

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA  
FACULTAD DE VETERINARIA**

**PROGRAMACIÓN FETAL POR SUBNUTRICIÓN Y ATRACTIVIDAD SEXUAL DE  
CORDEROS CORRIEDALE DE 7 MESES**

**“por”**

**DE AVILA SESSA, Angela Mariana  
INZAURRALDE NAUGE, Gerardo Vicente**

TESIS DE GRADO presentada como uno  
de los requisitos para obtener el título de  
Doctor en Ciencias Veterinarias  
Orientación: Producción Animal / Higiene,  
Inspección-Control y Tecnología de los  
Alimentos de Origen Animal

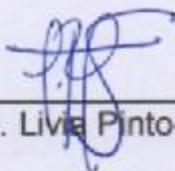
MODALIDAD: Ensayo experimental

**MONTEVIDEO  
URUGUAY  
2022**

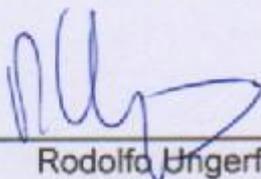
PÁGINA DE APROBACIÓN

Tesis de grado aprobada por:

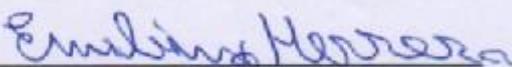
Presidente de mesa:

  
\_\_\_\_\_  
Dra. Livia Pinto-Santini

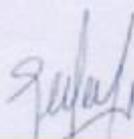
Segundo miembro (Tutor):

  
\_\_\_\_\_  
Rodolfo Ungerfeld

Tercer miembro:

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Emiliano Herrera

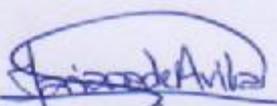
Cuarto miembro (Co – Tutor):

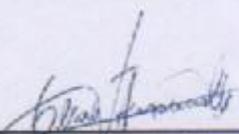
  
\_\_\_\_\_  
Francisco Sales

Fecha:

\_\_\_\_\_  
29/12/2022

Autores:

  
\_\_\_\_\_  
Mariana de Avila

  
\_\_\_\_\_  
Gerardo Inzaurrealde

## AGRADECIMIENTOS

A nuestra Facultad por brindarnos conocimientos y experiencias para nuestra vida profesional y personal, a través de los docentes, funcionarios (Biblioteca, Bedelía, Cantina, Mantenimiento, Transporte), y nuestros colegas de estudio, que a lo largo de esta carrera de largo aliento algunos estuvieron desde que ingresamos y otros nos fuimos conociendo en el camino.

A nuestro Tutor Rodolfo Ungerfeld por tenernos paciencia y esperar el momento en que estos tesisistas se pusieran a escribir, por todo el apoyo que nos brindó en la cercanía y a la distancia, siempre estuvo y sin hacernos esperar.

A nuestro Co-Tutor Francisco Sales que nos recibió en su país, por su hospitalidad, su apoyo en la estadía y a la distancia, y a todo el equipo de INIA Kampenaike con el que convivimos, a Don Salvador por transmitirnos su conocimiento, y especialmente a Fernando que nos brindó una gran mano en los corrales, por su apoyo y buena voluntad, a Blanquita y su marido, que mediante sus comidas nos hizo sentir como en casa. A todos esos chilenos y chilenas que nos cruzamos en el camino que nos regalaron un recuerdo que contar para acordarnos de su hermoso país.

A Paola, Maira, Noelia, Adrián, Gerardo, Mariana, a este grupo humano con el que convivimos lejos de nuestra casa pero que lo sentimos como nuestro hogar “en el fin del mundo”, gracias por las sonrisas, el conocimiento y las enseñanzas compartidas, por las charlas profundas. Gracias por su buena energía en este trabajo experimental.

Quiero agregar a manera personal, una evocación y agradecimiento, para veterinarios docentes y compañeros de OPA Sur 2017, por el tiempo y enseñanzas compartidas. A mis amigos, mi familia toda, en especial mi padre y hermana, grandes apoyos para llegar a este punto, a Leti por acompañar y aguantar este tiempo nómada, y a mi madre María Teresa Nauge, timón y sonrisa guía, quien sin poder completar educación primaria transitó la vida iluminadamente y cultivó más potencial educativo del que pueda yo alcanzar con una carrera universitaria.

A Alfonso de Avila mi hermano, quien me sembró la semillita de estudiar una carrera relacionada a la vida rural, a tan corta edad y en tan pocos años que pudimos compartir. A mis padres que me regalaron crecer en el campo y me dejan por herencia el poder haber estudiado una carrera universitaria. A mi hermana por templar mi carácter y siempre mostrarme un nuevo desafío. A Francisco, mi compañero del camino por esta vida, por ser mi gran apoyo, por acompañarme en todo momento, por sus consejos y silencios. A mis amigos y amigas, por su presencia ya sea cercana o a la distancia.

A ti estudiante que leerás esta Tesis que nos llevó tiempo, esfuerzo y sacrificio: llegarás a la meta, es cuestión de un día a la vez y si eres afortunado esta Facultad te regalará amigos que serán familia. No desistas, sigue intentándolo es solo cuestión de estar decidido a disponer tu tiempo. Tendrás obstáculos, a veces, hasta uno mismo se los pone, supéralos y se amable con quien te tiende una mano. Cuando nada te salga, acéptalo, y vuelve a intentar. Se agradecido y no olvides de dónde vienes, quién eres, y a dónde quieres ir y con quién, luego de este pasaje por la Universidad.

## TABLA DE CONTENIDO

	PÁGINAS
PÁGINA DE APROBACIÓN.....	1
AGRADECIMIENTOS.....	2
LISTA DE CUADROS Y FIGURAS.....	5
<b>RESUMEN</b> .....	<b>6</b>
<b>SUMMARY</b> .....	<b>7</b>
<b>1. INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>8</b>
<b>2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA</b> .....	<b>10</b>
2. 1. Programación fetal.....	10
2. 1. 1. Generalidades.....	10
2. 1. 2. Placenta y programación fetal.....	10
2. 1. 3. Factores que intervienen en la programación fetal.....	11
2. 1. 3. 1. Factores hormonales.....	11
2. 1. 3. 2. Factores nutricionales.....	12
2. 1. 4. Programación fetal y la influencia de la nutrición en la reproducción.....	15
2. 1. 5. Influencia en las gónadas.....	16
2. 2. Pubertad del cordero.....	18
2. 3. Comportamiento reproductivo.....	21
2. 3. 1. Generalidades.....	21
2. 3. 2. Factores que intervienen en el comportamiento sexual.....	22
2. 3. 2. 1. Raza, genética, edad.....	23
2. 3. 2. 2. Estacionalidad, fotoperíodo.....	24
2. 3. 2. 3. Factores endócrinos.....	25
2. 3. 2. 4. Factores sociales.....	25
2. 3. 3. Influencias de la jerarquía y el rango social.....	27
2. 3. 4. Comportamiento sexual en el carnero.....	28
2. 3. 4. 1. Alcance de la testosterona.....	28
2. 3. 4. 2. Demostración del comportamiento sexual del carnero.....	29
2. 3. 4. 3. Preferencias de la pareja sexual.....	30
2. 3. 4. 4. Diferenciación sexual.....	30
2. 3. 5. Demostración del comportamiento sexual de la oveja.....	31
2. 3. 5. 1. Características atractivas para el carnero.....	33

2. 3. 6. Evaluación del comportamiento sexual en el macho.....	34
<b>3. HIPÓTESIS.....</b>	<b>37</b>
<b>4. OBJETIVOS.....</b>	<b>37</b>
<b>5. MATERIALES Y MÉTODOS.....</b>	<b>38</b>
5. 1. Localización, animales experimentales, tratamiento.....	38
5. 2. Diseño experimental, evaluación del comportamiento sexual.....	40
5. 3. Análisis estadístico.....	41
<b>6. RESULTADOS.....</b>	<b>42</b>
<b>7. DISCUSIÓN.....</b>	<b>43</b>
<b>8. CONCLUSIONES.....</b>	<b>45</b>
<b>9. BIBLIOGRAFÍA.....</b>	<b>46</b>

## LISTA DE CUADROS Y FIGURAS

	PÁGINAS
<b>Figura 1.</b> Ubicación geográfica de la ciudad de Punta Arenas, Región de Magallanes Antártica Chilena, Chile.	.....38
<b>Figura 2.</b> Ubicación geográfica de la ciudad de Punta Arenas, Región de Magallanes y Antártica Chilena, Chile.	.....38
<b>Figura 3.</b> Ubicación geográfica de campo experimental de INIA Kampenaiké, Región de Magallanes y Antártica Chilena, Chile.	.....39
<b>Figura 4.</b> Vista aérea de las instalaciones del campo experimental de INIA Kampenaiké, Región de Magallanes y Antártica Chilena, Chile.	.....40
<b>Figura 5.</b> Esquema del corral donde se realizaron las pruebas.	.....41
<b>Cuadro 1.</b> Pesos al nacimiento y al momento de realizar el trabajo.	.....42
<b>Cuadro 2.</b> Resultados de los test.	.....42

## RESUMEN

La programación fetal se define como la respuesta del feto a estímulos o injurias que se producen en el ambiente intrauterino, que resulte en un cambio fisiológico o metabólico a largo plazo o en su descendencia. Cambios nutricionales durante la gestación pueden modificar el ambiente uterino, programando efectos reproductivos en sus crías. El objetivo de esta tesis fue evaluar si la suplementación a partir del día 44 de gestación en ovejas subnutridas influye en la atractividad sexual de sus hijos. El presente trabajo fue realizado en un sistema extensivo de producción ovina de Chile, en la XII Región de Magallanes y la Antártica Chilena, que se caracteriza por su clima frío (temperaturas medias anuales  $\leq 10^{\circ}\text{C}$ ), donde las alternativas productivas son limitadas y deben adaptarse a las condiciones imperantes. Se utilizaron 24 corderos Corriedale de 7 meses de edad. Los corderos utilizados en el experimento eran hijos de 24 ovejas que recibieron dos tratamientos ( $n=12/\text{tratamiento}$ ): 1) alimentadas con pastura natural (PC: 4-6% y EM: 2,1 Mcal/kg) + suplemento (PC: 22%; EM: 3,0 Mcal/kg), identificados como el grupo azul (GA); y 2) control: alimentadas únicamente con pastura natural (PC: 4-6% y EM: 2,1 Mcal/kg) durante toda la gestación, identificados como el grupo rojo (GR). El peso de ambos grupos no fue diferente ni al nacimiento ( $4,97 \pm 0,2 \text{ kg}$  vs  $5,3 \pm 0,8 \text{ kg}$ ) ni antes de hacer el trabajo a los 7 meses de edad ( $39,9 \pm 1,0 \text{ kg}$  vs  $40,9 \pm 1,2 \text{ kg}$ ). Se utilizaron 24 ovejas control, a las que se les sincronizó su estro para realizar el test de preferencia y así determinar qué cordero era más atractivo. Los datos obtenidos fueron evaluados mediante un test, en el que se amarraron dos corderos de distinto tratamiento en dos áreas distintas de un mismo corral a distancias equidistantes desde el punto de entrada de la oveja (extremo contrario a la ubicación de los corderos). No hubo diferencias en ninguna variable del test realizado: número de veces que las ovejas entraron al área de cada cordero, tiempo que permanecieron en el área tanto de GR como de GA, latencia a entrar a cada área, y el número de veces que las ovejas entraron al área de cada cordero. En conclusión, suplementar a las ovejas en pastura natural, a partir del día 44 de gestación no influyó en la atractividad sexual de sus hijos a los 7 meses de edad, al menos en las condiciones de este estudio, en que los corderos no difirieron en el peso al nacer ni al momento de ser evaluados.

## SUMMARY

Fetal programming is defined as the response of the fetus to stimuli or insults that occur in the intrauterine environment, which results in a long-term physiological or metabolic change or in its offspring. Nutritional changes during pregnancy can modify the uterine environment, programming reproductive effects on their offspring. The objective of this thesis was to evaluate whether supplementation from day 44 of gestation on undernourished ewes influences the sexual attractiveness of their offspring. The present work was carried out in an extensive sheep production system in Chile, in the XII Region of Magallanes and the Chilean Antarctic, which is characterized by its cold climate (average annual temperatures  $\leq 10^{\circ}\text{C}$ ), where productive alternatives are limited and they must be adapted to the prevailing conditions. Twenty-four 7-month-old Corriedale lambs were used. The lambs used in the experiment were sons of 24 ewes that received two treatments (n=12/treatment): 1) fed with natural pasture (PC: 4-6% and ME: 2.1 Mcal/kg) + supplement (PC : 22%; ME: 3.0 Mcal/kg), identified as the blue group (GA); and 2) control: fed only with natural pasture (PC: 4-6% and ME: 2.1 Mcal/kg) during the entire gestation, identified as the red group (GR). The weight of both groups was not different at birth ( $4.97 \pm 0.2$  kg vs.  $5.3 \pm 0.8$  kg) or before doing the job at 7 months of age ( $39.9 \pm 1.0$  kg vs.  $40.9 \pm 1.2$  kg). Twenty-four control ewes were used, to which their estrus was synchronized to carry out the preference test and thus determine which lamb was more attractive. The data obtained were evaluated by means of a test, in which two lambs from different treatments were tied up in two different areas of the same pen at equidistant distances from the entry point of the ewe (opposite end to the location of the lambs).

There were no differences in any variable of the test performed: number of times that the ewes entered the area of each lamb, time that they remained in the area of both GR and GA, latency to enter each area, and the number of times that the sheep entered the area of each lamb.

In conclusion, supplementing ewes on natural pasture, from day 44 of gestation, did not influence the sexual attractiveness of their offspring at 7 months of age, at least under the conditions of this study, in which the lambs did not differ in weight at birth or at the time of being evaluated.

## 1. INTRODUCCIÓN

La Patagonia austral de Chile representa sistemas extensivos de crianza ovina en climas fríos, donde generalmente la principal fuente de alimento es la pastura natural. Esta región se caracteriza por temperaturas medias anuales bajas ( $\leq 10^{\circ}\text{C}$ ), con inviernos muy fríos, donde la nieve suele cubrir la pastura por largos períodos (Joy et al., 2020). La producción de ovinos es una actividad económica muy importante en esta región, dada su amplia zona de confort térmico y gran resistencia (Joy et al., 2020). Debido a la estacionalidad reproductiva de la especie, la temporada de apareamiento suele ocurrir durante el otoño, después de haber pasado una temporada estival, con una mayor disponibilidad de forraje. Esto favorece la expresión de la actividad reproductiva en todo su potencial, consiguiendo normalmente una alta tasa de fecundidad con monta natural (superior al 85%) y algo inferior con inseminación artificial (Latorre y Sales, 1999; Parraguez, Blank, Muñoz y Latorre, 2000). Sin embargo, las ovejas preñadas deben pasar gran parte de su gestación durante el invierno, donde la baja calidad y cantidad de pastos que ofrecen los campos naturales no cubren los requerimientos de la gestación.

En sistemas de producción ovina es importante considerar la nutrición durante la gestación, ya que alteraciones durante este periodo pueden generar importantes cambios en la descendencia, que pueden repercutir económicamente en el sistema. Dadas las dificultades prácticas y económicas de suplementar forrajes y/o concentrados en la crianza extensiva, las demandas de nutrientes del crecimiento placentario y fetal son cubiertas con las reservas corporales maternas, con una evidente disminución de la condición corporal de la oveja (Sales y Strauch, 2006). En estas condiciones, es común observar gestaciones con restricción del crecimiento fetal, lo que se traduce en bajo peso de los corderos al nacer, mayor mortalidad y morbilidad neonatal, menor ganancia de peso hasta el destete (Parraguez et al., 2020; Sales et al., 2018), consecuencias negativas en el desempeño reproductivo de las hembras (Rae, Kyle et al., 2002), un lento crecimiento post-parto, disfunciones intestinales y respiratorias, aumento en la deposición de grasa y alteraciones en la composición de la carne (Ford et al., 2007; Vonnahme, 2012). También se han reportado alteraciones en la calidad de la lana (Ashworth, Dwyer, McEvoy, Rooke y Robinson, 2009), acentuándose todos estos efectos en las gestaciones múltiples (Parraguez et al., 2020; Sales et al., 2018).

Muchas de las alteraciones son producidas durante las primeras etapas del crecimiento intrauterino, que coincide con el periodo de crecimiento exponencial de la placenta (Addah, Karikari y Baah, 2012; Vonnahme, 2012). Estas alteraciones durante la preñez podrían explicar por qué las características de la canal y la tasa de crecimiento en animales jóvenes varían incluso cuando la genética y nutrición se mantienen constantes (Ford et al., 2007).

Debido a lo ya mencionado, la nutrición se considera como el principal factor ambiental capaz de modificar programaciones estructurales y fisiológicas, de manera permanente en el desarrollo fetal, las que se aprecian durante la vida extrauterina. Esto se conoce como “programación fetal”. Este término describe las consecuencias permanentes generadas por efectos ambientales durante etapas claves del desarrollo fetal (Rhind, Rae y Brooks, 2001), resultando en cambios fisiológicos en el feto que podrían manifestarse durante la edad adulta (De Boo y Harding, 2006).

Considerando que las fluctuaciones climáticas durante el año generan una variación en la disponibilidad de forraje en los sistemas de producción, acentuados por la zona geográfica donde se realizó este trabajo, es probable que ovejas gestantes que se encuentran a pastoreo, experimenten periodos de baja alimentación, que repercuten en el desarrollo del feto (Ford et al., 2007).

## **2. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA**

### **2. 1. Programación fetal**

#### **2. 1. 1. Generalidades**

El feto se desarrolla de acuerdo con las limitaciones del plano genético y una variedad de otros estímulos (Nathanielsz, 2000). Se ha demostrado en diversas especies que el ambiente uterino influye en el desarrollo del feto y esto repercute en la adultez (Krechowec, Vickers, Gertler y Breier, 2006). En etapas tempranas de la gestación es influenciado por factores exógenos tales como el consumo de alimento, la distribución de energía, las concentraciones de hormonas y de anticuerpos, y el manejo productivo de la madre (Banos, Brotherstone y Coffey, 2007). Por lo tanto, el fenotipo adulto de un animal es el resultado tanto de procesos genéticos como del entorno prenatal (Evans, Bellingham y Robinson, 2016).

Barker (1995) propuso la hipótesis del origen fetal según la cual el ambiente uterino desencadena cambios permanentes que son transmitidos a las siguientes generaciones. Muchos trabajos refuerzan la teoría de que el estado fisiológico, nutricional y productivo de la madre afecta directamente el futuro rendimiento de su cría. Rabadán-Diehl y Nathanielsz (2013) definieron a la programación fetal “como una respuesta del organismo frente a un desafío específico durante un periodo crítico del desarrollo, que altera la trayectoria del mismo y genera efectos persistentes sobre el fenotipo de la descendencia.” Durante estos períodos críticos, el entorno fetal puede influir en la forma y función posnatal, a través de cambios plásticos en los sistemas neuronales y neuroendocrinos (Clarkson y Herbison, 2016). Según Burton y Fowden (2012), la naturaleza del efecto depende del momento en el que se produce la agresión debido a que los sistemas y órganos se diferencian y maduran en diferentes momentos de la gestación. Además, mencionan que el tipo de injuria (por ejemplo, privación de nutrientes, infección o exposición a niveles excesivos de glucocorticoides), y su intensidad inciden sobre las consecuencias. Estas están determinadas esencialmente por el entorno intrauterino más que por el genoma fetal (Carr-Hill, Campbell, Hall y Meredith, 1987).

En el ganado, al igual que en los seres humanos, se ha demostrado que el crecimiento fetal o neonatal comprometido conduce a: (1) un aumento de la morbilidad y mortalidad neonatal; (2) alteración del crecimiento postnatal, incluida la reducción de la ganancia diaria de peso y el peso de destete; (3) mala composición corporal, incluido el aumento de la grasa, la reducción del crecimiento muscular y la reducción de la calidad de la carne; (4) trastornos metabólicos, como mala tolerancia a la glucosa y resistencia a la insulina; (5) enfermedad cardiovascular; y (6) disfunción de órganos específicos, incluidos los ovarios, los testículos, la glándula mamaria, el hígado y el intestino delgado (Caton y Hess, 2010; Du et al., 2010; Du et al., 2011; Reynolds et al., 2010; Wu, Bazer, Wallace y Spencer, 2006).

#### **2. 1. 2. Placenta y programación fetal**

La placenta es un órgano fundamental durante la gestación, pues participa en el transporte de nutrientes, en la respuesta inmunológica, en la síntesis de hormonas esteroideas y peptídicas, y en la detoxificación de sustancias nocivas para el feto. Por lo tanto, una función placentaria alterada o deficiente podría constituir un elemento

central en el establecimiento de un patrón alterado de desarrollo fetal (Fowden, Forhead, Coan y Burton, 2008).

La placenta juega un papel clave en la etiología de la programación fetal a través de su impacto en la transferencia de nutrientes, como fuente de oxigenación y perfusión, y como soporte endócrino del feto (Burton y Fowden, 2012; Kwong, Wild, Roberts, Willis y Fleming, 2000; McMillen y Robinson, 2005; Owens, Owens y Robinson, 1989). El crecimiento exponencial del feto durante la última mitad de la gestación depende principalmente de un correcto desarrollo vascular útero-placentario (Reynolds y Redmer, 1995) por lo que resulta fundamental un desarrollo correcto de la placenta, que ocurre al inicio de la gestación. Los estudios en animales muestran que el suministro de nutrientes y oxígeno es el aspecto del entorno intrauterino que generalmente limita el crecimiento fetal (Gluckman, Breier, Oliver, Harding y Bassett, 1990; Ounsted y Ounsted, 1966). En condiciones adversas, la placenta se adapta inicialmente para optimizar el transporte de nutrientes y gases y así promover la supervivencia del feto (Burton y Fowden, 2012).

Un período de desnutrición materna en la mitad de la gestación tiene efectos profundamente diferentes sobre el crecimiento fetal y placentario en ovejas de acuerdo al estado de las reservas nutricionales de la madre, ya sean éstas altas o bajas (Robinson, Owens, de Barro, Lok y Chidzanja, 1994). En estos estudios, la descendencia de madres que entraban en la gestación con reservas bajas sufrió un marcado deterioro del crecimiento fetal y placentario si se exponían a un período adicional de desnutrición. En contraste, aquellas cuyas madres estaban bien nutridas alrededor de la concepción y luego tuvieron un período de restricción dietética experimentaron hipertrofia placentaria. Esta puede ser una adaptación temprana sensible para mantener el suministro de nutrientes de la madre (Barker y Clark, 1997). Se ha observado que, en ovejas púberes gestantes que todavía están creciendo y por lo tanto tienen demandas competitivas en su suministro de nutrientes, existe una desviación significativa de nutrientes desde el útero y los fetos hacia la madre y esto da como resultado una placenta más pequeña (Da Silva, Aitken, Rhind, Racey y Wallace, 2002, 2003; Wallace, Aitken y Cheyne, 1996; Wallace et al., 2000).

### ***2. 1. 3. Factores que intervienen en la programación fetal***

Los factores que inducen programación fetal son variados y aún no completamente conocidos. La nutrición materna, la exposición a hormonas esteroidales o el estrés tienen efectos a largo plazo en la función metabólica, cardiovascular, reproductiva y neurológica en la vida postnatal (Maliqueo y Echiburú, 2014).

#### ***2. 1. 3. 1. Factores hormonales***

- Sobreexposición a glucocorticoides. La elevación de los niveles de cortisol al final de la gestación parece ser esencial para la maduración de diferentes órganos fetales (Challis et al., 2001). Sin embargo, la sobreexposición a glucocorticoides en etapas previas restringe el crecimiento fetal con efectos deletéreos en el sistema cardiovascular, morfología renal, alteraciones del eje renina-angiotensina y en la gluconeogénesis por modulación de enzimas hepáticas (Reynolds, 2013).

- Exposición a esteroides sexuales. Los esteroides sexuales producidos por la madre, por la placenta o por el feto durante la gestación son importantes para el normal desarrollo fetal. Aunque, la excesiva producción de ellos o su menor metabolización acarrea consecuencias deletéreas como se ha demostrado en modelos animales. La exposición prenatal a testosterona en ovejas conduce a restricción del crecimiento intrauterino y crecimiento compensatorio lo cual es más evidente en hembras que en machos, además de ser un componente crítico de la diferenciación sexual normal en los mamíferos (Evans et al., 2016; Manikkam et al. 2004). También, induce alteraciones en la secreción de insulina y en la expresión génica de enzimas relacionadas con el metabolismo hepático (Hogg, Wood, McNeilly y Duncan, 2011).

### **2. 1. 3. 2. Factores nutricionales**

En sistemas de producción ovina un punto importante a considerar es la nutrición durante la gestación, ya que alteraciones durante este periodo pueden generar importantes cambios en las crías, que pueden repercutir económicamente en el sistema (Rae, Kyle et al., 2002) y en el bienestar de los individuos. Incluso si la influencia nutricional ya no está presente, los efectos que se ejercen en una etapa del desarrollo pueden expresarse más tarde (Rhind, 2004).

#### **❖ Subnutrición**

La nutrición es uno de los principales factores ambientales involucrados en la programación de la salud y la enfermedad en humanos y otras especies en múltiples etapas del desarrollo (Zambrano, Guzmán, Rodríguez-González, Durand-Carbajal, y Nathanielsz, 2014). Los primeros antecedentes en humanos de la asociación de una pobre nutrición materna y sus efectos en la vida postnatal, provienen de estudios clínicos en sujetos que padecieron la hambruna holandesa de finales de la segunda guerra mundial, entre los inviernos de 1944 y 1945 (Roseboom, de Rooij, y Painter 2006). Lo relevante de esta población es que corresponde a un grupo con una nutrición normal que repentinamente fue afectado por una restricción calórica extrema. En esta cohorte se demostró que hombres jóvenes que estuvieron sometidos a la hambruna en su vida prenatal o postnatal temprana presentaron una menor tasa de obesidad en la vida adulta que aquellos expuestos durante la primera mitad de la gestación. De lo anterior se infirió que existían periodos críticos durante la gestación que afectan el desarrollo del tejido adiposo y de los centros hipotalámicos que regulan la ingesta calórica y el crecimiento (Ravelli, Stein, y Susser, 1976).

Según Dupont, Reverchon, Bertoldo y Froment, (2014), en humanos y otros mamíferos, la nutrición y especialmente la energía metabólica influye en la función reproductiva. De hecho, cuando las necesidades energéticas no están cubiertas, como en el caso de la desnutrición, el inicio de la pubertad se retrasa y puede haber trastornos de la ovulación y un mayor riesgo de mortalidad embrionaria (Dupont et al., 2014). En modelos animales, la desnutrición materna hipocalórica produce daño oxidativo del ácido desoxirribonucleico (ADN) en los ovocitos ovinos fetales (Murdoch, Van Kirk, Vonnahme, y Ford 2003), retrasa el inicio de la pubertad en las crías de rata (Leonhardt et al., 2002), reduce la fertilidad en las crías de oveja (Gunn y Doney, 1973; Gunn, Sim, Hunter y 1995), y genera alteraciones foliculares y neuroendocrinas en

hembras (Borwick, Rhind, McMillen, y Racey, 1997; Leonhardt et al., 2002; Rae et al., 2001a).

El período de menor producción de forraje (finales de otoño e invierno) en sistemas extensivos suele coincidir con la gestación de las ovejas (Ayala y Bermúdez, 2005), lo que limita su ingesta de nutrientes (Freitas-de-Melo, Ungerfeld, Hötzel, Orihuela y Pérez-Clariget, 2017). En este entorno de disponibilidad limitada de alimentos, se producen desnutrición materna y restricción del crecimiento fetal intrauterino (RCIU). La restricción nutricional materna durante este período gestacional conduce a hipoglucemia fetal (Edwards y McMillen, 2001; Yuen et al., 2002) y, en consecuencia, niveles más bajos del factor de crecimiento de insulina 1 (IGF-1), ya que su secreción está parcialmente regulada por las concentraciones de glucosa (Oliver, Harding, Breier, Evans, y Gluckman, 1993).

La desnutrición gestacional afecta negativamente el desarrollo de órganos en el feto ovino, incluidos el hígado, el cerebro, los riñones, el corazón, el intestino, el timo, el páncreas y el músculo semitendinoso (Osgerby, Wathes, Howard y Gadd, 2002). En corderos también se observaron consecuencias negativas en el tamaño testicular (Bielli et al., 2001), y en el peso y calidad de la canal (Kenyon y Blair, 2014). Una asignación baja de forraje de los pastizales naturales resultó en RCIU y crecimiento diferencial de órganos en fetos de 70 días y corderos recién nacidos. El crecimiento de los órganos centrales generalmente se priorizó a expensas de los órganos periféricos (Abud et al., 2020).

La deficiencia de proteínas en la vida fetal altera las proporciones de diferentes tipos de células en el hígado (Nathanielsz, 2000). Las células de las zonas periportales son predominantemente gluconeogénicas. La deficiencia de proteínas durante el desarrollo fetal aumenta permanentemente la actividad de las células en esta área y disminuye la actividad de las células en otras áreas del hígado que absorben la glucosa y la almacenan. Por lo tanto, existe una mayor tendencia a que el hígado del feto, que se ha acostumbrado a la deficiencia de glucosa en el útero, secrete glucosa en lugar de almacenarla. Ésta es una adaptación beneficiosa en tiempos de escasez, pero es perjudicial si hay abundancia de alimentos después del nacimiento (Nathanielsz, 2000).

Una dieta baja en proteínas antes del nacimiento también disminuye la actividad de las células pancreáticas fetales que controlan la cantidad de glucosa que circula en la sangre. Cuando esto sucede, la glucosa en la sangre tiene que alcanzar niveles más altos antes de que el páncreas produzca suficiente insulina para intentar reducir las concentraciones a la normalidad (Nathanielsz, 2000). Las alteraciones en la nutrición materna durante la gestación pueden alterar el desarrollo del páncreas (Bonner-Weir, 2000; Frantz, Peixoto-Silva, y Pinheiro-Mulder, 2012). Por ejemplo, una dieta materna baja en proteínas afecta el desarrollo de los islotes pancreáticos de la descendencia y puede conducir a reducciones en el número de células  $\beta$ , disminución de la secreción de insulina (Green, Rozance y Limesand, 2010; Phorta, Chavey y Movassat, 2011; Tarry-Adkins y Ozanne, 2011), envejecimiento prematuro de las funciones secretoras pancreáticas (Morimoto et al., 2012), y un mayor riesgo de desarrollar enfermedades en la edad adulta, incluido el síndrome metabólico y la diabetes tipo 2 (Hanson y Gluckman, 2014). Una limitación proteica materna durante la gestación, también altera componentes clave de la función de los esteroides

maternos aumentando la exposición fetal al estradiol, testosterona, progesterona y corticosterona (Guzman et al., 2006; Zambrano et al., 2005).

Las restricciones nutricionales de la madre al final de la gestación producen alteraciones en los niveles circulantes de glucosa en la oveja que pueden conducir a hipoglucemia fetal. Hoffman et al. (2018) demostraron que los niveles de glucosa e IGF-1 se vieron afectados en el cordero neonatal nacido de una oveja con restricción nutricional durante el final de la gestación. Los niveles más bajos de IGF-1 durante el período fetal y los primeros días de vida extrauterina afectaron el desarrollo reproductivo tanto en la descendencia masculina como femenina a los 60 días de vida, cuando estos órganos deberían estar completamente desarrollados.

Los sistemas productivos extensivos del sur de la Patagonia chilena dependen principalmente de la disponibilidad y calidad de los pastos naturales, los cuales varían ampliamente a lo largo del año (Covacevich y Ruz, 1996). En invierno las condiciones climáticas extremas y la pobre oferta nutricional coinciden con el periodo gestacional, aumentando las demandas nutricionales de la oveja. Kenyon y Blair (2014) en su revisión sostienen que la alimentación durante el último tercio de gestación tiene mayor impacto sobre el peso al nacimiento de los corderos, que durante el resto de la gestación. En la región de Magallanes, Chile, indican que las ovejas disminuyen 10 a 15 kg, con una baja de condición corporal de aproximadamente un punto, desde la encarnerada hasta aproximadamente el día 107 de gestación en condiciones de manejo normales para la zona (Sales y Strauch, 2006). Un trabajo realizado en Uruguay, demuestra que una menor oferta de forraje de campo natural en ovejas gestantes resulta en una subnutrición de las madres con repercusiones en el desempeño productivo de sus hijos. Estos efectos son más pronunciados en los corderos machos que en las hembras, que vieron afectado su crecimiento, tuvieron carcasas de menor calidad y menores pesos musculares (Corrales, 2018).

El trabajo pionero de Barker y sus colaboradores ha demostrado que la nutrición programa el fenotipo metabólico en la edad adulta. Sin embargo, se ha hecho evidente que los efectos no se limitan a la regulación metabólica y que la nutrición prenatal y/o del desarrollo también puede afectar la función reproductiva posterior. Sin embargo, los efectos observados son complicados, ya que pueden diferenciarse sexualmente y tanto la sobrenutrición como la desnutrición pueden asociarse con efectos similares y/o opuestos y ser específicos de la especie. Además, los efectos están influenciados por el contexto en el que se impone la manipulación nutricional, incluida la edad y/o el estado de crecimiento de la madre (Evans et al. 2016).

#### ❖ **Sobrenutrición**

La sobrenutrición materna aumenta la susceptibilidad a enfermedades metabólicas, incluida la intolerancia a la glucosa (Ravelli et al., 1998; Zambrano et al., 2010), las enfermedades cardiovasculares (Barker, 2002; Barker y Osmond, 1986; Ravelli et al., 1998) y el comportamiento (Brown, van Os, Driessens, Hoek, y Susser, 2000; Hoek et al., 1996; Hulshoff Pol et al., 2000; Reyes-Castro et al., 2011; Reyes-Castro, Rodriguez, Charco et al., 2012; Reyes-Castro, Rodriguez, Rodriguez-Gonzalez et al., 2012; Zambrano et al., 2010).

La sobrenutrición materna de las ovejas jóvenes puede provocar una RCIU, ya que los nutrientes se utilizan para promover el crecimiento materno en lugar del fetal (Wallace, Milne y Aitken, 2005). Los efectos que produce esta RCIU son sexualmente

diferenciados. En los machos la pubertad se retrasa significativamente, mientras que las hembras no se ven afectadas (Da Silva, Aitken, Rhind, Racey y Wallace, 2001). Otros efectos de la RCIU como consecuencia de la sobrenutrición materna son: una reducción tanto del número total de folículos ováricos, como del número de folículos primordiales (Da Silva et al., 2003) y de la función ovárica en las ovejas (Da Silva et al., 2001). En los machos no tiene ningún efecto sobre el número de células de Sertoli o túbulos seminíferos en los testículos fetales masculinos (Da Silva et al., 2003), pero se asocia con concentraciones séricas reducidas de testosterona y un volumen testicular más pequeño (Da Silva et al., 2001). Los estudios de ovejas púberes, sin embargo, han demostrado que la sobrenutrición materna durante la gestación puede resultar en corderos de bajo peso al nacer (Wallace et al., 1996), mal desarrollados, y ovarios pequeños en corderas (Da Silva et al., 2002).

#### **2. 1. 4. Programación fetal y la influencia de la nutrición en la reproducción**

Las primeras investigaciones experimentales sobre programación reproductiva mediante la nutrición realizadas durante la década de 1970 (Allden, 1970; Doney, Gunn, y Griffiths, 1973; Gunn y Doney, 1973), describieron los efectos del entorno materno sobre la capacidad reproductiva de la descendencia. Estos efectos parecen depender del momento en que se produce la subnutrición (Miller et al., 2002 citado por Pérez-Clariget y Bielli, 2015). La desnutrición materna y, en determinadas circunstancias, la sobrenutrición antes o durante la gestación o en las primeras etapas de la vida posnatal pueden alterar la función reproductiva de la descendencia (Rhind, 2004). Por ejemplo, Pérez-Clariget y Bielli (2015) observaron que en la etapa adulta de machos y hembras la subnutrición durante la gestación puede contribuir a la variabilidad en la fertilidad.

El desarrollo fetal representa un momento particularmente sensible en el que los sistemas neuronales pueden "moldearse" de manera que afecten su función posterior. Este proceso es fundamental para la diferenciación sexual del comportamiento y la función que vemos con respecto al sistema reproductivo. La plasticidad dentro de este sistema puede ocurrir a través de cambios en la conectividad neuronal dentro del sistema neurosecretor de hormona liberadora de gonadotropinas (GnRH) (Evans et al., 2016). Las concentraciones anormales (tanto disminuidas como elevadas) de hormonas esteroideas en las ventanas críticas del desarrollo del eje hipotálamo-hipofisario-gonadal, impactan adversamente la maduración sexual y la función reproductiva (Zambrano et al., 2014). Los efectos neuroendocrinos de la exposición a los andrógenos gestacionales son quizás los mejor caracterizados en el modelo ovino, observándose alteraciones en todos los niveles del eje reproductivo, desde las neuronas GnRH y aferentes hasta el nivel de la glándula hipofisaria y las gónadas (Manikkam et al., 2008; Recabarren et al., 2013). Los efectos se ejercen antes de que los órganos neuroendocrinos (como el hipotálamo y la hipófisis) y los órganos reproductores se hayan diferenciado (Hyttel et al., 2000), durante los procesos de diferenciación y desarrollo (Borwick et al., 1997; Rae et al., 2001b; Rae, Kyle et al., 2002) y entre el nacimiento y la pubertad (Gunn et al., 1995; Rhind et al., 1998).

Las concentraciones circulantes de la hormona del crecimiento, el cortisol, glucagón, prolactina y grelina cambian con el estado nutricional (Bassett, 1974; Bauer,

Breier, Harding, Veldhuis, y Gluckman, 1995; Sugino et al., 2002; Trenkle, 1978, 1981). Esto significa que tienen el potencial de mediar directamente los efectos de la nutrición en las gónadas o de influir en la programación del cerebro en desarrollo, y en particular del hipotálamo, con posibles consecuencias indirectas para el desarrollo y la función gonadal del feto (Rhind, 2004).

El efecto de la subnutrición de hembras gestantes sobre el aparato reproductor de sus crías depende del periodo de la preñez en el cual se produce la injuria (Rae, Rhind, Fowler et al., 2002). Una mala nutrición en los primeros dos tercios de la gestación puede afectar el crecimiento y el desarrollo corporal, la salud (Cronjé, 2003) y el comportamiento reproductivo (Gunn et al., 1995; Rae, Kyle et al., 2002) de la descendencia en la vida adulta.

El feto que se está desarrollando en el vientre materno experimenta un crecimiento acelerado en el último tercio de la gestación, lo que determina un aumento del 50% de los requerimientos nutricionales de alimentación por parte de la madre (Romero y Bravo, 2012). Más del 70% del peso del cordero al nacer se produce en esta etapa, y gran parte de las posibilidades de que ese cordero nazca y sobreviva en el nuevo ambiente va a depender de su peso al nacer (SUL, 2018). Según Sales et al. (2020) los corderos nacidos de ovejas suplementadas con concentrado nacen con un mayor peso corporal disminuyendo las consecuencias negativas de la RCIU, debido a que el principal efecto de la suplementación es aumentar la transferencia de nutrientes de la oveja al feto. Polani (1974) ha llegado a la conclusión de que el genotipo del feto es responsable del 15% de la variación del peso al nacer y el entorno materno incide en un 30%.

### **2. 1. 5. Influencia en las gónadas**

Estudios realizados por Asmad et al. (2012) llegaron a la conclusión que la nutrición durante la vida intrauterina no es crítica para el desarrollo del aparato reproductor del cordero. Sin embargo, se encontró un efecto negativo de la subnutrición materna sobre la concentración de testosterona de las crías. El grado de subnutrición y el momento de la gestación en que se sufre la restricción modulan los efectos de la nutrición sobre el desarrollo intrauterino del aparato reproductivo (Pérez-Clariget y Bielli, 2015).

Bielli et al. (2001) observaron que los carneros Corriedale criados extensivamente en pasturas mejoradas y suplementados con grano tienen un desarrollo testicular más temprano, acompañado de una tendencia a un mayor número de células de Sertoli que aquellos que no reciben suplemento. Este hallazgo es importante para las estrategias de cría en sistemas de producción extensivos, ya que sugiere que los carneros criados en estas condiciones no obtienen su máximo potencial genético para la producción de esperma. Esto podría aliviarse, al menos parcialmente, mediante la suplementación de la vida fetal a la prepuberal.

En los ovinos, durante el desarrollo del aparato reproductor hay periodos críticos que se inician entre los días 23 a 35 en el feto, cuando comienza la diferenciación testicular, seguida por la activación de las enzimas de la esteroidogénesis. La diferenciación gonadal comienza alrededor del día 34 de vida fetal, por lo que las células de Sertoli se producen a partir de ese momento, mientras

que las de Leydig comienzan a observarse una semana después (Pérez-Clariget y Bielli, 2015). Las células de Sertoli continúan dividiéndose después del nacimiento y el número máximo se establece alrededor de los 40 a 80 días de edad posnatal (Hochereau-de-Reviere et al., 1987); normalmente no proliferan después de la pubertad, sino que mueren, por lo que las diferencias establecidas antes de esta etapa no persisten necesariamente durante toda la vida (Bielli et al., 2001). Las células de Sertoli juegan un papel crucial en el desarrollo gonadal fetal y la espermatogénesis posnatal. La formación de lumen tubular seminífero es un indicador de la maduración funcional de las mismas (Hazra et al., 2013). En el segundo mes de gestación, las células primordiales migran hacia la cresta genital y el testículo fetal comienza a secretar testosterona. Posteriormente se desarrollan las glándulas vesiculares y alrededor del día 45-50 comienza la diferenciación del pene (Pérez-Clariget y Bielli, 2015). Algunos estudios demostraron el efecto perjudicial de la desnutrición materna durante la gestación media o tardía en el desarrollo de los ovarios fetales (Grazul-Bilska et al., 2009; Rae, Kyle et al., 2002) y los testículos (Bielli et al., 2002; Kotsampasi, Balaskas, Papadomichelakis, y Chadio, 2009) en los ovinos.

La desnutrición hipocalórica materna retarda el crecimiento testicular e induce una reducción drástica de la leptina plasmática y la masa grasa de los corderos durante el destete, retrasando la pubertad (Leonhardt et al., 2003). Los testículos fetales de corderos nacidos de ovejas que experimentan desnutrición hipocalórica durante la gestación exhiben una mayor expresión de la proteína reguladora aguda de esteroides (StAR) (Rae, Rhind, Fowler et al., 2002).

Kotsampasi et al. (2009) informaron que la desnutrición no influyó en la concentración de testosterona, el momento de la pubertad o el peso de los testículos a los 10 meses de edad, aunque se encontraron diferencias en las células de Sertoli por número y diámetro de túbulos seminíferos, mientras que, en el carnero adulto, no tiene ningún efecto sobre la circunferencia escrotal o las características del semen (Rae, Rhind, Fowler et al., 2002). Este hallazgo sugiere que los cambios en la anatomía de la descendencia masculina pueden ocurrir a través de la nutrición materna sin afectar el desempeño reproductivo (Kotsampasi et al., 2009).

Las restricciones nutricionales prepúberes retrasan el crecimiento testicular, y la tasa de desarrollo sexual en los corderos depende en gran medida de la ingesta de energía y del aumento de peso vivo, tanto en las razas de ovejas altamente estacionales (Dýrmundsson, 1973) como en las menos estacionales (Dunn, 1955). Estas limitaciones nutricionales pueden influir en la actividad del eje hipotálamo-hipofisario y, por lo tanto, reducir los niveles de gonadotropina en los corderos (Brown, 1994). De hecho, tales restricciones sufridas por la oveja preñada pueden afectar la capacidad hipofisaria de los corderos recién nacidos para liberar gonadotropinas, cuando son desafiados con GnRH (Deligeorgis, Chadio y Menegatos, 1996). La subnutrición modificaría la respuesta hipofisaria a la GnRH (Rae, Rhind, Kyle, Miller y Brooks, 2002) y el patrón de esteroidogénesis testicular (Rae, Rhind, Fowler et al., 2002). La restricción de proteínas en el útero reduce el diámetro de los túbulos seminíferos, el número total de células germinales, el número de células de Sertoli, el recuento de espermatozoides y la motilidad, aumentando las anomalías morfológicas en los testículos y la cola del epidídimo en los machos adultos (Rodríguez-González et al., 2012; Toledo, Perobelli, Pedrosa, Anselmo-Franci y Kempinas, 2011).

## **2. 2. Pubertad del cordero**

La pubertad determina el comienzo de la actividad reproductiva, la cual depende de numerosos factores, fundamentalmente la raza, la edad, el peso corporal y la estacionalidad de la especie (Moron-Cedillo, 2004). Mandiki, Derycke, Bister y Paquay (1998) mencionan que distintos factores, incluyendo el clima, el fotoperiodo, la presencia de otros animales, la alimentación, el estado nutricional o la presencia de enfermedades, pueden influir en la edad en la que los corderos machos llegan a la pubertad e inician su actividad reproductiva.

Una definición de pubertad en el macho es el momento en que la reproducción es posible por primera vez en la vida del animal. Determina el inicio de la actividad sexual mediante la liberación de gametos y la secreción de andrógenos en respuesta a las gonadotropinas hipofisarias que estimulan el desarrollo del aparato reproductor y las características sexuales secundarias que en conjunto determinan la manifestación del deseo sexual (Dýrmundsson y Lees, 1972; Dýrmundsson, 1973). Por lo tanto, se da un rápido crecimiento testicular, cambio en los patrones de secreción de hormona luteinizante (LH), un incremento gradual de testosterona en sangre y el inicio de la espermatogénesis. El desarrollo de las neuronas liberadoras de GnRH específicas del hipotálamo está influenciado por: 1) la llegada al umbral del tamaño corporal adulto, 2) la exposición de factores ambientales y sociales, y 3) la genética del animal (Wood y Foster, 1998).

La pubertad no es sinónimo de madurez sexual o estado adulto, lo que ocurre un tiempo más tarde (Amann, 1981). El inicio de la pubertad va a condicionar la duración de la vida reproductiva y por ende va a influir sobre la vida productiva del animal. Ocurre a una edad variable, alrededor de los cinco meses de edad (Moron-Cedillo, 2004). Entre las 20 y 28 semanas de edad se inicia la pubertad de los machos si se alcanzó el 65% del peso corporal adulto, siempre y cuando este momento coincida con la estación reproductiva (Valasi, Chadio, Fthenakis, y Amiridis, 2012). La pubertad fisiológica normalmente precede a la capacidad completa de apareamiento, lo que indica que estos dos fenómenos no son sinónimos en el macho (Banks, 1964).

La producción de espermatozoides está altamente correlacionada con el peso testicular (Amann, 1970; Ortavant, 1959; 1962). La curva de crecimiento de los testículos es de carácter sigmoideo. En el cordero, la tasa de crecimiento testicular es lenta durante los primeros 2 a 3 meses después del nacimiento, pero se acelera a medida que comienza la espermatogénesis. Una vez alcanzada la pubertad, la tasa de crecimiento testicular se enlentece nuevamente (Dýrmundsson, 1973). Existe un desarrollo y una serie de cambios anatómicos en los órganos reproductores masculinos antes de que se liberen los espermatozoides. Los mismos tienen lugar gradualmente bajo el control de la testosterona, que aumenta sus concentraciones antes de la pubertad. La sucesión normal de estos desarrollos es que los testículos primero descienden completamente hacia el escroto, se desprenden las adherencias del pene, y en la pubertad, el pene se mueve libremente en la vaina y puede quedar expuesto. Esta liberación del pene está más relacionada con la tasa de crecimiento que con la edad cronológica del animal (Dýrmudsson y Lees, 1972).

En corderos machos, la restricción del crecimiento prenatal retrasa el inicio de la pubertad hasta que se alcanzan pesos vivos similares a los de los machos de peso normal al nacer (Da Silva et al., 2001). Según Dýrmundsson (1973) existe una gran

variación, entre y dentro de las razas, en la edad y el peso corporal en la pubertad, y parece probable que el desarrollo sexual esté tanto bajo control genético como condicionado por factores ambientales que influyen en la edad y el peso corporal en la pubertad.

Existen numerosos factores internos y externos que influyen sobre el sistema nervioso central para modular el sistema endocrino, afectando el comienzo de la pubertad:

- Crecimiento y peso

La pubertad en el cordero, parece estar más relacionada con el crecimiento corporal y por ende el peso, que con la edad cronológica (Dýrmundsson y Lees, 1972; Dýrmundsson, 1973), aunque se ha sugerido la existencia de una edad mínima necesaria para que se llegue a la pubertad (Land, 1978). Dýrmundsson y Lees (1972) encontraron que los corderos que experimentaron tasas de crecimiento más rápidas durante la crianza tienden a alcanzar la pubertad antes en la temporada, y lo hacen a una edad menor y con mayor peso corporal que los corderos que crecen a tasas más lentas.

- Alimentación

Los niveles nutricionales altos promueven el crecimiento corporal, alcanzando más rápido la madurez sexual (Dýrmundsson y Less, 1972). El nivel de nutrición durante la crianza, reflejado en la tasa de crecimiento y el desarrollo general del cuerpo, puede tener una marcada influencia en el desarrollo puberal. Los corderos enteros criados con niveles altos de nutrición alcanzan la pubertad a una edad más temprana, pero con un peso corporal mayor que los corderos criados en niveles bajos de nutrición (Dýrmundsson, 1973).

- Fotoperíodo

La estacionalidad está controlada por las horas de luz a las que está expuesta la oveja (fotoperíodo), por lo que ésta varía en función del clima de la zona en la que habitan los animales. La disminución de las horas de luz, causa un aumento de la duración de secreción de melatonina por parte de la glándula pineal, que provoca la secreción en el hipotálamo de la GnRH. La melatonina actúa como una señal para este eje neuroendocrino (Azcona, Martínez, y Alfonso, 2018).

- Ambiente social

Según Dýrmundsson (1973) la influencia del ambiente social vivido por el cordero durante su desarrollo influye sobre su comportamiento sexual inicial. Los signos de comportamiento sexual, que implican intentos de montar otros corderos o incluso ovejas, pueden observarse en corderos a una edad temprana. Este comportamiento ha sido denominado "actividad de juego". Fraser (1968) señaló la ocurrencia común de monta prepuberal, tanto de naturaleza heterosexual como homosexual, y en el cordero se pueden observar claros signos de libido algún tiempo antes de alcanzar la pubertad.

- Otros factores:

- Desnutrición materna

Existe evidencia de que la desnutrición materna desde el día 30 de gestación tiene un efecto adverso sobre la respuesta hipofisaria a la GnRH en corderos prepúberes al día 55 de edad, lo que, a su vez, puede modificar la respuesta de la hipófisis a la

GnRH y la edad a la que se alcanza la pubertad (Da Silva et al., 2001). Deligeorgis et al. (1996) concluyeron que el momento y la magnitud de la desnutrición materna pueden ser factores significativos que afectan el potencial reproductivo posterior de la progenie en ovejas al reducir la actividad hipofisaria.

Del mismo modo, Foster et al. (1978) informaron un inicio más tardío de la secreción pulsátil de LH y un retraso de la pubertad en corderos machos de crecimiento lento en comparación con corderos de rápido crecimiento. Se ha informado una respuesta reducida de la LH a la GnRH exógena en corderos machos de 8 semanas nacidos de madres desnutridas desde el día 30 de gestación e indica que la nutrición prenatal puede programar la actividad hipotalámica-hipofisaria posnatal (Deligeorgis et al., 1996).

- Nutrición del cordero

En el modelo de cordero de crecimiento nutricional restringido desarrollado por Foster, Yellon y Olster (1985), la desnutrición prolongada después del destete impidió el inicio de la activación reproductiva a la edad normal. Varios estudios han informado que el nivel de nutrición y, por lo tanto, la tasa de crecimiento durante el período prepuberal puede influir en el momento del inicio de la pubertad (Da Silva et al., 2001).

Dýrmundsson (1973) informó que los corderos machos en crecimiento que experimentan una nutrición baja, alcanzan la pubertad a una edad más avanzada, pero con un peso vivo más ligero que los corderos criados con una nutrición alta. Sin embargo, estos efectos fueron una respuesta a una reducción en el estado nutricional impuesto después del nacimiento y se asociaron con reducciones en las tasas de crecimiento postnatal en corderos con pesos de nacimiento similares.

- Localización geográfica

Es común que las razas ovinas originarias de latitudes extremas ( $\geq 35^\circ$  de latitud Norte o Sur) tengan un anestro estacional superior a los cinco meses de duración y, en ocasiones, hasta de ocho meses, mientras que en las razas originarias de latitudes bajas ( $< 35^\circ$ ) este periodo no suele superar los tres meses. Las ovejas que habitan en latitudes altas ( $> 35^\circ$ ) presentan estacionalidad reproductiva bien marcada, la cual es regulada principalmente por el fotoperiodo, y por una gran influencia de las condiciones climáticas extremas (Porrás, Zarco y Valencia, 2003).

El conocimiento de la manifestación de la pubertad en corderos en base a la edad y peso y su relación con los parámetros de desarrollo testicular y calidad seminal permiten asegurar un mejor éxito en la actividad de compra/venta de corderos como futuros reproductores a la edad de 6 - 7 meses (Moron-Cedillo, 2004).

## **2. 3. Comportamiento reproductivo**

### **2. 3. 1. Generalidades**

El comportamiento de los animales tiene una función importante en la reproducción, influyendo tanto en el éxito del apareamiento como en la supervivencia de las crías (Hafez y Hafez, 2002). En animales de producción, la selección humana de los animales de acuerdo a características productivas influye fuertemente sobre el comportamiento (Price, 2002). Los pequeños rumiantes, especies poco exigentes y altamente adaptables a diversas condiciones ambientales, se encuentran ampliamente distribuidos por todo el mundo, encontrando rebaños desde el nivel del mar hasta los 5000 metros de altitud, en climas cálidos y fríos, así como en regiones semidesérticas o lluviosas. A pesar de su capacidad de adaptación, la exposición a ambientes extremos como las grandes altitudes y el clima frío subantártico, influyen negativamente en su eficiencia reproductiva (Parraguez, Peralta y Sales, 2021).

El comportamiento sexual en ovinos se caracteriza por un sistema de reproducción del tipo promiscuo o poligámico. El macho puede vincularse con varias hembras (poliginia), y también a la inversa, la hembra puede vincularse con varios machos (poliandria) (Katz, 2007). Las actitudes y actividades motrices realizadas por machos y hembras se refieren al comportamiento reproductivo adoptado por ellos, y este comportamiento no es más que una respuesta a estímulos externos, como pueden ser las feromonas, sustancias químicas secretadas en la orina, heces o por glándulas, que provocan respuestas específicas en individuos de la misma especie (Hafez y Hafez, 2004; Rekwot et al., 1987).

Al inicio de la estación reproductiva, grupos de hembras, generalmente en estro, pueden separarse del rebaño principal para buscar machos para aparearse. Por su parte, los machos se introducen en estos pequeños rebaños formando un harem, el cual defienden activamente de la intrusión de otros machos. Aunque, éstos también se pueden desplazar a donde se encuentran otros grupos de hembras en estro (Fabre-Nys, 2010). Las ovejas seleccionan al macho con el que se aparearán, y que por lo general son aquellos que poseen una mayor talla, conformación corporal y tamaño de los cuernos (Fabre-Nys, 2010).

Según Spilsbury (2011) los comportamientos son de dos tipos: estados y eventos.

-Estados: son conductas o patrones de comportamiento, que tienen claramente un comienzo y una finalización. En estos interesa medir la duración total o la proporción de tiempo con que se presenta ese comportamiento.

-Eventos: son patrones de conducta de relativa corta duración que se pueden representar como puntos en el tiempo. La característica principal de los eventos es su frecuencia de aparición y no su duración; son útiles para cuantificar frecuencias, así como intervalos. Cabe señalar que los eventos pueden ocurrir mientras se presentan los estados.

El desarrollo reproductivo normal es un proceso fisiológico que implica la interacción coordinada de neurotransmisores, hormonas hipotalámicas y de la hipófisis, esteroides gonadales, así como diversos factores de crecimiento. Los machos y las hembras exhiben fluctuaciones temporales en la actividad hormonal, en

la gametogénesis y el comportamiento sexual (Tajangookeh, Shahneh, Shahrebabak y Shakeri, 2007). En los machos representa un importante aspecto en la evaluación de la calidad reproductiva.

La naturaleza de los patrones de comportamiento está determinada principalmente por herencia, pero este puede ser modificado por entrenamiento y aprendizaje. Además, están relacionados a la anatomía y a la experiencia del animal y así son extremadamente estables bajo condiciones de domesticación y aún de intensa selección (Petryna y Bavera, 2002).

Cualquier tipo de comportamiento involucra la recepción de estímulos del entorno a través de los órganos de los sentidos, la transformación de este estímulo en actividad neural, la acción integrada de los sistemas nervioso y endócrino, y finalmente, la actividad de varios órganos motores, externos e internos (Petryna y Bavera, 2002). El olfato es el principal sentido utilizado para desencadenar el comportamiento reproductivo (Gordon, 1999). Para este mecanismo fisiológico, cada patrón de comportamiento puede tener su propia fisiología activada por estímulos externos particulares, los cuales son transformados y transmitidos a través de una vía neural de modo que resulta una actividad integrada (Petryna y Bavera, 2002).

En los animales domésticos, el comportamiento reproductivo está muy condicionado por el hombre, que elimina o minimiza gran parte de los comportamientos observados en las especies silvestres (segregación de sexos por edades, jerarquización, estacionalidad reproductiva, entre otros). Dentro del comportamiento reproductivo se incluye el comportamiento sexual y el parental o más específicamente el maternal. El comportamiento sexual lo conforman los actos de machos y hembras conducentes a la cópula. En la reproducción hay una serie de acontecimientos, similares en las especies domésticas, que se pueden resumir en: transmisión de estímulos, identificación del estro, cortejo y cópula (Garza, 2019).

De acuerdo con Odagiri, Matsuzawa y Yoshikawa (1995), la cópula inicia desde el acercamiento del carnero o el seguimiento en particular de una hembra, y termina con la eyaculación; y está compuesta por ocho unidades de conducta: seguimiento o acercamiento, descanso de la barbilla, flehmen, monta, contacto nasal, topeteo, restregarse en el flanco de la hembra y elevar una extremidad delantera. La conducta copulatoria es en parte instintiva y en parte aprendida, y al mismo tiempo está influido por el mayor o menor impulso sexual (García, 2004).

### ***2. 3. 2. Factores que intervienen en el comportamiento sexual***

Los patrones comportamentales son afectados tanto por la genética, el ambiente, como por la experiencia previa que tengan los animales (Fabre-Nys, 2000), la edad (Snowder, Stellflug y Van Vleck, 2002), factores hormonales y sociales (Dickson y Sanford, 2005; Stellflug y Lewis, 2007), la estacionalidad reproductiva de la especie y la raza (Henderson, 1991), entre otros. Por esta razón, para evitar malas interpretaciones, cuando se testean los carneros, es importante considerar estas posibles fuentes de variación (Pacheco y Quirino, 2010).

La experiencia temprana en el entorno social es de gran importancia en el desarrollo del comportamiento sexual (Scott, Creel, Jack, y Albright et al., 1987). Eraser (1968) señaló la ocurrencia común de montas en el periodo prepuberal, tanto

hetero como homosexual en corderos, y de señales claras de la libido que se pueden observar algunas veces antes de la pubertad. Estas conductas carecen de motivación sexual, pero pueden servir para ir preparando a los animales para su vida adulta (Fagen, 1981). Se necesitan concentraciones mínimas de andrógenos para que se exprese el comportamiento de monta del macho (Holmes, 1986), y tales concentraciones dependen del desarrollo prepuberal y puberal (Ungerfeld, Ramos y Bielli, 2007).

### **2. 3. 2. 1. Raza, genética, edad**

Según Chenoweth (1981), la conducta sexual es la unión de factores hormonales, sociales, nutricionales, ambientales e individuales, sin embargo, existe evidencia de que está fuertemente influenciada por factores genéticos, mostrando una heredabilidad moderada a alta.

Varios investigadores mostraron en sus trabajos que, en ovinos, el desempeño sexual es altamente variable entre poblaciones de machos y que, debido a esta alta variabilidad, se espera una respuesta relativamente rápida a la selección. Además, se ha observado que el comportamiento sexual puede interferir con la fertilidad del rebaño (Ibrahim, 1997; Kilgour et al., 1985 citado por Pacheco y Quirino, 2010; Snowden et al., 2002; Stellflug, Cockett y Lewis, 2006; Stellflug y Berardinelli, 2002).

El origen de la raza determina el comportamiento reproductivo estacional; por lo tanto, las razas originarias de latitud norte o sur presentan una marcada estacionalidad reproductiva y los ovinos de origen mediterráneo o ecuatorial, expresan estacionalidad reproductiva reducida y en ocasiones inexistente (Arroyo, 2011). La latitud geográfica y la raza deben considerarse en conjunto, ya que, en un alto porcentaje, la producción ovina se realiza con razas autóctonas adaptadas a un medio determinado (López, Santiago, Bulnes, y García, 1993). En este sentido, la mayoría de las razas estacionales muestran su máxima capacidad reproductiva durante el verano, principios de otoño y la mínima en primavera. Los carneros de la mayoría de las razas, como Corriedale, tienen cambios importantes en las concentraciones de testosterona, la producción de semen y el comportamiento sexual durante el año (Barrel y Lapwood, 1979; Ungerfeld, 2012a).

La edad de los reproductores es otro factor que incide en la conducta sexual (Gordon, 1999), y es de fundamental importancia en la eficiencia reproductiva de la majada. Los animales adultos, que han alcanzado la madurez, suelen tener un mejor desempeño reproductivo que los animales jóvenes o seniles (Gill, 2008 citado por Pacheco y Quirino, 2010).

Según Pacheco y Quirino (2010) la selección de machos a ser utilizados como reproductores es una herramienta extremadamente importante, ya que los carneros con alto desempeño sexual probablemente servirán un número mayor de ovejas en un corto período de tiempo, aumentando la presión de selección y la diseminación del material genético deseable. Por esto la pubertad es una etapa muy importante en el sector de la ganadería ovina, ya que marca un momento a partir del cual los animales, tanto machos como hembras, comienzan a tener un interés realmente productivo. El momento del inicio de la pubertad va a condicionar la duración de la vida reproductiva del animal.

Para Stellflug y Lewis (2007), más importante que la edad es la experiencia o contacto previo entre el macho y la hembra en celo, ya que esto estimula el interés del macho por la hembra. Katz, Price, Wallach y Zenchak (1998) encontraron que alrededor del 30% de los carneros de un año de edad sin experiencia sexual que se exponen por primera vez a hembras en celo no muestran interés sexual. Según Kridli y Said (1999) y Simitzis, Deligeorgis, y Bizelis (2006), la frecuencia de manifestación de cada conducta, ya sea de identificación o de cortejo, estará fuertemente influenciada por la experiencia. Los carneros jóvenes e inexpertos realizan más olfateo, reflejos de Flehmen, codazos y montas incompletas. La frecuencia y duración de los comportamientos y la eyaculación también varían entre machos adultos y experimentados, y esta variación entre individuos puede usarse como criterio para la evaluación, clasificación y selección de reproductores (Stellflug y Lewis, 2007).

### **2. 3. 2. 2. Estacionalidad, fotoperíodo**

Las ovejas son animales que se reproducen estacionalmente y son más activas durante el otoño que en las otras estaciones del año. La disminución de la duración del día se asocia con aumentos en la secreción de gonadotropinas, que estimula la producción de gametos y la secreción de esteroides gonadales en carneros. Las elevaciones cíclicas de la progesterona y el aumento de estradiol que acompaña a la ovulación desencadenan la expresión del comportamiento del estro en las ovejas, mientras que la secreción tónica de testosterona por los testículos activa el comportamiento copulador en los carneros. Las ovejas en celo transmiten señales olfativas sexualmente estimulantes que, junto con otras señales sensoriales y conductuales, atraen a los carneros sexualmente interesados (Roselli y Stormshak, 2009).

La estacionalidad reproductiva está controlada por la glándula pineal, que sintetiza y secreta rítmicamente, en el período oscuro del ciclo día-noche, una hormona llamada melatonina. La percepción de la duración del período de luminosidad u oscuridad la realiza la retina y se transmite a través del sistema nervioso a la glándula pineal (Macchi y Bruce, 2004). La percepción de un período más largo de luminosidad por parte de la retina provoca un efecto inhibitorio sobre la secreción de melatonina (Stabenfeldt y Edqvist, 1996). La melatonina liberada por la glándula pineal actúa sobre el hipotálamo estimulando el ciclo reproductivo y, como se estimula en los períodos de menor duración de la luz, en las regiones de clima templado, el ciclo reproductivo se inicia durante el otoño y el invierno (Azevêdo, Martins Filho, Alves, Araújo y Lôbo, 2008).

Según Thiéry, Chemineau, Hernandez, Migaud, y Malpoux (2002), la activación del eje reproductivo es más temprana en el año en carneros que en ovejas, comprobándose que la sensibilidad de los carneros al fotoperíodo es diferente a la de las ovejas, siendo estimulada la actividad sexual 1,0-1,5 meses más temprano en las ovejas (Rosa, Juniper, y Bryant, 2000a). Los cambios estacionales en la actividad reproductiva son menos marcados en los carneros cuando se mantienen más cerca de la zona ecuatorial, donde las fluctuaciones del fotoperíodo son menos pronunciadas (de Souza et al., 2007).

### **2. 3. 2. 3. Factores endócrinos**

El hipotálamo secreta GnRH, que actúa sobre la hipófisis anterior para promover la liberación de la (LH) actuando sobre las células de Leydig, presentes en los testículos. Estas células producen testosterona (Cunningham, 1999), hormona sexual esteroidea masculina responsable de la manifestación de los caracteres sexuales secundarios, de la conducta sexual y es el principal factor de variación del comportamiento sexual en los machos (Chemineau y Delgadillo, 1994; Fourie, Schwalbach, Naser, y Greyling, 2005). La misma comienza a elevarse desde la cuarta semana después de los días cortos y disminuye durante la segunda semana después de los días largos (Chemineau y Delgadillo, 1994). En ovinos machos la concentración de testosterona puede verse influenciada por la estación (Gündoğan, 2007; Keskin y Keçeci, 2001).

### **2. 3. 2. 4. Factores sociales**

En los ovinos, el contacto heterosexual es necesario para el comportamiento y el desarrollo sexual masculino normal (Casteilla, Orgeur, y Signoret, 1987; Zenchak, Anderson, y Schein, 1981). En la mayoría de los sistemas de cría de ovejas, los machos a menudo se separan y se crían en rebaños aislados. Este sistema de manejo puede inducir la aparición de conductas homosexuales entre los machos, y esto puede interferir con la libido y la eficiencia reproductiva del rebaño (Gill, 2008 citado por Pacheco y Quirino, 2010).

Los machos que se crían aislados de las hembras reconocen a otros machos como parejas sexuales y, están más predispuestos a mostrar comportamientos homosexuales (Ungerfeld, Lacuesta, Damián, y Giriboni, 2013). Por lo tanto, la falta de contacto con las hembras durante su período prepuberal afecta la exhibición sexual de los machos cuando son adultos (Lacuesta, Giriboni, Orihuela, y Ungerfeld, 2018). Zenchak et al. (1981) observaron que los carneros que exhibieron altos niveles de actividad sexual dentro de su grupo de machos reproductores prefieren otros carneros que a ovejas en celo en la prueba de preferencia sexual. Los carneros mantenidos en un grupo unisexual desarrollaron más interés homosexual que los carneros con experiencia heterosexual.

Según Lacuesta y Ungerfeld (2012) es importante considerar que agrupar carneros desconocidos (una práctica común en la cría) podría ser un evento estresante con consecuencias directas en su comportamiento sexual. Estos autores concluyeron que la agrupación de carneros desconocidos modifica la estrategia sexual mostrada por los carneros en situaciones no competitivas, produciendo un aumento en el número de comportamientos de apareamiento cuando los carneros se prueban solos con ovejas en celo. Las respuestas al estrés y al comportamiento inmediatamente de juntarlos no difieren según el rango social resultante de los carneros, al menos cuando estos eran similares en tamaño y edad.

Bench, Price, Dally, y Borgwardt (2001) y McGary, Estevez, y Russek-Cohen (2003) observaron en machos jóvenes que presentaban un comportamiento descrito como “ansiedad de separación”, con actitudes más agresivas y vocalización excesiva.

Según estos investigadores, este comportamiento puede estar relacionado con la inexperiencia sexual o con la propia separación del macho de su grupo social. Según estos y otros investigadores (Price, Borgwardt, y Dally, 1996; Snowden et al., 2002; Stellflug et al., 2006; Stellflug y Lewis, 2007), la experiencia sexual se puede lograr con la edad y con dos o tres exposiciones previas a las hembras. Los carneros jóvenes, que suelen tener menos experiencia, muestran menos interés sexual cuando se les pone por primera vez en contacto con hembras (Shackleton, 1991). Este comportamiento puede mejorar cuando existe una exposición previa de las ovejas, en una edad cercana a la pubertad (Price et al., 1994).

Stellflug y Lewis (2007) demostraron que la exposición temprana de los corderos a las ovejas en estro mejora el desempeño sexual en las pruebas de capacidad de servicio de los carneros adultos. Para Bench et al. (2001), el contacto previo de machos con hembras puede proporcionar al macho práctica en la cópula o puede ayudar en la desinhibición de machos inexpertos, sin embargo, el inicio del desarrollo de la orientación sexual puede surgir de la socialización con otros machos. Sin embargo, según otros autores, la crianza de los machos por separado o junto con las hembras, antes de la pubertad, no parece influir en el rendimiento sexual (Kridli y Al Yacoub, 2006). Según Hafez (2004), la experiencia sexual no altera los patrones motores de conducta del cortejo, pero actúa principalmente sobre el período de latencia y la eficiencia del apareamiento.

El contacto con las hembras durante la crianza influye positivamente en la capacidad de servicio de los carneros cuando son adultos (Price et al., 1991, 1994; Stellflug y Lewis, 2007; Zenchak y Anderson, 1980). Sin embargo, la presencia de individuos dominantes retrasa el desarrollo reproductivo (Ungerfeld y González-Pensado, 2008) y también afecta el comportamiento sexual en la edad adulta. Así, los carneros con menor rango social cortejan más, pero se aparean menos que los que tienen mayor rango social (Ungerfeld y Lacuesta, 2010).

El comportamiento sexual de los carneros varía mucho (Katz, 2008; Lindsay, 1996), lo que tiene una fuerte influencia en las tasas de preñez de las majadas (Matos y Thomas, 1992; Perkins, Fitzgerald y Price, 1992). Por lo tanto, las diferencias en el comportamiento materno durante la crianza pueden contribuir a explicar la variabilidad en el comportamiento sexual de los carneros adultos y su posible impacto en la cría (Damián, Hötzel, Banchemo y Ungerfeld, 2017). La ausencia de la madre durante el período de crianza afecta negativamente la exhibición de comportamiento sexual hacia las ovejas en celo durante la vida adulta de los carneros, tanto en la época de reproducción como en la no reproductiva, sin embargo, no afecta el despliegue de los comportamientos utilizados para detectar ovejas en celo, ni el tamaño de los testículos, la secreción de testosterona ni las variables de los espermatozoides (Damián, Beracochea, Hötzel, Banchemo y Ungerfeld, 2015; Damián et al., 2017). La crianza materna promueve el comportamiento sexual y el rendimiento reproductivo de los corderos machos, lo que se evidencia por un mayor rendimiento sexual hacia las ovejas en estro y un desarrollo más temprano de otros parámetros reproductivos (Damián et al., 2015).

Según Damián et al. (2017) a diferencia de lo que ocurre en las pruebas sexuales individuales, la competencia es un factor estresante adicional y, por tanto, la propia situación competitiva puede afectar las respuestas sexuales y endocrinas de manera diferente según cómo se criaron los machos. Para que el comportamiento

sexual se despliegue normalmente, existe una dependencia de las interacciones entre los factores endocrinos y los eventos sociales, y estos son el desencadenante de los endocrinos (Chemineau, Cagnié, Guérin, Orgeur, y Vallet, 1991). El modo de vida gregario de los rumiantes permite la ocurrencia de interacciones sociales, sin embargo, estas interacciones pueden resultar en algunas situaciones que conducen a la competencia por los recursos o por las hembras, apareciendo los efectos de dominancia y conduciendo a interacciones agresivas entre los animales (Costa y Silva, 2007). Los efectos sociales ocurren a lo largo del año sin variación estacional (Ungerfeld y Lacuesta, 2015).

### **2. 3. 3. Influencias de la jerarquía y el rango social**

El concepto de dominancia es utilizado para referirse a la condición de un individuo con respecto a otro dentro del grupo (Galindo, 2004). El rango se refiere a la posición en la escala social con relación a otros individuos. Por otra parte, la jerarquía social es definida como un orden de rangos de los individuos en una unidad social (Hurnik, Lewis, Taylor y Pinheiroet, 1995). En el caso de los ovinos, se ha demostrado que la jerarquía se establece desde edades tempranas, y que la misma afecta el desarrollo reproductivo de los corderos (Ungerfeld y González-Pensado, 2008). En efecto, cuando corderos de alto y bajo rango alcanzan la vida adulta solamente se observan diferencias en algunas estrategias del cortejo sexual (Ungerfeld y Núñez, 2011). Ungerfeld y Lacuesta (2010) indican que las estrategias reproductivas que determinan el acceso diferencial a las hembras se ven afectadas por el rango social en las etapas más tempranas de la vida.

El establecimiento y mantenimiento del estatus social individual es un factor estresante que afecta negativamente la función reproductiva (Lacuesta y Ungerfeld, 2012). En los rumiantes, las relaciones de dominancia determinan un acceso desigual a los recursos, como los alimentos (Jørgensen, Andersen y Bøe, 2007; Loretz, Wechsler, Hauser, y Rüsche, 2004), el agua (Andersson, Schaar y Wiktorsson, 1984), el espacio de reposo (Andersen y Bøe, 2007), la sombra (Sherwin y Johnson, 1987), y las hembras receptivas. Esto último afecta el desempeño de apareamiento en grupos de carneros (Preston, Stevenson, Pemberton, Coltman y Wilson, 2003). Los vínculos jerárquicos entre los carneros determinan un acceso desigual a las ovejas en celo, y por tanto una desigual distribución de montas en una majada, y descendencia dejada por cada individuo.

Las relaciones de dominancia son menos estables en los carneros jóvenes que en los adultos (Le Pendu, Briedermann, Gerard y Maublanc, 1995), probablemente porque sus relaciones sociales están menos consolidadas y, por lo tanto, desafían continuamente el acceso a rangos sociales más altos en sus grupos (Damián et al., 2017). También los carneros recién juntados, y por tanto sin relaciones de dominancia consolidadas, aumentan el número de montas y apareamientos con ovejas en celo cuando tienen la oportunidad de montarlas sin la presencia del otro carnero (Lacuesta y Ungerfeld, 2012). Lacuesta y Ungerfeld (2012), plantearon que los carneros pueden adoptar rápidamente estrategias alternativas para mejorar el éxito reproductivo en presencia de competencia social. Una táctica oportunista de mayor efectividad, necesitando menos montas para eyacular, y así mejorar su éxito reproductivo. Los carneros modifican su estrategia sexual en entornos competitivos disminuyendo la exhibición de comportamiento sexual, independientemente de su estatus social. Este

efecto se observa de manera constante durante todo el año (Ungerfeld y Lacuesta, 2015). Sin embargo, los carneros subordinados desarrollan diferentes estrategias para transmitir eficazmente sus genes a las generaciones futuras, considerando que las ovejas suelen ser servidas por más de un carnero durante el estro (Crocker y Lindsay, 1972; Orihuela, 2009).

El entorno social de crianza de los corderos machos afecta su comportamiento sexual y parámetros reproductivos fisiológicos. Por ejemplo, los corderos de alto rango social tienen mayor peso corporal, son más precoces en la producción de semen y muestran más comportamientos sexuales a edades más tempranas que los corderos de bajo rango social (Ungerfeld y González-Pensado, 2000).

Los corderos más dominantes muestran un comportamiento sexual más intenso hacia los machos subordinados y las ovejas en estro, mientras que los machos más subordinados reciben más montas de otros machos y son menos activos hacia las ovejas en estro (Ungerfeld et al., 2007).

### **2. 3. 4. Comportamiento sexual en el carnero**

#### **2. 3. 4. 1. Alcance de la testosterona**

El comportamiento sexual de los corderos adultos requiere concentraciones mínimas de testosterona circulante (Holmes, 1986). Las diferencias de comportamiento sexual que se observan no están relacionadas con una mayor producción de testosterona, sino que pueden estar relacionadas con diferencias en la sensibilidad a esta hormona, determinando que con concentraciones similares algunos carneros presentan mayor comportamiento sexual y tienen mayor capacidad de servir (Ungerfeld y Lacuesta, 2010). Los carneros con niveles más altos de testosterona, cuando se ponen en contacto con hembras en anestro, estimulan una mayor proporción de hembras a ovular. Al observar a estos machos en el campo, se nota que dedican mucho más tiempo a la actividad sexual que aquellos con menores concentraciones de testosterona (Rosa et al., 2000b). La restricción de las hormonas sexuales en los machos reduce su desarrollo e inhibe casi por completo la libido (Brown et al., 1994). Se ha demostrado que las concentraciones de LH y testosterona aumentan cuando los machos se colocan junto a las hembras en celo (Gonzalez, Orgeur, Poindron, y Signoret, 1991; Ungerfeld y Silva, 2004).

Investigadores encontraron que, en climas templados, los carneros experimentaron fluctuaciones estacionales en la actividad endocrina, el comportamiento sexual y la gametogénesis, así como en la masa, y el volumen testicular (Rosa et al., 2000b). La circunferencia escrotal y la concentración de testosterona varían anualmente de acuerdo a los cambios en la luz del día (Delgadillo, Canedo, Chemineau, Guillaume y Malpoux 1999; Toledano-Díaz, Santiago-Moreno, Pulido-Pastor y López-Sebastián, 2007).

Las concentraciones de testosterona están directamente relacionadas con el comportamiento sexual y agresivo, por lo que se puede esperar que los efectos de las relaciones de dominancia sobre el comportamiento reproductivo difieran de acuerdo a las concentraciones de testosterona (Ungerfeld y Lacuesta, 2015).

### **2. 3. 4. 2. Demostración del comportamiento sexual del carnero**

La mayoría de los carneros domésticos cortejan, montan y aparean con ovejas en celo. Sin embargo, hay un número significativo de carneros que están sanos, pero muestran muy poco o ningún interés sexual por las ovejas en celo (Roselli y Stormshak, 2009). El comportamiento sexual masculino puede estimularse con señales visuales, olfativas y auditivas relacionadas con las interacciones sexuales (Petherick, 2005).

La primera fase del comportamiento sexual implica que el macho identifique el estado fisiológico en que se encuentra la hembra, para esto dedica un tiempo considerable olfateando los genitales y orina de la oveja, seguido por una respuesta de flehmen, cuya función es la de introducir las partículas químicas hacia el órgano vomeronasal para la identificación de las feromonas sexuales (Orihuela, 2014). En una segunda fase, la de cortejo, el macho puede también lamer los genitales de la hembra como una forma de estimulación táctil, atendiendo a la respuesta de ella si ésta permanece quieta. Luego, el macho se coloca detrás de la oveja, haciendo contacto con su hombro, levantando y bajando uno de sus miembros anteriores manteniéndolo en forma rígida y con frecuencia golpeando la región ventral de la hembra (Orihuela, 2014).

Durante el cortejo, el macho también gira y baja el nivel de su cabeza suavemente mientras su hombro entra en contacto con un flanco de la oveja, al tiempo que emite vocalizaciones de tonos bajos (Banks, 1964).

Orihuela (2014) describe que varias montas caracterizadas por movimientos pélvicos sin intromisión, pueden interrumpir la secuencia de las unidades de conducta, pero cuando la punta del glande entra en contacto con la mucosa vaginal, entonces en respuesta se produce una contracción pélvica vigorosa, acompañada de un movimiento de propulsión de las patas traseras, en las que momentáneamente ambas quedan suspendidas en el aire, ocurriendo inmediatamente la eyaculación y un movimiento de la cabeza hacia atrás de manera sincrónica. Enseguida, el macho desmonta y permanece junto a la hembra durante un periodo de falta de interés sexual conocido como "refractario" o "de latencia". Transcurrido este, el macho reinicia su comportamiento de cortejo con la misma hembra, o busca una nueva hembra con quien interactuar sexualmente. Este periodo varía en duración y puede llevar desde algunos minutos hasta más de una hora, pudiendo la hembra permanecer cerca del macho o desplazarse en busca de otro carnero, si las condiciones lo permiten.

Simitzis et al. (2006) demostraron que los carneros maduros realizan un mayor número de conductas relacionadas con el cortejo de la hembra y pasan más tiempo con esta actitud, mientras que Ungerfeld, Ramos y González-Pensado (2008) informaron que solo las montas y las eyaculaciones son más frecuentes en carneros maduros. Los machos jóvenes requieren normalmente más tiempo antes de conseguir la intromisión completa que los machos experimentados. La falta de conducta sexual adecuada en machos puede deberse a un proceso de aprendizaje por condicionamiento, por lo que es importante que los primeros intentos de cópula no sean asociados con estímulos aversivos (García, 2004).

### **2. 3. 4. 3. Preferencias de la pareja sexual**

La preferencia de pareja sexual se refiere a la atracción sexual de un animal hacia la pareja del mismo sexo o del sexo opuesto cuando se le da una opción. Las preferencias de la pareja sexual son duraderas y muy dimórficas sexualmente. En todas las especies, la mayoría de los machos cortejan y se aparean con las hembras y la mayoría de las hembras solicitan y se aparean con los machos (Phoenix, Goy, Gerall y Young, 1959). No obstante, los carneros muestran variabilidad en el interés sexual y las preferencias de pareja sexual (Perkins y Fitzgerald, 1992; Price, Katz, Wallach y Zenchak, 1988; Roselli, Larkin, Resko y Stormshak, 2004). La mayoría de los carneros están orientados a las hembras, estimándose entre un 60% y un 70%. Sin embargo, una proporción significativa, aproximadamente el 8%, cumple con el criterio de clasificación como de orientación masculina (Roselli, 2020), el 12-18% son asexuales y el 18-22% son bisexuales (Perkins et al., 1992; Price et al., 1988; Roselli et al., 2004).

Los corderos machos criados en contacto permanente con hembras tienen un mayor volumen testicular y muestran un comportamiento sexual más intenso que los corderos criados aislados de ellas (Illius, Haynes, Purvis y Lamming, 1976; Katz et al., 1988). Por lo tanto, el entorno socio-sexual en el que se crían los machos tiene una fuerte influencia en el comportamiento sexual que se muestra cuando son adultos (Lacuesta et al., 2018). El ambiente social en que se desarrollan los corderos influye sobre el desempeño sexual, pero no sobre la preferencia sexual (Katz et al., 1988). En este sentido, la exposición temprana de los corderos a hembras aumenta las posibilidades de que estos sean sexualmente activos, pero no previene el comportamiento homosexual (Price et al., 1994; Price, Borgwardt, Dally y, 1999).

La homosexualidad en rumiantes machos puede estar asociada a muchos factores, tales como la dominancia social (Klemm, Sherry, Schake y Sis, 1983), la edad (Ungerfeld et al., 2007), el ambiente social durante el desarrollo (Srivastava, Mathur y Kalra, 1989), pudiendo también ser inducida por disturbios ambientales (Dagg, 1984), las tendencias genéticas y las diferencias cerebrales (Roselli, Radhika y Kaufman, 2011). La frecuencia de comportamientos homosexuales es muy alta entre machos juveniles, lo que podría ocurrir debido al estímulo generado por los cambios hormonales, y por ser una forma de aprendizaje (Bartoš y Holeèková, 2006). Los corderos domésticos de 5 a 6 meses de edad muestran una intensa actividad sexual macho-macho relacionada positivamente con el comportamiento sexual hacia las ovejas en celo (Ungerfeld et al., 2007).

### **2. 3. 4. 4. Diferenciación sexual**

El carnero doméstico es un modelo animal único que exhibe preferencias exclusivas de parejas sexuales del mismo sexo (Roselli y Stormshak, 2009). Una característica destacada de la diferenciación sexual en muchas especies es la presencia de un núcleo sexualmente dimórfico (SDN) en el hipotálamo preóptico/anterior que es más grande en los machos que en las hembras (Roselli y Stormshak, 2009). Roselli y Stormshak (2009) descubrieron que el SDN es más pequeño en los carneros orientados a los machos que en los carneros orientados a las hembras, y similar en tamaño al oSDN (núcleo sexualmente dimórfico ovino) de las ovejas. Se puede interpretar que estas observaciones sugieren que los carneros

orientados a los machos, similares a los carneros orientados a las hembras, están masculinizados y defeminizados con respecto a la monta, la receptividad y la secreción de gonadotropinas, pero no están defeminizados por las preferencias de la pareja sexual. Este es uno de los pocos ejemplos, además de los humanos y los primates no humanos (Vasey, 2002), donde los comportamientos sexuales y las preferencias de la pareja sexual están disociados, lo que sugiere que estos comportamientos pueden programarse de manera diferente. Junto con su preferencia de pareja típica de las hembras, los carneros orientados a los machos tienen un SDN pequeño (es decir, de tamaño similar al de las hembras). Esta observación refuerza la noción de la existencia de aspectos de la estructura y función del cerebro que tampoco están completamente defeminizados en los carneros orientados a los machos. Las neuronas del SDN muestran una abundante expresión de aromatasa que también se reduce en los carneros orientados a los machos en comparación con los carneros orientados a las hembras (Roselli y Stormshak, 2009).

Se cree que la correlación entre el tamaño de oSDN y las preferencias sexuales es funcionalmente importante, porque el área preóptica medial / hipotálamo anterior es esencial para la expresión de las conductas copulatorias masculinas y se ha demostrado que desempeña un papel importante en la preferencia por la pareja sexual típica masculina (Paredes, 2003). Las diferencias en el tamaño del SDN entre los carneros orientados hacia las hembras, los carneros orientados hacia los machos, y las ovejas, no se deben a diferencias en la exposición de los adultos a la testosterona porque estas diferencias persisten incluso después de que las ovejas adultas son gonadectomizadas y tratadas con concentraciones fisiológicas de testosterona (Roselli y Stormshak, 2009).

Según Phoenix et al. (1959), existe un período crítico de susceptibilidad en la vida perinatal temprana durante el cual la testosterona circulante producida a partir de los testículos fetales masculiniza y defeminiza el potencial neuroendocrino y conductual del cerebro. En ausencia de testosterona, el cerebro está feminizado y puede soportar la secreción cíclica de la GnRH necesaria para la ovulación y la expresión de los comportamientos sexuales femeninos. Los programas típicos del sexo establecidos temprano en la vida pueden ser interrumpidos o reprogramados por cambios experimentales en el ambiente hormonal durante el desarrollo perinatal (Cooke, Hegstrom, Villeneuve y Breedlove, 1998). Los experimentos en ovejas establecieron que oSDN se desarrolla antes del nacimiento y depende de la activación del receptor de andrógenos para la masculinización (Roselli, 2020). Resultados obtenidos por Roselli (2020) demuestran que el eje hipotálamo-hipofisario-gonadal fetal es funcional al comienzo del segundo trimestre en ovejas, y se corresponde con el período de desarrollo en el que también se produce la masculinización del cerebro.

### ***2. 3. 5. Demostración del comportamiento sexual de la oveja***

Beach (1976) propuso que el comportamiento sexual de las hembras de mamíferos tiene tres componentes: atractividad, proceptividad y receptividad. La atractividad se refiere al valor de estímulo de la hembra para evocar respuestas sexuales de los machos e incluye la gama completa de estimulación que proporciona la hembra, que se extiende desde su capacidad para atraer a un macho hasta aquellas características que contribuyen a la aparición del reflejo eyaculatorio. La proceptividad de las ovejas parece consistir tanto en el comportamiento "afiliativo" (Beach, 1976),

que es la tendencia a acercarse y permanecer en la vecindad de los carneros, como en las respuestas de contacto físico (Beach, 1976) como empujar repetidamente al carnero (Banks, 1964). El comportamiento receptivo, se define como las actividades desarrolladas por la hembra hacia ciertos machos que promueven la actividad de apareamiento, en respuesta a los estímulos recibidos. Incluye aquellos parámetros que reflejan el inicio de la interacción sexual por parte de la hembra, como la búsqueda activa y la estimulación del macho (Beach, 1976).

Las ovejas muestran un comportamiento receptivo y proceptivo en paralelo (Tilbrook y Cameron, 1990). El comportamiento proceptivo hacia los carneros individuales puede ser una consecuencia de diferentes señales, incluidas la visual, el olor y el comportamiento (Ramos y Ungerfeld, 2006). Tilbrook, Hemsworth, Topp y Cameron (1990) indican en sus observaciones que el nivel de comportamiento proceptivo de la oveja aumenta a medida que se acerca al estro, pero parece haber pocos cambios durante este período. Además de ser receptivas a los carneros, desarrollan una búsqueda activa de ellos (Tilbrook y Cameron, 1990). La expresión de este comportamiento depende de los estrógenos (Lindsay y Fletcher, 1972) y probablemente aumenta el interés sexual del macho (Madlafousek, Hlíňák y Beran, 1976).

Las ovejas en celo inducen más excitación sexual en los machos a través de señales químicas liberadas a través de la vagina y la orina (Bland y Jubilan, 1987; Vázquez y Orihuela, 2001). Las ovejas emplean la vista y no el olfato para buscar y localizar carneros (Fletcher y Lindsay, 1968). Las ovejas en celo en una prueba de dos opciones elegirán acercarse a un macho o una imagen de tamaño natural de su rostro, mientras que las hembras en anestro prefieren a la hembra (Kendrick et al., 1995).

Las ovejas son relativamente poco demostrativas en la expresión de su comportamiento proceptivo, siendo el comportamiento de búsqueda de carnero el más ampliamente expresado (Fabre-Nys y Gelez, 2007). Las hembras también exhiben un comportamiento sexual diferenciado cuando están en proestro o estro (Pacheco y Quirino, 2010). Durante estas fases, el 75% de las hembras exhiben un comportamiento peculiar de mantenerse cerca del macho, olfateando y lamiendo. Tienen a mover y levantar la cola y orinar con más frecuencia, especialmente si el macho la olfatea (Gill, 2008 citado por Pacheco y Quirino, 2010). Aparte de su actividad de búsqueda, sólo expresan algunos patrones motores, como un movimiento de la cabeza hacia el macho y el abanico de la cola, pero la principal manifestación que muestran es simplemente quedarse quietas cerca del macho (Banks, 1964). El comportamiento receptivo de la oveja en celo solo consiste en una "inmovilización activa" durante la cual la hembra resistirá si intenta empujarla. En las ovejas, la inmovilización es un signo tanto de proceptividad como de receptividad (Alexander, Signoret y Hafez, 1980).

El atractivo de una hembra está determinado por el valor de su estímulo, que puede variar con la expresión del comportamiento proceptivo (Fabre-Nys y Gelez, 2007). Es posible que los machos que expresan bajos niveles de interés sexual encuentren que las hembras particulares a las que estuvieron expuestos en las pruebas de capacidad de servicio sean menos atractivas (Sutton y Alexander, 2019). Según Sutton y Alexander (2019) las miradas solicitadas, los movimientos decididos hacia el carnero, así como la cantidad de tiempo en las proximidades de éste,

aumentan cuando el carnero expresa un mayor interés sexual hacia la oveja. De este estudio se desprende claramente que la oveja no compensa ningún déficit en la expresión del comportamiento del carnero. Cuando los carneros expresan un interés moderado por la oveja, las ovejas también expresan menos conductas proceptivas. Sin embargo, en contextos de sistemas de reproducción gestionados, cuando la exposición a los machos y la elección de pareja es limitada, la respuesta de la hembra hacia el macho es más imperativa (Sutton y Alexander, 2019). Cuando se les daba a las ovejas a elegir entre un corral de ovejas y un corral de carneros, los carneros tenían que ser sexualmente activos antes de resultar atractivos para las ovejas (Fabre-Nys y Vénier, 1987). Sin embargo, en un estudio de Tilbrook et al. (1990) sigue siendo evidente que, durante el período estral, las ovejas se sienten atraídas por los carneros incluso cuando los carneros no pueden interactuar físicamente con las ovejas. De hecho, Lindsay (1966) descubrió que, habiendo hecho contacto con el carnero, es poco probable que una oveja continúe buscando más carneros incluso si el primer carnero no puede aparearse con ella. Por lo tanto, parece que las ovejas comienzan a sentirse atraídas por los carneros antes de que comience el estro, pero una vez en el estro, la motivación para estar con los carneros no cambia significativamente. Presumiblemente, esta motivación para asociarse con carneros antes del estro funciona para aumentar las posibilidades de que las ovejas sean apareadas por los carneros una vez que están en estro (Lindsay, 1966). Por otro lado, las ovejas en celo buscan machos y, cuando se les da la opción, prefieren estar con machos en lugar de hembras (Fabre-Nys y Gelez, 2007). En un experimento de Ramos y Ungerfeld (2006), los carneros fueron restringidos en su movimiento, evitando posibles interacciones directas entre sí y limitando la exhibición de un comportamiento sexual completo. Estos autores mencionan que los olores (que son estimulados por las concentraciones de testosterona) fueron probablemente la principal señal para discriminar entre los carneros. El desempeño sexual del carnero no parece influir en la preferencia de las ovejas en celo. Estas prefieren los carneros jóvenes (2 años) en lugar de los carneros viejos (> 8 años) (Ramos y Ungerfeld, 2006). Las ovejas en celo eligen constantemente interactuar, ser montadas y apareadas por carneros subordinados en lugar de dominantes cuando la actividad de los carneros está restringida, lo que refuerza el concepto de que las ovejas en celo muestran un comportamiento activo selectivo y proceptivo para estos carneros. En condiciones naturales, los carneros dominantes copulan con la mayoría de las hembras en celo de la majada (Díaz et al., 2021).

### ***2. 3. 5. 1. Características atractivas para el carnero***

El atractivo sexual está determinado por varias características de las hembras que afectan la preferencia de los machos por algunos individuos en particular (Banks, 1964). En este sentido, los carneros seleccionan diferentes ovejas para el apareamiento según su "atractividad sexual" (Ungerfeld y Silva, 2005). Dentro de las ovejas en celo, algunos individuos son más atractivos sexualmente para los carneros, ya que diferentes carneros seleccionan las mismas ovejas de manera consistente incluso en diferentes períodos de celo (Tilbrook y Lindsay, 1987).

Los atributos que hacen que una oveja sea más o menos "atractiva" sexualmente para un carnero pueden ser importantes para determinar sus posibilidades de aparearse, y quedar gestante cuando hay más de una oveja disponible al mismo tiempo. Se ha demostrado que las preferencias de apareamiento

de los carneros conducen a una distribución desigual del apareamiento entre las ovejas en celo disponibles y, en consecuencia, algunas ovejas no se aparean en absoluto (Jennings y Crowley, 1972; Jennings, 1976; Synnott, Fulkerson y Lindsay, 1981).

Cuando una nueva oveja ingresa al grupo, la "novedad" del nuevo animal probablemente estimula al carnero a dirigir mayor actividad hacia ella (Rouger, 1974). Su "atractividad" será independiente tanto de si ha estado expuesta previamente al carnero como a su historial de apareamiento inmediato (Tilbrook, 1987). Tilbrook y Cameron (1989) sugieren que algunos de los componentes de la atractividad sexual de una oveja pueden estar asociados con su lana, ya que en un estudio con ovejas en celo se observó que, los carneros encontraron a las ovejas con 12 meses de lana más sexualmente atractivas que las ovejas que habían sido esquiladas recientemente. Estos carneros se aparearon más veces con las ovejas lanudas que con las ovejas esquiladas, realizando un mayor cortejo, un mayor número de olfateos anogenitales y número de montas (Tilbrook, 1987). Estos resultados demuestran que en condiciones de campo, estas diferencias en el atractivo sexual provocan preferencias de apareamiento de los carneros hacia las ovejas lanudas (Tilbrook y Cameron, 1989). La elección de los carneros por aparearse con ovejas lanudas en lugar de esquiladas en condiciones de campo, indica que la fertilidad se vería afectada, porque las ovejas lanudas parecen estimular más sexualmente a los carneros que las ovejas esquiladas. Las diferencias en el atractivo sexual no solo provocan preferencias de apareamiento, sino que también pueden influir en la motivación sexual de los carneros (Tilbrook y Cameron, 1989).

En varias especies de ungulados, la cola se usa para comunicar los estados sexuales de la hembra. Los movimientos de la cola cuando los carneros están en contacto cercano también pueden ser una señal para la dispersión de señales químicas porque cuando los carneros tienen la opción de seleccionar las ovejas para participar en el comportamiento sexual, prefieren las ovejas con cola en lugar de las de cola cortada como parejas sexuales (Orihuela, Ungerfeld, Fierros-García, Pedernera y Aguirre, 2018).

Synnott y Fulkerson (1984) concluyeron que la apariencia física de la oveja no influyó en la preferencia del carnero. Cabe destacar la importancia de los estímulos olfativos por parte del carnero que están involucrados hacia la discriminación activa entre ovejas en estro (Rouger, 1974). El olor de la lana puede ser la señal sensorial más importante en la detección de ovejas en estro (Fletcher y Lindsay, 1968; Lindsay, 1965). Los carneros prefieren las ovejas lanudas a las ovejas esquiladas (Tilbrook y Cameron, 1989), las ovejas de rango social alto sobre las de rango bajo (Pelletier y Festa-Bianchet, 2006), las ovejas en buen estado sobre las ovejas en mal estado corporal (Alhamada, Debus, González-García y Bocquier, 2017) y ovejas con flora vaginal normal sobre ovejas con flora vaginal alterada (Gatti y Ungerfeld, 2012; Ungerfeld y Silva, 2005).

### ***2. 3. 6. Evaluación del comportamiento sexual en el macho***

Las pruebas utilizadas para evaluar el comportamiento reproductivo permiten identificar carneros capaces de reconocer hembras en estro, manifestar deseo sexual y tener la capacidad de cubrir, características que son importantes, especialmente en

los sistemas de monta natural (Azevêdo et al., 2008). Los carneros clasificados como de alto rendimiento sexual dejan un mayor número de descendientes (Stellflug et al., 2006) y permiten reducir la época reproductiva, concentrando los nacimientos, facilitando el manejo de los animales (Ibarra, Laborde, Olivera, Van Lier y Burgueño, 1999).

En las pruebas de corral, la presencia de carneros dominantes afecta el comportamiento sexual de los carneros subordinados (Lindsay, Dunsmore, Williams, y Syme, 1976; Synnott y Fulkerson, 1984; Tilbrook, Cameron y Lindsay, 1987; Ungerfeld y González-Pensado, 2008), por lo que, para evaluar la potencialidad de cada carnero los tests se realizan en forma individual. Los carneros modifican rápidamente su estrategia de comportamiento hacia las ovejas en celo de acuerdo con el contexto social en el que son evaluados (Ungerfeld y González-Pensado, 2009). Lindsay et al. (1976), informaron que los carneros subordinados reducen su frecuencia de apareamiento hacia una oveja en celo en presencia de un carnero dominante, incluso si no pueden interactuar físicamente (el "efecto de audiencia"). En general, los carneros modifican su estrategia sexual en entornos competitivos, reduciendo sus actividades de cortejo y aumentando su eficiencia de apareamiento (Ungerfeld y González-Pensado, 2009; Ungerfeld y Lacuesta, 2015). Si bien la estimulación visual de un carnero subordinado que corteja y monta ovejas en celo no modifica el comportamiento sexual de los machos dominantes, la observación de un carnero dominante mejora el comportamiento de apareamiento de los machos subordinados, si el dominante no está presente (Ungerfeld, Orihuela y Pérez-Clariget, 2019). Esto indica que los carneros subordinados desarrollan diferentes estrategias para transmitir eficazmente sus genes a las generaciones futuras, considerando que las ovejas suelen ser montadas por más de un carnero durante el estro (Crocker y Lindsay, 1972; Orihuela, 2009). Debe tenerse en cuenta que los carneros compiten de manera diferente según la motivación en contextos específicos y no sólo en relación con las jerarquías generales (Ungerfeld, 2012b).

El manejo actual de los pequeños rumiantes ha conducido a una relajación de la selección natural, permitiendo que se produzcan machos con comportamiento sexual bajo o deficiente, dado que éstos ya no tienen que competir por las hembras. Por ello, persiste la necesidad de desarrollar pruebas de comportamiento sexual para seleccionar machos con alto comportamiento reproductivo (Cervantes, Izquierdo, y González, 2014). Stellflug y Lewis (2007) informaron que la frecuencia y duración de cada comportamiento depende de cada reproductor y su experiencia sexual previa, sirviendo como criterio para evaluar, clasificar y seleccionar a un reproductor. La selección de machos es una herramienta extremadamente importante, ya que es probable que carneros con alto rendimiento sexual sirvan a un mayor número de ovejas en un corto período de tiempo, aumentando la presión de selección y la diseminación de material genético deseable. Las principales características que evaluar en la selección de reproductores incluyen calidad seminal, características testiculares y comportamiento reproductivo (Pacheco y Quirino, 2010).

El comportamiento sexual puede evaluarse mediante la prueba de la libido o la prueba de capacidad de servicio (Pacheco y Quirino, 2010). La libido puede conceptualizarse como espontaneidad, la avidez del macho para montar y realizar la cópula, siendo de fundamental importancia para predecir la capacidad reproductiva real del animal (Chenoweth, 1981). La capacidad de servicio es el número de servicios realizados en una situación favorable para la monta en un período de tiempo

específico (Blockey y Wilkins, 1984). Se ha demostrado que el resultado de los tests de comportamiento sexual presenta una moderada heredabilidad y alta repetibilidad, de modo que una medición temprana del rendimiento sexual de los carneros puede ser una herramienta positiva en los procesos de selección (Snowder et al., 2002).

Un buen manejo de los carneros requiere una evaluación completa de los mismos antes de la temporada reproductiva. Estas evaluaciones de los carneros que se realizan, rara vez incluyen una valoración de la libido y de la actividad sexual de estos, aunque el uso de machos con alta libido permite reducir el número de carneros utilizados para el servicio de campo, reduciendo así su costo (Alexander, Cockett, Burton, Hadfield, y Moss 2012). La actividad sexual adulta de un carnero podría predecirse con una alta determinación a partir de su medición a edades tempranas, siendo una herramienta especialmente útil para eliminar precozmente los peores machos (Abecia et al., 2020).

### **3. HIPÓTESIS**

La suplementación nutricional en ovejas a partir del día 44 de gestación influye en la atraktividad sexual de sus hijos a los 7 meses de edad, aunque estos no difieran en peso desde el nacimiento.

### **4. OBJETIVO**

Evaluar si la suplementación a partir del día 44 de gestación en ovejas subnutridas influye en la atraktividad sexual de sus hijos de 7 meses de edad.



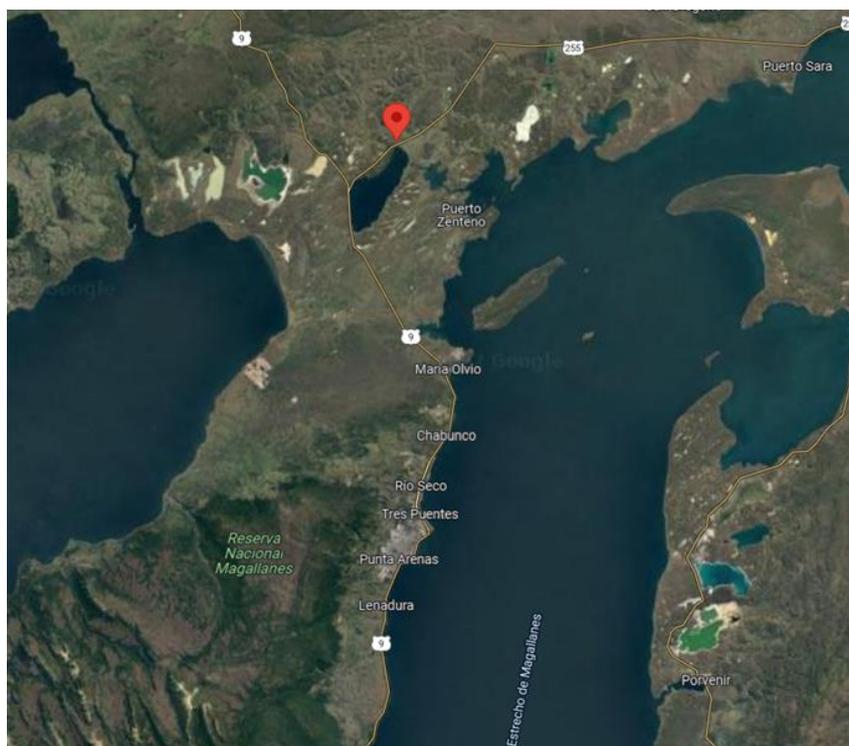


Figura 3. Ubicación geográfica de campo experimental de INIA Kampenaike, Región de Magallanes y Antártica Chilena, Chile. Fuente: Google Earth

Se llevó a cabo en el mes de mayo, con 24 corderos machos Corriedale, nacidos en octubre del año anterior. Los corderos eran hijos de madres de condición similar que recibieron dos tratamientos: 1) alimentadas a campo con pastura natural (PC: 4-6% y EM: 2,1 Mcal/kg) + suplemento (PC: 22%; EM: 3,0 Mcal/kg) a partir del día 44 de la gestación, identificados como grupo azul (GA, n=12); y 2) control: alimentadas únicamente a campo con pastura natural (PC: 4-6% y EM: 2,1 Mcal/kg) durante toda la gestación, identificados como grupo rojo (GR, n=12). La pastura natural de la región Magallánica corresponde mayormente a "coirón" (*Festuca gracillima*), caracterizada por bajo aporte de proteínas y energía, especialmente durante el invierno, época durante la que transcurre el período gestacional con una restricción de un 30% de los requerimientos nutricionales (Strauch y Lira, 2012). Ambos grupos de corderos fueron mantenidos en un mismo potrero bajo las mismas condiciones de manejo y alimentación desde su destete.

Se realizó un test de preferencia para determinar qué cordero era más atractivo para la oveja en estro, en el que se registró a que área (donde se encontraba el cordero) ingresaba primero la oveja, tiempo en entrar a la primera área, entrada al área con 2 manos y tiempo de ésta dentro del área. Para ello, se utilizaron 12 ovejas en celo hormonal, a las que se le colocaron esponjas intravaginales impregnadas con 60 mg de medroxiprogesterona (Progespon, Zoetis, Buenos Aires, Argentina); a los 12 días se las retiraron y se administró un análogo de prostaglandina F2 alfa, a una dosis de 250 µg (Cloprostenol base, solución inyectable 250 µg/ml, Syntex S.A., Buenos Aires Argentina). A las 12 horas se administró una dosis inicial de 0,7 ml de Benzoato de Estradiol (solución inyectable 1mg/ml, Syntex S.A., Buenos Aires, Argentina), y una segunda dosis a las 24 horas del retiro de las esponjas (momento en que se procedió a realizar los test). Previo de la realización de los test se comprobó

que estuvieran en celo, para esto se ingresaba al corral un cordero que no participaba en los test, si éste mostraba interés por dichas ovejas, se daba como positivo al estro y se procedía a realizar los mismos.

## 5. 2. Diseño experimental, evaluación del comportamiento sexual

Todos los tests de preferencia se realizaron en un corral rectangular de 9,30 x 7,10 m bajo techo ubicado dentro del galpón de esquila en el campo experimental; los dos corderos a evaluar en cada test fueron colocados en áreas de iguales características (2 m x 2 m) dentro del corral, dejando una separación entre cada área de 3,10 m (Figura 5). Se amarraron los corderos desde el pecho a distancias equidistantes desde el punto de entrada de la oveja (extremo contrario a la ubicación de los corderos); esto permitió que los corderos mostraran un comportamiento de cortejo limitado a su área, pero con suficiente movilidad para poder manifestar su comportamiento en la forma más natural y normal posible. Cada día de corderos se armó eligiendo un cordero de cada tratamiento, de tamaño similar. Previamente se eligieron por peso para homogeneizar cada grupo. Los corderos se pesaron al nacimiento y al momento de realizar el experimento. Para cada día de corderos se utiliza una oveja distinta en estro.

En cada test se realizaron dos registros por cada día de corderos. Entre registro se intercambiaron los tratamientos entre lados. Los datos se obtuvieron a través de 2 observadores ubicados fuera del perímetro del corral, en el punto de entrada de la oveja. Durante 5 min se registró a que área (donde se encontraba el cordero) ingresaba primero la oveja, tiempo en entrar a la primera área, entrada al área con 2 manos y tiempo de ésta dentro del área.

En simultáneo se registraron otros comportamientos tales como: número de olfateos ano-genitales, acercamientos laterales, flehmen (dirigido a la oveja), intentos de monta, montas, montas con eyaculación y tiempo a eyaculados. Cada test fue registrado mediante filmación y fueron analizados los datos obtenidos en las mismas.



Figura 4. Vista aérea de las instalaciones del campo experimental de INIA Kampenaike, Región de Magallanes y Antártica Chilena, Chile. *Fuente: Google Earth*

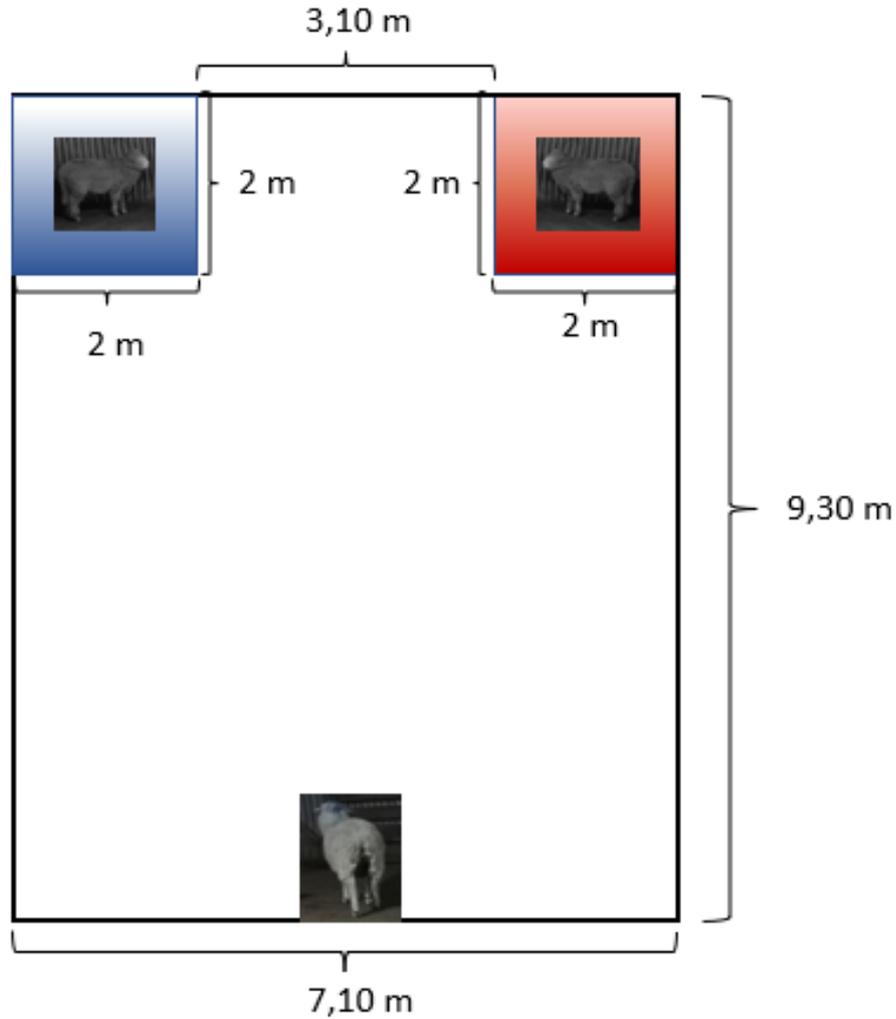


Figura 5. Esquema del corral donde se realizaron las pruebas

### 5. 3. Análisis estadístico

Los tiempos de entrada a cada área, de permanencia en la misma y la cantidad de veces que entró, fueron comparados con un test de t pareado. La frecuencia de tests en que entró primero a las áreas de uno u otro cordero fueron comparadas con el test de probabilidad exacta de Fisher. Se consideraron como diferencias significativas aquellas cuyo  $P \leq 0,05$ .

## 6. RESULTADOS

No hubo diferencias significativas en los pesos al nacer y al momento de realizar el trabajo (Cuadro 1).

Cuadro 1. Pesos (kg) al nacimiento y al momento de realizar el trabajo (media  $\pm$  EEM).

	<i>Hijos de control</i>	<i>Hijos de suplementadas</i>
Al parto	4,97 $\pm$ 0,15	5,28 $\pm$ 0,8
7 meses de edad	39,9 $\pm$ 1,0	40,9 $\pm$ 1,2

No hubo diferencias en ninguna variable del test realizado (Cuadro 2). No hubo diferencia en el número de veces que las ovejas entraron al área de cada cordero, ni tampoco hubo diferencias en el tiempo que permanecieron en el área tanto de GR como de GA, ni en latencia a entrar a cada área y en el número de veces que las ovejas entraron al área (Cuadro 2).

Cuadro 2. Resultados de los test

	<i>Control</i>	<i>Hijos de suplementadas</i>
<b>Primer registro</b>		
Área a la que ingresó primero (número de tests)	3	6
Latencia a entrar (s)	57,0 $\pm$ 32,0	58,2 $\pm$ 39,4
Tiempo total dentro del área (s)	35,9 $\pm$ 22,5	55,7 $\pm$ 30,1
Número de veces que entró al área	1,0 $\pm$ 0,3	1,1 $\pm$ 0,5
<b>Segundo registro</b>		
Área a la que ingresó primero (número de tests)	6	5
Latencia a entrar (s)	44,8 $\pm$ 17,2	63,4 $\pm$ 32,7
Tiempo total dentro del área (s)	46,7 $\pm$ 19,6	28,2 $\pm$ 11,5
Número de veces que entró al área	1,9 $\pm$ 0,6	1,3 $\pm$ 0,4

Control: GR

Hijos de suplementadas: GA

## 7. DISCUSIÓN

En este trabajo experimental, la suplementación nutricional en ovejas a partir del día 44 de la gestación no modificó la atractividad sexual de sus hijos a los 7 meses de edad, considerando que estos no difirieron significativamente en el peso al nacimiento ni al momento de ser evaluados.

Considerando que se evitó la lateralidad en la elección de la oveja al intercambio de corderos entre las áreas por díada, es relevante que las ovejas no prefieran corderos en función de este tratamiento, porque al menos desde la perspectiva de la proceptividad de la hembra, minimiza la concentración de montas en pocos corderos. Esto permite evitar la disminución de la fertilidad que provocaría al afectar en mayor medida la reserva espermática, y mantener la variabilidad genética. Si bien esto refiere solamente a la proceptividad, otros trabajos realizados con los mismos corderos aun no publicados, complementan la información al no haber diferencias en el comportamiento sexual de los corderos ni en su efectividad para competir entre ellos. Desde un punto de vista práctico, estos resultados son relevantes ya que demuestran que al menos en los aspectos evaluados y en las condiciones de este estudio el desempeño sexual de los corderos no se afecta por la alimentación de la madre durante la gestación si su peso no se afecta.

Una posible explicación para la falta de diferencias en el peso surge de un experimento de Sales et al. (2020) realizado en el mismo lugar que el presente trabajo, bajo las mismas condiciones de pasto natural y con el mismo tratamiento de concentrado aplicado en igual momento de la gestación, encontraron que, la suplementación con concentrado tuvo un efecto claro en aumentar el peso corporal de las ovejas, pero después de esta mejora inicial el puntaje de condición corporal solo se mantuvo. Esto probablemente fue consecuencia de una mayor inversión de las ovejas en el desarrollo del cordero, ya que el peso corporal de los corderos también fue mayor en los corderos nacidos de ovejas suplementadas que en los nacidos de ovejas alimentadas sólo por pasto natural. Este patrón es parecido al observado en condiciones similares de mantenimiento animal (Sales et al., 2018), y es consistente con estudios previos en los que observaron que la suplementación durante la gestación tardía aumenta el peso corporal de las ovejas, pero tiene efectos menores efectos sobre su condición corporal (Freitas-de-Melo et al., 2015). En general, estos resultados sugieren que el efecto principal de la suplementación es aumentar la transferencia de nutrientes de la oveja al feto, promover su desarrollo y, por lo tanto, disminuir las consecuencias negativas de la restricción del crecimiento intrauterino, que se refleja en el mayor peso corporal de los corderos nacidos de ovejas suplementadas con concentrado (Sales et al., 2020). En el presente trabajo la cantidad de animales utilizados pudo ser una limitante para detectar diferencias de peso al parto, pero si es así, esto implica que la magnitud de las diferencias no sería de gran impacto.

Obtenidos estos resultados en que no hubo diferencias en el peso de los corderos, los determinantes de la atractividad sexual de los corderos hijos de ovejas suplementadas no difieren con los hijos de madres no suplementadas. En caso de que existan otras señales que puedan presentar alguna diferencia que se encontrara enmascarada al momento del estudio, no parecen ser suficientes para que las ovejas prefirieran a unos sobre otros. También puede explicarse que las diferentes señales se modifiquen en forma distinta y opuesta, y entonces se balanceen o compensen.

La ausencia de diferencia en la atractividad sexual entre los dos grupos de corderos testeados se observó a los 7 meses de vida y con peso vivo similar desde el nacimiento, con lo cual sería interesante investigar a futuro, si la paridad en los resultados se mantendrá constante en un período de tiempo posterior. En este sentido, los efectos nutricionales en la vida temprana pueden no producir necesariamente consecuencias contemporáneas discernibles, pero pueden inducir efectos que se manifiestan en una etapa posterior del desarrollo y/o en la vida adulta (Rhind, 2004).

## **8. CONCLUSION**

Adicionar un suplemento a la dieta de ovejas subnutridas a partir del día 44 de gestación, no influyó en la atractividad de sus hijos de 7 meses de edad, al menos en las condiciones de este estudio, en que los corderos no difirieron en el peso.

## 10. BIBLIOGRAFÍA

- Abecia, J., Ferreira, C., y Carvajal-Serna, M. (2020). La actividad sexual de corderos a los ocho meses de edad como predictor de su actividad sexual adulta. *Información Técnica Económica Agraria*, 116(4), 306-310.
- Abud, M., Bielli, A., Ithurralde, J., Freitas-de-Melo, A., Álvarez-Oxiley, A., López-Pérez, Á., ... Pérez-Clariget, R. (2020). Forage allowances offered to pregnant ewes until middle and late gestation: Organ priorities on foetus development. *South African Journal of Animal Science*, 50(3), 471-480.
- Addah, W., Karikari, P., y Baah, J. (2012). Under nutrition in the ewe: Foeto-placental adaptation, and modulation of lamb birth weight: A review. *Livestock Research for Rural Development*, 24(9). Recuperado de <https://www.lrrd.cipav.org.co/lrrd24/9/adda24161.htm>
- Alexander, B., Cockett, N., Burton, D., Hadfield, T., y Moss, G. (2012). Reproductive performance of rams in three producer range flocks: Evidence of poor sexual behavior in the field. *Small Ruminant Research*, 107(2-3), 117-120.
- Alexander, G., Signoret, J., y Hafez, E. (1980). Sexual, maternal and neonatal behavior. En E. S. E. Hafez (Ed.), *Reproduction in farm animals* (4<sup>a</sup> ed., pp. 304-334). Philadelphia: Lea & Flebiger.
- Alhamada, M., Debus, N., González-García, E., y Bocquier, F. (2017). Sexual behaviour in sheep is driven by body condition and the related nutritional and metabolic status. *Applied Animal Behaviour Science*, 191, 24-30.
- Allden, W. (1970). The effects of nutritional deprivation on the subsequent productivity of sheep and cattle. *Nutrition Abstracts and Reviews*, 40, 1167-1184.
- Amann, R. (1970). Sperm production rates. En A. D. Johnson, W. R. Gomes, N. L. y Vandemark (Eds.), *The testis. Development, Anatomy, and Physiology* (pp. 433-482). New York: Academic Press.
- Amann, R. (1981). A critical review of methods for evaluation of spermatogenesis from seminal characteristics. *Journal of Andrology*, 2(1), 37-58.
- Andersen, I., y Bøe, K. (2007). Resting pattern and social interactions in goats-the impact of size and organisation of lying space. *Applied Animal Behaviour Science*, 108(1-2), 89-103.
- Andersson, M., Schaar, J., y Wiktorsson, H. (1984). Effects of drinking water flow rates and social rank on performance and drinking behaviour of tied-up dairy cows. *Livestock Production Science*, 11(6), 599-610.
- Arroyo, J. (2011). Estacionalidad reproductiva de la oveja en México. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 14(3), 829-845.

- Ashworth, C., Dwyer, C., McEvoy, T., Rooke, J., y Robinson, J. (2009). The impact of in utero nutritional programming on small ruminant performances. *Options Méditerranéennes Série A*, 85, 337-349.
- Asmad, K., Nakagawa, S., Lopez-Villalobos, N., Kenyon, P., Pain, S., y Blair, H. (2012). Effects of maternal nutrition during pregnancy on the growth and reproductive development of male sheep: a meta-analysis. *Proceedings of the New Zealand Society of Animal Production*, 72, 51-57.
- Ayala, W., y Bermúdez, R. (2005). Estrategias de manejo en campos naturales sobre suelos de lomadas en la Región Este. *INIA Serie Técnica*, 151, 41-50.
- Azcona, B., Martínez, M., y Alfonso, J. (2018). *Pubertad en ovino* (Tesis de grado). Universidad de Zaragoza.
- Azevêdo, D., Martins Filho, R., Alves, A., Araújo, A., y Lôbo, R. (2008). Comportamento sexual de ovinos e caprinos machos: uma revisão. *PUBVET*, 2(6), 140.
- Banos, G., Brotherstone, S., y Coffey, M. (2007). Prenatal maternal effects on body condition score, female fertility, and milk yield of dairy cows. *Journal of Dairy Science*, 90(7), 3490-3499.
- Banks, E. (1964). Some aspects of sexual behavior in domestic sheep, *Ovis aries*. *Behaviour*, 23(3-4), 249-278.
- Barker, D. (1995). Fetal origins of coronary heart disease. *British Medical Journal*, 311, 171-174.
- Barker, D. (2002). Fetal programming of coronary heart disease. *Trends in Endocrinology & Metabolism*, 13(9), 364-368.
- Barker, D., y Clark, P. (1997). Fetal undernutrition and disease in later life. *Journals of Reproduction and Fertility*, 2, 105-112.
- Barker, D., y Osmond, C. (1986). Infant mortality, childhood nutrition, and ischaemic heart disease in England and Wales. *The Lancet*, 327(8489), 1077-1081.
- Barrell, G. K., y Lapwood, K. R. (1979). Seasonality of semen production and plasma luteinizing hormone, testosterone and prolactin levels in Romney, Merino and Polled Dorset rams. *Animal Reproduction Science*, 1(3), 213-228.
- Bartoš, L., y Holeèková, J. (2006). Exciting ungulates: male-male mounting in fallow, white-tailed and red deer. En V. Sommer y P. L. Vasey (Eds.), *Homosexual behaviour in animals: An evolutionary perspective* (pp. 154-171). Cambridge: Cambridge University.
- Bassett, J. (1974). Diurnal patterns of plasma insulin, growth hormone, corticosteroid and metabolite concentrations in fed and fasted sheep. *Australian Journal of Biological Sciences*, 27(2), 167-182.

- Bauer, M., Breier, B., Harding, J., Veldhuis, J., y Gluckman, P. (1995). The fetal somatotrophic axis during long term maternal undernutrition in sheep: evidence for nutritional regulation in utero. *Endocrinology*, 136(3), 1250-1257.
- Beach, F. (1976). Sexual attractivity, proceptivity, and receptivity in female mammals. *Hormones and Behavior*, 7(1), 105-138.
- Bench, C. J., Price, E. O., Dally, M. R., y Borgwardt, R. E. (2001). Artificial selection of rams for sexual performance and its effect on the sexual behavior and fecundity of male and female progeny. *Applied Animal Behaviour Science*, 72(1), 41-50.
- Bielli, A., Katz, H., Pedrana, G., Gastel, M. T., Moraña, A., Castrillejo, A., ... Rodriguez-Martinez, H. (2001). Nutritional management during fetal and post-natal life, and the influence on testicular stereology and Sertoli cell numbers in Corriedale ram lambs. *Small Ruminant Research*, 40(1), 63-71.
- Bielli, A., Pérez, R., Pedrana, G., Milton, J., Lopez, Á., Blackberry, M., Duncombe, G., ... Martin, G. (2002). Low maternal nutrition during pregnancy reduces the number of Sertoli cells in the newborn lamb. *Reproduction, Fertility and Development*, 14(6), 333-337.
- Bland, K., y Jubilan, B. (1987). Correlation of flehmen by male sheep with female behaviour and oestrus. *Animal Behaviour*, 35(3), 735-738.
- Blockey, M., y Wilkins, J. (1984). Field application of the ram serving capacity test. En *Reproduction in sheep* (pp. 53-58). Camberra: Australian Academy of Science.
- Bonner-Weir, S. (2000). Islet growth and development in the adult. *Journal of Molecular Endocrinology*, 24(3), 297-302.
- Borwick, S. C., Rhind, S. M., McMillen, S. R., y Racey, P. A. (1997). Effect of undernutrition of ewes from the time of mating on fetal ovarian development in mid gestation. *Reproduction, Fertility and Development*, 9(7), 711-716.
- Brown, A. S., van Os, J., Driessens, C., Hoek, H. W., y Susser, E. S. (2000). Further evidence of relation between prenatal famine and major affective disorder. *American Journal of Psychiatry*, 157(2), 190-195.
- Brown, B. W., Mattner, P. E., Carroll, P. A., Holland, E. J., Paull, D. R., Hoskinson, R. M., y Rigby, R. D. G. (1994). Immunization of sheep against GnRH early in life: effects on reproductive function and hormones in rams. *Reproduction*, 101(1), 15-21.
- Burton, G., y Fowden, A. (2012). The placenta and developmental programming: balancing fetal nutrient demands with maternal resource allocation. *Placenta*, 33, S23-S27.
- Carr-Hill, R., Campbell, D., Hall, M., y Meredith, A. (1987). Is birth weight determined genetically? *British Medical Journal*, 295(6600), 687-689.

- Casteilla, L., Orgeur, P., y Signoret, J. P. (1987). Effects of rearing conditions on sexual performance in the ram: practical use. *Applied Animal Behaviour Science*, 19(1-2), 111-118.
- Caton, J., y Hess, B. (2010). Maternal plane of nutrition: Impacts on fetal outcomes and postnatal offspring responses. En B. W. Hess, T. DelCurto, J. G. P. Bowman y R. C. Waterman (Eds.), *Proceedings of Grazing Livestock Nutrition Conference* (Vol. 4, pp. 104-122). Champaign: Western Section American Society of Animal Science.
- Cervantes, R., Izquierdo, A., y González, R. (2014). Comportamiento sexual en ovinos y caprinos. *Sociedades Rurales, Producción y Medio Ambiente*, 13(26), 99-116.
- Challis, J., Sloboda, D., Matthews, S., Holloway, A., Alfaidy, N., Patel, F., ...Newnham, J. (2001). The fetal placental hypothalamic-pituitary-adrenal (HPA) axis, parturition and post natal health. *Molecular and Cellular Endocrinology*, 185(1-2), 135-144.
- Chemineau, P., Cagnié, Y., Guerin, V., Orgeur, P., y Vallet, J. (1991). Training Manual on Artificial Insemination in Sheep and Goats. *Animal Reproduction Science*, 1, 115-157.
- Chemineau, P., y Delgadillo, J. (1994). Neuroendocrinologie de la reproduction chez les caprins. *Productions Animales*, 7(5), 315-326.
- Chenoweth, P. J. (1981). Libido and mating behavior in bulls, boars and rams. A review. *Theriogenology*, 16(2), 155-177.
- Clarkson, J., y Herbison, A. (2016). Hypothalamic control of the male neonatal testosterone surge. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371(1688), 20150115.
- Cooke, B., Hegstrom, C., Villeneuve, L., y Breedlove, S. (1998). Sexual differentiation of the vertebrate brain: principles and mechanisms. *Frontiers in Neuroendocrinology*, 19(4), 323-362.
- Corrales, M. (2018). *Programación fetal en el desarrollo muscular del cordero: efectos de la subnutrición materna y del sexo de la cría* (Tesis de grado). Facultad de Veterinaria, UDELAR, Montevideo.
- Costa, E., y Silva, E. (2007). Comportamento e eficiência reprodutiva. *Revista Brasileira de Reprodução Animal*, 31(1), 177-182.
- Covacevich, N., y Ruz, E. (1996). Praderas en la zona austral: XII Región (Magallanes). En *Praderas para Chile* (2ª ed., pp. 639-655). Santiago: Instituto de Investigaciones Agropecuarias.
- Crocker, K. P., y Lindsay, D. R. (1972). A study of the mating behaviour of rams when joined at different proportions. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 12(54), 13-18.
- Cronjé, P. (2003). Foetal programming of immune competence. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 43(12), 1427-1430.

- Cunningham, J. (1999). *Tratado de fisiología veterinaria* (2ª ed., pp. 528). Rio de Janeiro: Elsevier Health Sciences.
- Dagg, A. (1984). Homosexual behaviour and female-male mounting in mammals—a first survey. *Mammal Review*, 14(4), 155-185.
- Damián, J., Beracochea, F., Hötzel, M., Banchemo, G., y Ungerfeld, R. (2015). Reproductive and sexual behaviour development of dam or artificially reared male lambs. *Physiology & Behavior*, 147, 47–53.
- Damián, J. P., Hötzel, M. J., Banchemo, G., y Ungerfeld, R. (2017). Competition for oestrous ewes between rams reared by their mothers or artificially reared: Effects on sexual behaviour and testosterone and cortisol serum concentrations. *Theriogenology*, 100, 134-138.
- Da Silva, P., Aitken, R., Rhind, S., Racey, P., y Wallace, J. (2001). Influence of placentally mediated fetal growth restriction on the onset of puberty in male and female lambs. *Reproduction*, 122(3), 375-383.
- Da Silva, P., Aitken, R., Rhind, S., Racey, P., y Wallace, J. (2002). Impact of maternal nutrition during pregnancy on pituitary gonadotrophin gene expression and ovarian development in growth-restricted and normally grown late gestation fetuses. *Reproduction*, 123(6), 769–777.
- Da Silva, P., Aitken, R., Rhind, S., Racey, P., y Wallace, J. (2003). Effect of maternal overnutrition during pregnancy on pituitary gonadotrophin gene expression and gonadal morphology in female and male foetal sheep at day 103 of gestation. *Placenta*, 24(2-3), 248-257.
- De Boo, H., y Harding, J. (2006). The developmental origins of adult disease (Barker) hypothesis. *Australian and New Zealand Journal of Obstetrics and Gynaecology*, 46(1), 4-14.
- de Souza, J., Campelo, J., de Macedo, N., Leal, T., Sousa, J., Medeiros, R., y Chaves, R. (2007). Testicular biometry, seminal characteristics, libido and testosterone concentrations in sheep of the Santa Inês breed, maintained on field, in the microregion of Campo Maior, Piauí. *Ciência Veterinária nos Trópicos*, 10(1), 21-28.
- Delgadillo, J., Canedo, G., Chemineau, P., Guillaume, D., y Malpoux, B. (1999). Evidence for an annual reproductive rhythm independent of food availability in male creole goats in subtropical northern Mexico. *Theriogenology*, 52(4), 727–737.
- Deligeorgis, S., Chadio, S., y Menegatos, J., (1996). Pituitary responsiveness to GnRH in lambs undernourished during fetal life. *Animal Reproduction Science*, 43(2-3), 113-121.
- Díaz, A., Orihuela, A., Aguirre, V., Clemente, N., Pedernera, M., Flores-Pérez, I., ... Ungerfeld, R. (2021). Ewes prefer subordinate rather than dominant rams as sexual partners. *Applied Animal Behaviour Science*, 238, 105-306.

- Dickson, K., y Sanford, L. (2005). Breed diversity in FSH, LH and testosterone regulation of testicular function and in libido of young adult rams on the southeastern Canadian prairies. *Small Ruminant Research*, 56(1-3), 189-203.
- Doney, J., Gunn, R., y Griffiths, J. (1973). The effect of pre-mating stress on the onset of oestrus and on ovulation rate in Scottish Blackface ewes. *Reproduction*, 35(2), 381–384.
- Du, M., Tong, J., Zhao, J., Underwood, K., Zhu, M., Ford, S., y Nathanielsz, P., (2010). Fetal programming of skeletal muscle development in ruminant animals. *Journal of Animal Science*, 88, E51–E60.
- Du, M., Zhao, J., Yan, X., Huang, Y., Nicodemus, L., Yue, W., ... Zhu, M. (2011). Fetal muscle development, mesenchymal multipotent cell differentiation and associated signaling pathways. *Journal of Animal Science*, 89, 583–590.
- Dunn, R. (1955). Puberty in Merino rams. *Australian Veterinary Journal*, 31, 104-106.
- Dupont, J., Reverchon, M., Bertoldo, M., y Froment, P. (2014). Nutritional signals and reproduction. *Molecular and Cellular Endocrinology*, 382(1), 527-537.
- Dýrmundsson, O. (1973). Puberty and early reproductive performance in sheep. II. Ram lambs. *Animal Breeding Abstracts*, 41, 419-427.
- Dýrmundsson, Ó., y Lees, J. (1972). Puberal development of Clun Forest ram lambs in relation to time of birth. *The Journal of Agricultural Science*, 79(1), 83-89.
- Edwards, L. J., y McMillen, I. C. (2001). Maternal undernutrition increases arterial blood pressure in the sheep fetus during late gestation. *The Journal of Physiology*, 533(2), 561-570.
- Eraser, A. (1968). *Reproductive behaviour in ungulates*. London: Academic Press.
- Evans, N., Bellingham, M., y Robinson, J. (2016). Prenatal programming of neuroendocrine reproductive function. *Theriogenology*, 86, 340-348.
- Fabre-Nys, C. (2000). Le comportement sexuel des caprins: contrôle hormonal et facteurs sociaux. *INRAE Productions Animales*, 13, 11-23.
- Fabre-Nys, C. (2010). Mating Behavior. En G. F. Koob, M. Le Moal, y R. F. Thompson (Eds.), *Encyclopedia of Behavioral Neuroscience* (pp. 178–185). Oxford: Academic Press.
- Fabre-Nys, C., y Gelez, H. (2007). Sexual behavior in ewes and other domestic ruminants. *Hormones and Behavior*, 52(1), 18-25.
- Fabre-Nys, C., y Vénier, G. (1987). Development and use of a method for quantifying female sexual behaviour in ewes. *Applied Animal Behaviour Science*, 17(3-4), 289-304.
- Fagen, R. (1981). *Animal Play Behavior*. New York: Oxford University Press.

- Fletcher, I., y Lindsay, D. (1968). Sensory involvement in the mating behaviour of domestic sheep. *Animal Behaviour*, 16(4), 410-414.
- Ford, S., Hess, B., Schwoppe, M., Nijland, M., Gilbert, J., Vonnahme, K., ... Nathanielsz, P. (2007). Maternal undernutrition during early to mid-gestation in the ewe results in altered growth, adiposity, and glucose tolerance in male offspring. *Journal of Animal Science*, 85(5), 1285-1294.
- Foster, D., Yellon, S., y Olster, D. (1985). Internal and external determinants of the timing of puberty in the female. *Reproduction*, 75(1), 327-344.
- Fourie, P., Schwalbach, L., Nesar, F., y Greyling, J. (2005). Relationship between body measurements and serum testosterone levels of Dorper rams. *Small Ruminant Research*, 56(1-3), 75-80.
- Fowden, A., Forhead, A., Coan, P., y Burton, G. (2008). The placenta and intrauterine programming. *Journal of Neuroendocrinology*, 20(4), 439-450.
- Frantz, E., Peixoto-Silva, N., y Pinheiro-Mulder, A. (2012). Endocrine pancreas development: effects of metabolic and intergenerational programming caused by a protein-restricted diet. *Pancreas*, 41(1), 1-9.
- Fraser, A. F. (1968). *Reproductive behaviour in ungulates*. London: Academic Press.
- Freitas-de-Melo, A., Ungerfeld, R., Hötzel, M., Abud, M., Alvare-Oxiley, A., Orihuela, A., ... Pérez-Clariget, R. (2015). Mother – young behaviours at lambing in grazing ewes: Effect of lamb sex and food restriction in pregnancy. *Applied Animal Behaviour Science*, 168, 31-36.
- Freitas-de-Melo, A., Ungerfeld, R., Hötzel, M. J., Orihuela, A., y Pérez-Clariget, R. (2017). Low pasture allowance until late gestation in ewes: behavioural and physiological changes in ewes and lambs from lambing to weaning. *Animal*, 11(2), 285-294.
- Galindo, F. (2004). Introducción a la etología aplicada. En: F. A. Galindo, y A. Orihuela (Eds), *Etología Aplicada* (pp.17-28). México: Universidad Nacional Autónoma de México.
- García, A. (2004). Comportamiento reproductivo. En M. Herrero, *Etología aplicada, protección animal y etnología*. Madrid: Universidad de Córdoba.
- Garza, D. (2019). *Evaluación de la conducta sexual condicionada en carneros del Centro de Mejoramiento Genético Ovino* (Tesis de grado). Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad autónoma del estado de México.
- Gatti, M., y Ungerfeld, R. (2012). Intravaginal sponges to synchronize estrus decrease sexual attractiveness in ewes. *Theriogenology*, 78(8), 1796-1799.
- Gluckman, P., Breier, B., Oliver, M., Harding, J., y Bassett, N. (1990). Fetal growth in late gestation – A constrained pattern of growth. *Acta Paediatrica*, 36, 105–110.

- Gonzalez, R., Orgeur, P., Poindron, P., y Signoret, J. P. (1991). Female effect in sheep. I. The effects of sexual receptivity of females and the sexual experience of rams. *Reproduction Nutrition Development*, 31(1), 97-102.
- Gordon, I. (1999). *Controlled reproduction in sheep and goats*. Wallingford: Cab International.
- Grazul-Bilska, A., Caton, J., Arndt, W., Burchill, K., Thorson, C., Borowczyk, E., ... Vonnahme, K. (2009). Cellular proliferation and vascularization in ovine fetal ovaries: effects of undernutrition and selenium in maternal diet. *Reproduction*, 137(4), 699-707.
- Green, A., Rozance, P., y Limesand, S. (2010). Consequences of a compromised intrauterine environment on islet function. *The Journal of Endocrinology*, 205(3), 211.
- Gündoğan, M. (2007). Seasonal variation in serum testosterone, T3 and andrological parameters of two Turkish sheep breeds. *Small Ruminant Research*, 67(2-3), 312-316.
- Gunn, R., Sim, D., y Hunter, E. (1995). Effects of nutrition in utero and in early life on the subsequent lifetime reproductive performance of Scottish Blackface ewes in two management systems. *Animal Science*, 60, 223–230.
- Gunn, R. G., y Doney, J. M. (1973). The effects of nutrition and rainfall at the time of mating on the reproductive performance of ewes. *Journal of Reproduction and Fertility Supplement*, 19, 253-258.
- Guzman, C., Cabrera, R., Cardenas, M., Larrea, F., Nathanielsz, P., y Zambrano, E. (2006). Protein restriction during fetal and neonatal development in the rat alters reproductive function and accelerates reproductive ageing in female progeny. *The Journal of Physiology*, 572, 97–108.
- Hafez, B., y Hafez, E. (2002). Comportamiento reproductivo. En *Reproducción e inseminación artificial en animales* (7ª ed., pp. 301-315). México: McGraw-Hill Interamericana.
- Hafez, B., y Hafez, E. (2004). Anatomia da reprodução masculina. En *Reprodução animal* (7ª ed., pp. 3-12). Barueri: Manole.
- Hanson, M., y Gluckman, P. (2014). Early developmental conditioning of later health and disease: physiology or pathophysiology? *Physiological Reviews*, 94, 27–76.
- Hazra, R., Corcoran, L., Robson, M., McTavish, K. J., Upton, D., Handelsman, D. J., y Allan, C. M. (2013). Temporal role of Sertoli cell androgen receptor expression in spermatogenic development. *Molecular Endocrinology*, 27(1), 12-24.
- Henderson, D. (1991). The reproductive cycle and its manipulation. En W. B. Martin, y I. D. Aitken (Eds.). *Diseases of sheep* (pp. 44-69). Oxford: Blackwell Scientific Public.
- Hochereau-de Reviers, M., Monet-Kuntz, C., y Courot, M. (1987). Spermatogenesis and Sertoli cell numbers and function in rams and bulls. *Journal Reproduction and Fertility*, 34(10), 101-114.

- Hoek, H. W., Susser, E., Buck, K. A., y Lumey, L. H. (1996). Schizoid personality disorder after prenatal exposure to famine. *The American Journal of Psychiatry*, 153, 1637–1639.
- Hoffman, F., Boretto, E., Vitale, S., Gonzalez, V., Vidal, G., Pardo, M., ...Rabaglino, M. (2018). Maternal nutritional restriction during late gestation impairs development of the reproductive organs in both male and female lambs. *Theriogenology*, 108, 331-338.
- Hogg, K., Wood, C., McNeilly, A., y Duncan, W. (2011) The in utero programming effect of increased maternal androgens and a direct fetal intervention on liver and metabolic function in adult sheep. *Plos One*, 6(9), e24877.
- Holmes, R. (1986). Sexual behaviour of sheep. En D. A. Morrow (Ed.), *Current therapy in theriogenology: Diagnosis, Treatment and Prevention of Reproduction Diseases in Small and Large Animals* (2ª ed., pp. 870-873). Philadelphia: Saunders.
- Hulshoff Pol, H., Hoek, H., Susser, E., Brown, A., Dingemans, A., Schnack, H. G., ...Kahn, R. (2000). Prenatal exposure to famine and brain morphology in schizophrenia. *American Journal of Psychiatry*, 157(7), 1170-1172.
- Hurnik, J., Lewis, N., Taylor, A., y Pinheiro, L. (1995). *Farm Animal Behaviour-Laboratory manual*. Guelph: University of Guelph.
- Hyttel, P., Laurincik, J., Viuff, D., Fair, T., Zakhartchenko, V., Rosenkranz, C., ... Greve, T., (2000). Activation of ribosomal RNA genes in pre-implantation cattle and swine embryos. *Animal Reproduction Science*, 60, 49–60.
- Ibarra, D., Laborde, D., Olivera, J., Van Lier, E., y Burgueño, J. (1999). Comparación de tres pruebas para medir la capacidad de servicio en carneros adultos. *Archivos de Medicina Veterinaria*, 31(2), 189-196.
- Ibrahim, S. (1997). Seasonal variations in semen quality of local and crossbred rams raised in the United Arab Emirates. *Animal Reproduction Science*, 49, 161-167.
- Illius, A., Haynes, N., Purvis, K., y Lamming, G. (1976). Plasma concentrations of testosterone in the developing ram in different social environments. *Journal Reproduction and Fertility*, 48, 17-24.
- Jennings, J. (1976). Mating behaviour of rams in late anoestrus. *Irish Journal of Agricultural Research*, 15, 301-307.
- Jennings, J., y Crowley, J. (1972). The influence of mating management on fertility in ewes following progesterone-PMS treatment. *The Veterinary Record*, 90(18), 495-498.
- Jørgensen, G., Andersen, I., y Bøe, K. (2007). Feed intake and social interactions in dairy goats—The effects of feeding space and type of roughage. *Applied Animal Behaviour Science*, 107(3-4), 239-251.

- Joy, A., Dunshea, F., Leury, B., Clarke, I., DiGiacomo, K., y Chauhan, S. (2020). Resilience of small ruminants to climate change and increased environmental temperature: a review. *Animals*, 10(5), 867.
- Katz, L. (2007). Sexual behavior of domesticated ruminants. *Hormones and Behavior*, 52(1), 56-63.
- Katz, L. (2008). Variation in male sexual behavior. *Animal Reproduction Science*, 105(1-2), 64-71.
- Katz, L., Price, E., Wallach, S., y Zenchak, J. (1988). Sexual performance of rams reared with or without females after weaning. *Journal of Animal Science*, 66(5), 1166-1173.
- Kendrick, K., Atkins, K., Hinton, M., Broad, K., Fabre-Nys, C., y Keverne, B. (1995). Facial and vocal discrimination in sheep. *Animal Behaviour*, 49(6), 1665-1676.
- Kenyon, P., y Blair, H. (2014). Foetal programming in sheep – effects on production. *Small Ruminant Research*, 118(1-3), 16-30.
- Keskin, E., y Keçeci, T. (2001). Blood serum thyroid hormone levels and rumen protozoa in Merino rams at different environmental temperatures. *Eurasian Journal of Veterinary Sciences*, 17(2), 115-118.
- Klemm, W. R., Sherry, C. J., Schake, L. M., y Sis, R. F. (1983). Homosexual behavior in feedlot steers: an aggression hypothesis. *Applied Animal Ethology*, 11(2), 187-195.
- Kotsampasi, B., Balaskas, C., Papadomichelakis, G., y Chadio, S. (2009). Reduced Sertoli cell number and altered pituitary responsiveness in male lambs undernourished in utero. *Animal Reproduction Science*, 114(1-3), 135-147.
- Krechowec, S., Vickers, M., Gertler, A., y Breier, B. (2006). Prenatal influences on leptin sensitivity and susceptibility to diet-induced obesity. *Journal of Endocrinology*, 189(2), 355-363.
- Kridli, R., y Al-Yacoub, A. (2006). Sexual performance of Awassi ram lambs reared in different sex composition groups. *Applied Animal Behaviour Science*, 96(3-4), 261-267.
- Kridli, R., y Said, S. (1999). Libido testing and the effect of exposing sexually naive Awassi rams to estrous ewes on sexual performance. *Small Ruminant Research*, 32(2), 149-152.
- Kwong, W., Wild, A., Roberts, P., Willis, A., y Fleming, T. (2000). Maternal undernutrition during the preimplantation period of rat development causes blastocyst abnormalities and programming of postnatal hypertension. *Development*, 127(19), 4195-4202.
- Lacuesta, L., Giriboni, J., Orihuela, A., y Ungerfeld, R. (2018). Rearing bucks isolated from females affects negatively their sexual behavior when adults. *Animal Reproduction*, 15(2), 114.

- Lacuesta, L., y Ungerfeld, R. (2012). Sexual performance and stress response of previously unknown rams after grouping them in dyads. *Animal Reproduction Science*, 134(3-4), 158-163.
- Land, R. (1978). Reproduction in young sheep: some genetic and environmental sources of variation. *Reproduction*, 52(2), 427-436.
- Latorre, E., y Sales, F. (1999). *Manejo de encaste intensivo en ovinos Magallanes*. Punta Arenas: INIA – Kampenaike.
- Le Pendu, Y., Briedermann, L., Gerard, J., y Maublanc, M. (1995). Inter-individual associations and social structure of a mouflon population (*Ovis orientalis musimon*). *Behavioural Processes*, 34(1), 67-80.
- Léonhardt, M., Lesage, J., Croix, D., Dutriez-Casteloot, I., Beauvillain, J. C., y Dupouy, J. P. (2003). Effects of perinatal maternal food restriction on pituitary-gonadal axis and plasma leptin level in rat pup at birth and weaning and on timing of puberty. *Biology of Reproduction*, 68(2), 390-400.
- Leonhardt, M., Lesage, J., Dufourny, L., Dickes-Coopman, A., Montel, V., y Dupouy, J. (2002). Perinatal maternal food restriction induces alterations in hypothalamo–pituitary–adrenal axis activity and in plasma corticosterone-binding globulin capacity of weaning rat pups. *Neuroendocrinology* 75, 45–54.
- Lindsay, D. (1965). The importance of olfactory stimuli in the mating behaviour of the ram. *Animal Behaviour*, 13(1), 75-78.
- Lindsay, D. (1966). Mating behaviour of ewes and its effect on mating efficiency. *Animal Behaviour*, 14(4), 419-424.
- Lindsay, D. (1996). Environment and reproductive behaviour. *Animal Reproduction Science*, 42(1-4), 1-12.
- Lindsay, D., Dunsmore, D., Williams, J., y Syme, G. (1976). Audience effects on the mating behaviour of rams. *Animal Behaviour*, 24(4), 818-821.
- Lindsay, D., y Fletcher, I. (1972). Ram-seeking activity associated with oestrous behaviour in ewes. *Animal Behaviour*, 20(3), 452-456.
- López, A., Santiago, J., Bulnes, A., y García, M. (1993). Aspectos característicos de la fisiología reproductiva de la oveja. *Revista Científica, FCV-LUZ.*, 111(2), 123-133.
- Loretz, C., Wechsler, B., Hauser, R., y Rüschi, P. (2004). A comparison of space requirements of horned and hornless goats at the feed barrier and in the lying area. *Applied Animal Behaviour Science*, 87(3-4), 275-283.
- Macchi, M., y Bruce, J. (2004). Human pineal physiology and functional significance of melatonin. *Frontiers in Neuroendocrinology*, 25(3-4), 177-195.

- Madlafousek, J., Hlíňák, Z., y Beran, J. (1976). Decline of sexual behavior in castrated male rats: effects of female precopulatory behavior. *Hormones and Behavior*, 7(2), 245-252.
- Maliqueo, M., y Echiburú, B. (2014). Programación fetal de las enfermedades metabólicas. *Revista de Farmacología de Chile*, 7(1), 33-46.
- Mandiki, S., Derycke, G., Bister, J., y Paquay, R. (1998). Influence of season and age on sexual maturation parameters of Texel, Suffolk and Ile-de-France rams: 1. Testicular size, semen quality and reproductive capacity. *Small Ruminant Research*, 28(1), 67-79.
- Manikkam, M., Crespi, E., Doop, D., Herkimer, C., Lee, J., Yu, S., ...Padmanabhan, V. (2004). Fetal programming: prenatal testosterone excess leads to fetal growth retardation and postnatal catch-up growth in sheep. *Endocrinology*, 145(2), 790-798.
- Manikkam, M., Thompson, R., Herkimer, C., Welch, K., Flak, J., Karsch, F., y Padmanabhan, V. (2008). Developmental programming: impact of prenatal testosterone excess on pre-and postnatal gonadotropin regulation in sheep. *Biology of Reproduction*, 78(4), 648-660.
- Matos, C., y Thomas, D. (1992). Physiology and genetics of testicular size in sheep: a review. *Livestock Production Science*, 32(1), 1-30.
- McGary, S., Estevez, I., y Russek-Cohen, E. (2003). Reproductive and aggressive behavior in male broiler breeders with varying fertility levels. *Applied Animal Behaviour Science*, 82(1), 29-44.
- McMillen, C., y Robinson, J. (2005). Developmental Origins of the Metabolic Syndrome: Prediction, Plasticity, and Programming. *Physiological reviews*, 85(2), 571-633.
- Morimoto, S., Sosa, T., Calzada, L., Reyes-Castro, L., Diaz-Diaz, E., Morales, A., Nathanielsz, P., y Zambrano, E. (2012). Developmental programming of aging of isolated pancreatic islet glucose-stimulated insulin secretion in female offspring of mothers fed low-protein diets in pregnancy and/or lactation. *Journal of Developmental Origins of Health and Disease*, 3(6), 483-488.
- Moron-Cedillo, F. (2004). *Influencia del peso corporal y desarrollo testicular con o sin presencia de ovejas sobre el inicio de la pubertad y características seminales en corderos Rambouillet* (Tesis de Maestría). Facultad de Agronomía, Universidad Autónoma San Luis Potosí, México.
- Murdoch, W., Van Kirk, E., Vonnahme, K., y Ford, S. (2003). Ovarian responses to undernutrition in pregnant ewes, USA. *Reproductive Biology and Endocrinology*, 1(1), 1-8.
- Nathanielsz, P. (2000). Fetal programming: how the quality of fetal life alters biology for a lifetime. *NeoReviews*, 1(7), e126-e131.
- Odagiri K., Matsuzawa. Y., y Yoshikawa. Y. (1995). Analysis of sexual behavior in rams (*Ovis aries*). *Experimental Animals*, 44(3), 187-192.

- Oliver, M., Harding, J. Breier, B., Evans, P., y Gluckman, P. (1993). Glucose but not a mixed amino acid infusion regulates plasma insulin-like growth factor-I concentrations in fetal sheep. *Pediatric Research*, 34(1), 62-65.
- Orihuela, A. (2009). Assessing female promiscuity from behavioral observation beyond male influence in Saint Croix ewes. *Journal of Animal and Veterinary Advances*, 8(12), 2708-2712.
- Orihuela, A. (2014). La conducta sexual del carnero. *Revista mexicana de ciencias pecuarias*, 5(1), 49-89.
- Orihuela, A., Ungerfeld, R., Fierros-García, A., Pedernera, M., y Aguirre, V. (2018). Rams prefer tailed than docked ewes as sexual partners. *Reproduction in Domestic Animals*, 53(6), 1473-1477.
- Osgerby, J., Wathes, D., Howard, D., y Gadd, T. (2002). The effect of maternal undernutrition on ovine fetal growth. *Journal of Endocrinology*, 173(1), 131–141.
- Ortavant, R. (1959). Spermatogenesis and morphology of the spermatozoon. En H. H. Cole, y P. T. Cupps (Eds.), *Reproduction in domestic animals* (Vol. 2., pp. 1-50). London: Academic Press.
- Ortavant, R. (1962). Réponses spermatogénétiques du bélier à différentes durées d'éclairage. Spermatogenic response of the ram to varying light periods. En *Proceedings of the IVth International Congress of Animal Reproduction* (Vol. II, pp. 236-242). La Haya.
- Ounsted, M., y Ounsted, C. (1966). Maternal regulation of intra-uterine growth. *Nature*, 212, 995-997.
- Owens, J., Owens, P., y Robinson, J. (1989). Experimental fetal growth retardation: metabolic and endocrine aspects. *Advances in Fetal Physiology*, 16, 262-285.
- Pacheco, A., y Quirino, C. (2010). Comportamento sexual em ovinos. *Revista Brasileira de Reprodução Animal*, 34(2), 87-97.
- Paredes, R. (2003). Medial preoptic area/anterior hypothalamus and sexual motivation. *Scandinavian Journal of Psychology*, 44(3), 203-212.
- Parraguez, V., Blank, O., Muñoz, C., y Latorre, E. (2000). Inseminación artificial en ovinos. *Monografías de Medicina Veterinaria*, 20(2), 69-77.
- Parraguez, V., Peralta, O., y Sales, F. (2021). Reproduction of small ruminants in extreme environments. *Revista Brasileira de Reprodução Animal*, 45(4), 470-475.
- Parraguez, V., Sales, F., Peralta, O., Narbona, E., Lira, R., De los Reyes, M., y González-Bulnes, A. (2020). Supplementation of underfed twin-bearing ewes with herbal vitamins C and E: Impacts on birth weight, postnatal growth, and pre-weaning survival of the lambs. *Animals*, 10(4), 652.

- Pelletier, F., y Festa-Bianchet, M. (2006). Sexual selection and social rank in bighorn rams. *Animal Behaviour*, 71(3), 649-655.
- Pérez-Clariget, R., y Bielli, A. (2015). Efectos de la nutrición intrauterina sobre la programación fetal de órganos reproductivos y el comportamiento reproductivo futuro en ovinos. *Spermova*, 5(2), 206-212.
- Perkins, A., Fitzgerald, J., y Price, E. (1992). Sexual performance of rams in serving capacity tests predicts success in pen breeding. *Journal of Animal Science*, 70(9), 2722–2725.
- Perkins, A., y Fitzgerald, J. (1992). Luteinizing hormone, testosterone, and behavioral response of male-oriented rams to estrous ewes and rams. *Journal of Animal Science*, 70(6), 1787–1794.
- Petherick, J. (2005). A review of some factors affecting the expression of libido in beef cattle and individual bull and herd fertility. *Applied Animal Behaviour Science*, 90(3-4), 185-205.
- Petryna A., y Bavera. G. (2002). *Etología*. Recuperado de [https://www.produccion-animal.com.ar/etologia\\_y\\_bienestar/etologia\\_en\\_general/07-etologia.pdf](https://www.produccion-animal.com.ar/etologia_y_bienestar/etologia_en_general/07-etologia.pdf)
- Phoenix, C., Goy, R., Gerall, A., y Young, W. (1959). Organizing action of prenatally administered testosterone propionate on the tissues mediating mating behavior in the female guinea pig. *Endocrinology*, 65(3), 369-382.
- Polani, P. (1974). Chromosomal and other genetic influences on birth weight variation. En *Ciba Foundation Symposium 27-Size at Birth* (pp. 127-164). Chichester: John Wiley & Sons.
- Porras, A., Zarco, Q., y Valencia, J. (2003). Estacionalidad reproductiva en ovejas. *Ciencia Veterinaria*, 9(4), 1-34.
- Portha, B., Chavey, A., y Movassat, J. (2011). Early-life origins of type 2 diabetes: fetal programming of the beta-cell mass. *Experimental Diabetes Research*, 2011, 105076.
- Preston, B., Stevenson, I., Pemberton, J., Coltman, D., y Wilson, K. (2003). Overt and covert competition in a promiscuous mammal: the importance of weaponry and testes size to male reproductive success. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1515), 633-640.
- Price, E. (2002). *Animal domestication and behavior*. Wallingford: CABI Publishing.
- Price, E., Borgwardt, R., Blackshaw, J., Blackshaw, A., Dally, M., y Erhard, H. (1994). Effect of early experience on the sexual performance of yearling rams. *Applied Animal Behaviour Science*, 42(1), 41–48.
- Price, E., Borgwardt, R., y Dally, M. (1996). Heterosexual experience differentially affects the expression of sexual behavior in 6- and 8-month-old ram lambs. *Applied Animal Behaviour Science*, 46(3-4), 193-199.

- Price, E., Borgwardt, R., y Dally, M. (1999). Effect of early fenceline exposure to estrous ewes on the sexual performance of yearling rams. *Applied Animal Behaviour Science*, 64(4), 241-247.
- Price, E., Katz, L., Wallach, S., y Zenchak, J. (1988). The relationship of male-male mounting to the sexual preferences of young rams. *Applied Animal Behaviour Science*, 21(4), 347-355.
- Rabadán-Diehl, C., y Nathanielsz, P. (2013). From Mice to Men: research models of developmental programming. *Journal of Developmental Origins of Health and Disease*, 4(1), 3-9.
- Rae, M., Kyle, C., Miller, D., Hammond, A., Brooks, A., y Rhind, S. (2002). The effects of undernutrition, in utero, on reproductive function in adult male and female sheep. *Animal Reproduction Science*, 72(1-2), 63-71.
- Rae, M., Palassio, S., Kyle, C., Brooks, A., Lea, R., Miller, D., y Rhind, S. (2001a). Effect of maternal undernutrition during pregnancy on early ovarian development and subsequent follicular development in sheep fetuses. *Reproduction*, 122(6), 915-922.
- Rae, M., Palassio, S., Kyle, C., Brooks, A., Lea, R., Miller, D., y Rhind, S. (2001b). Maternal undernutrition during pregnancy retards early ovarian development and subsequent follicular development in fetal sheep. *Reproduction*, 122(6), 915-922.
- Rae, M., Rhind, S., Fowler, P., Miller, D., Kyle, C., y Brooks, A. (2002). Effect of maternal undernutrition on fetal testicular steroidogenesis during the CNS androgen-responsive period in male sheep fetuses. *Reproduction*, 124(1), 33-39.
- Rae, M., Rhind, S., Kyle, C., Miller, D., y Brooks, A. (2002). Maternal undernutrition alters triiodothyronine concentrations and pituitary response to GnRH in fetal sheep. *Journal of Endocrinology*, 173(3), 449-455.
- Ramos, M., y Ungerfeld, R. (2006). A note on ram preference by oestrous ewes: Influence of rams' age and sexual performance. *Applied Animal Behaviour Science*, 100(3-4), 314-318.
- Ravelli, A., van der Meulen, J., Michels, R., Osmond, C., Barker, D., Hales, C., y Bleker, O. (1998). Glucose tolerance in adults after prenatal exposure to famine. *The Lancet*, 351(9097), 173-177.
- Ravelli, G., Stein, Z., y Susser, M. (1976) Obesity in young men after famine exposure in utero and early infancy. *The New England Journal of Medicine*, 295, 349-353.
- Recabarren, M., Rojas-García, P., Einspanier, R., Padmanabhan, V., Sir-Petermann, T., y Recabarren, S. (2013). Pituitary and testis responsive-ness of young male sheep exposed to testosterone excess during fetal development. *Reproduction*, 145, 567-576.

- Rekwot, P., Voh Jr, A., Oyedipe, E., Opaluwa, E., Sekoni, V., y Dawuda, P. (1987). Influence of season on characteristics of the ejaculate from bulls in an artificial insemination centre in Nigeria. *Animal Reproduction Science*, 14(3), 187-194.
- Reyes-Castro, L., Rodriguez, J., Charco, R., Bautista, C., Larrea, F., Nathanielsz, P., y Zambrano, E. (2012). Maternal protein restriction in the rat during pregnancy and/or lactation alters cognitive and anxiety behaviors of female offspring. *International Journal of Developmental Neuroscience*, 30(1), 39–45.
- Reyes-Castro, L., Rodriguez, J., Rodriguez-Gonzalez, G., Chavira, R., Bautista, C., McDonald, T., ... Zambrano, E. (2012). Pre-and/or postnatal protein restriction developmentally programs affect and risk assessment behaviors in adult male rats. *Behavioural Brain Research*, 227(2), 324–329.
- Reyes-Castro, L., Rodriguez, J., Rodriguez-Gonzalez, G., Wimmer, R., McDonald, T., Larrea, F., Nathanielsz, P., y Zambrano, E. (2011). Pre-and/or postnatal protein restriction in rats impairs learning and motivation in male offspring. *International Journal of Developmental Neuroscience*, 29(2), 177-182.
- Reynolds, L., Borowicz, P., Caton, J., Vonnahme, K., Luther, J., Hammer, C., ... Redmer, D. (2010). Developmental programming: the concept, large animal models, and the key role of uteroplacental vascular development. *Journal of Animal Science*, 88(13), E61-E72.
- Reynolds, L., y Redmer, D. (1995). Utero-placental vascular development and placental function. *Journal of Animal Science*, 73(6), 1839-1851.
- Reynolds, R. (2013). Glucocorticoid excess and the developmental origins of disease: two decades of testing the hypothesis--2012 Curt Richter Award Winner. *Psychoneuroendocrinology*, 38(1), 1-11.
- Rhind, S. (2004). Effects of maternal nutrition on fetal and neonatal reproductive development and function. *Animal Reproduction Science*, 82, 169-181.
- Rhind, S., Elston, D., Jones, J., Rees, M., McMillen, S., y Gunn, R. (1998). Effects of restriction of growth and development of Brecon Cheviot ewe lambs on subsequent lifetime reproductive performance. *Small Ruminant Research*, 30(2), 121-126.
- Rhind, S., Rae, M., y Brooks, A. (2001). Effects of nutrition and environmental factors on the fetal programming of the reproductive axis. *Reproduction*, 122(2), 205-214.
- Robinson, J., Owens, J., de Barro, T., Lok, F., y Chidzanja, S. (1994). Maternal nutrition and fetal growth. En R. H. T. Ward, S. K. Smith y D. Donnai (Eds.), *Early Fetal Growth and Development* (pp. 317-334). Londres: Royal College of Obstetricians and Gynaecologists.
- Rodríguez-González, G. L., Viguera-Villaseñor, R. M., Millán, S., Moran, N., Trejo, R., Nathanielsz, P., ... Zambrano, E. (2012). Maternal protein restriction in pregnancy and/or lactation affects seminiferous tubule organization in male rat offspring. *Journal of Developmental Origins of Health and Disease*, 3(5), 321-326.

- Romero Y.O., y Bravo M.S. (2012). *Fundamentos de la producción ovina en la Región de La Araucanía*. Temuco: INIA. Recuperado de <https://hdl.handle.net/20.500.14001/7524>
- Rosa, H.J., Juniper, D.T., y Bryant, M.J. (2000a). Effects of recent sexual experience and melatonin treatment of rams on plasma testosterone concentration, sexual behavior and ability to induce ovulation in seasonally anoestrous ewes. *Journal of Reproduction and Fertility*, 120(1), 169-176.
- Rosa, H.J., Juniper, D.T., y Bryant, M.J. (2000b). The effect of exposure to oestrous ewes on rams' sexual behaviour, plasma testosterone concentration and ability to stimulate ovulation in seasonally anoestrous ewes. *Applied Animal Behaviour Science*, 67(4), 293-305.
- Roseboom, T., de Rooij, S., y Painter, R. (2006). The Dutch famine and its long-term consequences for adult health. *Early Human Development*, 82(8), 485-491.
- Roselli, C. (2020). Programmed for Preference: The biology of same-sex attraction in rams. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 114, 12-15.
- Roselli, C., Larkin, K., Resko, J., Stellflug, J., y Stormshak, F. (2004). The volume of a sexually dimorphic nucleus in the ovine medial preoptic area/anterior hypothalamus varies with sexual partner preference. *Endocrinology*, 145(2), 478-483.
- Roselli, C., Radhika, C., y Kaufman, K. (2011). The development of male-oriented behavior in rams. *Frontiers in Neuroendocrinology*, 32(2), 164-169.
- Roselli, E., y Stormshak, F. (2009). Prenatal Programming of Sexual Partner Preference: The Ram Model. *Journal of Neuroendocrinology*, 21(4), 359-364.
- Rouger, Y. (1974). *Etude des interactions de l'environnement et des hormones sexuelles dans la régulation du comportement sexuel des Bovidae* (Tesis de doctorado). Universidad de Rennes.
- Sales, F., Parraguez, V., Freitas-de-Melo, A., y Ungerfeld, R. (2020). Maternal nutrition and antioxidant supplementation: Effects on mother–young behaviors in a Patagonian sheep extensive grazing system. *Applied Animal Behaviour Science*, 228, 105010.
- Sales, F., Peralta, O., Narbona, E., McCoard, S., De los Reyes, M., González-Bulnes, A., y Parraguez, V., (2018). Hypoxia and oxidative stress are associated with reduced fetal growth in twin and undernourished sheep pregnancies. *Animals*, 8(11), 217.
- Sales, F., y Strauch, O. (2006). Efecto del tipo de preñez sobre la variación de peso invernal en ovejas Corriedale. En *Proceedings of the Reunión Anual de la Sociedad Chilena de Producción Animal* (Vol XXXI, pp. 151-152). INIA, Quilamapu: INIA.
- Scott, R., Creel, M., Jack, L., y Albright, M. (1987). Early experience. *Veterinary Clinics of North America. Food Animal Practice*, 3(2), 251-268.

- Secretariado Uruguayo de la Lana. (2018). Manual Práctico de Producción Ovina. Recuperado de [https://www.sul.org.uy/descargas/lib/Manual\\_Pr%C3%A1ctico\\_de\\_Producci%C3%B3n\\_Ovina-2018.pdf](https://www.sul.org.uy/descargas/lib/Manual_Pr%C3%A1ctico_de_Producci%C3%B3n_Ovina-2018.pdf)
- Shackleton, D. M. (1991). Social maturation and productivity in bighorn sheep: are young males incompetent? *Applied Animal Behaviour Science*, 29(1-4), 173-184.
- Sherwin, C., y Johnson, K. (1987). The influence of social factors on the use of shade by sheep. *Applied Animal Behaviour Science*, 18(2), 143-155.
- Simitzis, P., Deligeorgis, S., y Bizelis, J. (2006). Effect of breed and age on sexual behaviour of rams. *Theriogenology*, 65(8), 1480-1491.
- Snowder, G., Stellflug, J., y Van Vleck, L. (2002). Heritability and repeatability of sexual performance scores of rams. *Journal of Animal Science*, 80(6), 1508-1511.
- Spilsbury, M. (2011). *Cómo observar y medir el comportamiento de la fauna silvestre en cautiverio*. Recuperado de <https://www.studocu.com/es-mx/document/escuela-superior-de-medicina-veterinaria-y-zootecnia-ac/etologia/ca3mo-medir-conducta-en-fs/32654023>
- Srivastava, R., Mathur, A., y Kalra, D. (1989). Effect of training ram hoggets on their adult sexual behaviour. *Applied Animal Behaviour Science*, 22(3-4), 295-302.
- Stellflug, J., Cockett, N., y Lewis, G. (2006). Relationship between sexual behavior classifications of rams and lambs sired in a competitive breeding environment. *Journal of Animal Science*, 84(2), 463-468.
- Stellflug, J., y Berardinelli, J. (2002). Ram mating behavior after long-term selection for reproductive rate in Rambouillet ewes. *Journal of Animal Science*, 80(10), 2588-2593.
- Stellflug, J., y Lewis, G. (2007). Effect of early and late exposure to estrual ewes on ram sexual performance classifications. *Animal Reproduction Science*, 97(3-4), 295-302.
- Strauch, Ó., y Lira, R. (2012). *Bases para la producción ovina en Magallanes*. Punta Arena: INIA. Recuperado de <https://biblioteca.inia.cl/handle/123456789/7512>
- Sugino, T., Yamaura, J., Yamagishi, M., Ogura, A., Hayashi, R., Kurose, Y., ... Terashima, Y. (2002). A transient surge of ghrelin secretion before feeding is modified by different feeding regimens in sheep. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 298(5), 785-788.
- Sutton, C., y Alexander, B. (2019). Ewes express increased proceptive behavior toward high-sexually active rams. *Applied Animal Behaviour Science*, 216, 15-18.
- Synnott, A., Fulkerson, W., y Lindsay, D. (1981). Sperm output by rams and distribution amongst ewes under conditions of continual mating. *Reproduction*, 61(2), 355-361.

- Synnott, A., y Fulkerson, W. (1984). Influence of social interaction between rams on their serving capacity. *Applied Animal Ethology*, 11(3), 283-289.
- Tajangookeh, H., Shahneh, A., Shahrehabak, M., y Shakeri, M. (2007). Monthly variation of plasma concentrations of testosterone and thyroid hormones and reproductive characteristics in three breeds of Iranian fat-tailed rams throughout one year. *Pakistan Journal of Biological Sciences*, 10(19), 3420-3424.
- Tarry-Adkins, J., y Ozanne, S. (2011). Mechanisms of early life programming: current knowledge and future directions. *The American Journal of Clinical Nutrition*, 94(6), 1765S–1771S.
- Thiéry, J., Chemineau, P., Hernandez, X., Migaud, M., y Malpoux, B. (2002). Neuroendocrine interactions and seasonality. *Domestic Animal Endocrinology*, 23(1-2), 87-100.
- Tilbrook, A. (1987). Physical and behavioural factors affecting the sexual “attractiveness” of the ewe. *Applied Animal Behaviour Science*, 17(1-2), 109-115.
- Tilbrook, A., y Cameron, A. (1989). Ram mating preferences for woolly rather than recently shorn ewes. *Applied Animal Behaviour Science*, 24(4), 301-312.
- Tilbrook, A., y Cameron, A. (1990). The contribution of the sexual behaviour of rams to successful mating of ewes under field conditions. En C. M. Oldham, G.B. Martin, y I.W. Purvis (Eds.), *Reproductive Physiology of Merino Sheep. Concepts and Consequences* (pp. 143-160). Nedlands: The University of Western Australia.
- Tilbrook, A., Cameron, A., y Lindsay, D. (1987). The influence of ram mating preferences and social interaction between rams on the proportion of ewes mated at field joining. *Applied Animal Behaviour Science*, 18(2), 173-184.
- Tilbrook, A., Hemsworth, P., Topp, J., y Cameron, A. (1990). Parallel changes in the proceptive and receptive behaviour of the ewe. *Applied Animal Behaviour Science*, 27(1-2), 73-92.
- Tilbrook, A., y Lindsay, D. (1987). Differences in the sexual “attractiveness” of oestrous ewes to rams. *Applied Animal Behaviour Science*, 17(1-2), 129-138.
- Toledano-Díaz, A., Santiago-Moreno, J., Pulido-Pastor, A., y López-Sebastián, A. (2007). Horn growth related to testosterone secretion in two wild Mediterranean ruminant species: the Spanish ibex (*Capra pyrenaica hispanica*) and European mouflon (*Ovis orientalis musimon*). *Animal Reproduction Science* 102(3-4), 300-307.
- Toledo, F., Perobelli, J., Pedrosa, F., Anselmo-Franci, J., y Kempinas, W. (2011). In utero protein restriction causes growth delay and alters sperm parameters in adult male rats. *Reproductive Biology and Endocrinology*, 9, 94.
- Trenkle, A. (1978). Relation of hormonal variations to nutritional studies and metabolism of ruminants. *Journal of Dairy Science*, 61(3), 281-293.

- Trenkle, A. (1981). Endocrine regulation of energy metabolism in ruminants. *Federation Proceedings*, 40(10), 2536-2541.
- Ungerfeld, R. (2012a). Seasonal reproductive patterns and effectiveness as teasers (ram effect) of Corriedale and Milchschaf rams. *Animal Production Science*, 52(11), 1036-1041.
- Ungerfeld, R. (2012b). Sexual behavior of medium-ranked rams toward non-estrual ewes is stimulated by the presence of low-ranked rams. *Journal of Veterinary Behavior*, 7(2), 84-87.
- Ungerfeld, R., Lacuesta, L., Damián, J., y Giriboni, J. (2013). Does heterosexual experience matter for bucks' homosexual mating behavior? *Journal of Veterinary Behavior*, 8(6), 471-474.
- Ungerfeld, R., Orihuela, A., y Pérez-Clariget, R. (2019). Sexual behavior of subordinate, but not dominant, rams increases following observed sexual activity. *Theriogenology*, 129, 99-102.
- Ungerfeld, R., Ramos, M., y Bielli, A. (2007). Relationship between male–male and male–female sexual behavior in 5–6-month-old male lambs. *Animal Reproduction Science*, 100(3-4), 385-390.
- Ungerfeld, R., Ramos, M., y González-Pensado, S. (2008). Ram effect: Adult rams induce a greater reproductive response in anestrous ewes than yearling rams. *Animal Reproduction Science*, 103(3-4), 271-277.
- Ungerfeld, R., y González-Pensado, S. (2008). Social rank affects reproductive development in male lambs. *Animal Reproduction Science*, 109(1-4), 161-171.
- Ungerfeld, R., y González-Pensado, S. (2009). Social dominance and courtship and mating behaviour in rams in non-competitive and competitive pen tests. *Reproduction in Domestic Animals*, 44(1), 44-47.
- Ungerfeld, R., y Lacuesta, L. (2010). Social rank during pre-pubertal development and reproductive performance of adult rams. *Animal Reproduction Science*, 121(1-2), 101-105.
- Ungerfeld, R., y Lacuesta, L. (2015). Competition between different social ranked rams has similar effects on testosterone and sexual behaviour throughout the year. *Reproduction in Domestic Animals*, 50(6), 1022-1027.
- Ungerfeld, R., y Núñez, M. (2011). Jerarquía y dominancia en grupos de carneros: establecimiento y efectos sobre la reproducción. *Veterinaria*, 47(184), 11-16.
- Ungerfeld, R., y Silva, L. (2004). Ewe effect: endocrine and testicular changes in experienced adult and inexperienced young Corriedale rams used for the ram effect. *Animal Reproduction Science*, 80(3-4), 251-259.

- Ungerfeld, R., y Silva, L. (2005). The presence of normal vaginal flora is necessary for normal sexual attractiveness of estrous ewes. *Applied Animal Behaviour Science*, 93(3-4), 245-250.
- Valasi, I., Chadio, S., Fthenakis, G., y Amiridis, G. (2012). Management of pre-pubertal small ruminants: Physiological basis and clinical approach. *Animal Reproduction Science*, 130(3-4), 126-134.
- Vasey, P. (2002). Same-sex sexual partner preference in hormonally and neurologically unmanipulated animals. *Annual Review of Sex Research*, 13(1), 141-179.
- Vázquez, R., y Orihuela, A. (2001). Effect of vaginal mucus and urine from ewes in estrus on plasma testosterone levels and weight gain of feedlot rams. *Small Ruminant Research*, 42(3), 171-175.
- Vonnahme, K. (2012). Maternal Nutrition and Fetal Programming. En *Annual Florida Beef Cattle Short Course* (Vol. 61, pp. 73- 80). University of Florida. Recuperado de [https://animal.ifas.ufl.edu/beef\\_extension/bcsc/2012/docs/2012\\_proceedings.pdf#page=81](https://animal.ifas.ufl.edu/beef_extension/bcsc/2012/docs/2012_proceedings.pdf#page=81)
- Wallace, J., Aitken, R., y Cheyne, M. (1996). Nutrient partitioning and fetal growth in rapidly growing adolescent ewes. *Journal Reproduction and Fertility*, 107(2), 183-190.
- Wallace, J., Bourke, D., Aitken, R., Palmer, R., Da Silva, P., y Cruickshank, M. (2000). Relationship between nutritionally-mediated placental growth restriction and fetal growth, body composition and endocrine status during late gestation in adolescent sheep. *Placenta*, 21(1), 100-108.
- Wallace, J., Milne, J., y Aitken, R. (2005). The effect of overnourishing singleton-bearing adult ewes on nutrient partitioning to the gravid uterus. *British Journal of Nutrition*, 94(4), 533-539.
- Wood, R., y Foster, D. (1998). Sexual differentiation of reproductive neuroendocrine function in sheep. *Reviews of Reproduction*, 3(2), 130-140.
- Wu, G., Bazer, F., Wallace, J., y Spencer, T. (2006). Board-invited review: intrauterine growth retardation: implications for the animal sciences. *Journal of Animal Science*, 84(9), 2316-2337.
- Yuen, B., Owens, P., McFarlane, J., Symonds, M., Edwards, L., y Kauter, K. (2002). Circulating leptin concentrations are positively related to leptin messenger RNA expression in the adipose tissue of fetal sheep in the pregnant ewe fed at or below maintenance energy requirements during late gestation. *Biology of Reproduction*, 67(3), 911-916.
- Zambrano, E., Guzmán, C., Rodríguez-González, G., Durand-Carbajal, M., y Nathanielsz, P. (2014). Fetal programming of sexual development and reproductive function. *Molecular and Cellular Endocrinology*, 382(1), 538-549.

- Zambrano, E., Martinez-Samayoa, P., Rodriguez-Gonzalez, G., y Nathanielsz, P. (2010). Rapid report: dietary intervention prior to pregnancy reverses metabolic programming in male offspring of obese rats. *The Journal of Physiology*, 588(10), 1791-1799.
- Zambrano, E., Rodriguez-Gonzalez, G., Guzman, C., Garcia-Becerra, R., Boeck, L., Diaz, L., ... Nathanielsz, P. (2005). A maternal low protein diet during pregnancy and lactation in the rat impairs male reproductive development. *Journal of Physiology*, 563(1), 275–284.
- Zenchak, J., Anderson, G., y Schein, M. (1981). Sexual partner preference of adult rams (*Ovis aries*) as affected by social experiences during rearing. *Applied Animal Ethology*, 7, 157-167.