

01694



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

DOCTORADO EN CIENCIAS DE LA PRODUCCIÓN Y DE LA
SALUD ANIMAL

EFFECTO DE LA DOMINANCIA SOCIAL SOBRE LA
EFECTIVIDAD DE LA INDUCCIÓN DE ACTIVIDAD OVÁRICA
EN CABRAS ANÉSTRICAS MEDIANTE BIOESTIMULACIÓN
SEXUAL CON MACHOS O CON HEMBRAS EN ESTRO

T E S I S
PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTOR EN CIENCIAS
P R E S E N T A
LORENZO ALVAREZ RAMÍREZ

TUTOR: LUIS A. ZARCO QUINTERO
COMITÉ TUTORAL: FRANCISCO GALINDO M.
GRAEME B. MARTIN



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

**ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA**

Efecto de la dominancia social sobre la efectividad de la inducción de actividad ovárica en cabras anéstricas mediante bioestimulación sexual con machos o con hembras en estro

Lorenzo Alvarez Ramírez

**Tesis
Doctorado en Ciencias de
la Producción y de la Salud Animal**

Tutor: Luis A. Zarco Quintero

**Comité tutorial: Francisco Galindo Maldonado
Graeme B. Martin**

México, 2004

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE Lorenzo Álvarez

Ramírez

FECHA: 54/23/2004

FIRMA: 

... (la agresión) no es nada grave ni diabólico como el principio tanático, aniquilador, ni siquiera una "parte de esa fuerza que siempre quiere el mal y siempre hace el bien". A no dudar, es parte esencial en la organización conservadora de la vida de todos los seres.

*Konrad Lorenz.
Sobre la agresión: el pretendido mal.
Siglo XXI. 21ª edición.
México, 2003.*

AGRADECIMIENTOS

Mi más sincero agradecimiento al Dr. Luis A. Zarco por su valiosa guía durante este tiempo.

Al Dr. Francisco Galindo por la confianza de siempre.

A Graeme y Rose... buenos amigos y un buen lugar donde estar cuando estás lejos hacen que siempre te sientas cerca... ¡gracias “mates”!

Al Dr. Graeme Martin por las enseñanzas que encontré al cargar la batería del Lotus y al preparar “barbecue”.

A Dominique, porque fue refrescante hablar con quien siempre tuvo una sonrisa amigable y el ritmo de la “cu-ca-ra-cha” para compartir.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por su apoyo económico mediante la beca 125209 durante la realización del estudio y por el aporte financiero que hizo posible el desarrollo de la investigación (Proyecto 34924-B).

A Susana Rojas, Clara Murcia, Georgette Bianchero, Gabriel García, Kate Gray, Steve Gray, John Beesley, Dean Thomas, Margaret Blackberry, Kris Hunt, Rocío Arvizu, Juan Luna, Javier Gutiérrez, María Rubio, Andrés Ducoing, Jaime Gallegos, Javier Valencia, Agustín Orihuela y Angélica Terrazas por su colaboración y útiles comentarios al trabajo.

A todos los que directa o indirectamente colaboraron en la realización de este trabajo, ayudando, estimulando y aconsejando...

...Gracias.

Resumen

Lorenzo Alvarez Ramírez. Efecto de la dominancia social sobre la efectividad de la bioestimulación sexual con machos o con hembras en estro para inducir la actividad ovárica de cabras anéstricas. Tutor: Luis A. Zarco Quintero. Comité tutorial: Francisco Galindo M., Graeme B. Martin.

El objetivo de los experimentos descritos en la presente tesis fue determinar el efecto de la dominancia social de cabras en anestro sobre su respuesta al efecto macho y efecto hembra. En el *experimento 1* se evaluó la relación entre la posición jerárquica de las hembras y el índice de asociación con los machos, analizando además la relación de ambos factores con la capacidad de las hembras para responder al efecto macho durante la estación de anestro. Se realizó un estudio conductual en 45 cabras para determinar el índice de éxito (IE) de cada hembra basado en su capacidad de desplazar a otros individuos en interacciones agonistas, clasificándose de acuerdo a su IE en dominancia alta, media y baja. Después de la introducción del macho se realizaron muestreos de barrido cada 5 min. para determinar su posición con respecto de las cabras y se calculó el índice de asociación (IA) de cada hembra con el semental. El intervalo a la ovulación se determinó por medio de niveles de progesterona en muestras sanguíneas tomadas diariamente durante 30 días desde la introducción del macho. El día de la concepción se calculó retrospectivamente después del parto. El IA con el macho de las hembras de alta y media dominancia fue superior al de las de baja dominancia (0.056 ± 0.02 , 0.087 ± 0.01 y 0.005 ± 0.01 respectivamente; $P < 0.05$). La correlación entre el IE y el IA fue significativa ($R_s = 0.64$, $P < 0.05$). La proporción de cabras con ovulación en los grupos de alta, media y baja dominancia fue similar (81, 75 y 73% respectivamente; $P > 0.05$). La proporción de animales mostrando celo en los grupos de alta y media dominancia fue superior que en el de baja dominancia (81.8, 75 y 53.3% respectivamente; $P < 0.05$). Los intervalos en días desde la introducción del macho al inicio del celo y a la ovulación en las hembras de dominancia alta y media fueron menores a los de las de dominancia baja (celo: 6.7 ± 0.6 , 6.9 ± 0.4 y 8.1 ± 0.2 ; ovulación: 7.4 ± 1.1 , 8.1 ± 0.9 y 11.5 ± 1.0 respectivamente; $P < 0.05$). El tiempo desde la introducción del macho a la ovulación se correlacionó negativamente con el IE ($R_s = -0.49$, $P < 0.05$) y con el IA ($R_s = -0.58$, $P < 0.05$). El intervalo a la concepción en las hembras de dominancia alta fue menor que el de las de dominancia media y baja (8.4 ± 1 , 12.3 ± 1 y 13.7 ± 0.9 respectivamente, $P < 0.05$). El intervalo a la concepción tuvo una correlación negativa con el IE ($R_s = -0.72$, $P < 0.05$) y con el IA ($R_s = -0.48$, $P < 0.05$). En el *experimento 2* se realizó un estudio conductual similar al del experimento 1 en 70 cabras cashmere Australianas. Las 10 cabras más dominantes y más subordinadas fueron separadas en dos grupos con 5 dominantes y 5 subordinadas cada uno. Se introdujo un macho androgenizado a cada grupo. Se tomaron muestras sanguíneas cada 20 minutos desde 2 horas antes y hasta 4 horas después de la introducción del macho en el primer grupo (primer periodo), y desde 4 hasta 8 horas después de la introducción del macho en el segundo grupo (segundo periodo). Las cabras dominantes del primer periodo de muestreo presentaron un mayor número de pulsos de LH que las subordinadas durante las 4 horas posteriores a la introducción del macho (2.6 ± 0.54 vs. 1.2 ± 0.37 ; $P < 0.05$) y mayor concentración media de LH (1.79 ± 0.14 vs. 1.30 ± 0.15 ; $P = 0.052$) durante las 6 horas de muestreo. El número de pulsos de LH y su concentración media fue similar entre las cabras dominantes y subordinadas durante el segundo periodo

de muestreo ($P>0.05$). En el *experimento 3* se realizó el mismo estudio conductual en 50 cabras cashmere Australianas para determinar su IE y clasificarlas como de alta, media o baja dominancia. Luego de la introducción de dos machos androgenizados (día 0), se realizó un estudio de barrido cada 5 min. por 5 h diarias y durante 10 días para determinar el IA de cada hembra con los machos. Se tomaron muestras sanguíneas diariamente desde el día +6 y hasta el +15 para determinar niveles de progesterona y calcular el intervalo a la ovulación. El IA con el macho fue un 35% mayor en las hembras de dominancia alta y media que en las de dominancia baja (0.031 ± 0.004 , 0.032 ± 0.005 y 0.023 ± 0.005 respectivamente; $P>0.05$). La proporción de animales en celo en los grupos de dominancia alta y media fue superior a la de las hembras de dominancia baja (94.4, 89.5 y 53.3% respectivamente; $P<0.05$). La proporción de cabras con ovulación y el intervalo al estro y a la ovulación fueron similares entre grupos de dominancia ($P>0.05$). En el *experimento 4* se realizaron estudios conductuales para determinar el IE en dos grupos de 30 hembras cada uno. En el grupo I las 10 hembras de mayor IE fueron inducidas al estro mediante inyecciones de progesterona y propionato de estradiol. En el grupo II la inducción estral se realizó en las 10 hembras de menor IE. Se tomaron muestras sanguíneas de todas las cabras diariamente durante 25 días desde el momento en que concluyó el tratamiento hormonal. Luego del tratamiento hormonal, se continuó el estudio conductual registrando además el número de eventos de micción que ocurrían en cada grupo. Las hembras tratadas en el grupo I presentaron una mayor frecuencia de micción que las del grupo II (0.125 ± 0.03 y 0.03 ± 0.02 eventos/hora respectivamente; $P=0.06$). La proporción de animales no tratados que ovularon fue similar entre grupos ($P>0.05$). El intervalo a la ovulación en las hembras no tratadas del grupo I fue menor al del grupo II (7.33 ± 0.79 y 11.21 ± 0.66 días \pm ee respectivamente; $P<0.05$). Se concluye que luego de la introducción del macho, las hembras dominantes mantienen un mayor grado de contacto con éste, lo que les permite mostrar estro y/o ovular en primer lugar o en mayor proporción que las subordinadas, ello resulta en promedio en un adelanto de la fecha de concepción. La respuesta inicial de LH al efecto macho es afectada por la dominancia de las cabras, al igual que la manifestación de conducta estral. Una vez en estro, las hembras dominantes orinan con más frecuencia que las subordinadas en la misma condición, lo que se asocia con una más rápida inducción de sus compañeras anéstricas.

Palabras clave: Dominancia social, rango social, efecto macho, efecto hembra, cabra, conducta estral.

Abstract

Lorenzo Alvarez Ramírez. The role of social dominance on the effectiveness of sexual biostimulation using males or oestrous females to induce ovarian activity in anoestrous goats. Tutor: Luis A. Zarco Quintero. Committee: Francisco Galindo M., Graeme B. Martin.

The objective of these studies was to determine the effect of social dominance on the response of anoestrous goats to the male and female effect. In *experiment 1*, 45 adult females were observed before and after the introduction of males to their pen. Behavioural sampling was used in both periods to record agonistic interactions. An index of success (IS) for each goat, based on its ability to displace other individuals was then calculated, and three ranking categories were established, low, medium, and high-ranking goats. The goats were then exposed to the males and scan sampling every 5 min was used to record the position of each goat with respect to the males. An index of association (IA) with the male was calculated for each goat. The interval from the introduction of the male to ovulation was determined through progesterone concentrations in samples taken daily for 30 days after the introduction of the males. The time of conception was retrospectively calculated after kidding. IA was higher in high and medium-ranking goats than in low-ranking females (0.056 ± 0.02 , 0.087 ± 0.01 and 0.005 ± 0.01 respectively; $P<0.05$). A positive correlation was found between a doe's index of success and her index of association with the male ($R_s = 0.64$, $P<0.01$). The percentages of females ovulating in the high, medium and low-ranking groups were 81.8% (9/11), 75% (12/16) and 73% (11/15) respectively ($P>0.05$). The percentages of goats showing oestrous were 81% in high, 75% in medium and 53% in low-ranking females ($P<0.05$). High and medium ranking goats showed estrous and ovulated before low-ranking individuals (estrous: 6.7 ± 0.6 , 6.9 ± 0.4 and 8.1 ± 0.2 days; ovulation: 7.4 ± 1.1 , 8.1 ± 0.9 and 11.5 ± 1.0 days respectively; $P<0.05$). The time from exposure to the male to ovulation was negatively correlated with the index of success ($R_s = -0.49$, $P<0.05$) and with the index of association of the female with the male ($R_s = -0.58$, $P<0.05$). High-ranking females conceived earlier than the other two categories (8.4 ± 1 , 12.3 ± 1 and 13.7 ± 0.9 days respectively; $P<0.05$). The time from exposure to the male to conception was negatively correlated with the index of success ($R_s = -0.72$, $P<0.05$) and with the IA ($R_s = -0.48$, $P<0.05$). In *experiment 2*, agonistic interactions were recorded and individual indexes of success (IS) were calculated in a herd of 70 Australian cashmere goats. The ten most dominant and the ten most subordinate goats were housed in two separate pens (five dominant and five subordinate goats in each pen). An androgenized wether was introduced to each pen. To determine LH pulse frequency and concentrations, blood samples were obtained every 20 min from 2 h before to 4 h after male introduction in the first group and from 4 h to 8 h after male introduction in the second group. In *experiment 3*, a behaviour sampling was conducted on the remaining 50 goats, and individual IS were again calculated in order to classify each animal as low, medium or high dominance. Two androgenized wethers were introduced and scan sampling was done every 5 min for five h a day during 10 days in order to calculate the individual indexes of association with the males (IA). The onset of estrus was recorded and the time of ovulation was determined by blood progesterone concentrations. Dominant goats had a higher number of LH pulses than the subordinate ones during the first 4 hours after male introduction (2.6 ± 0.54 , 1.2 ± 0.37 ;

$P < 0.05$), and they also had a higher LH mean concentration (1.79 ± 0.14 , 1.30 ± 0.15 ; $P = 0.052$). During the second period of 4 h (4 to 8 h after male introduction), the LH pulse frequency and mean concentration were similar for dominant and subordinate goats ($P > 0.05$). The IA with the males was 35% higher for high and medium-ranking goats than for their low dominance partners (0.031 ± 0.004 , 0.032 ± 0.005 and 0.023 ± 0.005 respectively; $P > 0.05$). High and medium-ranking goats showed a higher incidence of oestrous behaviour than low-dominance goats (94.4, 89.5 and 53.8% respectively; $P < 0.05$). The intervals from the introduction of the males to the onset of estrus and to ovulation were not different between ranking groups ($P > 0.05$). There was no difference in the proportion of goats that ovulated in response to the introduction of the males ($P > 0.05$). In *experiment 4*, a behaviour study was done in two groups of 30 goats each in order to determine the individual experience in agonistic interactions and to calculate the index of success (IS). When the IS was obtained, estrus was induced in the then most dominant goats in group I using progesterone and propionate of oestradiol injections. In group II, estrus was induced in the ten most subordinate goats. Progesterone levels were determined in the non-treated females during 25 days after the induction treatment. Treated females in group I had a higher urination frequency than the treated females in group II (0.125 ± 0.03 and 0.03 ± 0.02 respectively; $P = 0.06$). Percentages of non-treated females ovulating were similar between groups ($P > 0.05$). In group I, interval to ovulation in the non-treated females was lower than in group II (7.33 ± 0.79 and 11.21 ± 0.66 respectively; $P < 0.05$). It is concluded that after the introduction of males, the high-ranking goats are the first individuals to show estrus, ovulate and to conceive, probably due to the more intense stimulation that results from their closer association to the males. Social rank of goats affects their initial LH response to the male effect as well as the subsequent estrus expression. Besides, dominant goats urinate more frequently when in induced estrus than subordinates in the same condition, this is associated with a faster ovulation induction in their anoestrous non-treated partners.

Keywords: Social dominance, social rank, male effect, female effect, goat, oestrous behaviour.

CONTENIDO

- I. **Introducción general ... 1**
 - Hipótesis general ... 3**
 - Hipótesis específicas ... 3**
- II. **Revisión de literatura ... 5**
 - El generador de pulsos de GnRH/LH y su control ... 5***
 - Regulación del generador de pulsos de GnRH/LH durante el ciclo estral ... 5*
 - Regulación ambiental del generador de pulsos de GnRH/LH ... 7*
 - Efecto macho ... 11***
 - Efecto hembra ... 13***
 - Conducta sexual y dominancia social ... 14***
 - Conducta sexual ... 14*
 - Dominancia social ... 15*
 - Papel del sentido del olfato en la bioestimulación sexual ... 18***
- III. **Referencias ... 20**
- IV. ***Experimento 1 (Artículo 1). Social dominance of female goats affects their response to the male effect. Applied Animal Behaviour Science 2003;84:119-126 ... 32***
 - Anexos a Experimento 1 (datos no publicados en artículo 1) ... 40**
 - Material y métodos ... 40***
 - Resultados ... 40***
 - Discusión ... 42***
 - Referencias ... 43***
- V. ***Experimento 2 y 3 (Artículo 2). Effect of social rank on LH secretion, estrus and ovulation in response to the male effect in the Australian cashmere goat. Applied Animal Behaviour Science 2004;Enviado ... 44***

VI.	<i>Experimento 4.</i>	Relación entre la dominancia de las hembras bioestimuladoras y su capacidad de inducir la ovulación en cabras anéstricas ...	61
VII.	Discusión general y conclusiones ...		74
	Referencias ...		77

I. Introducción general

Introducción general

Para referirse a la estimulación reproductiva que un animal ejerce sobre otro individuo, varios autores han utilizado el término "bioestimulación sexual" (Bolaños *et al.*, 1998; Shipka y Ellis, 1999; Alvarez y Zarco, 2001). En cabras y ovejas anéstricas es bien conocido el llamado "efecto macho", que consiste en que la introducción repentina de machos en un rebaño de hembras en anestro induce en estas el inicio de la actividad reproductiva, originando el establecimiento sincronizado de la estación de apareamiento (Ott *et al.*, 1980; Amoah y Bryant, 1984; Martin *et al.*, 1986; Chemineau, 1987; Walkden-Brown *et al.*, 1993a). También se ha demostrado que tanto en ovejas (Zarco *et al.*, 1995) como en cabras (Restall *et al.*, 1995; Alvarez *et al.*, 1999) existe un "efecto hembra", mediante el cual la presencia de hembras en estro induce la actividad ovárica en algunas de sus compañeras de rebaño que se encuentran en anestro.

Tanto el porcentaje de hembras que responden a los animales bioestimuladores, como el intervalo entre la introducción de éstos a la primera ovulación, dependen de factores tales como la profundidad del anestro en que se encontraban las hembras antes de la introducción de los machos o de las hembras en estro, la duración del contacto entre los animales bioestimuladores y las hembras anéstricas, y el grado de contacto entre los animales (Efecto macho: Chemineau, 1983; Martin *et al.*, 1986; Efecto hembra: Zarco *et al.*, 1995; Alvarez *et al.*, 1999). Sin embargo, no se conocen los factores individuales que provocan que, en igualdad de condiciones (época, grado de contacto), algunos animales respondan ovulando mientras que otros permanecen en anestro.

Tanto el "efecto macho" como el "efecto hembra" son mediados, en parte, por el sentido del olfato (Claus *et al.*, 1990; Alvarez *et al.*, 2000), por lo que se piensa que están involucradas las feromonas. En el caso del efecto macho se han identificado diferencias en la capacidad de distintos machos para estimular a las hembras (Knight y Gibb, 1990; Walkden-Brown *et al.*, 1993c), y esto parece deberse a diferencias tanto en la conducta sexual de los machos como en su producción de feromonas. En el caso del efecto hembra existe menos información, sin embargo, recientemente encontramos que la presentación de los picos de LH de las cabras anéstricas tuvo una mejor relación temporal con los picos de LH de las cabras bioestimuladoras dominantes que con los de las cabras bioestimuladoras

subordinadas (Alvarez, 2000), además, las cabras dominantes en estro tienden a orinar más frecuentemente que las cabras subordinadas (Alvarez, 2000), lo que podría ayudar a diseminar sus feromonas (Coblentz, 1976).

La conducta de dominancia/subordinación se define como la relación entre dos individuos en la cual el individuo dominante desplaza al subordinado en una situación de competencia o no (Kaufmann, 1983). La condición de dominancia parece ser un elemento importante en el grado de expresión del comportamiento reproductivo de varias especies de animales, ya que tener una posición social elevada confiere ventajas para manifestar el repertorio completo de conductas estrales y hacerlo con mayor intensidad (Gutiérrez, 1990; Orihuela, 2000)

Se han postulado hipótesis de que el efecto macho y el efecto hembra se complementan para lograr la reproducción sincronizada del mayor número posible de hembras (Walkden-Brown *et al.*, 1993c; Zarco *et al.*, 1995). De acuerdo a estas hipótesis, en rumiantes estacionales en condiciones de vida silvestre, el regreso anual de los machos al rebaño que se produce antes del inicio de la estación reproductiva de las hembras, induciría la actividad reproductiva en algunas de ellas, las cuales a su vez ayudarían a inducir la ovulación en sus compañeras de rebaño. De esta manera, la mayoría de las hembras del rebaño ovularía y quedaría gestante en un periodo corto, lo que representa ventajas estratégicas en aspectos como la defensa común de las crías, búsqueda de alimento y refugio o la programación de migraciones.

Tomando en cuenta que al introducirse machos nuevos a un rebaño las cabras pueden establecer una intensa competencia por mantenerse cerca de ellos (Zarco *et al.*, observaciones no publicadas), y que el grado de contacto entre machos y hembras es fundamental para que se produzca el efecto macho (Chemineau, 1987; Pearce y Oldham, 1988), nuestra observación de que la ovulación de las cabras estimuladas ocurre poco después de la ovulación de los animales bioestimuladores más dominantes (Alvarez, 2000), nos permitió sugerir la siguiente hipótesis: --En condiciones naturales, cuando los machos se integran al rebaño al acercarse la estación reproductiva, las hembras dominantes son las primeras en establecer contacto estrecho con ellos, lo que probablemente las lleva a ser las primeras en ovular. Debido a que este tipo de hembras parecen ser más activas y diseminar

mejor las feromonas, se constituyen en el vehículo ideal para amplificar el efecto macho a través del efecto hembra que ellas ejercen sobre las hembras subordinadas---. Esta hipótesis estaría apoyada por información sobre patrones reproductivos en el ciervo rojo (*Cervus elaphus*), en el que las hembras dominantes son gestadas primero que las subordinadas (Clutton-Brock *et al.*, 1986). Las condiciones en que se realizaron dichas observaciones sugieren que la razón por la que las hembras dominantes son gestadas en primer lugar, es que éstas logran un mayor contacto con el macho como elemento bioestimulador, lo que las haría presentar el celo, ovular y alcanzar la receptividad en forma anticipada a las subordinadas.

El objetivo del presente trabajo es evaluar los diferentes componentes de la hipótesis, analizando para ello la relación entre la dominancia de las hembras con su capacidad de asociarse con los machos bioestimuladores y por lo tanto con la respuesta (pulsatilidad de LH, estro, ovulación y concepción) al efecto macho. Por otra parte, se comparó la capacidad de hembras dominantes y subordinadas en estro para inducir la actividad ovárica de cabras en anestro.

Hipótesis

Hipótesis general

Cuando se introducen machos a un rebaño de cabras anéstricas, las cabras dominantes establecen un contacto más estrecho con ellos, por lo que responden con estro y ovulación antes que las subordinadas. Debido a que las cabras dominantes son más activas durante el estro y parecen diseminar mejor las feromonas, se constituyen en el vehículo ideal para amplificar el efecto macho a través del efecto hembra que ellas ejercen sobre las hembras subordinadas.

Hipótesis específicas

Las cabras dominantes son más exitosas que las subordinadas para competir por el acceso a los machos introducidos a un rebaño.

En un rebaño de cabras en anestro, los animales dominantes responden a la presencia de los machos con ovulación antes que las cabras subordinadas.

El índice de asociación con los machos se correlaciona inversamente con el intervalo desde su introducción a la ovulación en cabras anéstricas.

La frecuencia de secreción pulsátil de LH como respuesta al efecto macho es mayor en las cabras dominantes que en las subordinadas.

Las cabras dominantes en estro son más efectivas que las cabras subordinadas en estro para inducir ovulación en hembras anéstricas.

II. Revisión de literatura

Revisión de literatura

El generador de pulsos de GnRH/LH y su control

El proceso reproductivo de los mamíferos está marcado por periodos alternados de actividad e inactividad sexual. Por un lado se encuentran los cambios asociados a las etapas del estro y diestro del ciclo estral. Por otro lado se encuentra la alternancia de actividad e inactividad sexual asociada con cambios en la estación (Clarke y Cummins, 1982).

El aspecto clave en la regulación del proceso reproductivo es el que se refiere al generador de pulsos de la hormona liberadora de gonadotropinas (GnRH), mecanismo central encargado de procesar las señales externas e internas, y de producir el patrón pulsátil de GnRH (Clarke y Cummins, 1982; Karsch *et al.*, 1984). Dado que la hipófisis secreta LH en respuesta al GnRH, cada pulso de GnRH es seguido por un pulso de secreción de LH hipofisiaria. Se sabe que la frecuencia pulsátil de LH cambia dramáticamente durante las fases del ciclo estral y durante la transición estacional (Karsch *et al.*, 1984), mostrando periodos identificables de mayor o menor actividad.

Regulación del generador de pulsos de GnRH/LH durante el ciclo estral

En la estación reproductiva, los pulsos de LH ocurren con una frecuencia baja (1-4 pulsos cada 24 horas) durante la fase lútea del ciclo estral. En ese momento, la baja frecuencia de los pulsos de LH se debe al efecto inhibitorio sobre el hipotálamo de la progesterona secretada por el cuerpo lúteo (Goodman y Karsch, 1980). La baja frecuencia de los pulsos permite que los niveles de LH disminuyan hasta valores no detectables entre un pulso y otro. En consecuencia, no se produce el estímulo gonadotrópico necesario para lograr un desarrollo folicular avanzado y un aumento sostenido en la secreción de estradiol, por lo que el estro y la ovulación no se presentan. Con la lisis del cuerpo lúteo los niveles de progesterona descienden y dejan de inhibir al hipotálamo, por lo que la frecuencia de secreción tónica de LH aumenta progresivamente hasta alcanzar un pulso por hora como mínimo, lo que permite la maduración folicular y un incremento sostenido en la secreción de estradiol. Llegado el momento, el incremento progresivo en los niveles circulantes de estradiol ejerce un efecto de retroalimentación positiva sobre el hipotálamo e hipófisis, provocando las descargas preovulatorias de GnRH y LH (McNeilly *et al.*, 1982). Durante el pico preovulatorio de LH, la frecuencia de los pulsos de GnRH aumenta tanto que da la

impresión de que su carácter pulsátil se interrumpe, para ser sustituido por un incremento sostenido en los niveles basales (Karsch *et al.*, 1984; Karsch *et al.*, 1992; Caraty *et al.*, 1995). La importancia de este incremento de la frecuencia de los pulsos se ha demostrado en experimentos en los que la repetida administración de LH o GnRH estimula un aumento en los niveles de estradiol que culmina en el pico de LH y la ovulación (Legan, 1982; McLeod *et al.*, 1982; McNeilly *et al.*, 1982). Dentro de la estación reproductiva, los ciclos se continúan mientras se mantenga una alta frecuencia en los pulsos de GnRH (McNatty *et al.*, 1982) cada vez que las concentraciones de progesterona disminuyan al final de la fase lútea.

La utilización de animales ovariectomizados (OVX) ha permitido estudiar el papel de los esteroides ováricos en el control de la ovulación durante el ciclo estral. La ovariectomía durante la fase lútea aumenta la frecuencia y la amplitud de los pulsos de LH (Goodman y Karsch, 1980); en dichos animales, la administración de progesterona evita el incremento en la frecuencia sin alterar la amplitud de los pulsos (Martin *et al.*, 1983a, 1983b). La administración de estradiol durante la época reproductiva en animales ovariectomizados bajo tratamiento con progesterona reduce la amplitud de los pulsos, posiblemente debido a un efecto directo sobre la respuesta de la hipófisis al GnRH (Goodman y Karsch, 1980). Cuando se administra sólo, el estradiol provoca una inhibición inicial seguida por un aumento masivo en las concentraciones séricas de LH, comparable al pico preovulatorio en los individuos intactos (Martin *et al.*, 1983a, 1983b; Scaramuzzi *et al.*, 1971). Así, durante la época reproductiva la frecuencia en los pulsos de LH es modulada principalmente por la progesterona, que actúa a nivel cerebral para prolongar el intervalo entre las descargas de GnRH, mientras que el estradiol por una parte limita la amplitud de los pulsos de LH al reducir la respuesta hipofisiaria al GnRH, y por otra parte constituye la señal ovárica indispensable para inducir la descarga preovulatoria de LH una vez que ha iniciado la fase folicular del ciclo (Karsch *et al.*, 1992).

Otra de las funciones importantes de la progesterona es la de preparar a los centros cerebrales de la conducta para responder ante la presencia del estradiol, de modo que el estro solo se manifiesta en aquellas hembras expuestas al estradiol que han sido previamente expuestas a la progesterona por un periodo de 10-12 días (Karsch *et al.*, 1980).

Debido a este requerimiento de exposición previa a la progesterona, la primera ovulación en la vida o en la estación reproductiva del animal no se acompaña de conducta estral (Karsch *et al.*, 1980).

Después de la regresión del último cuerpo lúteo de la estación reproductiva no se vuelve a presentar conducta estral debido a que no hay una elevación sostenida de las concentraciones de estradiol (Legan *et al.*, 1985), ya que la actividad pulsátil de LH no alcanza la frecuencia observada durante la fase folicular normal (por lo menos un pulso por hora). La disminución en la frecuencia de los pulsos de LH durante la estación de anestro se debe a que en esa época el hipotálamo se hace más sensible a la retroalimentación negativa del estradiol, por lo que dicha hormona por sí sola es capaz de inhibir el generador de pulsos (Martin *et al.*, 1983a, 1983b). En consecuencia, la LH es insuficiente para inducir la madurez folicular y se establece el estado de anestro (Karsch *et al.*, 1984). La elevada sensibilidad del hipotálamo a la retroalimentación negativa de los estrógenos se mantiene toda la época de anestro, para volver a reducirse al inicio de la siguiente estación reproductiva. De esta manera, las transiciones entre la estación reproductiva y el anestro son una consecuencia directa de los cambios en la frecuencia del generador de pulsos de GnRH/LH (Karsch *et al.*, 1984).

Regulación ambiental del generador de pulsos de GnRH/LH

Además de ser controlado por los esteroides ováricos, el generador de pulsos de LH puede ser regulado por una gran variedad de factores ambientales. Especial atención han recibido el fotoperiodo y los fenómenos sociales.

La primera evidencia de que el ciclo anual de reproducción de la oveja es controlado por factores ambientales fue dada por Marshall (1937), quien observó cambios en la ocurrencia del anestro y la estación reproductiva cuando los animales fueron transportados a localidades diferentes a través del Ecuador. Desde entonces, una gran cantidad de estudios ha demostrado que el fotoperiodo es el principal factor ambiental que controla la estación reproductiva de los pequeños rumiantes (Legan y Karsch, 1980), induciendo al anestro durante los días largos e iniciando la estación reproductiva en los días de menor duración.

El proceso de traducción de la información del fotoperiodo en un mensaje hormonal es el siguiente: la retina capta las variaciones que ocurren en el fotoperiodo y la señal es transmitida por vía nerviosa a la glándula pineal en varias etapas. De la retina, la señal llega al núcleo supraquiasmático (NSQ) por medio de la vía monosináptica retino-hipotalámica; del NSQ la señal pasa al núcleo paraventricular (NPV) y a los ganglios cervicales superiores, para ser transportada finalmente a la glándula pineal. La glándula pineal convierte la señal nerviosa en hormonal mediante la secreción de melatonina (Legan y Karsch, 1979). La duración de la secreción elevada de melatonina, proporcional a la longitud de la noche, puede ser interpretada como inductora o inhibitoria. La melatonina actúa en el hipotálamo mediobasal para regular la secreción pulsátil de GnRH (Lincoln y Maeda, 1992; Malpoux *et al.*, 1993; Malpoux *et al.*, 1998). Así, en la oveja el patrón de secreción de melatonina durante los días cortos estimula al generador de pulsos de GnRH, mientras que el patrón de días largos lo inhibe (Bittman *et al.*, 1983; Bittman y Karsch, 1984; Yellon *et al.*, 1985). Aunque se ha demostrado un efecto directo del fotoperiodo sobre el generador de pulsos de GnRH/LH en ausencia de esteroides gonadales (Goodman *et al.*, 1982), parece poco probable que la melatonina actúe de manera directa sobre las células productoras de GnRH para provocar la transición de la estación reproductiva a la de anestro y viceversa.

La demostración de una variación estacional dramática en la sensibilidad del hipotálamo a la retroalimentación negativa del estradiol fue una de las observaciones clave para lograr parte del avance actual en el conocimiento de la estacionalidad reproductiva (Legan *et al.*, 1977). En ovejas OVX, las concentraciones séricas de LH no varían durante el año, manteniéndose siempre elevadas debido a una alta frecuencia de secreción, mientras que en las hembras OVX tratadas con estradiol la LH muestra niveles no detectables durante la época correspondiente a la estación de anestro. Esta variación estacional en la sensibilidad a la retroalimentación negativa del estradiol es controlada por el fotoperiodo (Legan y Karsch, 1980). En resumen, los efectos del fotoperiodo sobre la actividad reproductiva de la oveja son mediados por cambios en la sensibilidad hipotalámica a la retroalimentación negativa del estradiol, lo que se refleja en cambios en la frecuencia y amplitud de los episodios de secreción de LH; durante el anestro, este efecto inhibitorio se

debe, en gran parte, a la capacidad del estradiol para deprimir la secreción pulsátil de GnRH/LH a nivel hipotalámico, mientras que su efecto estimulador consiste en la pérdida de dicha capacidad durante la estación reproductiva (Karsch *et al.*, 1984).

El sitio de control de la secreción preovulatoria de GnRH y LH, así como de la conducta estral por parte del estradiol, parece encontrarse en el hipotálamo ventromedial (Blache *et al.*, 1991).

Hasta el momento no se han encontrado receptores para estradiol en las neuronas productoras de GnRH (Lehman y Karsch, 1993; Herbison *et al.*, 1993), lo que implica que el papel del esteroide sobre la actividad de dichas neuronas debe estar mediado por sistemas neuronales intermediarios sensibles a su efecto. Así, se acepta que los esteroides controlan la regulación de la secreción pulsátil de LH, sea de manera positiva durante la descarga preovulatoria o negativa en la fase lútea y el anestro estacional, a través de sistemas neuronales intermediarios (Meyer y Goodman, 1986). Puesto que la administración de un antagonista de opioides incrementa la frecuencia en los pulsos de LH durante la fase lútea, el efecto inhibitorio de la progesterona sobre la frecuencia de los pulsos de GnRH podría estar mediado por neuronas productoras de opioides (Horton *et al.*, 1989; Currie *et al.*, 1991; Brooks *et al.*, 1986; Whisnant y Goodman, 1988). Del mismo modo, el efecto inhibitorio del estradiol sobre la frecuencia pulsátil de LH durante el anestro estacional parece estar mediado por neuronas dopaminérgicas, que actúan a nivel de la eminencia media para inhibir la secreción de GnRH (Thiéry *et al.*, 1989; Curlewis *et al.*, 1991; Thiéry, 1991). En esta época, el estradiol activa la producción de dopamina a través de la tirosina hidroxilasa (enzima de limitación para la síntesis de catecolaminas) a nivel del núcleo A15 (área retroquiasmática lateral) (Gayrard *et al.*, 1994). Se ha visto que tanto la destrucción del sistema dopaminérgico A15 (Thiéry *et al.*, 1989; Havern *et al.*, 1994) como la administración de un antagonista de la dopamina durante el anestro incrementan la pulsatilidad de LH (Meyer y Goodman, 1985); se sabe también que los implantes de estradiol en el núcleo A14/A15 durante el anestro estacional inhiben la secreción pulsátil de LH (Lehman *et al.*, 1996; Gallegos-Sánchez *et al.*, 1997). Ello puede ser debido a que la actividad catecolaminérgica de ambos núcleos se incrementa durante los días largos y su efecto es reforzado por el esteroide (Thiéry, 1991; Gayrard *et al.*, 1992; Thiéry *et al.*,

1995). Además, la alfa-metil-paratirosina (inhibidor de la tirosina hidroxilasa) estimula la secreción pulsátil de LH en la eminencia media de ovejas ovariectomizadas tratadas con estradiol y expuestas a fotoperiodos inhibitorios (Bertrand *et al.*, 1998). Por lo tanto, la dopamina se encuentra implicada en la inhibición de la secreción de LH durante el anestro estacional o cuando el animal está expuesto a días largos constantes (Thiéry *et al.*, 2002). En contraste, durante la estación reproductiva, la dopamina parece tener un efecto estimulador sobre el pico preovulatorio de LH, ya que la administración de un antagonista de receptores dopaminérgicos D₂ (pimozide) bloquea su presentación (Curlewis *et al.*, 1991; Thiéry y Martin, 1991).

Dado que la administración de antagonistas noradrenérgicos (fenoxibenzamina) logra incrementar la secreción de LH en el anestro estacional de hembras intactas, también se ha involucrado a la noradrenalina en la regulación fotoperiódica de la reproducción (Deaver y Dailey, 1982; Meyer y Goodman, 1985). En el momento del pico de GnRH se eleva el tono noradrenérgico en el área preóptica (Scott *et al.*, 1999). Puesto que las células noradrenérgicas contienen receptores para estradiol y responden a la administración del esteroide, podrían responder de forma directa a su presencia (Simonian *et al.*, 1998; Scott *et al.*, 1999).

La serotonina participa también en el control fotoperiódico de la secreción de LH. Los antagonistas de la serotonina (ciproheptadina, ketaserina) inducen un aumento del número de pulsos de LH en ovejas OVX expuestas a fotoperiodos largos e implantadas con estradiol (Whisnant y Goodman, 1990; Le Corre y Chemineau, 1993).

Al acercarse la estación reproductiva, el efecto inhibitorio del estradiol sobre el generador de pulsos de LH está disminuido y la transición a la actividad sexual es mediada por un incremento en la frecuencia de los pulsos de LH (I'Anson y Legan, 1988). Al establecerse la época de reproducción, la progesterona toma el control y se encarga de regular la actividad del generador de pulsos de LH (Goodman y Karsch, 1980).

Además del fotoperiodo, las relaciones sociales y la estimulación feromonal pueden influir sobre la función del generador de pulsos de LH. El ejemplo más notable lo representa la inducción de la ovulación en hembras anéstricas mediante el efecto macho (Martin *et al.*, 1986; Chemineau, 1987). Aunque participan otros estímulos sensoriales

(Cohen-Tannoudji *et al.*, 1986; Pearce y Oldham, 1988), el efecto macho está mediado en parte por estimulación feromonal (Knight *et al.*, 1983). Las feromonas que median el fenómeno pueden ser producidas por las glándulas sudoríparas de la piel (Knight y Lynch, 1980), y su producción es controlada por andrógenos.

Los machos inducen la ovulación al alterar la secreción tónica de LH en las hembras anéstricas (Martin *et al.*, 1983a, 1983b). La frecuencia de secreción tónica de LH aumenta rápidamente después de la introducción del macho (Chesworth y Tait, 1974; Martin *et al.*, 1980; Martin *et al.*, 1983a, 1983b), lo que resulta en crecimiento folicular (Atkinson y Williamson, 1985). El mecanismo por el cual las feromonas incrementan la secreción tónica de LH no está del todo claro, pero algunos datos sugieren que interrumpen la retroalimentación negativa del estradiol (Martin *et al.*, 1983c). Es probable que las feromonas supriman la actividad de las neuronas catecolaminérgicas inhibitorias, permitiendo el aumento en la frecuencia de secreción de LH, bloqueando así la acción del fotoperíodo largo.

Efecto macho

En 1944, Underwood *et al.* Describieron una relación interesante entre el momento en que los carneros ingresaban al grupo de ovejas y la fecha en que estas eran gestadas. En 1960, Shelton encontró la misma relación en cabras luego de la introducción del macho cabrío. Desde entonces, un gran esfuerzo se ha hecho para determinar el verdadero potencial del fenómeno y su modo de acción (revisiones ovinos: Martin *et al.*, 1986; Rosa y Bryant, 2002; revisiones cabras: Chemineau, 1987; Alvarez y Zarco, 2001).

Tanto en cabras (Chemineau, 1987) como en ovejas (Martin *et al.*, 1986) que se encuentran en anestro, la introducción repentina de machos induce un rápido incremento en la frecuencia de secreción pulsátil de la hormona luteinizante (LH), el cual es seguido por desarrollo folicular y un pico preovulatorio de LH, lo que resulta en ovulación dentro de los primeros días después de iniciarse la exposición a los machos. Este fenómeno, comúnmente llamado "efecto macho", tiene un gran potencial para incrementar la eficiencia reproductiva en cabras y ovejas, al adelantar el inicio de la estación de apareamiento mediante la inducción anticipada de la actividad sexual (Shelton, 1960; Martin *et al.*, 1986; Chemineau, 1987).

La respuesta de las hembras al efecto macho depende de varios factores, entre los que destacan la época del año, la duración y grado de contacto entre los sexos, la proporción de machos utilizada (Chemineau, 1987; Alvarez y Zarco, 2001) y la capacidad individual de los machos bioestimuladores (Walkden-Brown *et al.*, 1993c). Cuando la introducción de los machos se realiza durante la época de anestro profundo (más de 50% de hembras en anestro) la primera ovulación tarda más en presentarse que cuando la introducción de machos se realiza en un rebaño de hembras que se encuentran en anestro superficial (Lindsay y Signoret, 1980; Chemineau, 1987). Además, mientras más profundo es el anestro, menor será la presentación de conductas de estro (Chemineau, 1983; Chemineau, 1987).

El grado de contacto entre los sexos también puede modificar el porcentaje de hembras que responden, siendo menor cuando machos y hembras son separados por un cerco de malla que cuando se encuentran en contacto total (Shelton, 1960; Pearce y Oldham, 1988); de la misma forma, cuando existe un pasillo de por medio la estimulación se vuelve más débil que cuando hay un contacto directo (Chemineau, 1987). La proporción de machos en el lote de hembras es otro factor importante que puede modificar las características de la respuesta, ya que el incremento en el número de machos aumenta la tasa de ovulación de las hembras que responden (Chemineau, 1987). Otros factores como la época del año, la nutrición de ambos sexos y la raza del macho también pueden modificar la respuesta (Tervit y Peterson, 1978; Chemineau, 1983; Walkden-Brown *et al.*, 1993c).

La capacidad de los machos para inducir una respuesta ovulatoria aumenta si previamente son expuestos a hembras en estro (Knight, 1985; Knight *et al.*, 1985; Knight y Gibb, 1990; Walkden-Brown *et al.*, 1993c). En cabras, Walkden-Brown *et al.* (1993c) informaron sobre el fenómeno al que denominaron “efecto hembra indirecto” o mediado por el macho. Estos autores encontraron que la estimulación de los machos mediante el contacto con hembras en celo por un periodo de dos días, resultó posteriormente en una mayor capacidad de los machos para inducir el estro y la ovulación en las hembras anéstricas. Este efecto indirecto de la hembra en celo se puede considerar como un fenómeno de facilitación social, que se manifiesta al ponerlas en contacto con el macho. Es probable que el incremento en la secreción de LH y testosterona que se produce en el

macho al estar en presencia de hembras en estro (Howland *et al.*, 1985) provoque cambios en la conducta de éste y en su producción de feromonas, lo que podría aumentar su capacidad de estimular la respuesta ovulatoria en las hembras anéstricas con las que tiene contacto (Walkden-Brown, 1991). Así, al inducirse nuevas hembras al celo la respuesta podría retroalimentarse positivamente (Walkden-Brown *et al.*, 1993c).

Efecto hembra

En la actualidad es ampliamente aceptado que las hembras cíclicas pueden tener un papel inductor importante sobre sus compañeras cuando éstas últimas no cuentan con el estímulo del fotoperiodo o del macho. En 1989, Wayne *et al.* demostraron que ovejas Suffolk pinealectomizadas muestran un aumento en las concentraciones de LH en sincronía con sus compañeras intactas, mientras que las que se encuentran aisladas sufren un retraso significativo en el incremento de dicha hormona al iniciar la estación reproductiva.

Por otra parte, trabajos mas recientes que se realizaron en ausencia de machos han probado la existencia de un efecto directo de la hembra en estro sobre las hembras en anestro estacional, tanto en cabras (Restall *et al.*, 1995; Alvarez *et al.*, 1999; Alvarez, 2000) como en ovejas (Zarco *et al.*, 1995). La respuesta obtenida mediante la introducción de hembras en estro tiene características similares a la alcanzada con la introducción de machos, o de machos previamente estimulados con hembras en estro (Walkden-Brown *et al.*, 1993c; Restall *et al.*, 1995; Zarco *et al.*, 1995; Alvarez *et al.*, 1999).

Al igual que en el efecto macho, la primera respuesta ante la introducción de las hembras en estro es la elevación de las concentraciones plasmáticas de LH en las hembras anéstricas (Alvarez *et al.*, 1999). El tiempo en que se alcanza el pico preovulatorio de dicha hormona sólo se retrasa por escasas diez horas en relación al de las hembras bioestimuladoras (Alvarez *et al.*, 1999; Alvarez, 2000), y presenta características similares a las reportadas en la especie caprina para picos preovulatorios naturales (Ritar *et al.*, 1983; Greyling y Van Niekerk, 1990). Este incremento en las concentraciones de LH puede explicar el hecho de que el inicio del estro se adelante en hembras sincronizadas que tienen contacto con compañeras que ya están en celo (Romano, 2002).

Conducta sexual y dominancia social

Conducta sexual

El estudio de la conducta sexual en animales de granja obedece a intereses específicos importantes. Por un lado se encuentran las razones de tipo económico, por el otro está el interés científico en entender la influencia ecológica y evolutiva en la expresión de dicha conducta. La producción animal es dependiente de la reproducción, y ésta última a su vez es dependiente de la disponibilidad y habilidad del individuo para manifestar conducta sexual (Katz y McDonald, 1992). Se ha argumentado que cuando los sexos tienen la posibilidad de interactuar libremente, el macho es quien inicia la mayoría del contacto sexual; sin embargo, actualmente está claro que la conducta sexual de la hembra influye de forma importante en su probabilidad de ser montada y gestada (Tilbrook y Cameron, 1990).

En el estudio de la conducta sexual de la hembra resulta útil considerar los conceptos desarrollados por Beach en 1976. Desde entonces, el término *atractividad* es utilizado para referirse a la capacidad de una hembra determinada para estimular el interés del macho. La atractividad es generalmente medida registrando la conducta del macho, como por ejemplo, la frecuencia o intensidad de las conductas de cortejo, olfateo y lengüeteo de genitales, número de conductas de flehmen exhibidas y otras (Beach, 1976; Katz y McDonald, 1992). El término *proceptividad* se utiliza para referirse a las conductas de la hembra en respuesta a las mostradas por el macho, y suelen resultar en la iniciación o continuación de la actividad sexual masculina. El término *receptividad* se refiere a la fase final de la conducta sexual e incluye las respuestas femeninas necesarias y suficientes para lograr el éxito en la cópula; suele ser evaluada midiendo los movimientos y posturas de las hembras en respuesta a los acercamientos del macho (Beach, 1976; Katz y McDonald, 1992), el término “estro” es comúnmente usado para describir este periodo en la conducta sexual de la hembra (Tilbrook y Cameron, 1990).

La proceptividad de las hembras (ovejas, cabras) puede consistir tanto en “conductas afiliativas” (tendencia a mantener cercanía y contacto físico con el macho), como en conductas sexuales directas hacia el semental (Tilbrook *et al.*, 1990). La conducta proceptiva de ovejas y cabras podría afectar el número de hembras que son montadas exitosamente debido a que puede influir en la cantidad de contacto con los machos y con

ello, el número de montas que se reciben. Una vez en estro, las hembras muestran una búsqueda constante del macho, tienden a buscar su cercanía aún cuando éste se encuentre atado, pueden competir con otras hembras por su atención, y pueden iniciar los episodios de cortejo sexual (Tilbrook y Cameron, 1990). Así pues, el nivel de conductas proceptivas de una hembra puede claramente afectar la cantidad de atención que recibe del macho.

Un buen desempeño durante la actividad sexual requiere tanto de una motivación adecuada, como de contar con capacidades físicas suficientes para desplegar la conducta. Un bajo desempeño sexual podría indicar una motivación inadecuada, pero también una capacidad pobre para expresar tal motivación. La dominancia social podría jugar un papel importante en cómo se expresa dicha motivación.

Dominancia social

A la cabra doméstica (*Capra hircus*) se le considera una especie sociable que al vivir en grupos forma estructuras jerárquicas muy fuertes y relativamente estables. La vida en grupo permite a este tipo de especies contar con ventajas, como la protección que da el rebaño, el aumento en la probabilidad de encontrar alimento y la defensa conjunta del territorio común; sin embargo, la vida en sociedad también implica desventajas, como la mayor probabilidad de contraer alguna enfermedad y el tener que competir por recursos escasos con otros miembros del grupo (Fournier y Festa-Bianchet, 1995). La competencia puede llevar a la agresión, y los individuos se pueden beneficiar de patrones de conducta social que les permitan evitar los costos de la conducta agonista. La dominancia social es una estrategia útil para este fin. El concepto “dominancia” se refiere al resultado de la interacción entre un par de individuos, en la que el ganador de la interacción es llamado dominante y el otro subordinado. El “rango social” se refiere a la posición que ocupa un individuo en la jerarquía (Côté, 2000). La dominancia social puede limitar los costos de la agresión, ya que reduce a simples amenazas algunas interacciones que de otra forma desencadenarían contacto físico agresivo (Fournier y Festa-Bianchet, 1995). Las relaciones de dominancia en los rebaños de cabras generalmente permanecen estables por un periodo de hasta dos años, aunque pueden variar debido a cambios como la maduración de los animales jóvenes que empiezan a buscar su lugar en la sociedad, o a la entrada de individuos extraños (Addison y Baker, 1982; Matshuzawa y Shiraishi, 1992). Se sabe que

la introducción de individuos extraños a un grupo ya establecido de cabras resulta, por lo general, en la pérdida de la estructura social (Addison y Baker, 1982) y en un aumento dramático en la conducta agonista, puesto que el individuo extraño busca una posición dentro del grupo, los animales subordinados buscan establecerse sobre el recién llegado y los dominantes intentan retener sus posiciones.

En varias especies, la estrategia conductual utilizada para enfrentar al grupo social es tan importante como el éxito alcanzado en interacciones agonistas (Abott *et al.*, 1981; Barb *et al.*, 1982; Mendl *et al.*, 1992). Las diferencias individuales en la conducta social tienen su fundamento teórico en que la selección natural puede favorecer a más de una característica de conducta a la vez (Maynard-Smith y Parker, 1976) y en que los animales pueden adoptar diferentes estrategias de conducta para enfrentar problemas del entorno físico y social (Jensen, 1995; Mendl y Deag, 1995; Mülleder *et al.*, 2003). Uno de los factores de la conducta social que pueden determinar estas estrategias son las relaciones de dominancia entre los individuos de un grupo. La dominancia es una condición del individuo dentro de un grupo social que está basada en su experiencia en las diferentes interacciones sociales, y que se relaciona con la posibilidad de acceder a recursos del ambiente (Fraser y Broom, 1998). El animal dominante se encuentra en una posición estable que no está sujeta a las mismas presiones agonistas experimentadas por el resto de los miembros del rebaño (Matshuzawua y Shiraishi, 1992), asegurándole la prioridad en el acceso a los recursos principales, entre otros, la fuente de alimento y la pareja sexual.

Se sabe que, evolutivamente, las relaciones de dominancia-subordinación pueden influir de manera importante sobre la habilidad inclusiva de los animales (Mendl y Deag, 1995). De tal manera, las diferencias individuales en la conducta social pueden determinar el éxito en las estrategias reproductivas de los animales y en su capacidad para transmitir su información genética a las siguientes generaciones. En animales ferales existen estudios que han sido útiles para conocer más acerca de la motivación de la conducta sexual en función de las relaciones de dominancia. Por ejemplo, la prioridad que tienen las hembras dominantes para acceder a la reproducción ha sido demostrada en el ciervo rojo (*Cervus elaphus*; Clutton-Brock *et al.*, 1986). Las hembras dominantes de esta especie son gestadas primero que las subordinadas, y en consecuencia tienen sus partos significativamente antes

que éstas, produciendo además crías más pesadas. Las condiciones de vida libre en que se realizaron dichas observaciones sugieren que las gestaciones anticipadas de las hembras dominantes se deben a una ovulación anticipada como consecuencia de su mayor contacto con los machos.

La actividad sexual de los animales de baja jerarquía es generalmente suprimida en presencia de los animales dominantes (Sapolsky, 1987; Von Borell, 1995). El bajo rango social puede afectar la conducta sexual de las hembras, y el estrés social resultante puede interferir con la secreción preovulatoria de LH, causando la falta de conducta estral y de ovulación (Paterson y Pearce, 1989; Mahesh y Brann, 1992; Von Borell, 1995). En especies como el ratón (Pennycuik, 1972), el bovino (Wagon *et al.*, 1972; Gutiérrez, 1990) y algunos monos (Abbott *et al.*, 1981), la posición social de los animales influye sobre la presentación del estro; los animales de baja jerarquía social muestran con frecuencia una disminución de los signos de celo o caen en anestro. En cerdas, la frecuencia y características de la conducta estral se relacionan con la cantidad de agresión recibida por parte de otras hembras, de forma que las cerdas que reciben el mayor número de conductas agresivas muestran un menor comportamiento estral al compararlas con sus compañeras de rango social mayor (Pedersen *et al.*, 1993).

En la cabra de montaña canadiense (*Oreamnos americanus*), la eficiencia reproductiva (medida como el número de cabritos producidos y su peso) está relacionada con el rango social, siendo las hembras dominantes las que producen un mayor número de crías (Côté y Festa-Bianchet, 2001a, 2001b) y con mayores pesos (Côté y Festa-Bianchet, 2001b, 2001c). De manera similar, el número de corderos producidos por la oveja Barbary (*Ammotragus lervia*) está relacionado de forma positiva con su rango social (Cassinello y Alados, 1996). Resultados similares han sido encontrados en equinos (Selighsohn, 1987). Así, es claro que la dominancia social juega un papel importante en el desempeño productivo y reproductivo de las hembras y sus crías. Dado que en cabras el rango social tiende a ser altamente estable en el tiempo, las ventajas en términos de una mayor producción de crías y sus características podrían representar un potencial importante a explorar en sistemas intensivos con la cabra doméstica como ente productivo.

A pesar de la gran cantidad de información existente sobre el efecto macho en cabras, no existen datos sobre la posición social de las hembras que responden al fenómeno. Así como sucede en el ciervo rojo, en que las hembras pueden competir por la prioridad del contacto con el macho (Fabre-Nys *et al.*, 1993) y las dominantes son gestadas en primer lugar (Clutton-Brock *et al.*, 1986), se podría suponer que en la cabra sucede algo similar. Es decir, que cabras dominantes con respecto a las otras hembras del grupo respondan al efecto macho en primer lugar, y que a la vez sirvan como bioestimuladoras de aquellas cabras con menor rango social. En un experimento reciente sobre efecto hembra observamos que el pico de LH de las cabras anéstricas que respondieron a la bioestimulación ocurrió pocas horas después de presentarse en las hembras bioestimuladoras más dominantes del grupo, las que además presentaron micción con mayor frecuencia (Alvarez, 2000), sugiriendo una estrategia para asegurar una mayor dispersión de sus feromonas (Coblentz, 1976).

Papel del sentido del olfato en la bioestimulación sexual

Morgan *et al.* (1972) concluyeron que el efecto macho es mediado por el estímulo a receptores olfativos en la hembra, ya que encontraron que el porcentaje de ovejas con el sentido del olfato dañado que respondían presentando estro, y que posteriormente quedaban gestantes, era significativamente menor al presentado en el grupo de las hembras intactas. Además, la exposición de hembras anéstricas exclusivamente al olor del macho cabrío es suficiente para inducir ovulaciones, aunque el porcentaje de animales que ovulan es menor al obtenido mediante contacto directo (Shelton, 1980; Claus *et al.*, 1990). Del mismo modo, la utilización de vellón de macho cabrío en máscaras faciales puede inducir actividad ovulatoria en hembras anéstricas (Claus *et al.*, 1990), aunque con una eficiencia siempre menor a la lograda con el contacto total (Shelton, 1980; Chemineau *et al.*, 1986a, b; Cohen-Tannoudji *et al.*, 1986).

La supresión del sentido del olfato (anosmia) disminuye significativamente el porcentaje de hembras que ovulan en respuesta a la introducción del macho (Chemineau *et al.*, 1986a). Sin embargo, la existencia de un cierto grado de respuesta aún en las hembras anósmicas indica que existen otras vías de percepción que la hembra puede usar o potencializar cuando el olfato no funciona. La existencia e importancia de esas vías

distintas a la olfacción ha sido ya sugerida (Morgan *et al.*, 1972; Cohen-Tannoudji *et al.*, 1986; Pearce y Oldham, 1988; Walkden-Brown *et al.*, 1993b) y en la actualidad se debe considerar que el efecto macho es mediado por un complejo conjunto de estímulos provenientes del semental, y que la respuesta a dichos estímulos será afectada por la intensidad y duración de exposición a estos (Walkden-Brown *et al.*, 1993c), además de otros factores que pueden afectar la sensibilidad de las hembras para responder. Así, en el efecto macho, la eliminación del sentido del olfato en la hembra reduce, pero no suprime por completo la respuesta, debido a que las hembras detectan al macho usando otros sentidos que podrían no jugar un papel importante en las hembras intactas (Chemineau *et al.*, 1986a).

Al igual que en el efecto macho, los estímulos olfativos (feromonales) podrían estar involucrados en la estimulación sexual dada por las hembras en estro a otras hembras (Zarco *et al.*, 1995; Alvarez *et al.*, 1999; Alvarez, 2000). La respuesta ovulatoria al efecto hembra es más alta mientras más cerca se encuentren las hembras anéstricas al corral de las bioestimuladoras, pero aún en corrales lejanos se presenta una respuesta considerable, lo que sugiere la posibilidad de que el fenómeno sea mediado, entre otros factores, por estímulos feromonales (Zarco *et al.*, 1995). En cabras, la anosmia reduce de manera importante la proporción de hembras que responden a la presencia de cabras en estro con un pico preovulatorio de LH (Alvarez, 2000), lo que refuerza la hipótesis de que el fenómeno es mediado por factores feromonales.

Algunos trabajos en otras especies parecen demostrar la existencia de sustancias que estarían mediando la estimulación hembra-hembra por vías olfativas. En bovinos, la utilización de moco cervical proveniente de hembras en celo reduce significativamente la duración del anestro posparto (Wright *et al.*, 1994) y mejora el grado de sincronización en vacas tratadas con prostaglandinas (Izard y Vandenberg, 1982).

III. Referencias

Referencias

- Abbott DH, McNelly AS, Lunn SF, Hulme MJ, Burden FJ. Inhibition of ovarian function in subordinate female Marmoset monkeys (*Callithrix jacchus*). *J Reprod Fertil* 1981;63:335-345.
- Addison WE, Baker E. Agonistic behavior and social organization in a herd of goats as affected by the introduction of non-members. *Appl Anim Ethol* 1982;8: 527-535.
- Alvarez RL, Ducoing WAE, Zarco QL, Trujillo GAM. Conducta estral, concentraciones de LH y función lútea en cabras en anestro estacional inducidas a ciclar mediante el contacto con cabras en estro. *Vet Méx* 1999;30:25-31.
- Alvarez RL. Efecto de la anosmia y la conducta social sobre la secreción de LH y ovulación de cabras anéstricas inducidas a ciclar mediante el efecto hembra. (tesis de maestría). México, D. F., México: Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, UNAM, 2000.
- Alvarez RL, Zarco QL. Los fenómenos de bioestimulación sexual en ovejas y cabras. *Vet Méx* 2001;32:117-129.
- Amoah EA, Bryant MJ. A note on the effect of contact with male goats on occurrence of puberty in female goat kids. *Anim Prod* 1984;38:141-144.
- Atkinson S, Williamson P. Ram-induced growth of ovarian follicles and gonadotrophin inhibition in anoestrous ewes. *J Reprod Fertil* 1985;73:185-189.
- Barb CR, Kraeling RR, Rampacek GB, Fonda ES, Kiser TE. Inhibition of ovulation and LH secretion in gilts after treatment with ACTH or hydrocortisone. *J Reprod Fertil* 1982;64:85-92.
- Beach FA. Sexual attractivity, proceptivity and receptivity in mammals. *Horm Behav* 1976;7:105-138.
- Bertrand F, Viguie C, Picard S, Malpau B. Median eminence dopaminergic activation is critical for the early long day inhibition of luteinizing hormone secretion in the ewe. *Endocrinology* 1998;139:5094-5102.
- Bittman EL, Dempsey RJ, Karsch FJ. Pineal melatonin secretion drives the reproductive response to daylength in the ewe. *Endocrinology* 1983;113:2276-2283.

- Bittman EL, Karsch FJ. Nightly duration of pineal melatonin secretion determines the reproductive response to inhibitory day length in the ewe. *Biol Reprod* 1984;30:585-593.
- Blache D, Fabre-Nys CJ, Venier G. Ventromedial hypothalamus as a target for oestradiol action on proceptivity, receptivity and luteinizing hormone surge of the ewe. *Brain Research* 1991;546:241-249.
- Bolaños JM, Forsberg M, Kindahl H, Rodríguez-Martínez H. Biostimulatory effects of estrous cows and bulls on resumption of ovarian activity in postpartum anestrous Zebu (*Bos indicus*) cows in the humid tropics. *Theriogenology*-1998;49:629-636.
- Brooks AN, Lamming GE, Lees PD, Haynes NB. Opioid modulation of LH secretion in the ewe. *J Reprod Fertil* 1986;76:698-708.
- Caraty A, Antoine C, Delaleu B, Locatelli A, Bouchard P, Gautron JP, Evans NP, Karsch FJ, Padmanabhan V. Nature and bioactivity of gonadotropin-releasing hormone (GnRH) secreted during the GnRH surge. *Endocrinology* 1995;136:3452-3460.
- Casinello J, Alados CL. Female reproductive success in captive *Ammotragus lervia* (Bovidae, Artiodactyla). Study of its components and effects of hierarchy and inbreeding. *J Zool* 1996; 239: 141-153.
- Chemineau P, Levy F, Thimonier J. Effects of anosmia on LH secretion, ovulation and oestrous behaviour induced by males in the anovular Creole goat. *Anim Reprod Sci* 1986a;10:125-132.
- Chemineau P, Normant E, Ravault JP, Thimonier J. Induction and persistence of pituitary and ovarian activity in the out-of-season lactating dairy goat after a treatment combining a skeleton photoperiod, melatonin and the male-effect. *J Reprod Fertil* 1986b;78:497-504.
- Chemineau P. Effect on oestrus and ovulation of exposing Creole goats to the male at three times of the year. *J Reprod Fertil* 1983;67:65-72.
- Chemineau P. Possibilities for using bucks to stimulate ovarian and oestrus cycles in anovulatory goats - a review. *Livest Prod Sci* 1987;17:135-147.
- Chesworth JM, Tait A. A note on the effect of the presence of rams upon the amount of luteinizing hormone in the blood of ewes. *Anim Prod* 1974;19:107-110.

- Clarke IJ, Cummins JT. The temporal relationship between gonadotropin releasing hormone (GnRH) and luteinizing hormone (LH) secretion in ovariectomized ewes. *Endocrinology* 1982;111:1737-1739.
- Claus R, Over R, Dehenhard M. Effect of male odour on LH secretion and the induction of ovulation in seasonally anoestrous goats. *Anim Reprod Sci* 1990;22:27-38.
- Clutton-Brock TH, Albon SD, Guinness FE. Great expectations: dominance, breeding success and offspring sex ratios in red deer. *Anim Behav* 1986;34:460-471.
- Coblentz BE. Functions of scent-urination in ungulates, with special reference to feral goats (*Capra hircus* L). *Am Nat* 1976;110:549-557.
- Cohen-Tannoudji J, Locatelli A, Signoret JP. Non-pheromonal stimulation by the male of LH release in the anoestrous ewe. *Physiol Behav* 1986;36:921-924.
- Côté SD. Dominance hierarchies in female mountain goats: stability, aggressiveness and determinants of rank. *Behav* 2000; 137: 1541-1566.
- Côté SD, Festa-Bianchet M. Offspring sex ratio in relation to maternal age and social rank in mountain goats (*Oreamnos americanus*). *Behav Ecol and Sociobiology* 2001a; 49: 260-265.
- Côté SD, Festa-Bianchet, M. Birthdate, mass and survival in mountain goats kids: effects of maternal characteristics and forage quality. *Oecologia* 2001b; 127: 230-238.
- Côté SD, Festa-Bianchet, M. Reproductive success in female mountain goats: the influence of age and social rank. *Anim Behav* 2001c; 62: 173-181.
- Curlewis JD, Naylor AM, McNeilly AS. Evaluation of a possible role for dopamine D1 and D2 receptors in the steroid-dependent suppression of LH secretion in the seasonally anoestrous ewe. *J Neuroendocrinol* 1991;3:387-391.
- Currie WD, Cook SJ, Rawlings NC. LH secretion in ovariectomized ewes: effects of morphine and ovarian steroid interaction with naloxone during the breeding season and anestrus. *Can J Anim Sci* 1991;71:333-334.
- Deaver DR, Dailey RA. Effects of dopamine, norepinephrine and serotonin on plasma concentrations of luteinizing hormone and prolactin in ovariectomized and anestrus ewes. *Biol Reprod* 1982;27:624-632.

- Fabre-Nys C, Poindron P, Signoret JP. Reproductive behaviour. In: King GJ, editor. *Reproduction in Domesticated Animals (World Animal Science B 9)*. Elsevier Science Publishers BV, 1993.
- Fournier F, Festa-Bianchet M. Social dominance in adult female mountain goats. *Anim Behav* 1995; 49: 1119-1459.
- Fraser D, Broom DM. *Farm Animal Behaviour and Welfare*. 2th edition. Bailliére Tindall, London. 1998.
- Gallegos-Sánchez J, Delaleu B, Caraty A, Malpaux B, Thiéry JC. Estradiol acts locally within the retrochiasmatic area to inhibit pulsatile luteinizing-hormone release in the female sheep during anoestrus. *Biol Reprod* 1997;56:1544-1549.
- Gayrard V, Malpaux B, Thiéry JC. Oestradiol increases the extracellular levels of amine metabolites in the ewe hypothalamus during anoestrus – a microdialysis study. *J Endocrinology* 1992;135:421-430.
- Gayrard V, Malpaux B, Tillet Y, Thiéry JC. Estradiol increases tyrosine hydroxylase activity of the A15 nucleus dopaminergic neurons during long days in the ewe. *Biol Reprod* 1994;50:1168-1177.
- Goodman RL, Bittman EL, Foster DL, Karsch FJ. Alterations in the control of luteinizing hormone pulse frequency underlie the seasonal variation in estradiol negative feedback in the ewe. *Biol Reprod* 1982;27:580-589.
- Goodman RL, Karsch FJ. Pulsatile secretion of luteinizing hormone: Differential suppression by ovarian steroids. *Endocrinology* 1980;107:1286-1290.
- Greyling JPC, Van Niekerk CH. Ovulation in the Boer goat doe. *Small Rumin Res* 1990;3:457-464.
- Gutiérrez C. Influencia de la jerarquía social del hato sobre la presencia del estro en novillonas cebú. (tesis de licenciatura). México, D.F. México: Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. UNAM, 1990.
- Havern RL, Whisnant CS, Goodman RL. Dopaminergic structures in the ovine hypothalamus mediating estradiol negative feedback in anestrus ewes. *Endocrinology* 1994;134:1905-1914.

- Herbison AE, Robinson JE, Skinner DC. Distribution of estrogen receptors-immunoreactive cells in the preoptic area of the ewe: co-localization with glutamic acid decarboxylase but not LHRH. *Neuroendocrinology* 1993;57:751-759.
- Horton RJE, Francis H, Clarke IJ. Seasonal and steroid-dependent effects on the modulation of LH secretion in the ewe by intracerebroventricular administered β -endorphin or naloxone. *J Endocrinol* 1989;122:509-517.
- Howland BE, Sandford LM, Palmer WM. Changes in the serum levels of LH, FSH, prolactin, testosterone and cortisol associated with season and mating in male pygmy goats. *J Androl* 1985;6:89-96.
- I'Anson H, Legan SJ. Changes in LH pulse frequency and serum progesterone concentration during the transition to breeding season in ewes. *J Reprod Fertil* 1988;82:341-351.
- Izard MK, Vandenberg JG. Priming pheromones from oestrous cows increase synchronization of oestrus in dairy heifers after PGF-2 injection. *J Reprod Fertil* 1982;66:189-196.
- Jensen P. Individual variation in the behaviour of pigs – noise or functional coping strategies? *Appl Anim Behav Sci* 1995;2-4:245-255.
- Karsch FJ, Bittman EL, Foster DL, Goodman RL, Legan SJ and Robinson JE. Neuroendocrine basis of seasonal reproduction. *Rec Prog Horm Res* 1984;40:185-232.
- Karsch FJ, Legan SJ, Ryan KD, Foster DL. Importance of estradiol and progesterone in regulating LH secretion and estrous behaviour during the sheep estrous cycle. *Biol Reprod* 1980;23:4004-413.
- Karsch FJ, Suzanne M Moente, Caraty A. The neuroendocrine signal for ovulation. *Anim Reprod Sci* 1992;28:329-341.
- Katz LS, McDonald TJ. Sexual behavior of farm animals. *Theriogenology* 1992;38:239-253.
- Kauffmann JH. On the definition and functions of dominance and territoriality. *Biol Rev* 1983; 58: 1-20.
- Knight TW, Gibb M. Effect of social facilitation and regulin implants on the ram's ability to stimulate ewes. *Proc Aust Soc Reprod Biol* 1990;22:13. (Abstr.).

- Knight TW, Hall DRH, Lynch PR. 1985. Use of rams and social facilitation to stimulate early oestrus. New Zealand, Ministry of Agriculture and Fisheries. Agricultural Research Division. Annual Report. 1983/84. 135. Wellington, N.Z.
- Knight TW, Lynch PR. The pheromones from rams that stimulate ovulation in the ewe. *Proc Aust Soc Anim Prod* 1980;13:74-76.
- Knight TW, Tervit HR, Lynch PR. Effects of boar pheromones, ram's wool, and the presence of bucks on ovarian activity in anovular ewes early in the breeding season. *Anim Reprod Sci* 1983;6:129-134.
- Knight TW. Are rams necessary for the stimulation of anoestrus ewes with oestrus ewes? *Proc NZ Soc Anim Prod* 1985;45:49-50.
- Le Corre S, Chemineau P. Control of photoperiodic inhibition of luteinizing hormone secretion by dopaminergic and serotonergic systems in ovariectomized Ille-de-France ewes supplemented with oestradiol. *J Reprod Fertil* 1993;97:367-373.
- Legan SJ, Karsch FJ, Foster DL. The endocrine control of seasonal reproductive function in the ewe: a marked change in response to the negative feedback action of estradiol on luteinizing hormone secretion. *Endocrinology* 1977;101:818-824.
- Legan SJ, Karsch FJ. Neuroendocrine regulation of the estrous cycle and seasonal breeding in the ewe. *Biol Reprod* 1979;20:74-85.
- Legan SJ, Karsch FJ. Photoperiodic control of seasonal breeding in ewes: modulation of the negative feedback action of estradiol. *Biol Reprod* 1980;23:1061-1068.
- Legan SJ. Induction of ovulation in anestrus ewes by modulation of synthetic GnRH pulse frequency. *Biol Reprod* 1982;45:317-328.
- Legan SJ, Goodman RL, Ryan KD, Foster DL, Karsch FJ. Can the transition into anoestrus in the ewe be accounted for solely by insufficient tonic LH secretion? *J Endocrinol* 1985;106:55-60.
- Lehman MN, Karsch FJ. Do GnRH, tyrosine hydroxylase and β -endorphin-immunoreactive neurons contain estrogen receptors? A double-label immunocytochemical study in the Suffolk ewe. *Endocrinology* 1993;133:887-895.

- Lehman MN, Durham DM, Jansen HT, Adrian B, Goodman RL. Dopaminergic A14/A15 neurons are activated during estradiol negative feedback in anestrus, but not breeding season, ewes. *Endocrinology* 1996;137:4443-4450.
- Lincoln GA, Maeda KI. Reproductive effects of placing microimplants of melatonin in the mediobasal hypothalamus and preoptic area in rams. *J Endocrinol* 1992;132:201-215.
- Lindsay DR, Signoret JP. Influence of behaviour on reproduction. Proc. 9th Int. Congr. Anim Reprod and AI Madrid. Ministry of Agriculture 1980;1:83-92.
- Mahesh VB, Brann DW. Interaction between ovarian and adrenal steroids in the regulation of gonadotropin secretion. *J Steroid Biochem Mol Biol* 1992;41:495-513.
- Malpoux B, Daveau A, Maurice F, Gayrard V, Thiéry JC. Short days effects of melatonin on luteinizing hormone secretion in the ewe: evidence for central sites of action in the mediobasal hypothalamus. *Biol Reprod* 1993;48:752-760.
- Malpoux B, Daveau A, Maurice-Mandon F, Duarte G, Chemineau P. Evidence that melatonin acts in the premammillary hypothalamic area to control reproduction in the ewe: presence of binding sites and stimulation of luteinizing hormone secretion by in situ microimplants delivery. *Endocrinology* 1998;139:1508-1516.
- Marshall FHA. On the change over in the oestrous cycle in animals after transference across the equator, with further observations on the incidence of the breeding seasons and the factors controlling sexual periodicity. *Proc R Soc Lond (Ser B)* 1937;122:413-428.
- Martin GB, Oldham CM, Cognié Y, Pearce DT. The physiological response of anovulatory ewes to the introduction of rams - a review. *Livest Prod Sci* 1986;15:219-247.
- Martin GB, Oldham CM, Lindsay DR. Increased plasma LH levels in seasonally anovular Merino ewes following introduction of rams. *Anim Reprod Sci* 1980;3:125-132.
- Martin GB, Scaramuzzi RJ, Henstridge JD. Effects of oestradiol, progesterone and androstenedione on the pulsatile secretion of luteinizing hormone in ovariectomized ewes during spring and autumn. *J Endocrinology* 1983a;96:181-193.
- Martin GB, Scaramuzzi RJ, Lindsay DR. Effect of the introduction of rams during the anoestrous season on the pulsatile secretion of LH in ovariectomized ewes. *J Reprod Fertil* 1983b;67:47-55.

- Matshuzawua Y, Shiraishi T. Relationship between aggressive behaviour and social dominance in a small herd of goats. *Anim Sci Technol (Jpn.)* 1992;63:503-513.
- Maynard-Smith J, Parker GA. The logic of asymmetric contests. *Anim Behav* 1976;24:159-175.
- McLeod BJ, Haresign W, Lamming GE. The induction of ovulation and luteal function in seasonally anoestrous ewes treated with small-dose multiple injections of GnRH. *J Reprod Fertil* 1982;65:215-221.
- McNatty KP, Ball K, Gibb M, Hudson N, Thurley DC. Induction of cyclic ovarian activity in seasonally anoestrous ewes with exogenous GnRH. *J Reprod Fertil* 1982;64:93-96.
- McNeilly AS, O'Connell M, Baird DT. Induction of ovulation and normal luteal function by pulsed injection of luteinizing hormone in anoestrous ewes. *Endocrinology* 1982;110:1292-1299.
- Mendl M, Zanella AJ, Broom DM. Physiological and reproductive correlates of behavioural strategies in female domestic pigs. *Anim Behav* 1992;44:1107-1121.
- Mendl M, Deag MJ. How useful are the concepts of alternative strategy and coping strategy in applied studies of social behaviour? *Appl Anim Behav Sci* 1995;44:119-137.
- Meyer SL, Goodman RL. Neurotransmitters involved in mediating the steroid-dependent suppression of pulsatile luteinizing hormone secretion in anoestrous ewes: effects of receptors antagonists. *Endocrinology* 1985;116:2054-2061.
- Meyer SL, Goodman RL. Separate neural systems mediate the steroid-dependent and steroid-independent suppression of tonic luteinizing hormone secretion in the anoestrous ewe. *Biol Reprod* 1986;35:562-571.
- Morgan PD, Arnold GW, Lindsay DR. A note on the mating behaviour of ewes with various senses impaired. *J Reprod Fertil* 1972;30:151-152.
- Mülleder C, Palme R, Menke Ch, Waiblinger S. Individual differences in behaviour and in adrenocortical activity in beef-suckler cows. *Appl Anim Behav Sci* 2003;84:167-183.
- Orihuela A. Some factors affecting the behavioural manifestation of oestrus in cattle: a review. *Appl Anim Behav Sci* 2000;70:1-16.
- Ott RS, Nelson DR, Hixon JE. Effect of the male on initiation of estrous cycle of goats. *Theriogenology* 1980;13:183-190.

- Paterson AM, Pearce GP. Boar-induced puberty in gilts handled pleasantly or unpleasantly during rearing. *Appl Anim Behav Sci* 1989;22:225-233.
- Pearce GP, Oldham CM. Importance of non-olfactory ram stimuli in mediating ram-induced ovulation in the ewe. *J Reprod Fertil* 1988;84:333-339.
- Pedersen LJ, Rojkittikhun T, Einarsson S, Edqvist L-E. Postweaning grouped sows: effects of aggression on normal patterns and oestrous behaviour. *Appl Anim Behav Sci* 1993;38:25-39.
- Pennycuik PR. Oestrus frequency and incidence of pregnancy in mice housed singly and in groups at 4, 21 and 33 degrees C. *Aust J Biol Sci* 1972;25:801-806.
- Restall BJ, Restall H, Walkden-Brown S.W. The induction of ovulation in anovulatory goats by oestrus females. *Anim Reprod Sci* 1995;40:299-303.
- Ritar AJ, Maxwell WMC, Salamon S. Ovulation and LH secretion in the goat after intravaginal progesterone sponge-PMSG treatment. *J Reprod Fertil* 1983;72:559-563.
- Romano JE. Does in proestrus-estrus hasten estrus onset in does estrous synchronized during breeding season. *Appl Anim Behav Sci* 2002;77:329-334.
- Rosa HJD, Bryant MJ. The 'ram effect' as a way of modifying the reproductive activity in the ewe. *Small Rum Res* 2002;45:1-16.
- Sapolsky RM. Stress, social status, and reproductive physiology in free-living baboons. En: D Crewss (Editor), *Psychobiology of Reproductive Behaviour. An Evolutionary Perspective*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, NJ 1987;291-322.
- Scaramuzzi RJ, Tillson SA, Thorneycroft IH, Caldwell BV. Action of exogenous progesterone and estrogen on behavioural oestrus and luteinizing hormone levels in the ovariectomized ewe. *Endocrinology* 1971;88:1184-1189.
- Scott CJ, Pereira AM, Simmons DM, Ing HH, Rawson JA, Clarke IJ. Estrogen receptors in the brainstem of female sheep: relationship to noradrenergic cells and projecting to the medial preoptic area. *J Neuroendocrinology* 1999;11:745-755.
- Selighsohn EV. Dominance relationships and reproductive success within bands of feral ponies. (PhD thesis). University of Connecticut, United States, 1987.
- Shelton M. The influence of the presence of the male on initiation of oestrus cycling and ovulation in Angora does. *J Anim Sci* 1960;19:368-375.

- Shelton M. Reproduction and breeding of goats. *J Dairy Sci* 1978;61:994-1010.
- Shelton M. Goats: Influence of various exteroceptive factors on initiation of oestrus and ovulation. *Int Goat Sheep Res* 1980;1:156-162.
- Shipka MP, Ellis LC. Effects of bull exposure on postpartum ovarian activity of dairy cows. *Anim Reprod Sci* 1999;54:237-244.
- Simonian SX, Delaleu B, Caraty A, Herbison AE. Estrogen receptor expression in brainstem noradrenergic neurons of the sheep. *Neuroendocrinology* 1998;67:392-402.
- Tervit HR, Peterson AJ. Testosterone levels in Dorset and Romney rams and the effectiveness of these breeds in stimulating early onset of oestrus in Romney ewes. *Theriogenology* 1978;9:271-277.
- Thiéry JC, Martin GB, Tillet Y, Caldani M, Quentin M, Jamain C, Ravault JP. Role of hypothalamic catecholamines in the regulation of LH and prolactin secretion in the ewe during seasonal anoestrus. *Neuroendocrinology* 1989;49:80-87.
- Thiéry JC, Martin GB. Neurophysiological control of the secretion of gonadotrophin-releasing hormone and luteinizing hormone in the sheep – A review. *Reprod Fertil Development* 1991;3:137-173.
- Thiéry JC. Monoamine content of the stalk-median eminence and hypothalamus in adult female sheep as affected by daylength. *J Neuroendocrinology* 1991;3:407-411.
- Thiéry JC, Gayrard V, Le Corre S, Viguié C, Martin GB, Chemineau P, Malpoux B. Dopaminergic control of LH secretion by the A15 nucleus in anestrus ewes. *J Reprod Fertil* 1995;(Suppl 49):285-296.
- Thiéry JC, Chemineau P, Hernández X, Migaud M, Malpoux B. Neuroendocrin interactions and seasonality. *Dom Anim Endocrinology* 2002;23:87-100.
- Tilbrook AJ, Cameron AWN. The contribution of the sexual behaviour of rams to successful mating of ewes under field conditions. En: Oldham CM, Martin GB, Purvis IW (Editores): *Reproductive physiology of Merino Sheep. Concepts and consequences.* School of Agriculture (Animal Science), The University of Western Australia: 1990: 143-160.
- Tilbrook AJ, Hemsworth PH, Toop JS, Cameron AWN. Parallel changes in the proceptive and receptive behaviour of the ewe. *Appl Anim Behav Sci* 1990; 27:73-92.

- Underwood EJ, Shier FL, Davenport N. Studies in sheep husbandry in WA. V. The breeding season in Merino, crossbred and British Breed ewes in the agricultural districts. *J Dept Agric West Aust* 1944;Series 2:135-143.
- Von Borell E. Neuroendocrine integration of stress and significance of stress for performance of farm animals. *Appl Anim Behav Sci* 1995;44:219-227.
- Wagon K A, Rollins WC, Cupps PT, Carroll FD. Effects of stress factors on the oestrus cycles of beef heifers. *J Anim Sci* 1972;34:1003-1010.
- Walkden-Brown SW, Restall BJ, Henniawati. The male effect in the Australian cashmere goat. 1. Ovarian and behavioural response of seasonally anovulatory does following the introduction of bucks. *Anim Reprod Sci* 1993a;32:41-53.
- Walkden-Brown SW, Restall BJ, Henniawati. The male effect in the Australian cashmere goat. 2. Role of olfactory cues from the male. *Anim Reprod Sci* 1993b;32:55-67.
- Walkden-Brown SW, Restall BJ, Henniawati. The male effect in the Australian cashmere goat. 3. Enhancement with buck nutrition and use of oestrus females. *Anim Reprod Sci* 1993c;32:69-84.
- Walkden-Brown SW. Environmental and social influences on reproduction in Australian cashmere goats (PhD thesis). University of Queensland, Australia, 1991.
- Wayne NL, Malpoux B, Karsch FJ. Social cues can play a role in timing onset of the breeding season of the ewe. *J Reprod Fertil* 1989;87:707-713.
- Whisnant CS, Goodman RL. Effects of an opioid antagonist on pulsatile luteinizing hormone secretion in the ewe vary with changes in steroid negative feedback. *Biol Reprod* 1988;39:1032-1038.
- Whisnant CS, Goodman RL. Further evidence that serotonin mediates the steroid-independent inhibition of luteinizing hormone secretion in anestrus ewes. *Biol Reprod* 1990;42:656-661.
- Wright IA, Rhind SM, Smith AJ, Whyte TK. Female-female influences on the duration of the post-partum anoestrous period in beef cows. *Anim Reprod* 1994;59:49-53.
- Yellon SM, Bittman EL, Lehman MN, Olster DH, Robinson JE, Karsch FJ. Importance of duration of nocturnal melatonin secretion in determining the reproductive response to inductive photoperiod in the ewe. *Biol Reprod* 1985;32:523-529.

Zarco QL, Rodríguez EF, Angulo MRB, Valencia MJ. Female to female stimulation of ovarian activity in the ewe. *Anim Reprod Sci* 1995;39:251-258.

IV. Experimento 1

Social dominance of female goats affects their response to the male effect

L. Alvarez^{a,c,*}, G.B. Martin^b, F. Galindo^c, L.A. Zarco^c

^a *Centro de Enseñanza Práctica e Investigación en Producción y Salud Animal, Cruz Blanca 486, San Miguel Topilejo, Tlalpan, México 14500, D.F., Mexico*

^b *Faculty of Natural and Agricultural Sciences, School of Animal Biology, University of Western Australia, Crawley 6009, Australia*

^c *Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, México 04510, D.F., Mexico*

Accepted 5 August 2003

Abstract

The aim of this study was to assess the influence of social rank of anestrus goats on their interval to ovulation after exposure to males. Forty-five adult females were observed before and after the introduction of males to their pen. Behavioural sampling was used in both periods to record agonistic interactions. An index of success (IS) for each goat, based on its ability to displace other individuals was then calculated and three ranking categories were designated, low, medium, and high-ranking goats. When the goats were exposed to the male, scan sampling every 5 min was used to record the position of each goat with respect to the male. An index of association (IA) with the male was then calculated for each goat. The time of ovulation was determined through progesterone concentrations in samples taken daily for 30 days after the introduction of the males. The time of conception was retrospectively calculated after kidding. Analysis of variance and Mann–Whitney tests were used to compare the intervals from the introduction of the males to ovulation and to conception between categories. Spearman correlations were used to relate the time of ovulation with the indices of success and association, as well as within each index. High and medium ranking goats ovulated before low-ranking individuals ($P < 0.05$). A total of 32 goats (76%) ovulated after the introduction of the males to the pen. The percentages of females ovulating in the high, medium, and low-ranking groups were 81.8% (9/11), 75% (12/16) and 73% (11/15), respectively ($P > 0.05$). High-ranking females conceived earlier than the other two categories ($P < 0.05$). The time from exposure to the male to ovulation was negatively correlated with the index of success ($R_s = -0.49$, $P < 0.05$) and with the index of association of the female with the male ($R_s = -0.58$, $P < 0.05$). A positive correlation was found between a doe's index of success and her index of association with the male ($R_s = 0.64$, $P < 0.01$). It is concluded that after the introduction of males, the high-ranking goats are the first

* Corresponding author. Tel.: +52-55-58-48-05-15; fax: +52-55-58-48-05-14.
E-mail address: alorenzo@servidor.unam.mx (L. Alvarez).

individuals to ovulate and to conceive, probably due to the more intense stimulation that results from their closer association to the males.

© 2003 Elsevier B.V. All rights reserved.

Keywords: Goat; Male effect; Sexual biostimulation; Social dominance

1. Introduction

The concept of sexual biostimulation refers to the reproductive stimulation given by an animal to another of the same species (Alvarez and Zarco, 2001; Bolaños et al., 1998; Rekwot et al., 2001; Shipka and Ellis, 1999). In the sheep (Martin et al., 1986) and in the goat (Chemineau, 1987; Ott et al., 1980; Walkden-Brown et al., 1993a), the sudden introduction of males to a herd of anestrus females induces the onset of reproductive activity in those females. Besides this well known “male effect”, it has also been demonstrated that in these species there is a “female effect” through which the presence of estrus females induces ovulation in some of their anestrus herdmates (goats: Alvarez et al., 1999; Bouillon et al., 1982; Restall et al., 1995; Walkden-Brown et al., 1993b; ewes: Zarco et al., 1995). It has been proposed that the male and female effects are complementary phenomena that reinforce each other in order to achieve synchronised reproduction in most of the females of a herd (Walkden-Brown et al., 1993b; Zarco et al., 1995). According to this hypothesis, in wild or feral ruminants, the annual return of the males just before the onset of the female’s breeding season would induce estrus and ovulation in some of them, which in turn would help to induce ovulation in their herd mates.

It is known that in the red deer (*Cervus elaphus*) the females compete for contact with the males (Fabre-Nys et al., 1993) and that the dominant females get pregnant earlier than the subordinate ones (Clutton-Brock et al., 1986). In goats there is no data concerning the social rank of the females that respond earlier to the male effect. However, in a recent experiment on the female effect, we found that the LH peak of those anestrus goats that did respond to the presence of estrus females occurred a few hours after the appearance of the LH peak in the most dominant of the animals used as biostimulators. The dominant does were also the females with the highest frequency of urination (Alvarez, 2000), suggesting a strategy for pheromone dispersion (Coblentz, 1976).

The fact that estrus females compete for contact with the males (Fabre-Nys et al., 1993), the degree of contact between the females and the male is of major importance for the male effect (Chemineau, 1987; Pearce and Oldham, 1988), and our observation that subordinate does ovulate after dominant herd mates (Alvarez, 2000), suggests the following hypothesis. When males return or are introduced to the female herd near the onset of the breeding season, dominant females are the most successful in establishing contact with the buck, thus responding first to the male effect. Afterwards, these females could spread this biostimulation to other animals in the herd through the female effect in order to achieve maximal reproductive synchronisation.

The aim of this study was to assess the first part of this hypothesis, namely, if the dominant goats are more successful establishing contact with the males, and if this is associated with an earlier response of these females to the male effect.

2. Materials and methods

2.1. Subjects and location

The study was carried out in an experimental farm located close to Mexico City, at 2760 m above sea level, 19°13'N, 99°8'W, between 20 May and 1 July, when the females at the farm are in seasonal anestrus (Alvarez et al., 1999; Arriaga, 2002). Forty-five adult non-lactating Creole does (2–3 years old) were used. They were fed three times a day according to NRC requirements (National Research Council, 1985) on a silage based diet with oat and concentrate three times day, at 8:00 a.m., 12:00, and 15:00 p.m. They had been confirmed in anestrus by the absence of detectable progesterone concentrations in plasma samples obtained twice a week during three consecutive weeks (de Castro et al., 1999).

2.2. Procedures for obtaining data

2.2.1. Behavioural measurements

The goats were housed in a 10 m × 17 m pen with a feeder and a trough, where they were observed 6 h daily, from 8:00 to 10:00, 12:00 to 14:00, and 16:00 to 18:00 p.m. during eight consecutive days. Behaviour sampling was used in order to record all events of agonistic interaction including butts, when the goat used the front of her head to make contact with another goat; threats, when a goat turned towards or approaches another individual with head down and then lunges without making contact; chases, when a goat actively moved towards another individual, causing the latter to walk or run away; and avoidance, when a goat actively moved away from another individual whether or not previous interaction has occurred between the two individuals. From the data collected on these interactive behaviours and their consequences indices of success were calculated to reflect social status of each goat according to her experiences in agonistic interactions with any other member of the herd. The index of each goat could therefore range from 0 to 1 and was calculated according to Mendl et al. (1992):

$$\text{index of success} = \frac{\text{number of individual goats she is able to displace}}{\text{number of individual goats she is able to displace} + \text{number of individual goats able to displace her}}$$

The goats were then classified into three ranking categories according to their index of success (IS): low (IS = 0.0–0.33), medium (IS = 0.34–0.66) and high hierarchy (IS = 0.67–1.0; Alvarez, 2000; Barroso et al., 2000; Galindo and Broom, 2000).

After these eight observation days, and once the index of success was calculated for each female goat, on 1 June, two intact males were introduced into the pen alternating them every day, they interacted freely with the females during the following 30 days. Scan sampling was used every 5 min during the same 6 h of each observation day in order to determine the location of each female with respect to the male present at that time. At each scan the position with respect to the male was recorded, considering that it was in close contact with the male if it was less than 1.5 m from the male. Afterwards, an index of association

(IA) of each goat with respect to the males was calculated according to Martin and Bateson (1990):

$$AI = \frac{N_{mf}}{N_m + N_f + N_{mf}},$$

where N_{mf} is the number of occasions male (m) and female (f) were seen “together”; N_m the number of occasions m was seen without f and N_f is the number of occasions f was seen without m.

2.2.2. *Timing of ovulation and conception*

Jugular blood samples were obtained daily from all females after the introduction of the males. The heparinized samples were immediately centrifuged, and the plasma was separated and kept frozen until assayed for progesterone using a solid phase radioimmunoassay (Srikandakumar et al., 1986). Progesterone levels above 1 ng/ml were considered as indicative that ovulation had occurred (de Castro et al., 1999). The day of ovulation was registered as occurring 4 days before progesterone first increased above 1 ng/ml (de Castro et al., 1999). The day of conception was retrospectively calculated at kidding, considering a gestation length of 149 days (Shelton, 1978).

2.3. *Statistical analysis*

The proportion of goats ovulating at each dominance category was compared using the χ^2 test. Variables expressed as means were evaluated by analysis of variance and Mann–Whitney test. Spearman correlations were determined between success index, association index, interval to ovulation and interval to conception. All the analysis was done using the Statistica software of StatSoft® (StatSoft, 1998).

3. Results

3.1. *Interval to ovulation and conception in female goats of different social rank*

Three goats were eliminated from the analysis because of disease. Of the remaining 42 goats, 11 were classified as high-ranking individuals, 16 as medium-rankers, and 15 as low-rankers. A total of 32 goats (76%) ovulated after the introduction of the males to the pen. The percentages of goats ovulating in the high, medium, and low-ranking groups were 81.8% (9/11), 75% (12/16) and 73% (11/15), respectively ($P > 0.05$). Among the females that ovulated, the number of days from the introduction of the males to ovulation was lower for the high and medium ranking goats than for the low-ranking goats (7.4 ± 1.1 ; 8.1 ± 0.9 and 11.5 ± 1.0 days, respectively, $P < 0.05$, Fig. 1). The interval from the introduction of the males to conception was also smaller for the high-ranking goats than for the goats in the other two categories (8.4 ± 1 , 12.3 ± 1 and 13.7 ± 0.9 , days for high, medium and low-ranking goats, respectively, $P < 0.01$, Fig. 1).

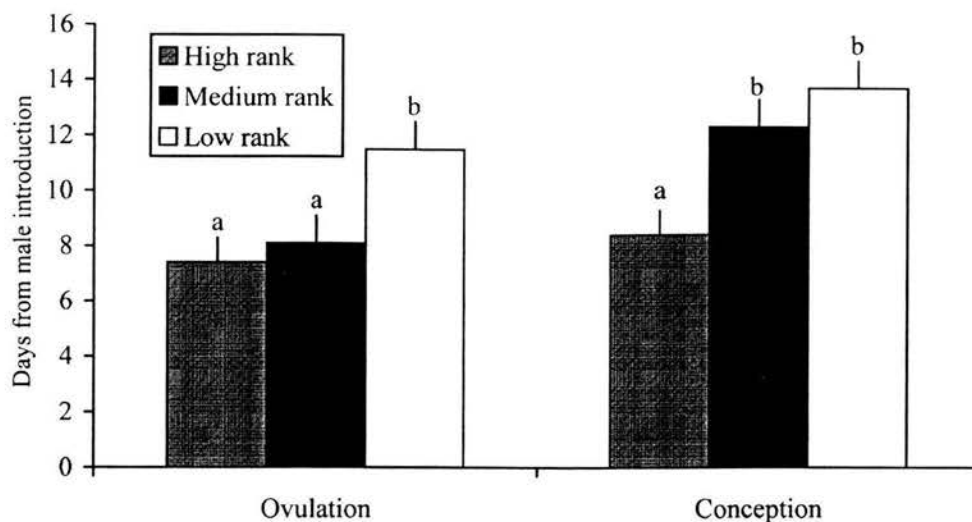


Fig. 1. Interval (days) from male introduction to ovulation and to conception in goats of different social rank. Different letters between ranking groups indicate significant differences ($P < 0.05$).

3.2. Relationships between behaviour and reproductive variables

Positive relationships were found between the index of success of the goats and their index of association with the males ($r = 0.64$, $P < 0.01$) and between the interval to ovulation and interval to conception ($r = 0.47$, $P < 0.01$). On the other hand, the interval from the introduction of the males to ovulation was negatively correlated with both the index of success of the females ($r = -0.49$, $P < 0.01$) and to their index of association with the males ($r = -0.58$, $P < 0.01$). The interval to conception was also negatively correlated with the index of success ($r = -0.72$, $P < 0.01$) and with the association index ($r = -0.48$, $P < 0.01$).

4. Discussion

The results of this study demonstrate that after the exposure to a male the dominant females spend more time in close proximity to the bucks than the subordinate females. This is confirmed by the fact that the index of association with the males was highly correlated with the success index of the goats in agonistic interactions, suggesting that the more frequent presence of the dominant goats close to the males was due to their ability to successfully compete for male contact.

In this study, the high and medium ranking goats responded to the introduction of the males faster than the low-ranking goats, and the high-ranking animals ovulated earlier than the low-ranking ones. As a result, the dominant goats were the first to conceive, doing it on average 5.3 days earlier than the subordinated ones. These results are similar to those reported in the red deer by Clutton-Brock et al. (1986) who found that the dominant hinds conceived and calved 5 days earlier than the subordinate ones. This study was carried out in conditions that suggest that the male effect was responsible for the onset of the seasonal

breeding activity (Fisher et al., 1986; Moore and Cowie, 1986). It is known that the degree of physical contact between the females and the males is of prime importance for the response to the male effect (Chemineau, 1987), so that the increased closeness of dominant females to the bucks could have resulted in an earlier response. In fact, the interval from the introduction of the males to ovulation decreased as the association index of the goat with the males increased.

In cows, it has been reported that dominant females are more active during estrus than subordinate ones, and that this facilitates their detection by the male (Lamothe et al., 1995). Dominant animals have priority access to any resource (Barroso et al., 2000; Fraser and Broom, 1990; Patón et al., 1995), and for an estrous female the male can be considered a valuable resource. In the present study it was evident that the competition for the males was most intense among goats that were in estrus. As they maintained themselves closer to the males, the high-ranking goats in estrus could have been able to be detected and mounted first than subordinated goats if they were in estrus at the same time. However, the results of this study clearly established that dominant females conceived earlier than subordinate ones, not because they were detected earlier by the males, but because they ovulated earlier.

The average time interval between ovulation of the high rank goats and that of the low rank ones (4.1 days) was similar to the time required to induce ovulation in anestrous goats by the presence of goats with synchronised estrus (Alvarez et al., 1999; Alvarez and Zarco, 2001). Zarco et al. (1995) suggested that the female effect serves to amplify the male effect, and that the introduction of males, or the return of the males to the herd, would induce ovulation in some animals, which would in turn facilitate the response of the rest of the females. The results of the present experiment would add to the model the fact that those animals that respond earlier are the dominant ones, which would then be responsible for amplification of the message. This could be the reason for the higher general activity and urination frequency of dominant goats in estrus (Alvarez, 2000).

It is important to say that the male effect could be influenced by the female body condition (goats: Mellado et al., 1994) and by its body weight (*Bos indicus*: Bolaños, et al., 1998). On the other hand, the relationships between body weight and social rank in does is still contradictory. Barroso et al. (2000) found that the oldest and heaviest females correspond to high-ranking individuals, however, Côté and Festa-Bianchet (2001) found that high-ranking females are not necessarily heavier than low-ranking does. Although the females studied had a similar body condition, this measurement was not included in the analysis. For this reason we suggest that in further studies the relationships between body weight and social rank should be considered in this type of analysis.

It is concluded that after the introduction of males, the high-ranking goats are the first ones to ovulate and to conceive, and that this could be due to the more intense stimulation that results from their closer association to the males. It is possible that the later response of the subordinated females could in turn be induced by the presence of dominant goats in estrus.

Acknowledgements

This study was supported by grant no. 34924 from CONACyT-México. We wish to thank Susana Rojas and Clara Murcia for their laboratory work.

References

- Alvarez, R.L., 2000. Efecto de la anosmia y la conducta social sobre la secreción de LH y ovulación de cabras anéstricas inducidas a ciclar mediante el efecto hembra. M.Sc. Thesis. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, UNAM, México, D.F., México.
- Alvarez, R.L., Zarco, Q.L., 2001. Los fenómenos de bioestimulación sexual en ovejas y cabras. *Vet. Méx.* 32, 117–129.
- Alvarez, R.L., Ducoing, W.A.E., Zarco, Q.L., Trujillo, G.A.M., 1999. Conducta estral, concentraciones de LH y función lútea en cabras en anestro estacional inducidas a ciclar mediante el contacto con cabras en estro. *Vet. Méx.* 30, 25–31.
- Arriaga, A.Y., 2002. Efecto de la aplicación olfativa de moco cervical y orina de hembras en estro, así como de vellón de macho cabrío sobre la secreción de LH y el reinicio de la actividad reproductiva de cabras anéstricas (tesis de licenciatura). Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, UNAM, México, D.F.
- Barroso, F.G., Alados, C.L., Boza, J., 2000. Social hierarchy in the domestic goat: effect on food habits and production. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 69, 35–53.
- Bolaños, J.M., Forsberg, M., Kindahl, H., Rodríguez-Martínez, H., 1998. Biostimulatory effects of estrous cows and bulls on resumption of ovarian activity in postpartum anestrous Zebu (*Bos indicus*) cows in the humid tropics. *Theriogenology* 49, 629–636.
- Bouillon, J., Lajous, A., Fourcar, P., 1982. Mise en évidence d'un effect "chèvres induites" comparable a "l'effect bouc" chez les caprins. *7emes J. Rec. Ov. Et Cap.*, Paris 1–2 December, INRA-ITOVIC-SPECOC, pp. 325–333.
- Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D., Guinness, F.E., 1986. Great expectations: dominance, breeding success and offspring sex ratios in red deer. *Anim. Behav.* 34, 460–471.
- Chemineau, P., 1987. Possibilities for using bucks to stimulate ovarian and oestrus cycles in anovulatory goats—a review. *Livest. Prod. Sci.* 17, 135–147.
- Coblentz, B.E., 1976. Functions of scent-urination in ungulates, with special reference to feral goats (*Capra hircus* L.). *Am. Nat.* 110, 549–557.
- Côté, D.S., Festa-Bianchet, M., 2001. Reproductive success in female mountain goats: the influence of age and social rank. *Anim. Behav.* 62, 173–181.
- de Castro, T., Rubianes, E., Menchaca, A., Rivero, A., 1999. Ovarian dynamics, serum estradiol and progesterone concentrations during the interovulatory interval in goats. *Theriogenology* 52, 399–411.
- Fabre-Nys, C., Poindron, P., Signoret, J.P., 1993. Reproductive behaviour. In: King, G.J. (Ed.), *Reproduction in Domesticated Animals (World Animal Science B 9)*. Elsevier, Amsterdam, pp. 147–194.
- Fraser, D., Broom, D.M., 1990. *Farm Animal Behaviour and Welfare*, third ed. Baillière Tindall, London.
- Galindo, F., Broom, D.M., 2000. The relationships between social behaviour of dairy cows and the occurrence of lameness in three herds. *Res. Vet. Sci.* 69, 75–79.
- Lamothe, C., Montiel, F., Fredriksson, G., Galina, C.S., 1995. Reproductive performance of Zebu cattle in Mexico. Influence of season and social interaction on the timing of expressed oestrus. *Trop. Agric. Trinidad* 72, 319–323.
- Martin, P., Bateson, P., 1990. *Measuring Behaviour: An Introductory Guide*. Cambridge University Press.
- Martin, G.B., Oldham, C.M., Cognié, Y., Pearce, D.T., 1986. The physiological response of anovulatory ewes to the introduction of rams—a review. *Livest. Prod. Sci.* 15, 219–247.
- Mellado, M., Vera, A., Loera, H., 1994. Reproductive performance of crossbred goats in good or poor body condition exposed to bucks before breeding. *Small Rum. Res.* 14, 45–48.
- Mendl, M., Zanella, A.J., Broom, D.M., 1992. Physiological and reproductive correlates of behavioural strategies in female domestic pigs. *Anim. Behav.* 44, 1107–1121.
- Moore, G.H., Cowie, G.M., 1986. Advancement of breeding in non-lactating adult red hinds. *Proc. N.Z. Soc. Anim. Prod.* 46, 175–178.
- National Research Council, 1985. *Nutrient Requirements of Goats*. National Academy Press. Washington, DC.
- Ott, R.S., Nelson, D.R., Hixon, J.E., 1980. Effect of the male on initiation of estrous cycle of goats. *Theriogenology* 13, 183–190.
- Patón, D., Martín, L., Cerejito, M., Rota, A., Rojas, A., Tovar, J., 1995. Relationship between rank order and productive parameters in Verata goats during milking. *Anim. Sci.* 61, 545–551.
- Pearce, G.P., Oldham, C.M., 1988. Importance of non-olfactory ram stimuli in mediating ram-induced ovulation in the ewe. *J. Reprod. Fertil.* 84, 333–339.

- Rekwot, P.I., Ogwu, D., Oyedipe, E.O., Sekoni, V.O., 2001. The role of pheromones and biostimulation in animal production. *Anim. Reprod. Sci.* 65, 157–170.
- Restall, B.J., Restall, H., Walkden-Brown, S.W., 1995. The induction of ovulation in anovulatory goats by oestrus females. *Anim. Reprod. Sci.* 40, 299–303.
- Shelton, M., 1978. Reproduction and breeding of goats. *J. Dairy Sci.* 61, 994–1010.
- Shipka, M.P., Ellis, L.C., 1999. Effects of bull exposure on postpartum ovarian activity of dairy cows. *Anim. Reprod. Sci.* 54, 237–244.
- Srikandakumar, A., Ingraham, R.H., Ellsworth, M., Archbald, L.F., Liao, A., Godke, R.A., 1986. Comparison of a solid-phase, no extraction radioimmunoassay for progesterone with an extraction assay for monitoring luteal function in the mare bitch and cow. *Theriogenology* 26, 779–793.
- StatSoft, Inc., 1998. STATISTICA for Windows [Computer program manual]. StatSoft Inc., Tulsa, OK.
- Walkden-Brown, S.W., Restall, B.J., Henniawati, 1993a. The male effect in the Australian cashmere goat. 1. Ovarian and behavioural response of seasonally anovulatory does following the introduction of bucks. *Anim. Reprod. Sci.* 32, 41–53.
- Walkden-Brown, S.W., Restall, B.J., Henniawati, 1993b. The male effect in the Australian cashmere goat. 3. Enhancement with buck nutrition and use of oestrus females. *Anim. Reprod. Sci.* 32, 69–84.
- Zarco, Q.L., Rodríguez, E.F., Angulo, M.R.B., Valencia, M.J., 1995. Female to female stimulation of ovarian activity in the ewe. *Anim. Reprod. Sci.* 39, 251–258.

Anexos a Experimento 1 (datos no publicados en artículo 1)

Material y métodos

El índice de asociación de cada hembra con el macho se comparó entre grupos de dominancia utilizando la prueba Kruskal-Wallis seguida de Mann-Whitney (StatSoft[®]; Statsoft, 1998).

Durante todo el tiempo de registro conductual posterior a la introducción del macho se registró la conducta estral de las hembras, considerándose que una hembra se encontraba en estro cuando permitía la monta del semental. Se comparó entre grupos de dominancia el porcentaje de animales en estro y el intervalo a su presentación desde la introducción del macho; para ello se utilizó ANOVA y Mann-Whitney (StatSoft[®]; Statsoft, 1998).

Resultados

Índice de éxito e índice de asociación con el macho por grupo de dominancia

La figura 2a muestra esquemáticamente los grupos de dominancia creados a partir del índice de éxito individual.

Los índices de asociación con el macho (IA) fueron diferentes entre los tres grupos de dominancia ($P=0.0002$). Las hembras de dominancia alta y media presentaron un índice de asociación con el macho mayor ($P<0.01$) que las de dominancia baja (0.056 ± 0.02 , 0.087 ± 0.01 y 0.005 ± 0.01 respectivamente; $\text{media}\pm\text{eem}$; Figura 2b).

Presentación de estro por grupo de dominancia

Entre las hembras que ovularon (32), el 100% de las cabras de alta (9/9) y media (12/12) dominancia mostraron celo, sólo el 72.7% (8/11) de las de baja dominancia lo hizo ($P<0.05$). La presentación de estro fue significativamente mayor en los grupos de dominancia alta (81.8%, 9/11) y media (75%, 12/16) que en el de baja (53.3%, 8/15; $P<0.05$; Figura 3).

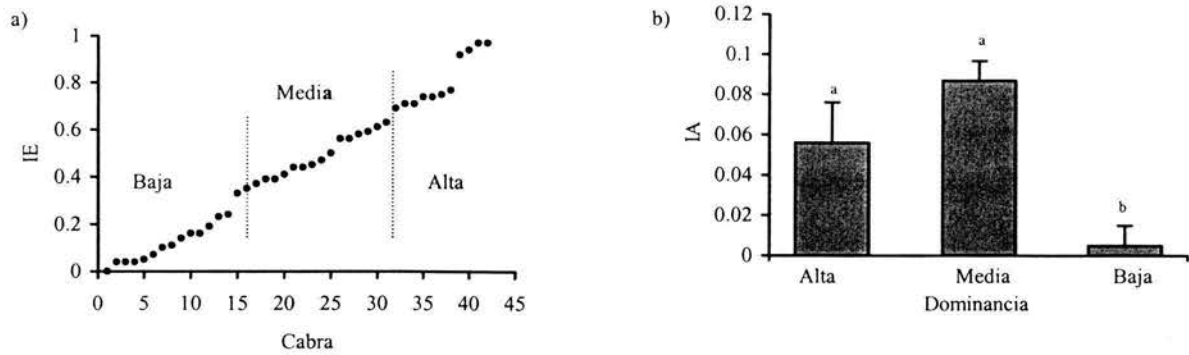


Figura 2. Representación esquemática del índice de éxito (IE) en las 42 cabras del experimento 1 (a) y el índice de asociación con el macho (IA) por grupo de dominancia (b). ^{a,b} Literales diferentes indican diferencia estadística entre grupos de dominancia ($P < 0.05$).

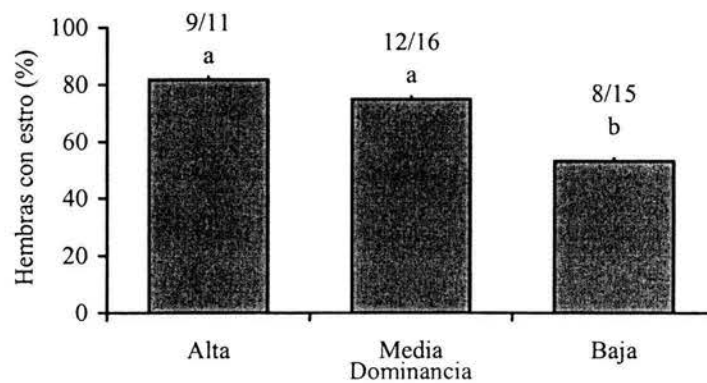


Figura 3. Proporción de hembras en estro en cada grupo de dominancia. ^{a,b} Literales diferentes indican diferencia estadística entre grupos de dominancia ($P < 0.05$).

Días desde la introducción del macho a la manifestación del estro

El tiempo desde la introducción del macho a la manifestación del celo fue diferente entre los tres grupos de dominancia ($P = 0.07$). Las hembras de dominancia alta y media mostraron celo en forma anticipada a las de dominancia baja (6.7 ± 0.6 , $P = 0.09$; 6.9 ± 0.4 , $P = 0.05$ y 8.1 ± 0.2 respectivamente; días \pm eem; Figura 4).

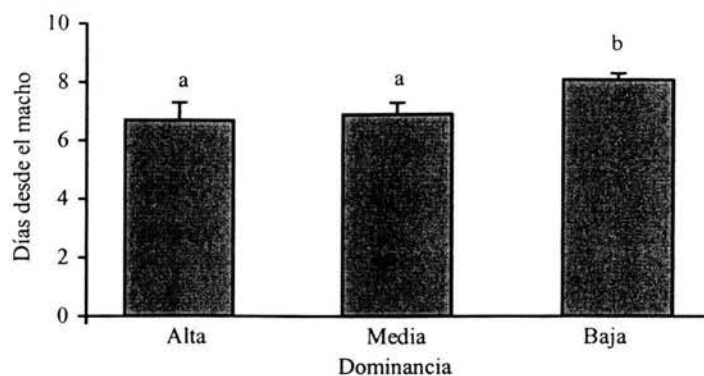


Figura 4. Intervalo (días±eem) desde la introducción del macho al primer estro en cada grupo de dominancia. ^{a,b} Literales diferentes indican diferencia estadística entre grupos de dominancia ($P<0.05$).

Discusión

Las hembras de mayor jerarquía presentaron un índice de asociación con el macho superior, lo que implicó un mayor grado de contacto con el semental y mayor exposición a los estímulos provenientes de éste (Chemineau, 1987). Ello explica el hecho de que las cabras de menor rango social requirieran de más tiempo para mostrar celo y presentar ovulación como respuesta a la introducción del macho. Dicho resultado confirma la hipótesis original de que las cabras de mayor jerarquía responderían a la presencia del macho con ovulación antes que las subordinadas. Dado que el índice de asociación con el macho fue mayor en las cabras de dominancia alta y media, puede sugerirse que estas respondieron más rápido debido a una mayor duración e intensidad del estímulo que representa el contacto con el semental.

En otras especies las hembras de mayor dominancia tienden a ser más activas durante el estro (Gutiérrez, 1990; Fraser y Broom, 1998; Lamothe *et al.*, 1995; Pedersen *et al.*, 2003), lo que podría facilitar su detección por parte de los machos. Así, cuando el celo coincida con el de una hembra subordinada, la dominante sería detectada y montada con mayor facilidad. Además, en el presente experimento las sesiones de observación permitieron detectar que, durante el estro, las hembras suelen competir aún más por la atención del macho. En tal competencia, la condición de dominancia puede representar un

elemento ventajoso para ser gestada en primer lugar. El presente experimento prueba que las hembras dominantes son gestadas en primer lugar no sólo por que sean detectadas primero en celo, sino también porque su celo y ovulación pueden presentarse anticipadamente al de las hembras subordinadas.

Referencias

- Chemineau P. Possibilities for using bucks to stimulate ovarian and oestrus cycles in anovulatory goats - a review. *Livest Prod Sci* 1987;17:135-147.
- Fraser D, Broom DM. *Farm Animal Behaviour and Welfare*. 2th edition. Baillière Tindall, London. 1998.
- Gutiérrez C. Influencia de la jerarquía social del hato sobre la presencia del estro en novillonas cebú. (tesis de licenciatura). México, D.F. México: Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. UNAM, 1990.
- Lamothe C, Montiel F, Fredriksson G, Galina CS. Reproductive performance of Zebu cattle in Mexico. Influence of season and social interaction on the timing of expressed oestrus. *Trop Agric (Trinidad)* 1995;72:319-323.
- Pedersen LJ, Heiskanen T, Damn BI. Sexual motivation in relation to social rank in pair-housed sows. *Anim Reprod Sci* 2003;75:39-53.
- StatSoft, Inc. *STATISTICA for Windows* [Computer program manual]. Tulsa, OK: StatSoft, Inc. 1998.

Effect of social rank on LH secretion, estrus and ovulation in response to the male effect in the Australian cashmere goat

L. Alvarez^{1*}, L.A. Zarco¹, F. Galindo¹, D. Blache², G.B. Martin²

¹*Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, DF, AP 04510, México*

²*School of Animal Biology, Faculty of Natural & Agricultural Sciences, The University of Western Australia, Crawley 6009, Australia*

*Corresponding author. Tel.: 52-55-58-48-05-15, Fax: 52-55-58-48-05-14, E-mail: alorenzo@servidor.unam.mx (Lorenzo Alvarez R.).

Abstract

In two experiments with female Australian cashmere goats, we tested whether social dominance influenced their responses to male introduction in terms of LH secretion, ovulation and oestrus. Agonistic interactions were recorded and individual indexes of success (SI) were calculated in a herd of 70 Australian cashmere goats. The ten most dominant and the ten most subordinate goats were housed in two separate pens (five dominant and five subordinate goats each). An androgenized wether was introduced to each pen. To determine LH pulse frequency and concentrations, blood samples were obtained every 20 min from 2 h before to 4 h after male introduction in the first group and from 4 h to 8 h after male introduction in the second group. A behaviour sampling was conducted on the remaining 50 goats, and individual SI were again calculated in order to classify each animal as low, medium or high dominance. Two androgenized wethers were introduced and scan sampling was done every 5 min for five h a day during 10 days in order to calculate the individual indexes of association with the males (AI). The onset of estrus was recorded and the time of ovulation was determined by blood progesterone concentrations. Dominant goats had a higher number of LH pulses than the subordinates during the first 4 hours after male introduction (2.6 ± 0.54 , 1.2 ± 0.37 ; $P < 0.05$), and they also had higher LH mean concentrations (1.79 ± 0.14 , 1.30 ± 0.15 ; $P = 0.052$). During the second period of 4 h (4 to 8 h after male introduction), the LH pulse frequency and mean concentration were similar for dominant and subordinate goats. The AI with the males was 35% higher for high and medium-ranking goats than for their low dominance partners (0.031 ± 0.004 , 0.032 ± 0.005 and 0.023 ± 0.005 respectively, $P > 0.05$). High and medium-ranking goats showed a higher incidence of oestrous behaviour than low-dominance goats (94.4, 89.5 and 53.8% respectively, $P < 0.05$). The intervals from the introduction of the

males to the onset of estrus and to ovulation were not different between ranking groups. There was no difference in the proportion of goats that ovulated in response to the introduction of males. It is concluded that the social rank of goats affects their initial LH response to the male effect as well as the subsequent estrus expression.

Keywords: Social dominance, social rank, male effect, goat, oestrous behaviour.

1. Introduction

The term “sexual biostimulation” refers to the stimulation of the reproductive system of an animal by another individual of the same species (Bolaños et al., 1998; Shipka and Ellis, 1999; Alvarez and Zarco, 2001; Rekwot et al., 2001). The most striking example of this is the “male effect” in sheep and goats (Ott et al., 1980; Martin et al., 1986; Chemineau, 1987; Walkden-Brown et al., 1993a), in which ovulation is induced by the introduction of a sexually active male into a herd of anoestrous females. In the exposed females, the male induces an increase in the frequency of pulses of luteinizing hormone (LH) within a few minutes (Martin et al., 1980; Chemineau et al., 1986a, 1986b), resulting in ovulation within the first 3-5 days. In these species, there is also a “female effect”, through which the presence of oestrous females induces ovulation in some of their anoestrous herd mates (goats: Walkden-Brown et al., 1993b; Restall et al., 1995; Alvarez et al., 1999; ewes: Zarco et al., 1995). This enhances the ability of the male to stimulate females (Walkden-Brown et al., 1993b) so it has been proposed that the male and female effects are complementary phenomena that reinforce each other in order to achieve synchronized reproduction in most females in a herd (Walkden-Brown et al., 1993b; Zarco et al., 1995). Thus, in wild or feral ruminants in which males and females are separated during the non-breeding season, the annual return of the males just before the onset of the breeding season would induce oestrus and ovulation in some of them and this, in turn, would help to induce ovulation in the rest of the herd.

Social interactions probably play an important role in this scenario. For example, under conditions where there may be a male effect in red deer (*Cervus elaphus*), dominant females become pregnant earlier than subordinates (Clutton-Brock et al., 1986). Likewise, in goats, dominant females establish closer contact with introduced bucks and ovulate earlier than subordinate females (Alvarez et al., 2003). In experiments on the female-to-female-effect, we have also observed that the subordinate does tend to ovulate later than their dominant partners (Alvarez, 2000). We have therefore decided to test the following hypothesis: when male goats are introduced into a herd of anoestrous females, dominant

females are more successful in establishing contact with the buck than subordinate females and therefore respond first to the male effect. This paper describes a study that probes that hypothesis by determining whether social status affects the response to the male effect in anestrus Australian cashmere goats. For that, we determined the effect of dominance on LH response to male introduction in experiment 1, and the effect of dominance on ovarian and behavioural response to male introduction in experiment 2.

2. Materials and methods

The experiments were carried out on Allandale Farm at The University of Western Australia (31°56' S, 115° E) during November and December, the last part of the non-breeding season (Restall, 1991). All of the experimental protocols were approved by the Animal Ethics Committee of The University of Western Australia.

2.1. Experiment 1. Effect of dominance on LH response to male introduction

We used 70 Australian cashmere goats that had been previously grouped in an 85 m² paddock. To determine the social rank of each goat, a behavioural sampling was carried out for 5 hours per day (07:00-12:00) over 10 consecutive days. Agonistic interactions that culminated in displacement were recorded as (1) butting, in which one animal pushes another with its nose or horns; (2) threats, when one animal directs its nose or horns towards another with no physical contact; and (3) active displacements, when an animal actively moves away from another individual with no previous aggressive intention. The initiator, winner and loser of each interaction were recorded and the end of an agonistic interaction was recorded when one of the animals involved withdrew. From these, a dominance matrix was created and a success index (SI) was calculated according to the formula developed by Martin and Bateson (1990) and later used in goats by Barroso et al. (2000) and Alvarez et al. (2003):

$$SI = \frac{\text{Number of goats that an individual displaces}}{\text{Number of goats that an individual displaces} + \text{Number of goats that displace the individual}}$$

After calculating the SI, we selected the 10 most dominant (highest SI) and the 10 most subordinate (lowest SI) does and allocated them to two groups, each of 5 dominant and 5 subordinate does. These groups were housed in two separate pens of 12 m² and an androgenized wether was introduced to each of them. In one group, blood was sampled by jugular venipuncture every 20 min from 2 h before to 4 h after male introduction (early

response). In the other group, samples were taken at the same frequency from 4 to 8 hours after male introduction (delayed response). Blood plasma was separated and frozen until assay to determine LH pulse frequencies.

2.2. Experiment 2. Effect of dominance on ovarian and behavioural response to male introduction

One week after the end of Experiment 1, the remaining 50 goats were subjected to a new behavioural sampling so we could recalculate their SI. The animals were classified into three dominance groups: Low SI (range 0.00-0.33), Medium SI (0.34-0.66) and High SI (0.67-1.0), as done in previous studies (Galindo, 1994; Alvarez, 2000; Barroso et al., 2000; Alvarez et al., 2003). These females were placed with two androgenized wethers (Day 0) and, for 5 hours per day (07:00-12:00) over the next 10 days, they were subjected to both behavioural and scan sampling every 10 min to determine the association index (AI) with the male. Any given female was recorded as “with the male” when she was within 1.5 m of the male (Martin and Bateson, 1990; Alvarez et al., 2002). The AI was calculated according to Martin and Bateson (1990):

$$AI = Nmf / (Nm + Nf + Nmf)$$

where Nmf is the number of occasions the male (m) and female (f) were seen together, Nm is the number of occasions m was seen without f , and Nf is the number of occasions f was seen without m .

Oestrous activity was also recorded at each observation. From Day 6 to Day 15, jugular blood was sampled daily for the assay of progesterone. The time of ovulation was defined as being occurred 4 days before progesterone reached 1 ng/ml (de Castro et al., 1999).

2.3. Hormone assays

Duplicate aliquots were assayed for LH with a double-antibody RIA (Martin et al., 1980) based on the ovine LH preparation, CNRS-M3 (biopotency 1.8 IU NIH-LH-S1/mg) that was used for iodination and standards, after being kindly supplied by M. Jutisz (College de France, Paris). This assay has been fully validated for caprine LH by Walkden-Brown et al. (1994).

Plasma progesterone was measured in duplicate using a double-antibody RIA based on 1,2,6,7-³[H]-progesterone (TRK413, Amersham-Pharmacia Biotech, Buckinghamshire, England), as described previously (Gales et al., 1997).

2.4. Data analysis

Pulses of LH were detected and analysed according to Claus et al. (1990). In brief: a LH pulse was accepted when the LH concentrations of a sample were at least 40% above those of the previous two declining or basal samples, and this rise was followed by a progressive decline in concentrations in at least two consecutive samples. Basal levels were calculated for each animal from the mean of the five lowest concentrations for that animal (Claus et al., 1990). Proportions were analysed using Chi-square tests. Analysis of variance and Tukey-Kramer tests were used to compare means among dominance groups. LH data was analysed using *t* tests.

3. Results

3.1. Experiment 1. Effect of dominance on LH response to male introduction

Examples of LH profiles from both, early and delayed response periods are presented in Figure 1.

3.1.1. Early response

All 5 dominant females and 4/5 subordinates showed LH pulses and the average number of pulses in 4 h was higher in dominant than in subordinate does ($P < 0.05$, Table 1). The mean LH concentrations were 66% higher than basal levels in dominant goats and only 46% higher in subordinates. The mean concentration during the complete experiment was higher in dominant goats than in the subordinate ($P = 0.052$, Table 1, Figure 2).

Overall, there were less ($P = 0.009$) LH pulses detected in the 2-h period before the male introduction (0.20 ± 0.13) than in the 2-h period after male introduction (0.90 ± 0.17 pulses). A tendency for the same was observed in both dominant (0.40 ± 0.24 vs. 1.20 ± 0.20 pulses; $P = 0.099$) and subordinate goats (0 ± 0 vs. 0.60 ± 0.24 pulses; $P = 0.070$).

Two hours before the male introduction, dominant and subordinate goats had a similar number of LH pulses (0.40 ± 0.24 , 0 ± 0 , respectively). Two hours after male introduction, dominant goats tended to have more LH pulses than the subordinates (1.2 ± 0.20 vs. 0.60 ± 0.24 ; $P = 0.094$).

The delay to the first pulse after male introduction was similar between dominant and subordinate goats (36 ± 9.8 and 77 ± 30.1 min, respectively). The large numerical difference

is explained by a subordinate animal that had a long delay (180 min) compared with the others in the group (60 min maximum), that animal was the 6th more subordinated in the original group (SI = 0.11).

Mean LH concentrations in the two hours before and after the male were similar in the dominant (1.49 ± 0.17 vs. 1.65 ± 0.15 ng/ml) and subordinate females (1.13 ± 0.08 vs. 1.13 ± 0.16 ng/ml).

The basal levels were similar in the two groups.

3.1.2. *Delayed response*

A subordinate goat in this group broke her leg in an accident just before the bleeding period, so samples were available for only 4 animals. In the last 4 h of sampling, LH concentrations and pulse frequency did not differ between the two dominance groups (Table 1).

3.2. *Experiment 2. Effect of dominance on ovarian and behavioural response to male introduction*

According to their SI, 18 goats were classified as High, 19 as Medium and 13 as Low dominance (Table 2). The association index with the male tended to be higher in High (0.031 ± 0.004) and Medium (0.032 ± 0.005) groups than in the Low dominance group (0.023 ± 0.005) but the differences were not significant ($P > 0.05$, Table 2). The incidence of estrus was significantly higher ($P < 0.05$, Table 2) in High (94%) and Medium (90%) dominance goats than in the Low SI goats (54%). Progesterone levels indicated ovulation in 100% of High does, 95% of Medium does and 92% of Low does ($P > 0.05$, Table 2). No differences ($P > 0.05$) were observed between dominance groups in either the delay from male exposure to estrus (6.8 ± 0.2 , 6.1 ± 0.5 and 6.4 ± 0.4 days) or to ovulation (7.6 ± 0.9 , 7.3 ± 1.3 and 7.5 ± 1.3 days, respectively for High, Medium and Low dominance animals, Table 2). The body weight of High and Medium ranking goats was significantly higher than Low ranking goats (33.9 ± 0.74 , 32.6 ± 0.78 and 29.4 ± 0.74 , kg \pm se respectively, $P < 0.05$). The body weight of animals showing oestrus was not significantly different to that of the animals not showing it (32.6 ± 0.58 and 30.6 ± 1.22 , kg \pm se respectively, $P > 0.05$).

4. Discussion

The present study is the first report on the effects of the social rank of the Australian cashmere goat on the LH, ovarian and behavioural response to male introduction. In the first experiment, the dominant does had a higher number of LH pulses during the early response

period (first 4 h) after the introduction of the male than subordinates. However, the response was not the expected for females exposed to the male effect, probably because of the stress of changing the animals of pen; this is suggested by the observation of the males and females too aware of people doing the sampling and that probably interfered with socio-sexual interactions. A decreased response in LH secretion as consequence of stressful situations has been found in ewes (Phogat et al., 1997; 1999a, 1999b) and cattle (Dobson and Smith, 1998; Dobson et al., 2000). It could be assumed that the typical LH response to the male introduction was prevented by the stress of reallocation and sampling procedures, as those factors can be strong stressors (Matteri et al., 1984; Rasmussen and Malven, 1983) and interfere with the GnRH self-priming (Phogat et al., 1999a, 1999b). Stress inherent to the methods should be considered in the future.

Although we have previously found that dominant goats establish closer contact with the males (Alvarez et al., 2003), and have suggested that this closer contact is responsible for the prompt response of dominant animals to the male effect, this was probably not the case in this experiment, where the small size of the pen resulted in close contact with the male for all the females. Thus, besides their ability to keep themselves in close contact to the male (Alvarez et al., 2003), dominant does could be more sensitive to the male effect than subordinate goats. This could be the result of differences between dominant and subordinate animals in stress-related endocrine status (Manogue et al., 1975; Otten et al., 2002; Sapolsky and Ray, 1989; Sapolsky and Mott, 1987; Summers et al., 1997; Shively and Kaplan, 1984).

In the second experiment, a higher proportion of goats with high and medium dominance showed estrus and allowed the bucks to mount, compared to goats with low dominance. The higher proportion of dominant goats showing estrus resembles the reported outcomes of hormonal treatments for the induction of ovulation in Zebu cattle (Orihuela 2000, review), in which female to female sexual interactions are usually initiated by the dominant cow. Also, Pedersen et al. (2003), working with sows, found that social subordination can have negative consequences for sexual motivation, thus interfering with estrus expression.

In goats, the male effect has been extensively studied (reviews: Chemineau, 1987; Alvarez and Zarco, 2001), but attention has not been paid to the role of social rank as a modulating factor of either the behavioural or the physiological responses. In the first report of this nature (Alvarez et al., 2003), we found a negative relationship between social rank and the number of days from introduction of the males to ovulation in dairy goats. In that study,

we did not find a significant difference in the proportion of high, medium and low dominance goats that ovulated (82%, 75% and 73% respectively), but we did find a faster ovulatory response in the females with the highest rank in the hierarchy. In the second experiment of the present study, we could not detect a difference in the delay to ovulation after male exposure, but it needs to be remembered that the 10 goats from the highest and the lowest positions in the hierarchy had been removed from the group for the first experiment, where a difference between them was found in the LH early response. This may have compromised the ability of the second experiment to detect differences in delay.

In this study, about 40% of the goats that ovulated in the Low ranking group did not show oestrus, a much higher proportion than the 5-6% observed in the High and Medium ranking groups. Alvarez et al. (2003) assumed that dominant goats exposed to the male effect conceived earlier because they ovulated earlier, but the results of the present experiment would suggest that a later conception in subordinate does could be due, in part, to some of them having silent ovulations. Thus, in addition to ovulating first (Alvarez et al., 2003), dominant females might also show better oestrous behaviour than their subordinate herd mates. Both effects would combine to ensure that dominant females fall pregnant first. This would explain the increased reproductive success and advanced kidding time reported for dominant females in wild ruminants (Clutton-Brock et al., 1984; Clutton-Brock et al., 1986; Côté and Festa-Bianchet, 2001).

Oestrus suppression as a consequence of social subordination has also been described in sows. Pedersen et al. (2003) found that subordinate females spent less time close to the boar than dominant females. Even when all the sows ovulated, more dominant than subordinate sows tended to display immobilisation posture in response to the boar's first mounting attempt. They suggested that limited expression of sexual behaviour in subordinate females is probably due to their "loser experience", since they had earlier shown that sexual behaviour directed to other sows in the group can also be suppressed in subordinate individuals (Pedersen et al., 1993). As a consequence of their negative experience during daily interactions, subordinate animals may be more fearful in the presence of a dominant or unfamiliar individual, including the male.

The effects of dominance/subordination behaviour on some of the reproductive "skills" have been well documented for a few species of mammal. In species where males defend females, high social rank confers priority in access to mates (LeBoeuf, 1974; Clutton-Brock et

al., 1982). Social rank in females has also been positively correlated with reproductive success (measured as offspring production and survival) in red deer (Clutton-Brocket al., 1984; Clutton-Brock et al., 1986), mountain goats (*Oreamnos americanus*; Côté and Festa-Bianchet, 2001) and primates (Pusey et al., 1997), but failed to be confirmed in horses (Berger, 1986) and big horn sheep (Festa-Bianchet, 1991). The mechanism linking larger kid production with increasing social rank has not yet been described. The results of the present study suggest that expression of oestrus might play a major role. Alternatively, dominant animals may have fewer abortions or lower newborn mortality (Clutton-Brock et al., 1986).

The male effect might be severely affected by nutritional factors. Female body condition can influence the induction of estrus in response to male introduction in goats (Mellado et al., 1994). In the present study, we found that High and Medium ranking goats were significantly heavier than Low ranking goats, but the body weight of animals showing oestrus was not different to that of the animals not showing oestrus. All the animals used in this experiment were in an adequate body condition, and this could explain the lack of effect of weight on expression of oestrus and ovulation. Thus, the potential role of body weight under natural conditions merits further study.

In conclusion, the social rank of the female affects the induction of oestrous behaviour by the male effect in the Australian cashmere goat. Thus, detection of oestrus and mating may be impaired in subordinate compared to dominant does, and this could result in differences on the time of conception.

Acknowledgements

We would like to thank: Kate and Steve Gray, Gabriel García, Dean Thomas and John Beesley for their help in sampling the animals, Kris Hunt and Margaret Blackberry for determining hormone concentrations. The study was partially supported by grant 34924-B from CONACyT, México.

References

Alvarez, R.L., 2000. Efecto de la anosmia y la conducta social sobre la secreción de LH y ovulación de cabras anéstricas inducidas a ciclar mediante el efecto hembra. (tesis de maestría). México, D. F., México: Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, UNAM.

- Alvarez, R.L., Ducoing, W.A.E., Zarco, Q.L., Trujillo, G.A.M., 1999. Conducta estral, concentraciones de LH y función lútea en cabras en anestro estacional inducidas a ciclar mediante el contacto con cabras en estro. *Vet. Méx.* 30, 25-31.
- Alvarez, R.L., Zarco, Q.L., 2001. Los fenómenos de bioestimulación sexual en ovejas y cabras. *Vet. Méx.* 32, 117-129.
- Alvarez R.L., Martin G. B., Galindo M.F., Zarco Q.L., 2002. Estimulación sexual hembra-hembra en caprinos. En: 1er Curso Internacional sobre Feromonas y Bioestimulación Sexual. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, UNAM, México, Febrero 6-8 de 2002.
- Alvarez R.L., Martin G. B., Galindo M.F., Zarco Q.L., 2003. Social dominance of female goats affects their response to the male effect. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 84, 119-126.
- Barroso, F.G., Alados, C.L., Boza, J., 2000. Social hierarchy in the domestic goat: effect on food habits and production. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 69, 35-53.
- Berger J., 1986. *Wild horses of the Great Basin. Social competition and population size.* Chicago: Chicago University Press.
- Bolaños, J.M., Forsberg, M., Kindahl, H., Rodríguez-Martínez, H., 1998. Biostimulatory effects of estrous cows and bulls on resumption of ovarian activity in postpartum anestrus Zebu (*Bos indicus*) cows in the humid tropics. *Theriogenology* 49, 629-636.
- Chemineau, P., 1987. Possibilities for using bucks to stimulate ovarian and estrus cycles in anovulatory goats - a review. *Livest. Prod. Sci.* 17, 135-147.
- Chemineau, P., Normant, E., Ravault, J.P., Thimonier, J., 1986a. Induction and persistence of pituitary and ovarian activity in the out-of-season lactating dairy goat after a treatment combining a skeleton photoperiod, melatonin and the male-effect. *J. Reprod. Fertil.* 78, 497-504.
- Chemineau, P., Levy, F., Thimonier, J., 1986b. Effects of anosmia on LH secretion, ovulation and estrus behaviour induced by males in the anovular Creole goat. *Anim. Reprod. Sci.* 10, 125-132.
- Claus, R., Over, R., Dehnhard M., 1990. Effect of male odour on LH secretion and the induction of ovulation in seasonally anoestrous goats. *Anim. Reprod. Sci.* 22, 27-38.
- Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D., Guinness, F.E., 1982. *Red deer: behavior and ecology of two sexes.* Chicago: University of Chicago press.

- Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D., Guinness, F.E., 1984. Maternal dominance, breeding success and birth sex ratio in red deer. *Nature* 308, 358-360.
- Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D., Guinness, F.E., 1986. Great expectations: dominance, breeding success and offspring sex ratios in red deer. *Anim. Behav.* 34, 460-471.
- Côté, D.S., Festa-Bianchet, M., 2001. Reproductive success in female mountain goats: the influence of age and social rank. *Anim. Behav.* 62, 173-181.
- de Castro, T., Rubianes, E., Menchaca, A., Rivero, A., 1999. Ovarian dynamics, serum estradiol and progesterone concentrations during the interovulatory interval in goats. *Theriogenology* 52, 399-411.
- Dobson, H., Smith, R.F., 1998. Stress and subfertility. *Reprod. Domest. Anim.* 33, 107-111.
- Dobson, H., Ribadu, A.Y., Noble, K.M., Tebble, J.E., Ward, W.R., 2000. Ultrasonography and hormone profiles of adrenocorticotrophic hormone (ACTH)-induced persistent ovarian follicles (cysts) in cattle. *J. Reprod. Fertil.* 120, 405-410.
- Festa-Bianchet, M., 1991. The social system of bighorn sheep: grouping patterns, kinship and female dominance rank. *Anim. Behav.* 42, 71-82.
- Gales, N. J., Williamson, P., Higgins, L. V., Blackberry, M. A., James, I., 1997. Evidence for a prolonged postimplantation period in the Australian sea lion (*Neophoca cinerea*). *J. Reprod. Fertil.* 111, 159-63.
- Galindo, F.A., 1994. The relationship between behaviour and the occurrence of lameness in dairy cows (PhD thesis). University of Cambridge, England.
- LeBoeuf, B.J., 1974. Male-male competition and reproductive success in elephant seals. *Am. Zoologist* 14, 163-176.
- Manogue, K., Candland, D., Leshner, A., 1975. Dominance status and adrenocortical reactivity to stress in squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Primates* 16, 457-463.
- Martin, G. B., Oldham, C. M., Lindsay, D. R., 1980. Increased plasma LH levels in seasonally anovular Merino ewes following the introduction of rams. *Anim. Reprod. Sci.* 3, 125-32.
- Martin, G.B., Oldham, C.M., Cognié, Y., Pearce, D.T., 1986. The physiological response of anovulatory ewes to the introduction of rams - a review. *Livest. Prod. Sci.* 15, 219-247.
- Martin, P., Bateson, P., 1990. *Measuring behaviour, an introductory guide*. Cambridge University Press.

- Matteri, R.L., Watson, J.G., Moberg GP., 1984. Stress or acute adrenocorticotrophin treatment suppresses LHRH-induced LH release in the ram. *J. Reprod. Fertil.* 72, 385-393.
- Mellado, M., Vera, A., Loera, H., 1994. Reproductive performace of crossbred goats in good or poor body condition exposed to bucks before breeding. *Small. Rum. Res.* 14, 45-48.
- Orihuela, A., 2000. Some factors affecting the behavioural manifestation of estrus in cattle: a review. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 70, 1-16.
- Ott, R.S., Nelson, D.R., Hixon, J.E., 1980. Effect of the male on initiation of estrous cycle of goats. *Theriogenology* 13, 183-190.
- Otten, W., Puppe, B., Kanitz, E., Schön, P., Stabenow B., 2002. Physiological and behavioural effects of different success during social confrontation in pigs with prior dominance experience. *Physiol. Behav.* 75, 127-133.
- Pedersen, L.H., Rojkittikhun, E., Edquist, L.A., 1993. Postweaning grouped sows: effects of aggression on hormonal patterns and oestrous behaviour. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 38, 25-39.
- Pedersen, L.J., Heiskanen, T., Damn, B.I., 2003. Sexual motivation in relation to social rank in pair-housed sows. *Anim. Reprod. Sci.* 75, 39-53.
- Phogat, J.B., Smith, R.F., Dobson, H., 1997. Effect of adrenocorticotrophic hormone on gonadotrophin-releasing hormone-induced luteinizing hormone secretion in vitro. *Anim. Reprod. Sci.* 48,53–65.
- Phogat, J.B., Smith, R.F., Dobson, H., 1999a. Effect of adrenocorticotrophic hormone (ACTH 1–24) on ovine pituitary gland responsiveness to exogenous pulsatile GnRH and oestradiol-induced LH release in vivo. *Anim. Reprod. Sci.* 55, 193–203.
- Phogat, J.B., Smith, R.F., Dobson, H., 1999b. Effect of transport on pituitary responsiveness to exogenous pulsatile GnRH and oestradiol-induced LH release in intact ewes. *J. Reprod. Fertil.* 116, 9–18.
- Pusey, A., Williams, J. and Goodall, J., 1997. The influence of dominance rank on the reproductive success of female chimpanzees. *Science* 277, 828-831.
- Rasmussen, D.D., Malven, P.V., 1983. Effects of confinement stress on episodic secretion of LH in ovariectomized sheep. *Neuroendocrinology* 36, 392-396.
- Rekwot, P.I., Ogwu, D., Oyedipe, E.O., Sekoni, V.O., 2001. The role of pheromones and biostimulation in animal production. *Anim. Reprod. Sci.* 65, 157-170.

- Restall, B.J., 1991. Separating the sheep from the goats. Reproduction in the Australian goat. In: Restall, B.J., Pattie, W.A. (Ed.), Breeding cashmere goats. A collection of articles presented to meetings of goat breeders. New South Wales Department of Agriculture and Fisheries and The University of Queensland, Australia, pp 71-81.
- Restall, B.J., Restall, H., Walkden-Brown, S.W., 1995. The induction of ovulation in anovulatory goats by estrus females. *Anim. Reprod. Sci.* 40, 299-303.
- Sapolsky, R., Mott, G., 1987. Social subordination in a wild primate is associated with suppressed HDL-cholesterol concentrations. *Endocrinology* 121, 1605-1610.
- Sapolsky, R. and Ray, J., 1989. Styles of dominance and their correlates among wild Olive Baboons (*Papio anubis*). *Am. J. Primatology* 18:1-13.
- Shipka, M.P., Ellis, L.C., 1999. Effects of bull exposure on postpartum ovarian activity of dairy cows. *Anim. Reprod. Sci.* 54, 237-244.
- Shively, C., Kaplan, J., 1984. Effects of social factors on adrenal weight and related physiology of *Macaca fascicularis*. *Physiol. Behav.* 33, 777-782.
- StatSoft, Inc., 1998. STATISTICA for Windows [Computer program manual]. StatSoft Inc., Tulsa, OK.
- Summers, T., Hunter, A., Summers, C., 1997. Female social reproductive roles affect central monoamines. *Brain Res.* 767, 272-278.
- Walkden-Brown, S.W., Restall, B.J., Henniawati., 1993a. The male effect in the Australian cashmere goat. 1. Ovarian and behavioural response of seasonally anovulatory does following the introduction of bucks. *Anim. Reprod. Sci.* 32, 41-53.
- Walkden-Brown, S.W., Restall, B.J., Henniawati., 1993b. The male effect in the Australian cashmere goat. 3. Enhancement with buck nutrition and use of estrus females. *Anim. Reprod. Sci.* 32, 69-84.
- Walkden-Brown, S.W., Restall, B.J., Norton, B.W., Scaramuzzi, R.J., 1994. The "female effect" in Australian cashmere goats. Effect of season and diet quality on the LH and testosterone response of bucks to oestrous does. *J. Reprod. Fert.* 100, 521-531.
- Zarco, Q.L., Rodríguez, E.F., Angulo, M.R.B., Valencia, M.J., 1995. Female to female stimulation of ovarian activity in the ewe. *Anim. Reprod. Sci.* 39, 251-258.

Table 1. Basal levels, mean concentration and number of LH pulses in dominant and subordinate anoestrous goats at two periods after exposure to males. ^{a,b}. For a given column and sampling period, different superscript indicates significant differences ($P<0.05$) between dominant and subordinate goats. Values are mean \pm sem.

	n	Basal concentration (ng/ml)	Mean concentration (ng/ml)	Pulses per 4 h
<i>Early response period</i>				
Dominant	5	1.07 \pm 0.11 ^a	1.79 \pm 0.14 ^a	2.6 \pm 0.54 ^a
Subordinate	5	0.89 \pm 0.06 ^a	1.30 \pm 0.15 ^b	1.2 \pm 0.37 ^b
<i>Delayed response period</i>				
Dominant	5	1.20 \pm 0.19 ^a	1.78 \pm 0.35 ^a	0.80 \pm 0.37 ^b
Subordinate	4	1.41 \pm 0.11 ^a	2.06 \pm 0.16 ^a	1.15 \pm 0.28 ^b

Table 2. Association index with the male, incidence of estrus and ovulation and intervals from the introduction of the males to estrus and to ovulation in goats classified according to dominance groups. ^{a, b}. Different superscripts indicate significant differences within a column ($P<0.05$).

	n	Association index with the male ($x \pm \text{sem}$)	Does in estrus (%)	Does ovulating (%)	Days to estrus ($x \pm \text{sem}$)	Days to ovulation ($x \pm \text{sem}$)
High dominance (SI: 0.67-1)	18	0.031 \pm 0.004 ^a	94.4 ^a	100 ^a	6.8 \pm 0.17 ^a	7.6 \pm 0.23 ^a
Medium dominance (SI: 0.34-.66)	19	0.032 \pm 0.005 ^a	89.5 ^a	94.7 ^a	6.2 \pm 0.44 ^a	7.3 \pm 0.32 ^a
Low dominance (SI: 0.0-0.33)	13	0.025 \pm 0.005 ^a	53.8 ^b	92.3 ^a	6.2 \pm 0.35 ^a	7.5 \pm 0.39 ^a

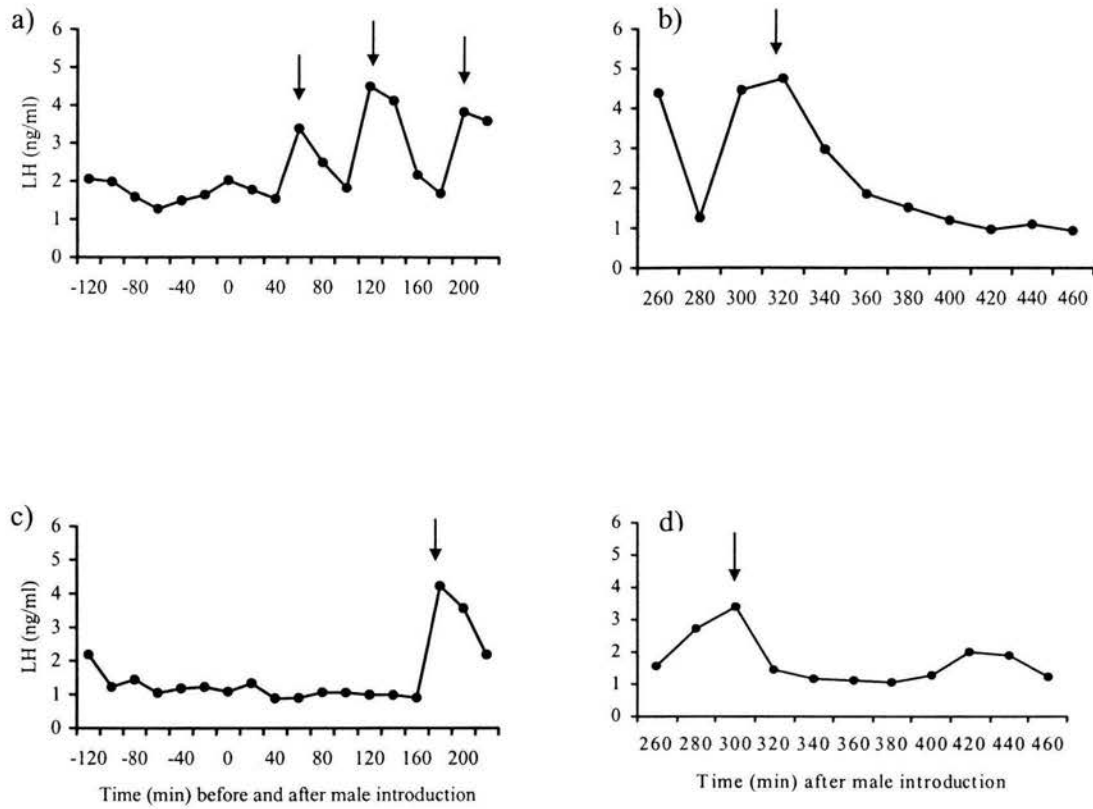


Fig. 1. Examples of LH profiles in a) a dominant goat during the early response period, b) a dominant goat during the delayed response period, c) a subordinate goat during the early response period and d) a subordinate doe during the delayed response period. Significant pulses are indicated by arrows.

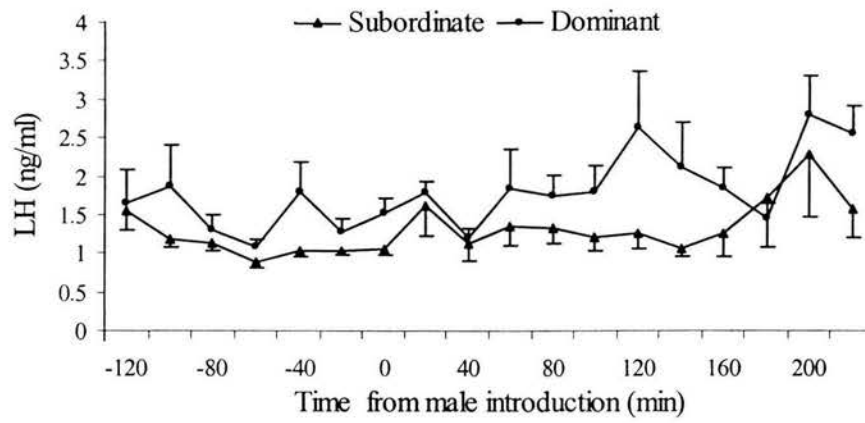


Fig. 2. Mean concentration of LH (\pm sem) during the 6 hours of sampling in the 5 dominant and 5 subordinate goats of the early response period.

VI. Experimento 4

Relación entre la dominancia de las hembras bioestimuladoras y su capacidad de inducir la ovulación en cabras anéstricas

L. Alvarez^{1}, G.B. Martin², F. Galindo¹, L.A. Zarco¹*

¹Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, DF, AP 04510, México

²School of Animal Biology, Faculty of Natural & Agricultural Sciences, The University of Western Australia, Crawley 6009, Australia

*Autor para correspondencia: Tel.: 52-55-58480515, Fax: 52-55-58-48-05-14, E-mail: alorenzo@servidor.unam.mx (Lorenzo Alvarez R.).

Resumen

El presente experimento tuvo como objetivo determinar el efecto de la condición de dominancia de cabras en estro sobre su capacidad inductora de la ovulación en sus compañeras anéstricas. Se utilizaron 60 cabras separadas en dos grupos de 30 hembras cada uno. En ambos grupos se realizó un estudio conductual para determinar la experiencia individual en interacciones agonistas y calcular el índice de éxito individual (Ie). En el grupo I, las 10 hembras de mayor dominancia (mayor Ie) fueron inducidas al estro mediante inyecciones de progesterona y propionato de estradiol. En el grupo II la inducción estral se realizó en las 10 hembras de menor dominancia (menor Ie). Se determinaron los niveles de progesterona en las hembras no tratadas de los dos grupos durante 25 días desde el momento en que concluyó el tratamiento hormonal en las hembras bioestimuladoras. Luego del tratamiento hormonal, se continuó el estudio conductual registrando además el número de eventos de micción que ocurrían en cada grupo. La información fue analizada mediante las pruebas Kruskal-Wallis, Mann-Whitney y χ^2 . Las hembras tratadas en el grupo I presentaron una mayor frecuencia de micción que las del grupo II (0.125 ± 0.03 y 0.03 ± 0.02 eventos/hora respectivamente; $P=0.06$). La proporción de animales no tratados que ovularon fue similar entre grupos. El intervalo a la ovulación en las hembras no tratadas del grupo I fue menor al del grupo II (7.33 ± 0.79 y 11.21 ± 0.66 días \pm ee respectivamente; $P < 0.05$). Se concluye que las cabras dominantes con estro inducido hormonalmente orinan más frecuentemente que cabras subordinadas en la misma

condición, y esto está asociado con una más rápida inducción de la ovulación en sus compañeras anéstricas.

Palabras clave: Bioestimulación sexual; efecto hembra; dominancia; ovulación.

Introducción

En varias especies animales, la comunicación social entre individuos del grupo puede afectar el estado reproductivo (Suinos: Delcroix *et al.*, 1990; Pearce y Pearce, 1992; Primates: Stern y McClintock, 1998; Weller y Weller, 1997; Ungulados: Wayne *et al.*, 1989; Wright *et al.*, 1994; O'Callaghan *et al.*, 1994; Restall *et al.*, 1995). En ovejas (Martin *et al.*, 1986, revisión) y cabras (Alvarez y Zarco, 2001, revisión) que se encuentran cerca de su estación reproductiva, la interacción socio-sexual con el macho resulta en el inicio sincronizado de la actividad sexual. El grado de contacto entre las hembras en anestro y el semental es el principal factor que determina la magnitud de su respuesta (Chemineau, 1987), siendo mayor y más rápida en aquellos animales que mantienen mayor cercanía con el macho (Alvarez *et al.*, 2003). La respuesta depende además, de las características conductuales del semental introducido al rebaño de hembras, obteniéndose una mejor respuesta cuando el macho utilizado tiene mayores calificaciones en pruebas de libido (Cohen-Tannoudji *et al.*, 1986; Rodríguez-Iglesias *et al.*, 1991; Walkden-Brown *et al.*, 1993), lo que se relaciona con una mayor conducta de cortejo y un mayor estímulo sobre las hembras anéstricas (Walkden-Brown *et al.*, 1993).

Aunque la mayoría de los estudios sobre estimulación socio-sexual en cabras ha investigado la influencia del macho sobre la actividad reproductiva de las hembras (Alvarez y Zarco, 2001, revisión), se sabe que la presencia de hembras en estro puede también tener un efecto inductor de la actividad sexual en sus compañeras anéstricas (Walkden-Brown *et al.*, 1993; Restall *et al.*, 1995; Alvarez *et al.*, 1999; Alvarez, 2000) e incluso alterar la duración de algunas fases del ciclo estral ya existente (Romano, 2002). Dicho “efecto hembra” parece estar afectado por factores similares a los que afectan el efecto del macho (Alvarez y Zarco, 2001, revisión), ya que un mayor grado de contacto con las hembras en celo permite una mayor respuesta ovulatoria de las hembras en anestro (Zarco *et al.*, 1995).

En otras especies se sabe que la condición de dominancia le permite a las hembras en estro participar con mayor intensidad en interacciones homosexuales (Pedersen *et al.*,

1993; Orihuela, 2000). En estudios sobre el efecto de la dominancia en la respuesta al efecto macho en cabras se ha encontrado que la conducta sexual en las hembras subordinadas expuestas al semental es con frecuencia inhibida (Alvarez *et al.*, 2003; Alvarez *et al.*, 2004). Dado que la intensidad con que se interactúa con el individuo bioestimulador (macho ó hembra en estro) resulta fundamental para la magnitud de la respuesta (Chemineau, 1987; Zarco *et al.*, 1995), el que las hembras en estro utilizadas como bioestimuladoras sean capaces de interactuar con sus compañeras no cíclicas sin inhibición alguna puede ser un elemento que incremente la respuesta ovulatoria al fenómeno, y esto podría conseguirse cuando se utilicen hembras con alta jerarquía como individuos bioestimuladores.

El objetivo de este experimento fue determinar si las cabras dominantes en estro tienen una mayor capacidad que las hembras subordinadas en estro para inducir la ovulación en sus compañeras anéstricas.

Material y métodos

Se utilizaron 60 cabras adultas identificadas en anestro y divididas aleatoriamente en dos grupos de 30 animales alojados en corrales distantes entre sí. En cada grupo se determinó la dominancia de cada una de las cabras y se les clasificó en dominancia alta, media o baja. Una vez determinada la jerarquía en ambos grupos, se indujo el estro en 10 hembras de cada uno de ellos mediante inyecciones de progesterona (40 mg) aplicados en días alternados durante 14 días, seguidos por una inyección de 0.5 mg de propionato de estradiol (Walkden-Brown *et al.*, 1993; Restall *et al.*, 1995). En el **Grupo I** la inducción hormonal del estro se realizó en las 10 cabras de mayor dominancia, de forma que la hembras bioestimuladoras fueron dominantes y las receptoras del estímulo fueron subordinadas. En el **Grupo II** la inducción hormonal se aplicó a las 10 cabras subordinadas, de modo que éstas fueron las bioestimuladoras y las dominantes recibieron el estímulo.

Con la finalidad de determinar los niveles de progesterona como indicativos de ovulación (de Castro *et al.*, 1999), todos los animales fueron sangrados diariamente durante 25 días desde el momento en que concluyó el tratamiento hormonal de las hembras bioestimuladoras (día 0 del experimento).

Se comparó entre grupos la frecuencia relativa promedio de diferentes tipos de interacciones sociales entre las hembras bioestimuladoras y las receptoras del estímulo durante los 4 días siguientes al día 0. La información se analizó utilizando las pruebas Kruskal-Wallis y Mann-Whitney mediante el paquete Statistica de StatSoft® (StatSoft, 1998). El porcentaje de cabras que respondió con ovulación al efecto hembra en cada grupo de dominancia se comparó mediante la prueba de χ^2 .

Resultados

En las figuras 5 y 6 se presenta gráficamente la escala jerárquica creada a partir del índice de éxito de cada cabra en los grupos I y II respectivamente.

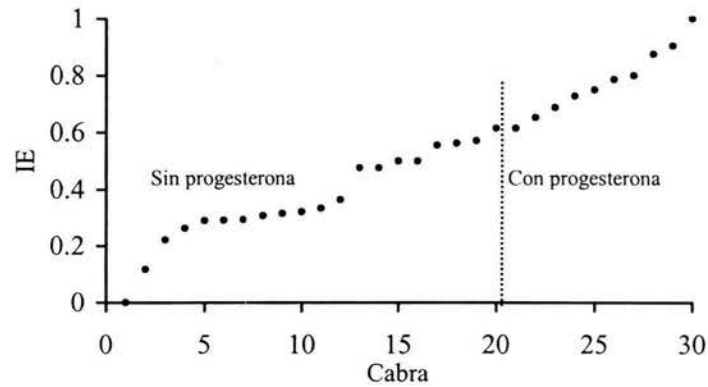


Figura 5. Representación individual del índice de éxito (IE) de las cabras del grupo I especificando los animales que recibieron el tratamiento con progesterona.

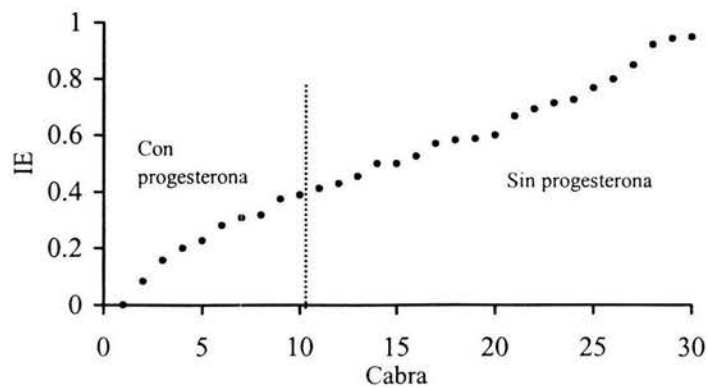


Figura 6. Representación individual del índice de éxito (IE) de las cabras del grupo II especificando los animales que recibieron el tratamiento con progesterona.

Porcentajes de ovulación de las cabras no tratadas

Un 75% de las cabras no tratadas en el grupo I ovularon después de finalizado el tratamiento de sus compañeras dominantes. En el grupo II, el 70% de las cabras no tratadas ovuló luego de terminar el tratamiento de sus compañeras subordinadas.

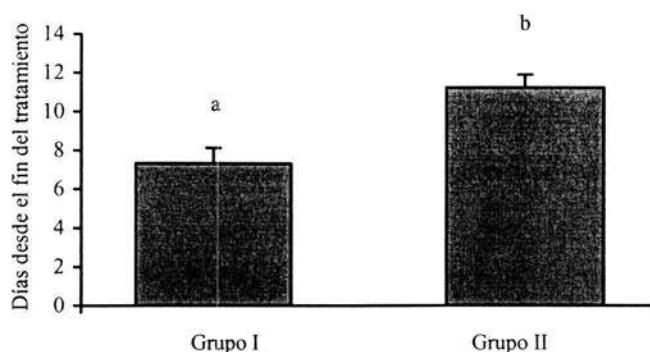


Figura 7. Intervalo (días±eem) desde el final del tratamiento en las hembras bioestimuladoras hasta la ovulación en sus compañeras no tratadas. ^{a,b} Literales diferentes indican diferencia estadística entre grupos ($P<0.05$).

Tiempo desde el fin del tratamiento a la ovulación

El tiempo transcurrido desde el fin del tratamiento en las bioestimuladoras hasta la ovulación de las hembras no tratadas fue diferente entre grupos. Las hembras del grupo I ovularon con mayor rapidez ($P<0.05$) que las del grupo II (7.33 ± 0.79 y 11.21 ± 0.66 días±eem respectivamente; Figura 7).

Agresión emitida y recibida

Las hembras no tratadas del grupo I (subordinadas) emitieron agresión con menor frecuencia ($P<0.05$) que la emitida por las no tratadas (dominantes) del grupo II (0.50 ± 0.15 y 0.70 ± 0.09), y la recibieron con mayor frecuencia (0.83 ± 0.16 y 0.28 ± 0.06 respectivamente, $P<0.01$, eventos/hora±eem, Figura 8a y 8b).

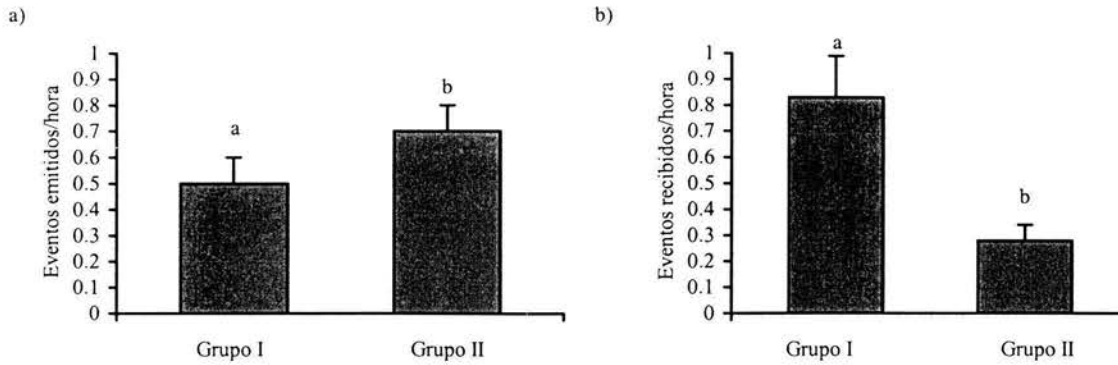


Figura 8. Frecuencia en la emisión (a) y recepción (b) de conductas que culminaron en evasión en las hembras bioestimuladas. ^{a,b} Literales diferentes indican diferencia estadística entre grupos ($P < 0.05$).

Aunque existió una diferencia numérica importante, la agresión emitida por las hembras bioestimuladoras no fue estadísticamente diferente ($P > 0.05$) entre grupos (1.03 ± 0.28 y 0.67 ± 0.19 , para el grupo I y II respectivamente; Figura 9a). La agresión recibida por las hembras bioestimuladoras del grupo II, que eran subordinadas, fue superior ($P < 0.01$) a la recibida por las del grupo I, que eran dominantes (1.51 ± 0.31 y 0.37 ± 0.07 respectivamente, eventos/hora \pm eem; Figura 9b).

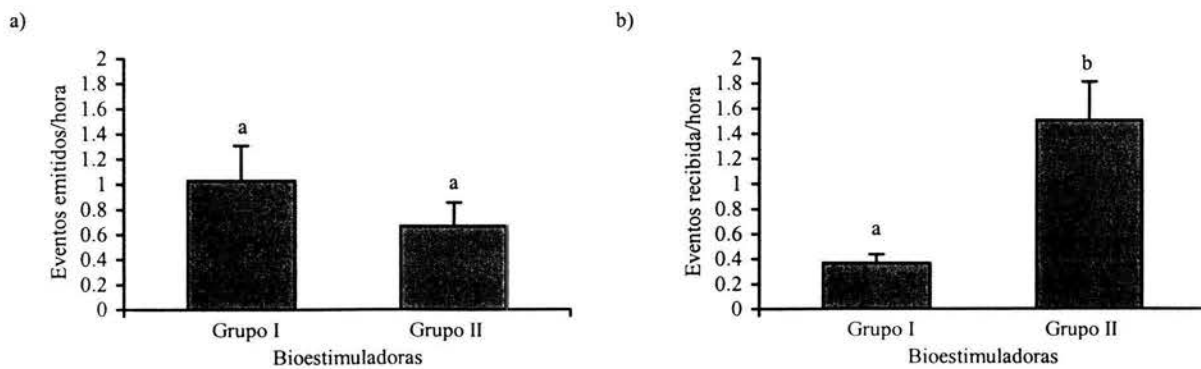


Figura 9. Frecuencia en la emisión (a) y recepción (b) de conductas que culminaron en evasión en las hembras bioestimuladoras. ^{a,b} Literales diferentes indican diferencia estadística entre grupos ($P < 0.05$).

Conductas sexuales emitidas y recibidas

Las hembras no tratadas emitieron conductas sexuales (monta y cortejo) con la misma frecuencia en ambos grupos (0.01 ± 0.009 y 0.08 ± 0.04 ; $P>0.05$), y también las recibieron en forma similar (0.03 ± 0.02 y 0.04 ± 0.02 ; $P>0.05$, grupo I y II respectivamente).

La frecuencia de emisión y recepción de conductas sexuales en las hembras bioestimuladoras fue similar en ambos grupos (emisión: 0.25 ± 0.12 y 0.67 ± 0.03 ; $P>0.05$; recepción: 0.20 ± 0.09 y 0.76 ± 0.47 ; $P>0.05$, grupo I y II respectivamente).

Afiliación emitida y recibida

La frecuencia en la emisión de afiliación fue similar en las hembras no tratadas de ambos grupos (0.08 ± 0.03 y 0.10 ± 0.04 ; $P>0.05$), al igual que la recibida (0.10 ± 0.03 , 0.25 ± 0.10 ; $P>0.05$, grupo I y II respectivamente).

La frecuencia en la emisión y recepción de afiliación fue similar entre las hembras bioestimuladoras de ambos grupos (emisión: 0.47 ± 0.20 y 0.16 ± 0.08 ; $P>0.05$; recepción: 0.13 ± 0.05 , 0.16 ± 0.07 ; $P>0.05$, grupo I y II respectivamente).

Frecuencias de micción

Las hembras no tratadas del grupo I orinaron con mayor frecuencia que las del grupo II (0.11 ± 0.02 , 0.04 ± 0.01 , $P<0.05$, grupo I y II respectivamente; Figura 10a).

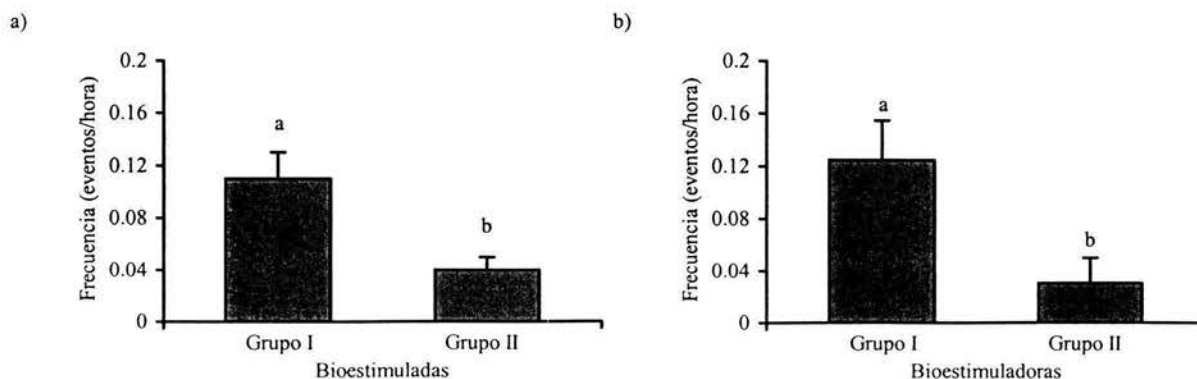


Figura 10. Frecuencia (eventos/hora \pm em) de micción en las hembras bioestimuladas (a) y bioestimuladoras (b) en cada grupo. ^{a,b} Literales diferentes indican diferencia estadística entre grupos ($P=0.06$).

Las hembras bioestimuladoras del grupo I tendieron a orinar con más frecuencia que las del grupo II (0.125 ± 0.03 , 0.03 ± 0.02 , grupo I y II respectivamente; $P=0.06$; Figura 10b).

La frecuencia con que se presentó la micción en el total de las hembras ($n=30$) del grupo I fue mayor a la presentada en las del grupo II ($n=30$; 0.11 ± 0.01 y 0.04 ± 0.01 respectivamente; $P=0.005$; Figura 11).

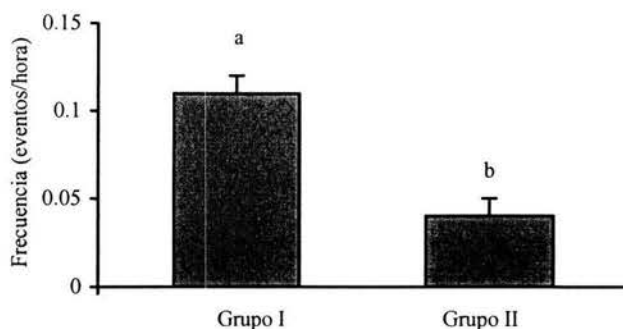


Figura 11. Frecuencia (eventos/hora \pm eem) de micciones en el total ($n=30$) de las hembras de cada uno de los grupos. ^{a,b} Literales diferentes indican diferencia estadística entre grupos ($P<0.05$).

Discusión

Las proporciones similares de hembras ovulando en ambos grupos y el hecho de que por lo menos el 20% de las cabras ya ciclaba en cada uno de ellos en el día cero del experimento, sugiere que los animales estaban entrando a su estación sexual anual. Sin embargo, la ovulación se presentó con mayor rapidez en el grupo I, estimulado por hembras dominantes (Figura 7). El adelantamiento en el momento a la ovulación luego del contacto con cabras en estro ya ha sido sugerido por Romano (2002), quien encontró que la presencia de hembras en proestro/estro acelera la presentación del estro en sus compañeras sincronizadas por medios hormonales artificiales. Aún cuando el mecanismo por el cual se reduce el intervalo al estro y ovulación no ha sido identificado, se sabe que la estimulación visual, táctil, auditiva y olfativa pueden tener una participación importante. Así, las vacas que son expuestas olfativamente a moco cervical de otras hembras en estro mejoran su grado de sincronía luego de inyecciones de prostaglandina (Izard y Vandenberg, 1982), y reducen su anestro posparto (Wright *et al.*, 1994). El componente conductual que implicaría mayor estimulación visual, táctil y auditiva ha sido identificado en machos con alto

desempeño sexual (medido en el número de montas y eyaculaciones alcanzadas; Perkins y Fitzgerald, 1994), en machos con experiencia (Rodríguez-Iglesias *et al.*, 1991) y en machos con alta libido (Lindsay y Signoret, 1980). En el caso del efecto hembra, la mayor actividad de las hembras dominantes podría ejercer un grado de estimulación superior al dado por las subordinadas. En nuestro experimento, aún cuando no se logró observar una mayor actividad en las cabras dominantes, la mayor frecuencia de micción en las hembras del grupo I (tanto bioestimuladoras dominantes como bioestimuladas subordinadas, Figura 10a, 10b y 11) podría explicar la anticipación del momento de la ovulación en las hembras bioestimuladas de este grupo.

En los fenómenos de bioestimulación sexual, el adelantamiento de la ovulación se ha reportado en casos en que la estimulación recibida por las hembras es más intensa. Así, en ovejas cuyo ciclo estral ha sido sincronizado con esponjas vaginales y que se mantienen en contacto continuo con el macho, el intervalo a la ovulación se reduce significativamente comparado con el de las hembras cuyo contacto con el semental es intermitente (Romano *et al.*, 2001). Del mismo modo, la presencia continua del macho adelanta el inicio del estro en cabras cuyo ciclo estral ha sido sincronizado mediante prostaglandinas o progestágenos (Romano, 1998), lo que sugiere también un adelantamiento en el momento a la ovulación, presumiblemente provocado por un estímulo socio-sexual más intenso.

La sincronía reproductiva en especies estacionales ocurre principalmente debido a la acción de factores ambientales y sociales (Ims, 1990). Dentro de los elementos sociales que más influyen en la inducción de sincronía reproductiva se encuentra la emisión de “mensajes químicos” en secreciones como moco cervical y orina (Estes, 1972; Izard y Vandenberg, 1982; Wright *et al.*, 1994; Thompson, 1995), la presencia de tales mensajes permite que los machos de diferentes especies puedan diferenciar entre las secreciones de una hembra que se encuentra en estro de otra que no lo está (Blissit *et al.*, 1990; Murphy *et al.*, 1994). Por otro lado, se ha argumentado que un mayor nivel de estrés interfiere con la respuesta reproductiva de los individuos que lo padecen, sin embargo, en el presente trabajo, aún cuando las cabras subordinadas no tratadas recibieron agresión con mayor frecuencia, ello no evitó que su ovulación se presentara con mayor rapidez. Todo esto en conjunto sugiere una alta importancia de la posible mayor emisión feromonal presentada en

ése grupo, dada la mayor frecuencia de micción. En próximos estudios, se deberá considerar una medida del grado de estrés al que se encuentran expuestos los individuos de diferentes grupos sociales de acuerdo a la agresión recibida o las evasiones que tienen que realizar.

Los resultados permiten concluir que las cabras dominantes con estro inducido hormonalmente orinan más frecuentemente que cabras subordinadas en la misma condición, y esto está asociado con una más rápida inducción de la ovulación en sus compañeras anéstricas.

Agradecimientos

Los autores agradecen la colaboración de los MVZ Rocío Arvizu y Juan A. Luna en la toma y procesamiento de muestras sanguíneas, al igual que la Maestra Susana Rojas y MVZ Clara Murcia por la determinación hormonal en laboratorio.

Referencias

- Alvarez RL, Ducoing WAE, Zarco QL, Trujillo GAM. Conducta estral, concentraciones de LH y función lútea en cabras en anestro estacional inducidas a ciclar mediante el contacto con cabras en estro. *Vet Méx* 1999;30:25-31.
- Alvarez RL. Efecto de la anosmia y la conducta social sobre la secreción de LH y ovulación de cabras anéstricas inducidas a ciclar mediante el efecto hembra. (tesis de maestría). México, D. F., México: Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, UNAM, 2000.
- Alvarez RL, Zarco QL. Los fenómenos de bioestimulación sexual en ovejas y cabras. *Vet Méx* 2001;32:117-129.
- Alvarez RL, Martin GB, Galindo MF, and Zarco QL. Social dominance of female goats affects their response to the male effect. *Appl Anim Behav Sci* 2003;84:119-126.
- Alvarez L, Zarco L, Galindo F, Blache D, Martin GB. Effect of social rank on LH secretion, estrus and ovulation in response to the male effect in the Australian cashmere goat. *Appl Anim Behav Sci* 2004:Enviado.
- Blissit MJ, Bland KP, Cottrell DF. Discrimination between odors of fresh estrous and non-estrous ewe urine by rams. *Appl Anim Behav Sci* 1990;25:51-59.

- Chemineau P. Possibilities for using bucks to stimulate ovarian and oestrus cycles in anovulatory goats - a review. *Livest Prod Sci* 1987;17:135-147.
- Cohen-Tannoudji J, Locatelli A, Signoret JP. Non-pheromonal stimulation by the male of LH release in the anoestrous ewe. *Physiol Behav* 1986;36:921-924.
- de Castro T, Rubianes E, Menchaca A, Rivero A. Ovarian dynamics, serum estradiol and progesterone concentrations during the interovulatory interval in goats. *Theriogenology* 1999;52:399-411.
- Delcroix I, Mauget R, Signoret JP. Existence of synchronization of reproduction at the level of the social group of the European wild boar (*Sus scrofa*). *J Reprod Fertil* 1990;89:613-617.
- Estes RD. The role of the vomeronasal organ in mammalian reproduction. *Mammalia* 1972;36:315-341.
- Ims RA. The ecology and evolution of reproductive synchrony. *Trends Ecol Evol* 1990;5:135-140.
- Izard MK, Vandenberg JG. Priming pheromones from oestrous cows increase synchronization of oestrus in dairy heifers after PGF-2 injection. *J Reprod Fertil* 1982;66:189-196.
- Lindsay DR, Signoret JP. Influence of behaviour on reproduction. *Proc. 9th Int. Congr. Anim Reprod and AI Madrid*. Ministry of Agriculture 1980;1:83-92.
- Martin GB, Oldham CM, Cognié Y, Pearce DT. The physiological response of anovulatory ewes to the introduction of rams - a review. *Livest Prod Sci* 1986;15:219-247.
- Murphy BP, Miller KV, Marchinton RL. Sources of reproductive chemosignals in female white-tailed deer. *J Mammal* 1994;75:781-786.
- O'Callaghan D, Donovan A, Sunderland SJ, Boland MP, Roche JF. Effect of the presence of male and female flockmates on reproductive activity in ewes. *J Reprod Fertil* 1994;100:497-503.
- Orihuela A. Some factors affecting the behavioural manifestation of oestrus in cattle: a review. *Appl Anim Behav Sci* 2000;70:1-16.
- Pearce GP, Pearce AN. Contact with a sow in oestrus or a mature boar stimulates the onset of oestrus in weaned sows. *Vet Rec* 1992;130:5-9.

- Pedersen LJ, Rojkittikhun T, Einarsson S, Edqvist L-E. Postweaning grouped sows: effects of aggression on normal patterns and oestrous behaviour. *Appl Anim Behav Sci* 1993;38:25-39.
- Perkins A, Fitzgerald JA. The behavioral component of the ram effect: the influence of ram sexual behavior on the induction of estrus in anovulatory ewes. *J Anim Sci* 1994;72:51-55.
- Restall BJ, Restall H, Walkden-Brown S.W. The induction of ovulation in anovulatory goats by oestrus females. *Anim Reprod Sci* 1995;40:299-303.
- Rodríguez-Iglesias RM, Cicciooli N H, Irazoqui H, Rodríguez BT. Importance of behavioural stimuli in ram-induced ovulation in seasonally anovular Corriedale ewes. *Appl Anim Behav Sci* 1991;30:323-332.
- Romano JE. The effect of continuous presence of bucks on hastening the onset of estrus in synchronized does during the breeding season. *Small Rum Res* 1998;30:99-103.
- Romano JE, Fernandez Abbella D, Villegas N. A note on the effect of continuous ram presence on estrus onset, estrus duration and ovulation time in estrus synchronized ewes. *Appl Anim Behav Sci* 2001;73:193-198.
- Romano JE. Does in proestrus-estrus hasten estrus onset in does estrous synchronized during breeding season. *Appl Anim Behav Sci* 2002;77:329-334.
- StatSoft, Inc., 1998. STATISTICA for Windows [Computer program manual]. StatSoft Inc., Tulsa, OK.
- Stern K, McClintock MK. Regulation of ovulation by human pheromones. *Nature* 1998;392:177-179.
- Thompson K. Flehmen and birth synchrony among female sable antelope, *Hippotragus niger*. *Anim Behav* 1995;50:475-484.
- Walkden-Brown SW, Restall BJ, Henniawati. The male effect in the Australian cashmere goat. 3. Enhancement with buck nutrition and use of oestrus females. *Anim Reprod Sci* 1993;32:69-84.
- Wayne NL, Malpoux B, Karsch FJ. Social cues can play a role in timing onset of the breeding season of the ewe. *J Reprod Fertil* 1989;87:707-713.

Weller A, Weller L. Menstrual synchrony under optimal conditions: Bedouin families. *J Comp Psychol* 1997;111:143-151.

Wright IA, Rhind SM, Smith AJ, Whyte TK. Female-female influences on the duration of the post-partum anoestrous period in beef cows. *Anim Reprod* 1994;59:49-53.

Zarco QL, Rodríguez EF, Angulo MRB, Valencia MJ. Female to female stimulation of ovarian activity in the ewe. *Anim Reprod Sci* 1995;39:251-258.

VII. Discusión general y conclusiones

Discusión general y conclusiones

En su conjunto, los resultados de este trabajo demuestran que los fenómenos de bioestimulación sexual en cabras son influenciados por la condición de dominancia y subordinación de los animales involucrados.

Es bien sabido que el grado de contacto con el macho afecta la respuesta al fenómeno (revisiones: Chemineau, 1987; Alvarez y Zarco, 2001), ello encaja perfectamente con el hecho de que las hembras dominantes, que tuvieron un mayor índice de asociación con el semental ovularon y/o presentaron estro con mayor rapidez o en mayor proporción que las hembras subordinadas. Sin embargo, no queda del todo claro si la ovulación adelantada es consecuencia o causa de las diferencias en el índice de asociación con el macho, ya que se debe tomar en cuenta que en uno de nuestros experimentos las hembras dominantes tuvieron una mayor respuesta en secreción de LH que las subordinadas, a pesar de que las reducidas dimensiones del corral no permitían que se establecieran diferencias en la cercanía con el macho. En próximas investigaciones será útil determinar si las hembras dominantes son, por su mera condición de dominancia, más capaces de mantenerse cerca del macho durante su proceptividad (Tilbrook *et al.*, 1990; Tilbrook y Cameron, 1990) o si un ambiente endocrino presumiblemente diferente las hace más sensibles a estímulos sexuales.

La “experiencia perdedora” y su expresión en diferentes contextos socio-sexuales también habrá de ser revisada en sus efectos durante la proceptividad y receptividad de las hembras. En ovejas, el temperamento, medido en situaciones de reto novedosas para el animal puede afectar su conducta reproductiva. Así, las ovejas con temperamento “atrevido” tienden a iniciar su reproducción antes que las “vergonzosas” o “tímidas”, y tienen un mayor éxito en el destete de crías (Réale *et al.*, 2000). Por otro lado, ovejas identificadas como “calmadas” tienden a manifestar una mayor proceptividad y receptividad que las “nerviosas” (Gelez *et al.*, 2003), situación que permitiría a las primeras ser montadas y gestadas en primer lugar, como ocurrió en el experimento 1, y con mucha probabilidad habría ocurrido en el experimento 3 de haberse permitido la monta fértil. También es posible que las hembras subordinadas, al recibir mayor número de

interacciones agresivas se vean sometidas a un estrés que inhibe su expresión sexual, aunque no necesariamente su ovulación..

Resulta por lo tanto tentador, tratar de explicar algunos resultados con base en el nivel de estrés crónico al que podría estar expuesto cada individuo del grupo de acuerdo a su condición de dominancia. Se sabe, por ejemplo, que la respuesta fisiológica ante situaciones de estrés es benéfica para un animal en el corto plazo, pero puede ser perjudicial si es prolongada o repetida constantemente (Friend, 1991; Wingfield y Sapolsky, 2003); a tal mecanismo de inhibición reproductiva se le suele referir como la hipótesis de la “castración fisiológica” (Schoech *et al.*, 1991). La elevación crónica de glucocorticoides como causa de inhibición en la secreción de hormonas sexuales y falla reproductiva en varias especies está muy bien y ampliamente documentada en la literatura (Suter y Schwartz, 1985; Liptrap y Cummings, 1991; Moberg, 1991; Negro-Villar, 1993; Viveiros y Liptrap, 1995, 1999; Schiml-Webb *et al.*, 2001; Wingfield y Sapolsky, 2003); se sabe también que situaciones de estrés tienden a disminuir la conducta de las hembras durante la proceptividad y receptividad (Carter, 1992a, 1992b). Sin embargo, dado que las acciones requeridas para mantener la dominancia pueden, en sí mismas, ser causas directas de estrés (Sapolsky y Ray, 1989; Creel *et al.*, 1992, 1996, 1997; Creel, 2001; Sands y Creel, 2004), no es necesariamente lógico que el grado de estrés sea mayor en animales subordinados que en dominantes (Sapolsky y Ray, 1989; Abbot *et al.*, 2003; Sands y Creel, 2004). Así, aunque los estudios demuestran que los niveles altos de glucocorticoides pueden asociarse tanto a rangos de dominancia alta como baja, es más común encontrar niveles mayores de dichas hormonas en animales dominantes que en subordinados (Sands y Creel, 2004). Curiosamente, algunos estudios han encontrado que, a diferencia de los animales subordinados, los individuos dominantes con niveles elevados de glucocorticoides presentan patrones normales en su secreción de hormonas reproductivas (Abbot *et al.*, 1981; Creel *et al.*, 1992; Ziegler *et al.*, 1995). En este sentido, resulta interesante que en el último experimento de este trabajo las cabras subordinadas ovularon más rápidamente en respuesta al efecto hembra a pesar de que recibieron mucho más interacciones agresivas que las dominantes. Sin embargo, al no haber machos presentes en dicho trabajo, no es posible saber si dichas hembras subordinadas habrían tenido una expresión inadecuada de

los signos de estro, como ocurrió en las cabras subordinadas expuestas al efecto macho en los experimentos previos. En cabras no existe información sobre el grado de estrés al que están expuestos los individuos de diferente rango social, por lo que conocer las correlaciones endocrinas y conductuales de animales dominantes y subordinados ayudaría a determinar si la hipótesis de la “castración fisiológica” es aplicable en rumiantes con estructura social similar.

Se concluye que, luego de la introducción del macho, las cabras dominantes mantienen un mayor grado de contacto con el semental, lo que favorece que ovulen y/o muestren estro en primer lugar o en mayor proporción que las subordinadas. Además, las hembras dominantes tienen una mayor activación de la secreción de LH después de la introducción de los machos. Todo esto podría explicar, al menos en parte, la más temprana fecha de concepción de las hembras dominantes de algunos rumiantes silvestres. Por otra parte, es posible que las hembras dominantes sean más efectivas que las subordinadas para inducir la actividad ovárica en sus compañeras, lo que podría estar relacionado con su mayor frecuencia de micción y dispersión de feromonas.

Referencias

- Abbott DH, McNelly AS, Lunn SF, Hulme MJ, Burden FJ. Inhibition of ovarian function in subordinate female Marmoset monkeys (*Callithrix jacchus*). *J Reprod Fertil* 1981;63:335-345.
- Abbott DH, Keverne EB, Bercovitch FB, Shively CA, Mendoza SP, Saltzman W, Snowdon CT, Ziegler TE, Banjevic M, Garland T Jr, Sapolsky RM. Are subordinates always stressed? A comparative analysis of rank differences in cortisol levels among primates. *Horm Behav* 2003;43:67-82.
- Alvarez RL, Zarco QL. Los fenómenos de bioestimulación sexual en ovejas y cabras. *Vet Méx* 2001;32:117-129.
- Carter S. Neuroendocrinology of sexual behavior in the female. En: Becker J, Breedlove S, Crews D (editores). *Behavioral Endocrinology*. Cambridge: MIT Press, 1992a:71-96.
- Carter S. Hormonal influences on human sexual behavior. En: Becker J, Breedlove S, Crews D (editores). *Behavioral Endocrinology*. Cambridge: MIT Press, 1992b:131-142.
- Chemineau P. Possibilities for using bucks to stimulate ovarian and oestrus cycles in anovulatory goats - a review. *Livest Prod Sci* 1987;17:135-147.
- Creel S, Creel NM, Wildt DE, Monfort SL. Behavioral and endocrine correlates of reproductive suppression in Serengeti dwarf mongooses. *Anim Behav* 1992;43:231-245.
- Creel S, Creel NM, Monfort SL. Social stress and dominance. *Nature* 1996;379:12.
- Creel S, Creel NM, Mills GLM, Monfort SL. Rank and reproduction in cooperatively breeding African wild dogs: behavioral and endocrine correlates. *Behavioral Ecol* 1997;8:298-306.
- Creel S. Social dominance and stress hormones. *Trends in Ecol and Evolution*, 2001;16:491-497.
- Friend TH. Symposium: response of animals to stress. Behavioral aspects of stress. *J Dairy Sci* 1991;74:292-303.
- Gelez H, Lindsay DR, Blache D, Martin GB, Fabre-Nys C. Temperament and sexual experience affect female sexual behaviour in sheep. *Appl Anim Behav Sci* 2003;84:81-87.

- Liptrap RM, Cummings E. Steroid concentrations in follicular fluid of sows treated with dexamethasone. *Anim Reprod Sci* 1991;26:303-310.
- Moberg GP. How behavioral stress disrupts the endocrine control of reproduction in domestic animals. *J Dairy Sci* 1991;74:304-311.
- Negro-Villar A. Stress and other environmental factors affecting fertility in men and women: overview. *Environ Health Perspective* 1993;101:59-64.
- Réale D, Gallant BY, Leblanc M, Festa-Bianchet M. Consistency of temperament in bighorn ewes and correlates with behaviour and life history. *Anim Behav* 2000;60:589-597.
- Sands J, Creel S. Social dominance, aggression and faecal glucocorticoid levels in a wild population of wolves, *Canis lupus*. *Anim Behav* 2004;67:389-396.
- Sapolsky RM, Ray JC. Styles of dominance and their endocrine correlates among wild Olive Baboons (*Papio anubis*). *American J Prim* 1989;18:1-13.
- Schimpl-Webb PA, Temple JL, Rissman EF. Glucocorticoids affect gonadotropin-releasing hormone immunoreactivity in musk shrew brain. *General and Comparative Endocrinology* 2001;123:163-169.
- Schoech SJ, Mumme RL, Moore MC. Reproductive endocrinology and mechanisms of breeding inhibition in cooperatively breeding Florida scrub jays, *Aphelocoma c. coerulescens*. *Condor* 1991;93:354-364.
- Suter D, Schwartz N. Effects of glucocorticoids on secretion of luteinizing hormone and follicle-stimulating hormone by female rat pituitary cells in vitro. *Endocrinology* 1985;117:849-854.
- Tilbrook AJ, Cameron AWN. The contribution of the sexual behaviour of rams to successful mating of ewes under field conditions. En: Oldham CM, Martin GB, Purvis IW (Editores): *Reproductive physiology of Merino Sheep. Concepts and consequences*. School of Agriculture (Animal Science), The University of Western Australia: 1990: 143-160.
- Tilbrook AJ, Hemsworth PH, Toop JS, Cameron AWN. Parallel changes in the proceptive and receptive behaviour of the ewe. *Appl Anim Behav Sci* 1990; 27:73-92.

- Viveiros MM, Liptrap RM. Altered ovarian follicle function in ACTH-treated gilts. *Anim Reprod Sci* 1995;40:107-119.
- Viveiros MM, Liptrap RM. Glucocorticoid influence on porcine granulosa cell IGF-I and steroid hormone production in vitro. *Theriogenology* 1999;51:1027-1043.
- Wingfield JC, Sapolsky RM. Reproduction and resistance to stress: when and how. *J Neuroendocrinology* 2003;15:711-724.
- Ziegler TE, Scheffler G, Snowdon CT. The relationship of cortisol levels to social environment and reproductive functioning in female cotton-top tamarins, *Saguinus oedipus*. *Horm Behav* 1995;29:407-424.