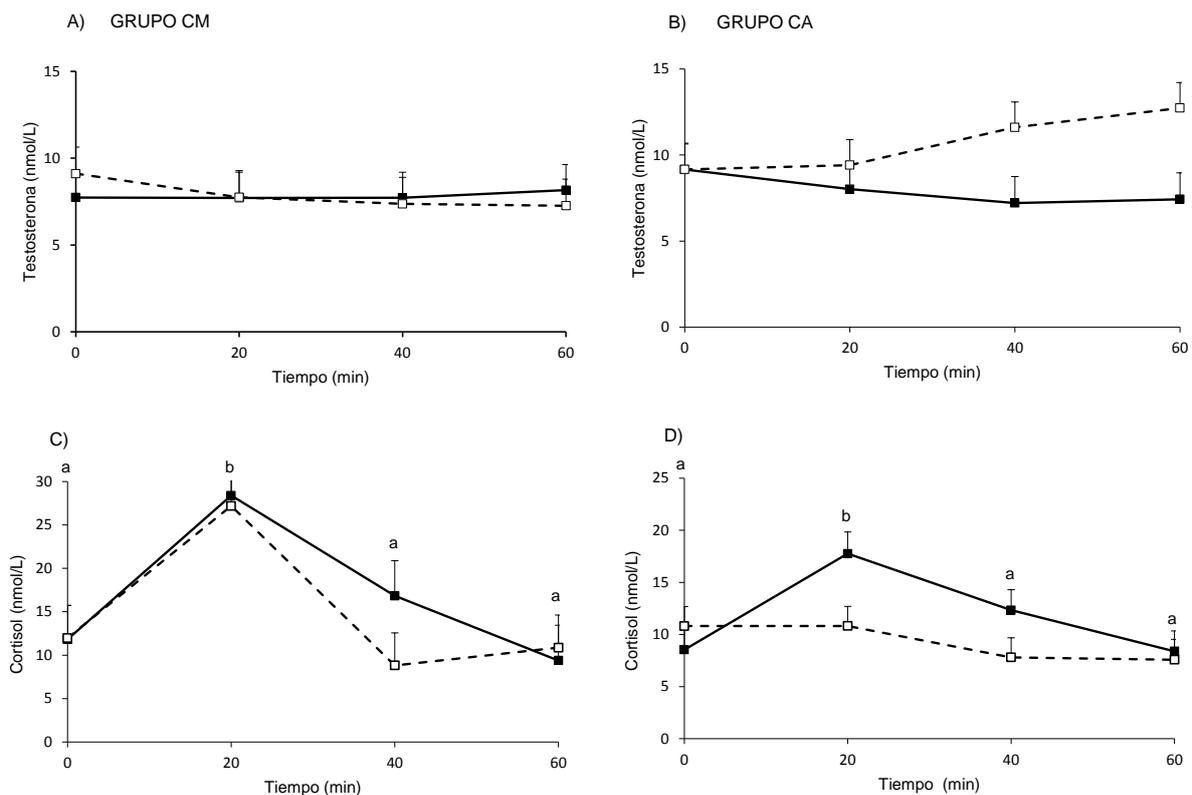


Fig. 2. Concentración sérica de testosterona (A y B) y concentración de cortisol (C y D) en tests de comportamiento sexual en competencia (—■—) o no competencia (--□--) realizados durante la primera estación reproductiva en carneros criados con sus madres (A y C) y en carneros criados artificialmente (B y D). Los tests se realizaron durante los primeros 20 minutos. Letras diferentes indican diferencias entre tiempos.

5.2 Segunda estación reproductiva

5.2.1 Comportamiento sexual

En ambos grupos (CM y CA) hubo una disminución de las montas (CM $p=0,003$; CA $p=0,001$), montas con eyaculación (CM $p=0,007$; CA $p=0,002$), total de montas (CM $p=0,002$; CA $p=0,001$) y relación entre eyaculaciones/total de montas (CM $p=0,01$; CA $p=0,002$) por efecto de la competencia (Tabla 2). También se observó una disminución en el número de: olfateos ano-genitales ($p=0,02$), acercamientos laterales ($p=0,02$), e intentos de monta ($p=0,02$) por efecto de la competencia solo en los carneros CA (Tabla 2).

Tabla 2: Frecuencia de las unidades de comportamiento sexual (media \pm SEM) desplegadas por carneros criados por sus madres (CM) y por los criados artificialmente (CA) registrado en los tests sexuales competitivos y no competitivos, durante la segunda estación reproductiva.

	Grupo CM			Grupo CA		
	No competitivo	Competitivo	P	No competitivo	Competitivo	P
Olfateos ano-genitales	6,6 \pm 1,2	5,5 \pm 0,9	ns	5,7 \pm 1,0	3,1 \pm 0,7	0,02
Acercamientos Laterales	21,1 \pm 3,4	14,0 \pm 3,9	ns	18,5 \pm 6,7	6,7 \pm 2,3	0,02
Flehmen	0,6 \pm 0,2	0,5 \pm 0,3	ns	0,2 \pm 0,1	0,08 \pm 0,08	ns
Intentos de monta	2,5 \pm 0,8	1,6 \pm 0,7	ns	3,2 \pm 1,1	0,5 \pm 0,1	0,02
Montas	15,5 \pm 3,6	3,5 \pm 1,5	0,003	10,4 \pm 2,4	0,5 \pm 0,2	0,001
Montas con eyaculación	1,9 \pm 0,4	0,38 \pm 0,3	0,007	2,1 \pm 0,3	0,08 \pm 0,08	0,002
Total de montas	17,5 \pm 3,6	3,8 \pm 1,8	0,002	12,5 \pm 2,2	0,6 \pm 0,3	0,001
Eyaculaciones/ total de montas	0,19 \pm 0,08	0,03 \pm 0,02	0,01	0,24 \pm 0,1	0,03 \pm 0,03	0,002

ns- diferencia no significativa

5.2.2 Concentración sérica de cortisol y testosterona

En los carneros CA, la competencia no afectó las concentraciones de testosterona, pero hubo interacción entre la competencia y el tiempo ($p=0,008$). Las concentraciones de testosterona en los carneros CA se incrementaron desde los 40 a los 60 min ($p=0,0001$) en los tests no competitivos, pero no en los competitivos (Fig. 3A). En los carneros CM las concentraciones de testosterona tendieron a ser menores en los test competitivos en comparación con los no competitivos ($7,9 \pm 4,8$ nmol/L vs $20,0 \pm 4,8$ nmol/L, $p = 0,09$, respectivamente), pero ésta variable no cambió con el tiempo ni hubo interacción entre competencia y tiempo.

No se observó efecto de la competencia o de la interacción entre la competencia y el tiempo sobre la concentración de cortisol en ambos grupos (CA o CM). Las concentraciones de cortisol cambiaron con el tiempo en los carneros CA y CM ($p<0,0001$): se incrementaron desde el tiempo cero hasta llegar a su valor máximo final de los tests (20 min), para disminuir desde los 20 min a los 60 min ($p<0,0001$) (Fig. 3C y 3D).

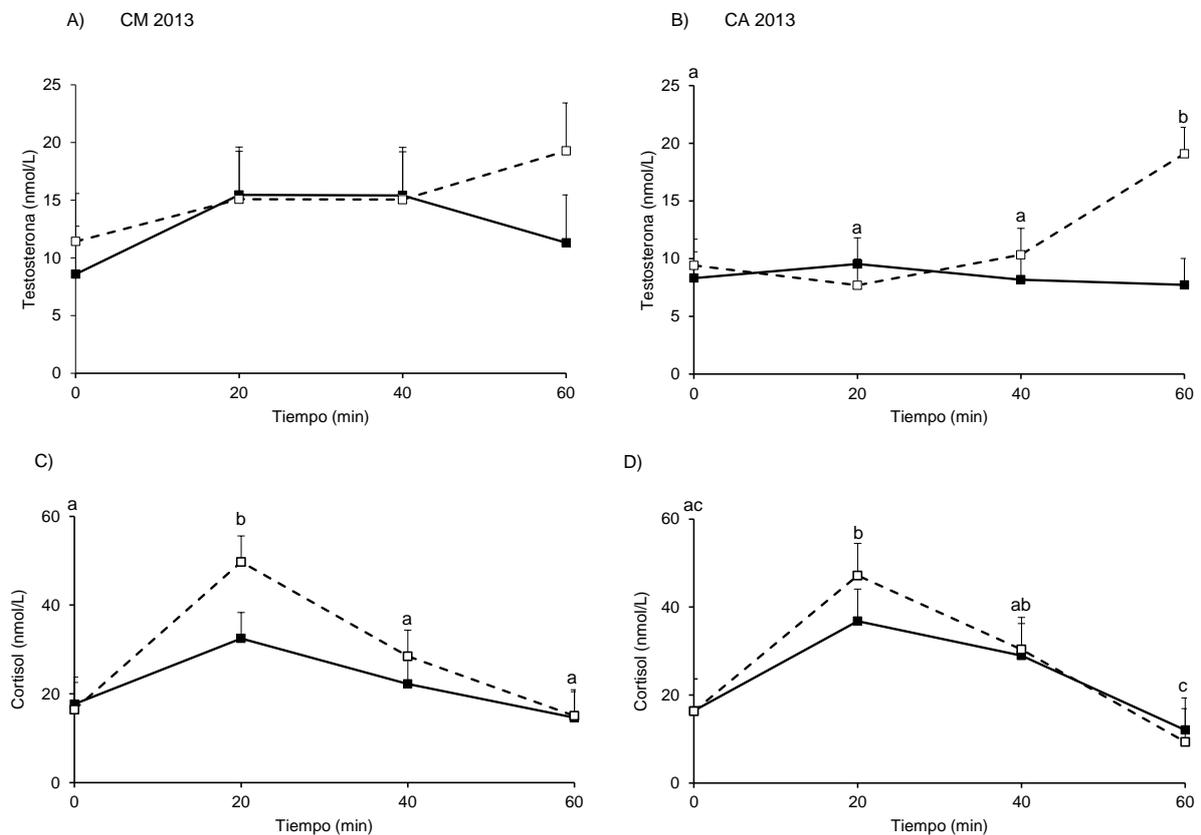


Fig. 3. Concentración sérica de testosterona (A y B) y concentración de cortisol (C y D) luego de los test de comportamiento sexual en competencia (—■—) o no competencia (--□--) realizados durante la segunda estación reproductiva en carneros criados con sus madres (A y C) y en carneros criados artificialmente (B y D). Los tests se realizaron durante los primeros 20 min. Letras diferentes indican diferencias entre tiempos.

5. DISCUSIÓN

En el presente trabajo se demostró que los carneros criados por sus madres durante la lactancia fueron menos afectados por la competencia por una hembra en celo que los corderos criados artificialmente. Esto se evidenció por la disminución de casi todas las unidades de comportamiento sexual en los CA durante la segunda estación reproductiva, a diferencia de la disminución de los comportamientos vinculados solamente con la cópula en los CM en competencia. Durante la primera estación reproductiva, los CM manifestaron un aumento de la actividad de cópula, hecho no observado en los CA, en los que solo hubo una tendencia al aumento del número total montas.

El aumento de la actividad de cópula de los carneros CM en la primera estación reproductiva durante la competencia, podría deberse a una lucha por el recurso como lo es la hembra en celo frente a los carneros CA, así como al establecimiento de ciertas señales vinculadas con el estatus social de los mismos. Ungerfeld (2012) concluyó que la actividad sexual puede ser dirigida, al menos parcialmente, para reafirmar o reforzar relaciones de dominancia al observar que la presencia de carneros de bajo rango estimuló la actividad sexual de carneros de rango medio, manifestado por un aumento de la frecuencia de montas y montas con eyaculación. Por lo tanto, en los tests de comportamiento sexual en competencia durante la primera estación reproductiva, los carneros podrían haber luchado no solo por un recurso en particular, sino por el establecimiento del estatus social entre los mismos. Durante la primera estación reproductiva los carneros tenían un menor tamaño corporal, recién entraban a la pubertad y no habían competido nunca con otro animal, lo que puede haber determinado una menor estabilidad social en comparación con la segunda estación reproductiva. La lucha por el recurso y por el estatus social podrían haber resultado en dos situaciones generadoras de estrés para los carneros, y dados los resultados obtenidos, podríamos concluir que los carneros CM estuvieron mejor preparados para enfrentar la competencia por una hembra en celo que los CA.

Durante la segunda estación reproductiva se observó una disminución del comportamiento sexual en ambos grupos de carneros en competencia. Estos resultados coinciden con lo anteriormente reportado por Ungerfeld y González-Pensado (2009) quienes observaron que las expresiones de comportamiento sexual decrecen en todos los carneros siempre que se testean en ensayos competitivos. Las diferencias encontradas en el comportamiento sexual entre los tests individuales y los competitivos durante la segunda estación se observaron en aquellos eventos relacionados con la fase apetitiva o motivacional (de cortejo) (ver revisión: Espinosa y col, 2013). En base a estos resultados se demuestra que la ausencia de la madre durante la lactancia afecta negativamente el despliegue de los comportamientos sexuales relacionados con la motivación sexual en carneros en condiciones de competencia.

Estudios anteriores concluían que el vínculo con la madre mejora el desarrollo reproductivo y el comportamiento sexual adulto en corderos (Damián y col., 2015), hecho evaluado en tests de comportamiento sexual individual con una hembra en celo. Nuestros resultados demuestran que la ausencia de la madre durante la lactancia impacta también negativamente en la forma en que los carneros responden a los tests de comportamiento sexual en competencia. Esto se evidenció por una menor concentración de testosterona conjuntamente con una disminución de la motivación sexual durante los tests competitivos en los carneros CA. Por lo que, podemos concluir que el vínculo con la madre mejora también el comportamiento sexual adulto en competencia en carneros.

En nuestro estudio, no se observaron diferencias en las concentraciones séricas de cortisol en ninguno de los grupos durante la primera y la segunda estación reproductiva, tanto en condiciones de competencia o no. Es posible que en ambos grupos, la competencia por una hembra en celo representó un evento estresante que determinó una respuesta en la concentración sérica de cortisol similar. Por lo tanto, basados en este único indicador de estrés (cortisol sérico) es posible afirmar que la respuesta de estrés frente a un test de comportamiento sexual en competencia por una hembra en celo no fue afectada por efecto de ser criados o no por sus madres. Sin embargo, los carneros CA fueron afectados más negativamente por la situación de estrés que los CM, ya que se observó una disminución del comportamiento sexual y de la concentración sérica de testosterona en los mismos por efecto de la competencia.

La competencia disminuyó las concentraciones séricas de testosterona en los carneros CA durante la segunda estación reproductiva en los tests competitivos, lo que refuerza el hecho de que en este grupo se observó conjuntamente una disminución de la motivación sexual. Los tests de competencia por una hembra en celo, son un evento estresante, y los sistemas activados por el estrés podrían impactar negativamente la función reproductiva a diferentes niveles del eje hipotálamo-hipófiso-gonadal. Frente a una situación de estrés como es el test de competencia por la hembra se produce la liberación de glucocorticoides como el cortisol, que suprime la esteroidogénesis a nivel testicular hecho que puede explicar la disminución de los niveles de testosterona en sangre (Chichinazde y Chichinazde, 2008). Lacuesta y Ungerfeld (2012) reportaron que la competencia por hembras en celo en carneros disminuye la concentración de testosterona y la mayoría de los comportamientos sexuales. Por lo tanto, en los carneros CA el estrés impactó de forma más negativa sobre la función reproductiva que en los CM, hecho evidenciado por la disminución de niveles de testosterona sérica y consecuentemente de la motivación sexual.

En base a la información generada en nuestro trabajo, se demuestra que la ausencia de la madre durante la lactancia en corderos afecta el despliegue del comportamiento sexual adulto relacionado con la motivación sexual en carneros. Por otro lado, las condiciones de cría antes del destete (con o sin madre) condicionan la respuesta de miedo o estrés de las crías.

La contribución de cada carnero para mejorar la fertilidad de la majada dependerá del número de ovejas montadas con éxito, lo que estará bajo la influencia de factores como el comportamiento sexual y las interacciones sociales entre los carneros (Tilbrook y Cameron, 1990). Por esto es importante estudiar los efectos de la competencia sobre el comportamiento sexual a nivel de corral, como forma de predecir el comportamiento sexual o de apareamiento a nivel de campo. A campo, los carneros compiten por el acceso a las hembras en celo, por lo que predecir que carneros responderán con un mayor despliegue de su comportamiento sexual y con una menor respuesta de estrés frente a la competencia es de mucha utilidad.

5. CONCLUSIONES

La presencia y el vínculo con la madre durante la lactación afecta positivamente la forma en que los carneros responden sexualmente en tests de competencia por una hembra en celo. Los carneros criados con la madre se vieron menos afectados por efecto de la competencia que los criados artificialmente. Si bien no se presentaron diferencias en las concentraciones séricas de cortisol entre ambos grupos, los carneros CM presentaron mayor motivación sexual y concentración sérica de testosterona que los CA.

6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Aisa, B., Tordera, R., Lasheras, B., Del Río, J., Ramírez, M.J. (2007). Cognitive impairment associated to HPA axis hyperactivity after maternal separation in rats. *Psychoneuroendocrinology*. 32: 256-266.
2. Al-Nakib FM, Lodge GA, Owen JB. (1986). A study of sexual development of ram lambs. *Animal Production*. 43: 459-468.
3. Banks, E.M. (1964). Some aspects of sexual behavior in domestic sheep, *Ovis aries*. *Behavior*. 23: 249-279.
4. Birke L, Sadler D. (1987). Differences in maternal behavior of rats and the sociosexual development of the offspring. *Developmental Psychobiology*. 20: 85-99.
5. Borg K. E., Esbenshade K. L., Johnson B. H. (1992). Effects of sexual experience, season, and mating stimuli on endocrine concentrations in the adult ram. *Hormones and behavior*. 26: 87-109.
6. Casteilla, L., Oregur, P., Signoret, J.P. (1987). Effects of Rearing Conditions on Sexual Performance in the Ram: Practical Use. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 19: 111-118.
7. Chichinadze, K., Chichinadze, N. (2008). Stress-induced increase of testosterone: Contributions of social status and sympathetic reactivity. *Physiol. Behav.* 94: 595-603.
8. Cunningham, J. *Tratado de fisiología veterinaria*. (1999). Ed. Guanabara. 528 p.
9. Damián, J.P., Hötzel, M.J., Banchemo, G., Ungerfeld, R. (2013). Behavioural response of grazing lambs to changes associated with feeding and separation from their mothers at weaning. *Research in Veterinary Science*. 95: 913-918.
10. Damián, J.P., y Ungerfeld, R. (2013). Indicadores de bienestar animal en especies productivas: una revisión crítica. *Archivos Latinoamericanos de Producción Animal*. 21: 103-113.
11. Damián, J.P., Beracochea, F., Hötzel, M.J., Banchemo, G., Ungerfeld, R. (2015). Reproductive and sexual behavior development of dam or artificially reared male lambs. *Physiol. Behav.* 147: 47-53.
12. Erhard, H.W.; Price, E.O.; Dally, M.R. (1998). Competitive ability of rams selected for high and low levels of sexual performance. *Anim. Sci.* 66: 403-408.
13. Espinosa Cervantes, R.; Córdova Izquierdo, A.; Soto González, R. (2013). Revisión: Comportamiento sexual en ovinos y caprinos. *Sociedades rurales, producción y medio ambiente*. 13 (26): 99-126.
14. Fillion T.J., Blass E.M. (1986). Infantile experience with suckling odors determines adult sexual behavior in male rats. *Science*. 231: 729-731.
15. Fowler, D.G., Jenkins, L.D. (1976). The effects of dominance and infertility of rams on reproductive performance. *Appl. Anim Ethol*. 2: 327-337.
16. Gordon, I. (1999). *Controlled reproduction in sheep and goats*. Wallingford: Cab International. v.2.
17. Gonzalez, R., Orgeur, P., Signoret, J.P. (1988). Luteinizing hormone, testosterone and cortisol responses in rams upon presentation of estrus females in the nonbreeding season. *Theriogenology*. 30: 1975-1986.
18. Hafez, B., Hafez, E.S. (2002). *Reproducción e inseminación artificial en animales*. 7ª ed. México. McGraw-hill. 591p.
19. Hernández, H., Terrazas, A., Poindron, P., Ramírez-Vera, S., Flores, J. A., Delgadillo, J.A., Vielma, J., Duarte, G., Fernández, I. G., Fitz-Rodríguez, G., Retana-Márquez, S., Muñoz-Gutiérrez, M., Serafín, N. (2012). Sensorial and physiological control of maternal behavior in small ruminants: sheep and goats. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*. 15: 91-102.

20. Holmes, R. J. (1986). Sexual behavior of sheep. En: Morrow, D. A. (Ed), *Current Therapy in Theriogenology, Diagnosis, Treatment, Prevention of reproduction diseases in small and large animals*. 2a ed. Philadelphia and Eastbourne. Elsevier, p 870-873.
21. Hull, M., Wood, I., McKenna, E. (2006). *Neurobiology of Male Sexual Behavior*. En Knobil, E., Neills, J. *Physiology of Reproduction*. 3a ed. Amsterdam. Ed. Neill, D. 33: 1729-1824.
22. Illius, A. W., Hayes, N. B., Lamming, G. E. (1976a). Effects of ewe proximity on peripheral plasma testosterone levels and behavior in the ram. *J. Reprod. Fert.* 48: 25-32.
23. Illius, A.W., Haynes, N.B., Purvis K, Lamming G E. (1976b). Plasma concentrations of testosterone in the developing ram in different social environments. *J. Reprod. Fertil.* 48: 17-24.
24. Katz, L.S., Price, E.O., Wallach, S.J., Zenchak, J.J. (1988). Sexual performance of rams reared with or without females after weaning. *Journal Animal Science*. 66: 1166-1173.
25. Kendrick, K.M., Hinton, M.R., Atkins, K. (1998). Mothers determine sexual preferences. *Nature*. 395: 229-230.
26. Knobil E., Neills, J. (2006). *Neurobiology of Male Sexual Behavior*. 3ra ed. Amsterdam. Elsevier, 3230 p.
27. Kridli, R.T., Said, S.I. (1999). Libido testing and the effect of exposing sexually naive Awassi rams to estrous on sexual performance. *Small Rumin. Res.* 32: 149-152.
28. Lacuesta, L., Ungerfeld, R. (2012). Sexual performance and stress response of previously unknown rams after grouping them in dyads. *Animal Reproduction Science*. 134:158-163.
29. Lenz, K., Sengelaub, D. (2006). Maternal licking influences dendritic development of motoneurons in a sexually dimorphic neuromuscular system. *Brain Research*. 1092: 87-99.
30. Lévy, F., Keller, M. (2008). *Neurobiology of Maternal Behavior in Sheep*. *Advances in the Study of Behavior*. 38: 399-437.
31. 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.
32. Mogi, K., Nagasawa, M., Kikusui, T. (2011) Developmental consequences and biological significance of mother–infant bonding. *Progress in Neuro-Psychopharmacology & Biological Psychiatry*. 35: 1232-1241.
33. Moore, C.L. (1984). Maternal contributions to the development of masculine sexual behavior in laboratory rats. *Developmental Psychobiology*. 17: 347-356.
34. Moore, C.L. (1992). The role of maternal stimulation in the development of sexual behavior and its neural basis. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 662: 160-177.
35. Napolitano, F., Marino, V., De Rosa, G., Capparelli, R., Bordi, A. (1995). Influence of artificial rearing on behavioral and immune response of lambs. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 45: 245-253.
36. Nishi, M., Horii-Hayashi, N., Sasagawa, T., Matsunaga, W. (2013). Effects of early life stress on brain activity: Implications from maternal separation model in rodents. *General and Comparative Endocrinology*. 181: 306-30
37. Nowak, R., Porter, R.H., Lévy, F., Orgeur, P., Schaal, B. (2000) Role of mother–young interactions in the survival of offspring in domestic mammals. *Reviews of Reproduction*. 5: 153-163.

38. Nowak, R., Keller, M., Lévy, F. (2011). Mother–young relationships in sheep: a model for a multidisciplinary approach of the study of attachment in mammals. *J. Neuroendocrinol.* 23: 1042-1053.
39. Nowak, R., Poindron, P. (2006). From birth to colostrum: early steps leading to lamb survival. *Reprod. Nutr. Dev.* 46: 431-446.
40. Orihuela, A. (2014). La conducta sexual del carnero. Revisión. *Revista Mexicana Ciencia Pecuaria.* 5: 49-89.
41. Orihuela, A., Price, E. (2010). Conducta animal aplicada al cuidado y producción pecuaria. Editorial Trillas. 20-21.
42. Pacheco, A., y Quirino, C.R (2010). Comportamento sexual em ovinos. *Rev. Bras. Reprod. Anim.* 34: 87-97.
43. Patel, M., Das, N., Pandey, H.N., Yadav, M.C., Girish, P.S. (2005). Mating and incidental activities of ram (*Ovis aries*) when exposed to ewe(s) and competitor ram in pen mating condition. *Asian-Aust. J. Anim. Sci.* 18: 463-469.
44. Poindron, P., Le Neindre, P. (1980). Endocrine and sensory regulation of maternal behavior in the ewe. *Advances in the Study of Behavior.* 11: 75-119.
45. Poindron, P., Caba, M., Gomora Arrati, P., Krehhbiel, D., Beyer C. (1994) Responses of maternal and non-maternal ewes to social and mother-young separation. *Behavioural Processes.* 31: 97-110.
46. Poindron, P., Otal, J., Ferreira, G., Keller, M., Guesdon, V., Nowak, R., Lévy, F. (2010). Amniotic fluid is important for the maintenance of maternal responsiveness and the establishment of maternal selectivity in sheep. *Animal.* 4: 2057-2064.
47. Price, O.E., Estep, D.Q., Wallach, S.J.R., Dally, M.R. (1991). Sexual performance of rams as determined by maturation and sexual experience. *J. Anim. Sci.* 69: 1047-1052.
48. Price, E.O., Borgwardt, R., Blackshaw, J.K., Blackshaw, A., Dally, M.R., Erhard, H. (1994). Effect of early experience on the sexual performance of yearling rams. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 42: 41-48.
49. Rhees, R., Lephart, E., Eliason, D. (2001). Effects of maternal separation during early postnatal development on male sexual behavior and female reproductive function. *Behavioural Brain Research.* 123: 1-10.
50. Remeyer, A., Bouissou M.F. (1992). Assessment of fear reactions in domestic sheep, and influence of breed and rearing conditions *Appl. Anim. Behav. Sci.* 34: 93-119.
51. Rivier, C., Rivest, S. (1991). Effect of Stress on the Activity of the Hypothalamic-Pituitary-Gonadal Axis: Peripheral and Central Mechanisms. *Biology of Reproduction.* 45: 523-532.
52. Ruiz de la Torre, J. L., Manteca, X., 1999. Effects of testosterone on aggressive behavior after social mixing in male lambs. *Physiol. Behav.* 68: 109-113.
53. Sequeira-Cordero, A., Masís-Calvo, M., Mora-Gallegos, A., Fornaguera-Trías, J. (2013). Maternal behavior as an early modulator of neurobehavioral offspring responses by Sprague-Dawley rats. *Behavioural Brain Research.* 237: 63-70.
54. Stellflug, J., Cockett, N., Lewis, G. (2006). Relationship between sexual behavior classifications of rams and lambs sired in a competitive breeding environment. *Journal Animal Science.* 84: 463-468.
55. Stellflug, J., Lewis, G. (2007). Effects of early and late exposure to estrual ewes on ram sexual performance classifications. *Animal Reproduction Science.* 97: 295-302.
56. Tamashiro, K. L. K., Nguyen, M. M. N., Sakai, R. R. (2005). Social stress: From rodents to primates. *Frontiers in Neuroendocrinology.* 26: 27-40.
57. Tilbrook, A.J., Turner, A.I., Clarke, I.J. (2000). Effects of stress on reproduction in non-rodent mammals: the role of glucocorticoids and sex differences. *J. Reprod. Fert.* 5: 105-113.

58. Ungerfeld, R., González-Pensado, S.P. (2008). Social rank affects reproductive development in male lambs. *Anim. Reprod. Sci.* 109: 161-171.
59. Ungerfeld, R. (2011). *Reproducción en los animales domésticos*. Montevideo, Melibea, V. 1, 293 p.
60. Ungerfeld, R. (2012). Sexual behavior of medium ranked rams toward non estrual ewes is stimulated by the presence of low ranked rams. *Journal of Veterinary Behavior*. 7: 84-87.
61. Vandenheeden, M., Bouissou, M.F. (1993). Sex differences in fear reactions in sheep. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 37: 39-55.
62. Zhang, L.X., Levine, S., Dent, G., Zhan, Y., Xing, G., Okimoto, D., Gordon, M.K., Post, R.M., Smith, M.A. (2002). Maternal deprivation increases cell death in the infant rat brain. *Developmental Brain Research*. 133: 1-11.
63. 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.