

Los fenómenos de bioestimulación sexual en ovejas y cabras



Lorenzo Álvarez Ramírez*
Luis A. Zarco Quintero**

Abstract

The introduction of males and estrous females among anestric goats and ewes induces synchronous ovulations in the following 3-5 days (the male and female effect). The signal of males is partly pheromonal, and this leads to an increase in the frequency of pulses of the luteinizing hormone (LH). The percentage of responding females to the male odor is lower than for females in direct contact with males, and it indicates that all senses are probably involved in the response but none is necessary. In spite of the small evidence, it appears that the female effect produces the same mechanisms. The first induced ovulation is silent in a variable percentage of females, and followed by a short luteal phase. A second LH peak is then released, inducing a second ovulation and the formation of a normal corpus luteum. Depth of anoestrus and sexual activity of males affect the response too: increasing the percentage of silent ovulations and of short ovarian cycles when the anoestrus is deep and the male is sexually inactive. Depth of anoestrus affects the female effect response. In this review, all senses and factors that are probably involved in the response to the male and female effect are discussed.

Key words: SEXUAL BIOSTIMULATION, MALE EFFECT, FEMALE EFFECT, PHEROMONES, EWES, GOATS.

Resumen

La introducción del macho y hembras en estro a grupos de ovejas y cabras anéstricas, provoca una respuesta ovulatoria sincronizada en los primeros tres a cinco días siguientes (efectos macho y hembra). La señal del macho es principalmente feromonal y desencadena un incremento en la frecuencia y amplitud de los pulsos de la hormona luteinizante (LH). El porcentaje de hembras ovulando en respuesta al olor del macho es menor que cuando existe contacto físico total con el semental, esto último indica que otros sentidos están involucrados en la mediación del fenómeno pero ninguno es indispensable. La poca evidencia existente, parece indicar que el mecanismo que desencadena el efecto hembra es el mismo. En un porcentaje variable de hembras, la primera ovulación inducida es silenciosa y es seguida por una fase lútea corta. La fase lútea corta se sigue de un segundo pico de LH y la ovulación inducida origina un cuerpo lúteo de características normales. La profundidad del anestro y la actividad sexual del macho afectan la respuesta. Cuando el anestro es profundo y los machos manifiestan poca actividad sexual el porcentaje de ovulaciones silenciosas y de ciclos cortos se incrementa. En el efecto hembra, la profundidad del anestro reduce también la respuesta. En la presente revisión se discuten todos los sentidos y los factores que probablemente están involucrados en la respuesta a los efectos macho y hembra.

Palabras clave: BIOESTIMULACIÓN SEXUAL, EFECTO MACHO, EFECTO HEMBRA, FEROMONAS, OVEJAS, CABRAS.

Recibido el 4 de mayo de 2000 y aceptado el 27 de noviembre de 2000.

* Centro de Enseñanza Práctica e Investigación en Producción y Salud Animal (CEPIPSA), Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Nacional Autónoma de México, 04510, México, D.F. E-mail:alorenzo@servidor.unam.mx

** Departamento de Reproducción, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Nacional Autónoma de México, 04510, México, D.F.

Introducción

Los ciclos reproductivos en los animales obedecen a situaciones que, al ser interpretadas, determinan la conveniencia o no de su presentación. La actividad sexual en la mayoría de estos últimos se inicia sólo si se cumple la siguiente regla: "Las condiciones presentes deberán ser tales, que aseguren una probabilidad alta de supervivencia tanto a la cría como a la madre". Con el propósito de determinar si tal condición se cumple, el animal utiliza una serie de mecanismos complejos que tienen como fin informar sobre el estado actual del medio y que durante su evolución le han permitido prever las características del mismo en un periodo determinado.¹

En ovejas (*Ovis aries*) y cabras (*Capra hircus*) domésticas se ha reconocido al fotoperíodo como el elemento principal en la regulación de la actividad reproductiva,^{2,3} iniciándose ésta en el momento en que los días empiezan a reducir su duración, lo que permite, entre otras ventajas, que los nacimientos se sucedan en la época en que la disponibilidad de forraje es mayor.¹ En estas dos especies, otro elemento regidor de los ciclos reproductivos y su expresión lo representa la presencia de compañeros con actividad sexual manifiesta; la presentación de actividad reproductiva, al inicio de la estación natural de apareamiento, se acelera si existen machos activos o hembras en estro en el rebaño.⁴⁻⁷ Al papel estimulante de la presencia del macho sobre la actividad sexual de las hembras en anestro se le conoce como "efecto macho",^{4,5} mientras que cuando dicha estimulación obedece a la presencia de hembras activas sexualmente, al fenómeno se le conoce como "efecto hembra".^{6,7} Para referirse a uno o ambos fenómenos se ha utilizado el término de bioestimulación sexual.^{7,8}

Efecto macho

En ovejas y cabras que se encuentran en anestro estacional, la introducción repentina del macho provoca el reinicio de la actividad reproductiva cíclica. Del total de las hembras expuestas al semental, un porcentaje alto ovula dentro de los primeros tres a cinco días. En ambas especies la introducción del macho resulta en un rápido aumento en la frecuencia de liberación de pulsos de la hormona luteinizante (LH), seguido por un pico preovulatorio de la misma gonadotropina y ovulación.^{4,5}

El efecto macho constituye un estímulo social que actúa para iniciar la actividad reproductiva tanto en ovejas como en cabras. Los primeros indicios del fenómeno se registraron cuando Underwood *et al.*⁹ demostraron la relación entre la fecha de introducción del carnero al rebaño y la época de partos, sugiriendo que las montas ocurren entre 20 y 25 días después del

primer contacto entre los animales de indistinto sexo. Desde entonces, el efecto macho se ha estudiado detalladamente en ovejas^{4,10,11} y cabras.¹²⁻²⁰

El interés en el estudio del efecto macho se ha centrado en algunos puntos particulares que son expuestos a continuación.

Aislamiento previo de los sexos

Las hembras en contacto continuo con el macho exhiben un patrón reproductivo estacional similar al observado en los animales completamente aislados de los machos y su pubertad no se acelera.^{4,5} La estimulación de hembras anéstricas mediante el efecto macho requiere de un periodo de aislamiento previo de los sexos, lo que sugiere que el macho debe representar un estímulo "novedoso".

El requisito de aislamiento previo es indispensable en las dos especies para que se presente el efecto macho, en él se debe considerar tanto su duración como su calidad. La calidad del aislamiento se refiere al hecho de que no deberá existir ningún grado de contacto entre las hembras y los machos, la hembra no será capaz de percibir al semental por ninguno de sus sentidos, eliminando las posibilidades de comunicación química (olfativa), visual, auditiva y táctil. En cabras se ha sugerido que el aislamiento de los sexos deberá ser de por lo menos tres semanas,⁵ mientras que en ovejas un aislamiento de dos semanas asegura una respuesta ovulatoria normal para el fenómeno.^{4,19,21} Se ha propuesto, sin embargo, que una mayor duración del aislamiento previo resulta en una respuesta más rápida y de proporción superior.^{4,5}

La distancia entre los sexos representa un elemento que puede tener grandes variaciones de acuerdo con las condiciones propias de las instalaciones en que los animales se encuentren. Según Álvarez *et al.* se han utilizado distancias desde 45 hasta 100¹⁷ metros sin que se presente alguna alteración al fenómeno. La distancia ideal parece depender de la comunicación que puede interferirse entre los sexos, de modo que distancias menores a las mencionadas podrían ser efectivas si se utiliza alguna estrategia para eliminar en la hembra la captación de señales provenientes del macho (barreras físicas, por ejemplo).

La respuesta

En todos los estados reproductivos, incluyendo las condiciones de anestro, la secreción de LH se caracteriza por su naturaleza pulsátil y es controlada por pulsos de secreción de GnRH desde el hipotálamo.^{2,3} En las hembras que no se encuentran ciclando, dichos pulsos se liberan con una frecuencia baja, controlados mediante un mecanismo de retroalimentación negati-

Cuadro 1

EFECTO DE LA INTRODUCCIÓN DEL MACHO SOBRE LA SECRECIÓN PULSÁTIL DE LH EN OVEJAS ANÉSTRICAS

	Total de ovejas	Con ovulación	Sin ovulación
Número de ovejas	11	7	4
Antes del macho			
Total de pulsos de LH	21	15	6
Intervalo entre pulsos (min)	427 ± 41	397 ± 32	480 ± 91
Amplitud de pulsos (ng/ml)	6.7 ± 1.2	5.9 ± 1.0	8.5 ± 2.8
Después del macho			
Total de pulsos de LH	59	45	14
Intervalo entre pulsos (min)	181 ± 47	120 ± 10	288 ± 108*
Amplitud de pulsos (ng/ml)	3.4 ± 0.6**	3.6 ± 0.8	3.0 ± 0.8

* Mayor que en las ovejas sin ovulación ($P < 0.05$).** Menor que antes de la introducción del macho ($P < 0.05$).

Modificado de las citas 25 y 28.

va por niveles mínimos de estradiol.²² En ambas especies, la introducción del macho induce un incremento rápido y dramático en la frecuencia y amplitud de los pulsos de la LH plasmática.^{15, 23} Este incremento en la actividad pituitaria estimula el desarrollo folicular, provocándose un pico preovulatorio de LH que induce a la ovulación.^{4,5,24}

En la cabra la secreción de LH pasa de 0.3 pulsos antes de la introducción del macho, a una frecuencia de 2.2 pulsos durante tres horas; la amplitud de los pulsos se aumenta de igual forma, pasando de 0.5 ng/ml antes de la entrada del macho a 1.7 ng/ml después del primer contacto (Figura 1).^{14,15} En la oveja, la alta frecuencia de secreción pulsátil de LH se mantiene al menos 12 horas, aunque la amplitud se reduce (Cuadro 1); se ha visto que el pico de LH ocurre con mayor frecuencia durante la noche que durante el día,²⁵ debido posiblemente a que la eficiencia para la recepción de feromonas se modifica de acuerdo con la hora del día²⁶ y a las reducciones diurnas en los valores de receptores cerebrales para el estradiol.²⁷ El tiempo desde la introducción del macho hasta el primer incremento en la LH liberada es corto, dos a cuatro minutos en ovejas (Figura 2) y cerca de 20 minutos en cabras.^{5,23,28,29}

En varios estudios, se ha visto que el incremento en la frecuencia pulsátil de LH es más importante que la amplitud de los pulsos para desencadenar el proceso ovulatorio.^{4,30} Las hembras que responden con ovulación a la introducción del macho alcanzan mayor frecuencia de pulsos de LH que las que no lo hacen.^{30,31} En todas las ovejas que ovularán, la introducción del

macho es seguida por un pico preovulatorio de LH luego de un periodo de 24-36 horas.^{23,31,32} La presentación del pico preovulatorio puede retrasarse o impedirse debido a prácticas de manejo propias del experimento;³³ a pesar de ello, la fase de desarrollo folicular inducida por el macho tiene una duración menor a 36 horas; en ausencia del efecto macho, la duración de dicha fase es más prolongada (60-70 horas).³⁴ En la mayoría de los casos, la ovulación se presenta dentro de las primeras 50 horas posteriores al contacto inicial con el macho.^{5,32,35}

En la cabra, el cambio en la secreción pulsátil de LH culmina en la ovulación de más del 95% de las hembras dentro de los primeros tres días posteriores a la introducción del macho.^{13,15} La primera ovulación inducida se asocia con conducta estral aproximadamente en 60% de los casos, dicha ovulación es seguida por un ciclo corto con duración de tres a ocho días en cerca

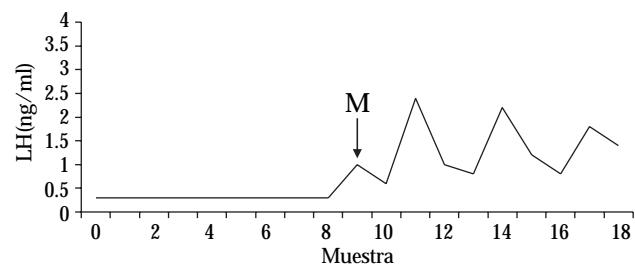


Figura 1. Concentraciones plasmáticas de LH con relación al momento de la introducción del macho (M) en la cabra doméstica. Las muestras sanguíneas se tomaron cada 20 minutos. Tomado de la cita 15 (con permiso).

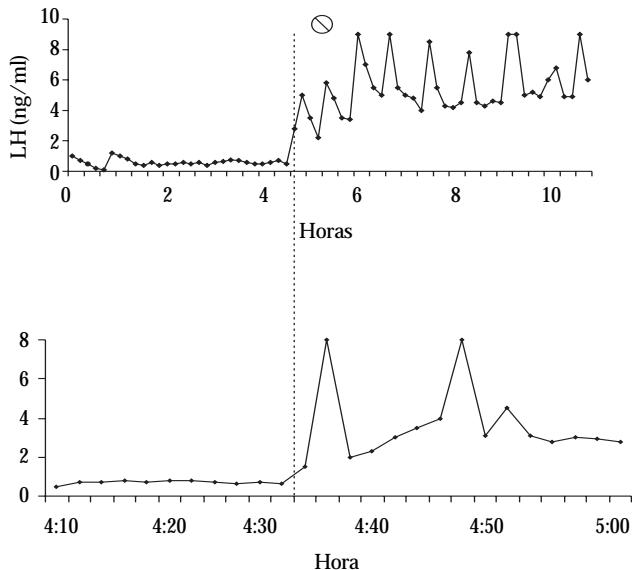


Figura 2. Niveles plasmáticos de LH con relación al momento de la introducción del macho en ovejas anéstricas. Las muestras sanguíneas fueron tomadas cada 10 minutos durante un periodo de 11 horas (gráfica superior), excepto durante el periodo de 60 minutos antes y después de la introducción del macho (○) en que se tomaron cada dos minutos (gráfica inferior). Nótese que los valores de LH se elevan inmediatamente después de la introducción del macho. Tomado de la cita 4 (con permiso).

de 75% de las hembras.⁵ Al igual que en la oveja,⁴ el ciclo corto se caracteriza por una secreción baja (o nula) y transitoria de progesterona por el cuerpo lúteo (CL; Figura 3).^{36,37} Despues del ciclo corto se presenta una segunda ovulación (Figura 3) cuyo CL es de duración normal y que en 90% de las hembras se acompaña de conducta estral. Así, todas las fases lúteas de duración normal permiten que la próxima ovulación se acompañe de conducta estral en todos los casos (Figura 4).^{4,5,13}

En la oveja la primera ovulación no se acompaña de conducta estral, pero la actividad cíclica iniciada permite un estro y ovulación normales 17 días después si se formó un CL de vida normal en la primera ovula-

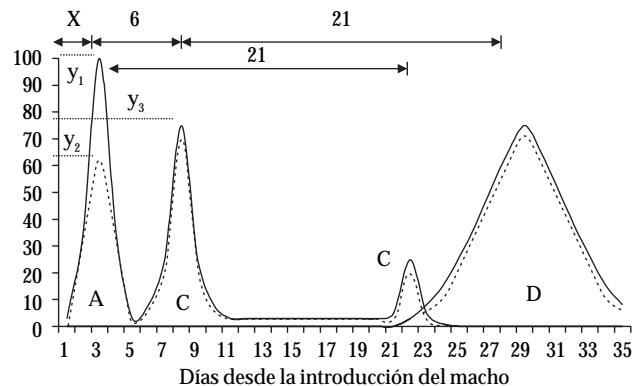


Figura 4. Representación esquemática de la respuesta ovulatoria (—) y estral (···) posterior a la introducción del macho en cabras anéstricas. Más de 90% (y_1) de las hembras ovulan dentro de los primeros tres días (x) después de la introducción del macho (pico A); esta primera respuesta ovulatoria es acompañada de conducta estral en 60% de los casos (y_2). La mayoría de las cabras (y_3) experimenta un ciclo corto y presenta una segunda ovulación seis días después (pico B); los animales no gestantes ovulan por tercera ocasión 21 días más tarde (pico D). El resto de las cabras (25%) presenta un ciclo de duración normal después de la primera ovulación y ovulan por segunda ocasión 21 días después (pico C). Todas las ovulaciones de los picos B, C y D se acompañan de conducta estral. X, Y_1 , Y_2 , y Y_3 pueden modificarse por la profundidad del anestro. Tomado de la cita 13 (con permiso).

ción.³⁸ En cerca de 50% de las hembras no sucede lo anterior y se presenta un ciclo corto que resulta en nueva ovulación cinco a seis días después sin manifestar todavía conducta estral.³⁹ Para que se dé la segunda ovulación, es posible que durante dicho ciclo corto la frecuencia pulsátil de LH permanezca elevada; la baja concentración de progesterona o su ausencia podría favorecer tal situación, permitiendo la aparición del segundo pico de LH.⁴ Despues del ciclo corto, el CL que se forma presenta características normales en cuanto a producción de progesterona y duración.³⁹ En algunas ovejas se presenta una recaída al estado de anestro posterior a la primera ovulación inducida por el macho, la proporción de hembras en las que sucede lo anterior depende de la época del año (Figura 5),²¹ la

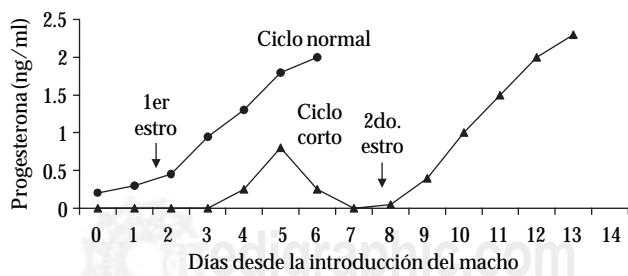


Figura 3. Niveles plasmáticos de progesterona en cabras expuestas a la presencia del macho. Se puede identificar claramente la ocurrencia de ciclos cortos con una duración de tres a ocho días en la primera ovulación inducida. Tomado de la cita 36 (con permiso).

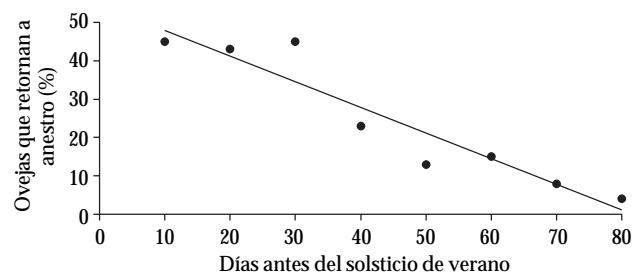


Figura 5. Efecto de la época del año sobre la recaída al estado de anestro en ovejas inducidas mediante el efecto macho. Las hembras retornan al anestro en mayores proporciones y con mayor rapidez conforme el solsticio de verano se acerca. Modificado de las citas 21 y 38.

duración del contacto con el macho⁴⁰ y del estado nutricional de ambos.¹⁸

La respuesta en ovulación es similar entre hembras adultas y jóvenes (primerizas),⁴¹ teniendo estas últimas una mayor tendencia a presentar ovulaciones silenciosas.^{41,42}

Emisión del estímulo

Como consecuencia de que los machos castrados pierden la capacidad de provocar el efecto, parece que su habilidad para estimular la actividad sexual en las hembras depende principalmente de andrógenos;^{43,44} se sabe que la lana y el vellón del macho, al igual que sus extractos, inducen respuestas características del efecto,⁴⁵⁻⁴⁷ y que la producción de las glándulas sebáceas de la piel se estimula en presencia de esteroides.^{48,49} El papel de los andrógenos en el grado de estimulación dado por los machos ha quedado probado al demostrararse que las secreciones de los sementales con mayores niveles de testosterona desencadenan una respuesta mayor en las hembras.⁴⁸ Aunque las sustancias involucradas en el efecto macho no han sido identificadas, algunos ácidos grasos se han mencionado como responsables en la estimulación feromonal.⁴⁹⁻⁵³

No es posible, sin embargo, considerar al efecto macho como el resultado exclusivo de la comunicación química, ya que la respuesta está afectada por otros factores. Se ha identificado un componente conductual en el fenómeno: Los machos que manifiestan una actividad sexual más intensa logran mayores cantidades de hembras inducidas que aquellos con los mismos niveles de andrógenos pero con menor actividad,^{44,54,55} en tales casos la estimulación emitida tendría componentes visuales, auditivos y táctiles cuya medición se hace difícil.

Aunque no se ha probado que la comunicación visual sea importante en la manifestación del fenómeno,⁵⁶ algunas evidencias sugieren que dicho sentido podría estar implicado.^{5,57} Se ha sugerido que parte de la respuesta obtenida en hembras que no pueden detectar al macho por medio del olfato (anósmicas), se debe al reconocimiento visual de la conformación típica del macho por las hembras.⁵⁸ Es posible que en la respuesta no mediada por información feromonal se encuentre involucrado un proceso de aprendizaje, en donde la experiencia de las hembras para distinguir a los machos activos de los inactivos sea fundamental. Así aunque se ha demostrado que la estimulación feromonal es sumamente importante, otros factores que no han sido muy bien definidos se encuentran involucrados.^{18,58}

Recepción del estímulo

Los medios que utilizan las hembras para detectar a los machos son variados y muy complejos. Durante algún

tiempo se pensó que el efecto macho respondía a estímulos feromoniales casi de manera exclusiva;⁵⁹ sin embargo, en la actualidad se ha probado la participación de otros sentidos en forma igualmente importante.

Al momento, los esfuerzos por identificar las vías de estimulación en el efecto macho se han centrado en la comunicación feromonal, revisando la importancia de los sistemas olfatorios. La información feromonal puede ejercer su efecto mediante dos vías olfativas claramente distintas entre sí: a) El sistema olfatorio principal (SOP), que recibe los estímulos sensoriales desde la mucosa olfatoria y se conecta con el resto del sistema nervioso central a través del bulbo olfatorio principal,⁶⁰ y b) el sistema olfatorio accesorio (SOA), que recibe los estímulos del órgano vomeronasal (órgano de Jacobson) y conecta a otros centros del cerebro mediante el bulbo olfatorio accesorio.⁶⁰ En ambos sistemas existen vías desde los bulbos olfatorios hasta centros del hipotálamo que controlan eventos relacionados con la reproducción,⁶¹ particularmente los que regulan la secreción de LH,⁶² por lo que es de esperarse que las feromonas ejerzan su efecto mediante dichas conexiones.

La exposición olfativa de cabras anóstricas exclusivamente al vellón del macho cabrío es suficiente para inducir ovulaciones, aunque la respuesta es menor a la lograda con el contacto directo.^{57,63} La supresión del sentido del olfato (anosmia, eliminación del SOP), reduce en aproximadamente 50% la ovulación en respuesta a la introducción del macho.¹⁴ La existencia de respuesta aun en las hembras anósmicas indica que la respuesta al efecto macho está mediada, también, por factores diferentes a los feromoniales y que existe una sustitución de las vías principales de percepción olfativa.

Por el contrario, en ovejas con buliectomía olfatoria (eliminación tanto del SOP como del SOA), la introducción del macho provoca una respuesta similar en magnitud a la presentada en las hembras intactas,⁵⁸ sugiriéndose una sustitución total de los mecanismos que las hembras utilizan para detectar al macho, recurriendo a sentidos diferentes del olfato. A pesar de lo anterior, otros trabajos han demostrado que la sola exposición olfativa a la lana del carnero logra una respuesta superior a la observada en las hembras que no fueron expuestas,^{45,51} pero siempre menor a la observada en las hembras en contacto con el macho.

La estimulación feromonal aislada pocas veces ha probado ser tan eficiente como el contacto total con el macho. En ovejas⁶⁴ se ha logrado provocar la ovulación en el total de las hembras expuestas a sustancias que contienen el olor característico del macho. Sin embargo, otros estudios^{17,45,47,51} no han encontrado los mismos resultados, por lo que se ha sugerido que el contacto físico y la conducta del macho son factores fundamentales que deben estar presentes para que la respuesta

sea la máxima posible. La necesidad del contacto físico con el macho podría indicar que, al igual que sucede con cerdas,⁶⁵ tiene la función de facilitar la transferencia de feromonas masculinas, aunque, como se ha dicho, el total de la respuesta difícilmente puede ser una consecuencia exclusiva de la estimulación feromonal. Así, la existencia de respuesta en hembras que no reciben información feromonal confirma la posible participación de sentidos como el tacto, la vista y el oído en la mediación del fenómeno.

Factores que modifican la respuesta

El intervalo entre la introducción de los machos y la primera ovulación, la expresión de signos estrales durante dicha ovulación y la frecuencia de ciclos cortos después de la inducción de ovulación constituyen valores sujetos a variación, lo que indica que el efecto macho no representa un fenómeno de “sí o no” y que las características de la respuesta están determinadas por la interacción de gran cantidad de factores. Los factores pueden clasificarse en dos categorías: El complejo intensidad-duración del estímulo^{40,66} y la profundidad del anestro en las hembras.^{5,13,18}

Intensidad y duración del estímulo

La intensidad del estímulo dado por el macho modifica la proporción de hembras que responde con ovulación. Se considera que el estímulo adquiere mayor intensidad cuando se permite un grado de contacto más alto entre hembras y machos, lo que logra su máximo cuando existe contacto físico total.^{5,57} En ovejas se han descrito resultados en los que se obtiene una respuesta total sólo si el contacto entre los sexos ocurre; el contacto físico con el macho permite un grado de estimulación mayor al que se logra con sólo su olor, contacto visual o auditivo.⁶⁷

Otro factor que puede alterar la intensidad del estímulo es la proporción de machos en la población de las hembras. El incremento en el número de machos aumenta la tasa de ovulación,⁵ al favorecer la mayor cantidad de interacciones directas que una hembra puede experimentar con los sementales. Además, un mayor número de machos introducidos incrementa las fuentes directas de feromonas y otros estímulos.⁵

El estado nutricional del macho es un factor importante en la determinación de la respuesta ovulatoria. Los machos alimentados con dietas de mejor calidad manifiestan mayor capacidad para estimular la ovulación en hembras anéstricas.¹⁸ Lo anterior está relacionado con la capacidad del macho para aumentar la intensidad del estímulo, manifestando una mayor actividad de cortejo y niveles superiores de testosterona¹⁸ cuando no existen carencias nutricionales. De este

modo, la libido del macho representa una causa de variación importante en la respuesta obtenida;^{18, 68, 69} los efectos de la edad y la raza del macho pueden ser consecuencia, también, de las variaciones en la libido del semental.⁴⁴

Cuando el macho es retirado sólo algunas horas después de que fue introducido, la ovulación se bloquea, ello indica que su presencia continua es el elemento que desencadena la presentación del pico preovulatorio de LH^{31,44} al mantener la secreción tónica de la gonadotropina con frecuencias elevadas (Figura 6).⁷⁰ Si el macho es retirado antes de la ovulación, la secreción pulsátil de LH reduce su frecuencia y los niveles de la gonadotropina se tornan basales, característicos del anestro estacional.⁷¹

Profundidad del anestro

La eficiencia del efecto macho está relacionada, también, con la profundidad del anestro en las hembras, de modo que cuando la introducción de los machos se realiza durante la época de anestro profundo, la primera ovulación se retrasa al compararla con la que se obtiene mediante la introducción de machos con hembras en anestro superficial.^{13,72} De igual forma, la profundidad del anestro modifica también la frecuencia de aparición de estros conductuales asociados a la primera ovulación, así como la presentación de ciclos cortos, de manera que mientras más profundo es el anestro menor será la presentación de conducta estral y mayor la proporción de ciclos cortos (Figura 7).^{5,13} En ovejas, la respuesta al efecto macho depende del periodo transcurrido desde el parto,⁷³ y de la proporción de hembras ciclando espontáneamente en el rebaño (Figura 8).⁷² Así aunque no se han notificado casos de falla total del efecto macho, cuando el anestro es demasiado profundo no se alcanza su eficiencia máxima.

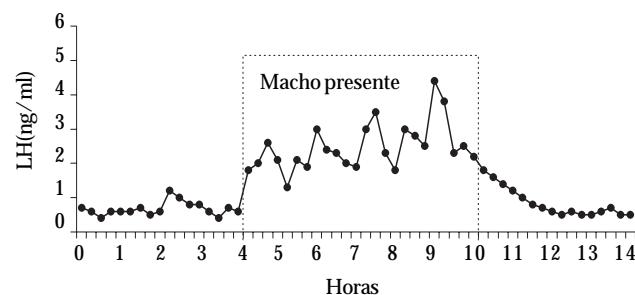


Figura 6. Efecto de la introducción y retiro del macho sobre la secreción de LH en ovejas anéstricas. Los altos niveles (en frecuencia y amplitud) de secreción de LH requieren de la presencia continua del semental. Inmediatamente después de la remoción del macho, la secreción pulsátil de LH se reduce y los niveles retoman valores basales similares a los existentes previo a su introducción. Tomado de la cita 70 (con permiso).

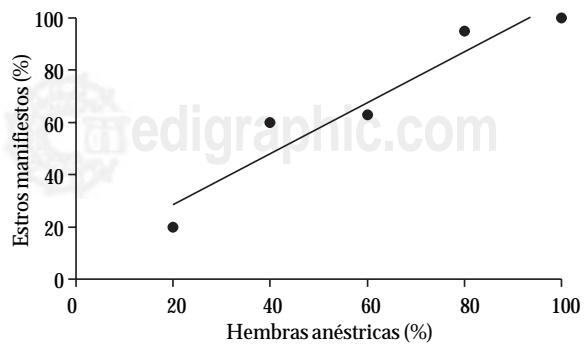
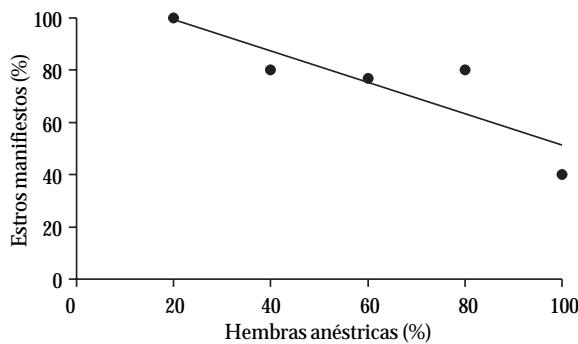


Figura 7. Efecto de la profundidad del anestro (representado por la proporción de hembras anéstricas) sobre la frecuencia de presentación conductual del estro en la primera ovulación inducida por el macho (izquierda) y la frecuencia de presentación de ciclos cortos (derecha) en la cabra doméstica. Tomado de la cita 13 (con permiso).

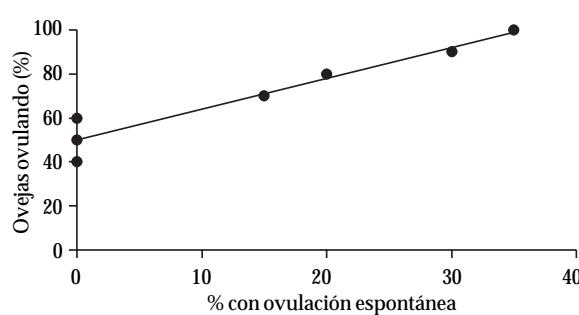
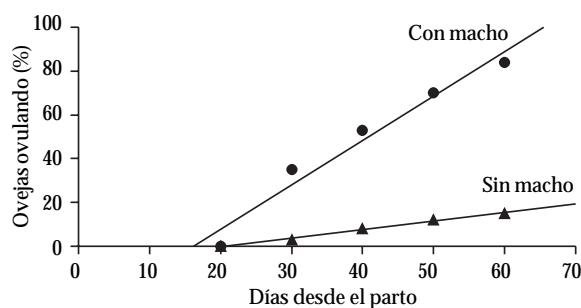


Figura 8. Efecto de la profundidad del anestro sobre la respuesta de ovejas anéstricas al efecto macho. En ovejas lactando (izquierda) se asume que la profundidad del anestro es inversamente proporcional al tiempo que ha transcurrido desde el parto, de modo que el efecto inhibitorio de la lactancia se reduce mientras el periodo desde el parto sea mayor. En el anestro estacional (derecha) la proporción de hembras ciclando espontáneamente refleja la profundidad del anestro, de modo que la respuesta es más alta y rápida cuando una mayor proporción de hembras ya se encuentra ciclando. Tomado de la cita 72 (con permiso).

Si bien es cierto que la profundidad del anestro puede explicar en parte la baja respuesta ovulatoria al efecto macho, tal situación no puede atribuirse exclusivamente a la capacidad de respuesta reducida de las hembras. De hecho, la condición reproductiva de los machos podría tener mayor importancia al momento de explicar la respuesta reducida en la estación de anestro. Flores *et al.*⁷⁴ encontraron que la falta de respuesta en el anestro es consecuencia de la inactividad sexual de los sementales y no de la incapacidad de las hembras para responder al estímulo. Ello implica que el contar con machos sexualmente activos permitiría provocar el fenómeno en cualquier momento del año.

Fertilidad y tasa de ovulación

La fertilidad en la primera ovulación inducida por el efecto macho es menor que en la segunda. Ello se puede explicar como una probable consecuencia de los ciclos cortos que generalmente siguen a la primera ovulación inducida,^{4,5,74} y se puede asumir que la falla

lútea no permite el establecimiento de la gestación, lo que no sucede en la segunda ovulación. En esta última se logran fertilidades y tasas ovulatorias similares a las que se observan en las hembras que previamente se encontraban ciclando.^{5,11}

Aunque existen resultados contradictorios,⁷⁵ el contacto con el macho mejora significativamente la tasa ovulatoria, siendo ésta mayor a la observada en ovulaciones espontáneas.^{41,76}

Efecto hembra

En ausencia del fotoperiodo, las hembras pueden utilizar información social para iniciar su actividad reproductiva en el momento apropiado del año,⁷⁷ ello sucede aun en ausencia total del macho,⁷⁸ lo que sugiere que la información proveniente de las hembras puede ser usada por sus compañeras para inducir y sincronizar su actividad sexual. Como ya se ha visto, las hembras pueden usar señales provenientes de los machos; en ausencia de éstos, recurren a la

información de otras hembras para ayudarse a coordinar sus eventos reproductivos con un ambiente físico y social apropiado.⁷⁸

El uso de machos "estimulados" mediante el contacto previo con hembras en celo mejora notablemente la respuesta obtenida. Dicha estimulación se logra al permitir el contacto de los machos con hembras en celo uno a dos días antes de ser utilizados.^{18, 68, 69} Resultados similares se obtienen cuando las hembras en celo son introducidas junto con el macho al corral de los animales anéstricos.⁷⁹ A dicho papel de las hembras en celo se le denomina efecto hembra "indirecto".^{18,68} En tal fenómeno, la hembra en celo estaría ejerciendo un papel mediado por el macho y su efecto sobre sus compañeras anéstricas se reconoce como indirecto.¹⁸

En ovejas, los machos estimulados mediante la presencia de hembras en celo muestran mayor interés en las hembras experimentales, lo que provoca que el tiempo de cortejo se incremente significativamente⁸⁰ al compararlo con lo visto en machos no estimulados. Sin embargo, en el estudio citado no se encontró evidencia estadística de que la respuesta ovulatoria de las hembras anéstricas se incrementara en respuesta al tratamiento recibido por los machos. Además, la respuesta de las hembras anéstricas ante la presencia de los machos estimulados es menor mientras más distante se encuentre el inicio de la estación natural de apareamiento. Al parecer, el efecto negativo del fotoperiodo reduce la actividad sexual que los machos manifiestan en respuesta a la presencia de hembras en celo, lo que disminuye la duración del cortejo⁸⁰ y con ello la intensidad-duración de los estímulos que emiten.

Dentro de los fenómenos de bioestimulación sexual conocidos en ovejas y cabras, se ha notificado la existencia de un papel inductor a la actividad sexual por parte de las hembras de forma independiente de los machos (efecto hembra directo).^{81,82} Aunque se ha argumentado que los resultados de estos investigadores fueron consecuencia de la cercanía de los machos con las hembras, trabajos más recientes que se realizaron en ausencia de los sementales han probado la existencia del fenómeno como un efecto directo de la hembra en celo sobre la hembra en anestro estacional.^{6,7,18,83,84}

La condición esencial para que una hembra ejerza un papel inductor en la actividad reproductiva de otra es que se encuentre bajo la influencia de los estrógenos. Cabras ovariectomizadas tratadas con estradiol son capaces de inducir ovulación en sus compañeras anéstricas,⁸³ mientras que la introducción de cabras que no se encuentran en celo no provocan una inducción de la actividad sexual, aun cuando se trate de individuos extraños al rebaño.^{18,83}

La primera evidencia de respuesta ante la introduc-

ción de las hembras en celo es la elevación, al igual que en el efecto macho, de la concentración plasmática de LH,⁷ que presenta características similares a las notificadas en la especie caprina para picos preovulatorios no inducidos.⁸⁵ Una vez que se presenta el pico preovulatorio de LH en las hembras bioestimuladoras, la mayoría de las cabras enéstricas responden de la misma forma en aproximadamente 15 horas después;^{7,84} dicho retraso se ha considerado como el necesario para que las hembras anéstricas reciban el estímulo de sus compañeras en celo y la respuesta se presente de manera sincronizada.⁷ En ovejas no se tienen estudios disponibles en los que se haya caracterizado la LH con el fenómeno, pero resultados preliminares indican que el fenómeno sucede de manera similar (Álvarez *et al.*, resultados preliminares no publicados).

La respuesta al efecto hembra ha mostrado ser tan alta como la obtenida con el efecto macho o con la utilización de progestágenos (80%);^{7,18} aunque en algunos estudios la inducción lograda es menor a la mencionada,^{6,84} siempre es superior a la de los grupos testigo.^{7,83,84}

Al igual que en el efecto macho, los estímulos olfativos (feromonas) podrían estar involucrados en la estimulación sexual dada por las hembras en celo a otras hembras.^{6,7,84} La observación anterior se deriva de trabajos de inducción o sincronización estral en los cuales las hembras de los grupos testigo que se mantenían en corrales adyacentes a las hembras inducidas o sincronizadas hormonalmente, presentan una actividad ovárica sincronizada anormalmente alta.⁸⁶ Esta actividad inducida es más alta mientras más cerca se encuentren las hembras al corral de las hembras en celo inducido (Figura 9).⁶

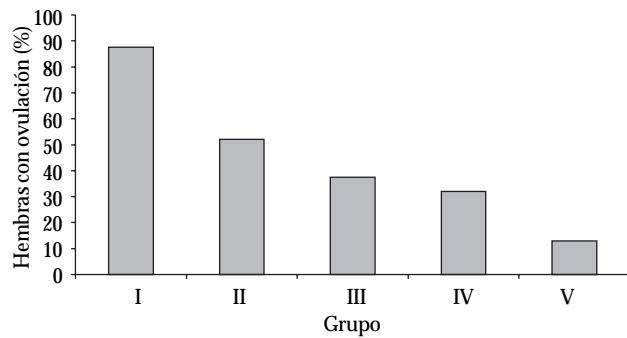


Figura 9. Porcentaje de ovejas con ovulación en experimentos con el efecto hembra. Al grupo I se le indujo al celo mediante el uso de un progestágeno intravaginal y permaneció en el mismo corral que las hembras del grupo II. Los grupos III, IV y V se ubicaron en corrales adyacentes progresivamente alejados de los grupos I y II. Tomado de la cita 6 (con permiso). Resultados como éstos sugieren la posibilidad de que el fenómeno esté mediado por estimulación de tipo feromona, entre otras.

Aun en corrales lejanos se presenta una respuesta considerable, esto último sugiere la posibilidad de que el fenómeno sea mediado, entre otros factores, por estímulos feromonales. Además la anosmia reduce la proporción de hembras que presentan pico preovulatorio de LH luego de la presencia de compañeras en estro.⁸⁴ Lo anterior sugiere que la estimulación hembra-hembra estaría siendo ejercida, entre otros factores, por feromonas provenientes de las hembras en estro, dichas sustancias podrían encontrarse en secreciones como la orina y el moco cervical de cabras y ovejas, como se ha visto en bovinos.^{87,88}

A diferencia del efecto macho al ser utilizado en la misma estación del año, las hembras que ovulan ante la presencia de compañeras en celo regresan a un estado de anestro.^{7,18} La razón de lo anterior puede encontrarse en las diferencias existentes en la duración e intensidad del estímulo; mientras que en el efecto macho el estímulo (presencia del macho) permanece, en el efecto hembra su duración se limita al tiempo promedio del estro en estas especies (24-48 horas);¹ la intensidad del estímulo puede considerarse mayor en el efecto macho ya que los factores de estimulación del semenal (emisión de conductas y feromonas sexua-

les) son mayores que los de las hembras en estro. Esto último no se ha probado.

La profundidad del anestro afecta gravemente la respuesta al efecto hembra. En ovejas, el anestro profundo elimina la respuesta ovulatoria ante la presencia de hembras en celo, mientras que los individuos en anestro superficial responden de manera significativa.⁸⁹ Un papel similar del anestro profundo ha sido propuesto en cabras como razón para la falta de respuesta al efecto hembra.^{8,84}

La interacción social entre hembras es importante en la regulación de la actividad reproductiva en varias especies, sincronizando el inicio de la estación reproductiva, suprimiendo el inicio de la pubertad o inhibiendo la actividad estral.⁹⁰⁻⁹⁴ En cabras y ovejas, el efecto hembra probablemente juega un papel de soporte y reforzamiento para el efecto macho, mejorando el grado de sincronía en el inicio de la actividad reproductiva estacional. En especies como éstas, es ventajoso concebir y parir en sincronización con otras hembras ya que se incrementa la oportunidad del cuidado colectivo al recién nacido y la probabilidad de ser atacado por un depredador se diluye cuando las actividades se realizan en grupo.

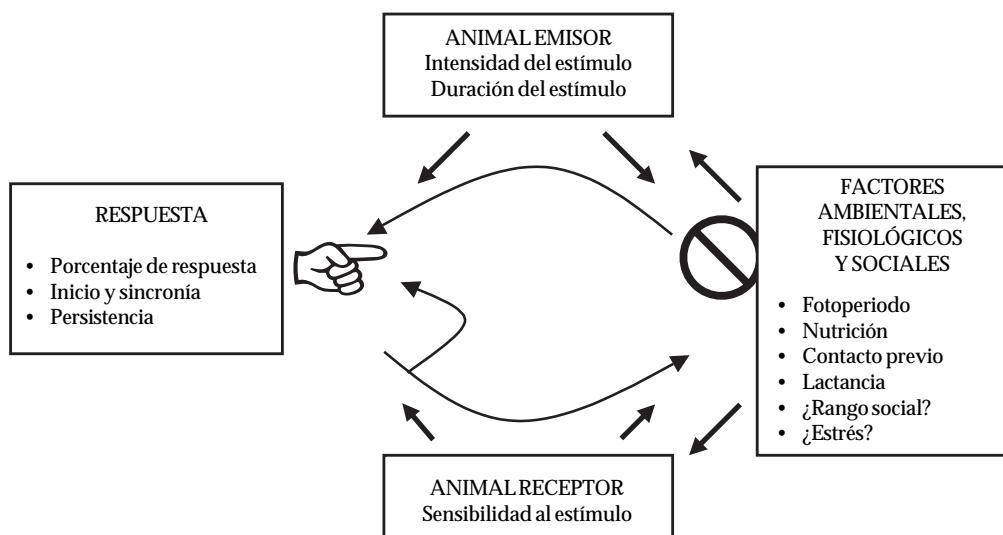


Figura 10. Representación esquemática de las interacciones sociales que se presentan en los fenómenos de bioestimulación sexual en ovejas y cabras. Aunque el fotoperíodo puede ser el mejor medio para predecir el momento más adecuado para la reproducción, no informa al animal sobre la disponibilidad de parejas sexuales y con ello la conveniencia de “activarse” reproductivamente. En ausencia de información fotoperódica, los animales utilizan información social para iniciar la actividad reproductiva en el momento apropiado del año, siendo el efecto macho el estímulo social más importante en la regulación de la actividad sexual de estas dos especies; su desarrollo como una estrategia eficaz para inducir la actividad ovárica se explica mediante razones de tipo evolutivo. En condiciones naturales, el contacto con los machos se restringe casi de manera exclusiva a la estación de apareamientos, en cuyo inicio se hace necesario que la mayor cantidad posible de hembras esté receptivo y queden gestantes, asegurándose con ello un tiempo corto entre el primero y el último partos del grupo. El fenómeno se inicia con cualquiera de los sexos como emisor del estímulo; principalmente iniciado por el semenal, el fenómeno tendrá una alta proporción de hembras ciclando como respuesta al “efecto macho”, con ello la bioestimulación sexual se refuerza mediante el “efecto hembra directo e indirecto” dirigido hacia las hembras aún acíclicas y al macho mismo. La respuesta ovulatoria puede ser afectada por factores ambientales, fisiológicos y sociales en cualquiera de los sexos, alterando la intensidad del estímulo al igual que la sensibilidad del individuo receptor. La interacción entre todos estos factores determina la magnitud de la respuesta, su rapidez, sincronía y la proporción de hembras que continuarán ciclando después de la primera ovulación. Modificado de la cita 18.

El efecto hembra puede hacer del efecto macho un fenómeno que se retroalimente a sí mismo (Figura 10). Se debe considerar que las hembras de estas especies, en condiciones naturales, sólo tienen contacto con sus machos respectivos en la estación natural de empadre,⁹⁵ representando ésta un periodo muy corto. Existía la necesidad entonces de un mecanismo que asegurara la receptividad sexual en la mayor cantidad posible de hembras; con el primer contacto entre los sexos en el inicio de la estación reproductiva, el macho ejerce su efecto sobre la mayor parte de las hembras asegurando la sincronización reproductiva. Con los primeros individuos respondiendo a la presencia del macho, el fenómeno de bioestimulación sexual se refuerza mediante el efecto hembra dirigido hacia otras hembras y al macho mismo (Figura 10).¹⁸

Reflexiones finales

La sensibilidad de las hembras anéstricas al estímulo dado por el macho o por otras hembras en estro podría ser alterada por factores sociales que facilitan o dificultan la respuesta sexual. En especies como ratones,⁹⁶ vacas,⁹⁷ monos⁹⁸ y ciervos⁹⁹ la posición social de los animales influye sobre la ocurrencia del estro; animales de baja jerarquía social muestran, con frecuencia, depresión de los signos de celo o caen en anestro. Se sabe que la exposición continua de un animal a condiciones de estrés, situación característica de los individuos subordinados, puede aumentar sus niveles plasmáticos de la hormona adrenocorticotrópica (ACTH) y esteroides corticales,¹⁰⁰ al igual que la prolactina.¹⁰¹ Se sabe que tanto los corticoesteroides¹⁰²⁻¹⁰⁴ como la prolactina¹⁰⁵ tienen la capacidad de bloquear la ovulación mediante la inhibición de la secreción de LH y estradiol.¹⁰⁶

En el estudio de la bioestimulación sexual, poco se sabe sobre el papel de la forma en que interactúan los individuos en la respuesta al efecto macho y efecto hembra. Recientemente⁸⁴ se ha planteado la necesidad del estudio profundo del comportamiento social para determinar las posibles estrategias alternativas utilizadas y su efecto en la respuesta a la bioestimulación de este tipo. Lo anterior permitiría comprender con más detalle las razones de tipo evolutivo que permitieron el desarrollo del efecto macho en estas dos especies.

Referencias

- Lindsay DR. Reproduction in the sheep and the goat. In: Cupps TP, editor. Reproduction in domestic animals. San Diego (Ca): Academic Press Inc., 1991.
- Legan JS, Karcsh JF. Neuroendocrine regulation of the estrous cycle and seasonal breeding in the ewe. Biol Reprod 1979;20:74-85.
- Chemineau P, Delgadillo JA. Neuroendocrinología de la reproducción en el caprino. Memorias del VII Congreso Nacional de Caprinocultura; 1990 diciembre 5-8; Culiacán (Sinaloa) México. México (DF): Asociación Mexicana de Zootecnistas y Técnicos en Caprinocultura, A.C., 1990:1-10.
- 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.
- Chemineau P. Possibilities for using bucks to stimulate ovarian and oestrus cycles in anovulatory goats - a review. Livest Prod Sci 1987;17:135-147.
- 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.
- Álvarez 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.
- Ramírez BA, Álvarez RL, Ducoing WA, Trujillo GA, Zarco QL. Inducción de actividad ovárica en cabras mediante diferentes grados de contacto con hembras inducidas hormonalmente. Memorias de la XIV Reunión Nacional de Caprinocultura; 1999 septiembre 6-8; Montecillo (Estado de México) México. México (DF): Colegio de Postgraduados, 1999:119-124.
- Underwood EJ, Shier FL, Davenport N. Studies in sheep husbandry in Western Australia. V. The breeding season of Merino crossbred and British breed ewes in the agricultural districts. J Dep Agric West Austr 1944;11:135-143.
- Signoret JP. Effet de la présence du mâle sur les mécanismes de reproduction chez la femelle des mammifères. Repr Nutr Dév 1980;20:457-468.
- Martínez RRD, Cruz LC, Rubio GI, Zarco QLA. Influencia del carnero sobre la ocurrencia de estros en la oveja Pelibuey. Vet Méx 1998;29:111-115.
- 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.
- Chemineau P. Effect on oestrus and ovulation of exposing Creole goats to the male at three times of the year. J Reprod Fert 1983;67:65-72.
- 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 1986;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 Fert 1986;78:497-504.
- 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 1993;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 1993;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* 1993;32:69-84.
19. Amoah EA, Bryant MJ. A note on the effect of contact with male goats on occurrence of puberty in female goat kids. *Anim Prod Sci* 1984;38:141-144.
 20. Ott RS, Nelson DR, Hixon JE. Effect of presence of the male on initiation of estrous cycle activity of goats. *Theriogenology* 1980;13:183-190.
 21. Oldham CM, Cognié Y. Do ewes continue to cycle after teasing? *Proc Austr Soc Anim Prod* 1980;13:82-85.
 22. Martin GB. Factors affecting the secretion of luteinizing hormone in the ewe. *Biol Rev* 1984;59:1-87.
 23. Poindron P, Cognié Y, Gayerie F, Orgeur P, Oldham CM, Ravault JP. Changes in gonadotrophins and prolactin levels in isolated (seasonally or lactationally) anovular ewes associated with ovulation caused by the introduction of rams. *Physiol Behav* 1980;25:227-236.
 24. Chemineau P. Effects of a progestagen on buck-induced short ovarian cycles in the Creole meat goat. *Anim Reprod Sci* 1985;9:87-94.
 25. Fabre-Nys C, Martin GB, Cognié Y, Thierry JC. Onset of the preovulatory LH surge and oestrus in intact ewes: night is a preferred period. *Theriogenology* 1984;22:489-495.
 26. Drickamer LC. Seasonal variation in acceleration and delay of sexual maturation in female mice by urinary chemosignals. *J Reprod Fert* 1984;72:55-58.
 27. Wilson MA, Clark AS, Clyde V, Roy EJ. Characterization of a pineal-independent diurnal rhythm in neural estrogen receptors and its possible behavioral consequences. *Neuroendocrinology* 1983;37:14-22.
 28. Martin GB, Oldham CM, Lyndsay DR. Increased plasma LH levels in seasonally anovular Merino ewes following the introduction of rams. *Anim Reprod Sci* 1980;3:125-132.
 29. McNatty KP, Gibb M, Dobson C, Turley DC. Evidence that changes in luteinizing hormone secretion regulate the growth of the preovulatory follicle in the ewe. *J Endocrinol* 1981;90:375-389.
 30. Martin GB, Cognié Y, Schirar A, Nuner-Ribeiro A, Fabre-Nys C, Thierry JC. Diurnal variation in the response of anoestrous ewes to the ram effect. *J Reprod Fert* 1985;75:275-284.
 31. Oldham CM, Pearce DT. Mechanism of the ram effect. *Proc Austr Soc Reprod Biol* 1983;15:72-75.
 32. Oldham CM, Martin GB, Knight TW. Stimulation of seasonally anovular ewes by rams. I. Time from introduction of rams to the preovulatory LH surge and ovulation. *Anim Reprod Sci* 1978;1:283-290.
 33. Martin GB, Oldham CM, Lyndsay DR. Effect of stress due to laparoscopy on plasma cortisol levels, the preovulatory surge of LH and ovulation in the ewe. *Theriogenology* 1980;16:39-44.
 34. Chemley WA, Buckmaster JM, Cain MD, Cerini ME, Cumming IA, Chamley WA. The effect of prostaglandin F2 α on progesterone, oestradiol and luteinizing hormone in sheep with ovarian transplants. *J Endocrinol* 1972;55:253-263.
 35. Atkinson S, Williamson P. Ram-induced growth of ovarian follicles and gonadotrophin inhibition in anoestrous ewes. *J Reprod Fert* 1985;73:185-189.
 36. Chemineau P, Poulin N, Cognié Y. Sécrétion de progestérone au cours du cycle induit par l'introduction du mâle chez la chèvre Crème en anoestrus: effets de la saison. *Repr Nutr Dév* 1984;24(5A):557-561.
 37. Ott RS, Nelson DR, Hixon JE. Effect of the male on initiation of estrous cycle of goats. *Theriogenology* 1980;13:183-190.
 38. Oldham CM, Martin GB. Stimulation of seasonally anovular ewes by rams. II. Premature regression of ram-induced corpora lutea. *Anim Reprod Sci* 1978;1:291-295.
 39. Pearce DT, Martin GB, Oldham CM. Corpora lutea with short life-span induced by rams in seasonally anovulatory ewes are prevented by progesterone delaying the preovulatory surge of LH. *J Reprod Fert* 1985;75:79-84.
 40. Murtagh JJ, Gray SJ, Lindsay DR, Oldham CM, Pearce DT. The effect of the presence of 'rams' on the continuity of ovarian activity of maiden Merino ewes in spring. In: Lindsay DR, Pearce DT, editors. *Reproduction in sheep*. Canberra, Australia: Australian Academy of Science, 1984:37-38.
 41. Oldham CM, Pearce DT, Gray SJ. Progesterone priming and age of ewe affect the life-span of corpora lutea induced in the seasonally anovulatory Merino ewe by the "ram effect". *J Reprod Fert* 1985;75:29-33.
 42. Murtagh JJ, Gray SJ, Lindsay DR, Oldham CM. The influence of the "ram effect" on 10-11 month old Merino ewes on their subsequent performance when introduced to rams again at 15 months of age. *Proc Austr Soc Anim Prod* 1984;15:490-493.
 43. Fulkerson WJ, Adams NR, Gherardi PB. Ability of castrated male sheep treated with oestrogen or testosterone to induce and detect oestrus in ewes. *Appl Anim Ethol* 1981;7:57-66.
 44. Signoret JP, Fulkerson WJ, Lindsay DR. Effectiveness of testosterone-treated wethers and ewes as teasers. *Appl Anim Ethol* 1982;9:37-45.
 45. Knight TW, Lynch PR. Source of ram pheromones that stimulate ovulation in the ewe. *Anim Reprod Sci* 1980;3:133-136.
 46. Knight TW, Lynch PR. The pheromones from the rams that stimulate ovulation in the ewe. *Proc Austr Soc Anim Prod* 1980;13:74-76.
 47. Signoret JP, Lindsay DR. The male effect in domestic mammals: effect on LH secretion and ovulation - importance of olfactory cues. In: Breiphol W, editor. *Olfaction and endocrine regulation*. London (UK): IRL Press, 1982:63-70.
 48. Iwata E, Wakabayashi Y, Kakuma Y, Kikusui T, Takeuchi T, Mori Y. Testosterone-dependent primer pheromone production in the sebaceous gland of male goat. *Biol Reprod* 2000;62:806-810.
 49. Hillbrick GC, Tucker DJ. The production and short chain fatty acid composition of lipid from Cashmere goat buck fleece. *Austr J Agric Res* 1996;47:553-558.
 50. Knight TW. Ram-induced stimulation of ovarian and oestrous activity in anoestrous ewes - a review. *Proc NZ Soc Anim Prod* 1983;43:7-11.
 51. Knight TW, Tervit HR, Lynch PR. Effects of boar pheromones, ram's wool and presence of bucks on ovarian activity in anovular ewes early in the breeding season. *Anim Reprod Sci* 1983;6:129-134.
 52. Sasada H, Sugiyama T, Yamashita K, Masaki J. Identification of specific odor components in mature male goat during the breeding season. *Jpn J Zootech Sci* 1983;54:401-408.
 53. Hillbrick GC, Tucker DJ. Effect of nutrition on lipid production and composition of cashmere buck fleece. *Small Rum Res* 1996;22:225-230.
 54. Rodriguez-Iglesias RM, Cicioli NH, Irazoqui H, Rodriguez BT. Importance of behavioural stimuli in

- ram-induced ovulation in seasonally anovular Corriedale ewes. *Appl Anim Behav Sci* 1991;30:323-332.
55. Perkins A, Fitzgerald JA. The behavioral component of the ram effect: the influence of ram sexual behavior on the induction of estrous in anovulatory ewes. *J Anim Sci* 1994;72:51-55.
 56. Watson RH, Radford HM. The influence of rams on the onset of oestrus in Merino ewes in the spring. *Austr J Agric Res* 1960;11:65-71.
 57. Shelton M. Goats: influence of various exteroceptive factors on initiation of oestrus and ovulation. *Int Goat Sheep Res* 1980;1:156-162.
 58. 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.
 59. Morgan PD, Arnold GW, Lindsay DR. A note on the mating behaviour of ewes with various senses impaired. *J Reprod Fert* 1972;30:151-152.
 60. Meredith M. Sensory processing in the main and accessory olfactory systems: comparisons and contrasts. *J Steroid Biochem Molec Biol* 1991;39(4B):601-614.
 61. Scalia F, Winans SS. New perspectives on the morphology of the olfactory system: olfactory and vomeronasal pathways in mammals. In: Doty RL, editor. *Mammalian olfaction, reproductive processes and behavior*. London (UK): Academic Press, 1976:7-28.
 62. Domański E, Przekop F, Polkowska J. Hypothalamic centres involved in the control of gonadotrophin secretion. *J Reprod Fert* 1980;58:493-499.
 63. 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.
 64. Schenk P, Kaulfub KH, Mandiki SNM, Bister JL, Sub R, Borell E, Prange H. Acute alterations in LH and FSH following a nasal pheromone application in seasonal anoestrous German Mutton Merinos. In: Rath D, editor. *Reproduction in domestic animals, physiology, pathology, biotechnology*. Proceedings of the 31st Conference on Physiology and Pathology of Reproduction. Supplement 5. München, Germany, 1998:29.
 65. Pearce GP, Paterson AM. Physical contact with the boar is required for maximum stimulation of puberty in the gilt because it allows transfer of boar pheromones and not because it induces cortisol release. *Anim Reprod Sci* 1992;27:209-224.
 66. Lindsay DR, Cognié Y, Pelletier J, Signoret JP. Influence of the presence of rams on the timing of ovulation and discharge of LH in ewes. *Physiol Behav* 1976;15:423-426.
 67. Pearce GP, Oldham CM. Importance of non-olfactory ram stimuli in mediating ram-induced ovulation in the ewe. *J Reprod Fert* 1988;84:333-339.
 68. Knight TW. Are rams necessary for the stimulation of anoestrus ewes with oestrus ewes? *Proc NZ Soc Anim Prod* 1985;45:49-50.
 69. Knight TW, Gibb M. Effect of social facilitation and regulin implants on the ram's ability to stimulate ewes. *Proc Austr Soc Reprod Biol* 1990;22:13 (Abstr.).
 70. Pearce DT, Oldham CM. The "ram effect", its mechanism and application to the management of sheep. In: Lindsay DR, Pearce DT, editors. *Reproduction in sheep*. Canberra, Australia: Australian Academy of Science, 1984:26-34.
 71. Cohen-Tannoudji J, Signoret JP. Effect of short exposure to the ram on later reactivity of anoestrus ewes to the male effect. *Anim Reprod Sci* 1987;13:263-268.
 72. Lindsay DR, Signoret JP. Influence of behaviour on reproduction. *Proceedings of the 9th International Congress of the Animal Reproduction and Artificial Insemination*; 1980 June 16-20; I. Madrid, Spain: Editorial Garsi, 1980;1:83-92.
 73. Khaldi G. Variation saisonnières de l'activité ovarienne, du comportement d'oestrus et de la durée de l'anoestrus post-partum des femelles ovines de race Barbarine: influence du niveau alimentaire et de la présence du mâle. (thèse d'état). Mention Sciences, Académie de Montpellier. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, 1984.
 74. Flores JA, Véliz FG, Pérez-Villanueva JA, Martínez de la Escalera G, Chemineau P, Poindron P, Malpaux B, Delgadillo JA. Male reproductive condition is the limiting factor of efficiency in the male effect during seasonal anestrus in female goats. *Biol Reprod* 2000;62:1409-1414.
 75. Pearce DT, Gray SJ, Oldham CM, Wilson HR. Alternative methods of synchronization of ewes in spring using the "ram effect". 3. The use of intravaginal sponges and PMSG. *Proc Austr Soc Anim Prod* 1984;15:164-168.
 76. Cognié Y, Gayerie F, Oldham CM, Poindron P. Increased ovulation rate at the ram-induced ovulation and commercial application. *Proc Austr Soc Anim Prod* 1980;13:80-82.
 77. Wayne NL, Malpaux B, Karsch FJ. Social cues can play a role in timing onset of the breeding season of the ewe. *J Reprod Fert* 1989;87:707-713.
 78. Sunderland SJ, O'Callaghan D, Boland MP, Roche JF. Social cues can alter the time of reproductive transition in ewes. *J Reprod Fert* 1990;5:28 (Abstr.).
 79. Knight TW, Hall DRH, Lynch PR. Use of rams and social facilitation to stimulate early oestrus. Annual report. New Zealand: Ministry of Agriculture and Fisheries. Agricultural Research Division, 1985:135.
 80. Rosa HJD, Juniper DT, Bryant MJ. The effect of exposure to oestrous ewes on rams' sexual behaviour, plasma testosterone concentration and ability to stimulate ovulation in seasonally anoestrous ewes. *Appl Anim Behav Sci* 2000;67:293-305.
 81. Oldham CM. A study of seasonal and ovarian activity in Merino sheep (PhD thesis). Perth, Australia: School of Agriculture, University of Western Australia, 1980.
 82. Bouillon J, Lajous A, Fourcaud P. Mise en évidence d'un effet "chèvres induites", comparable à l' "effet bouc" chez les caprin. 7èmes Journées de la Recherche Ovine et Caprine; 1982 décembre 1-2; Paris, France. Paris, France: Institut National de la Recherche Agronomique, 1982:325-333.
 83. Restall BJ, Restall H, Walkden-Brown SW. The induction of ovulation in anovulatory goats by oestrus females. *Anim Reprod Sci* 1995;40:299-303.
 84. 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 (DF) México: Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. UNAM, 2000.
 85. Greyling JPC, Van Niekerk CH. Ovulation in the Boer goat doe. *Small Rumin Res* 1990;3:457-464.
 86. Quispe QT. Estudio sobre el uso de acetato de melengestrol para la sincronización e inducción de estros en ovejas (tesis de doctorado). México (DF)

- México: Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. UNAM, 1989.
87. Izard MK, Vandenberg JG. Priming pheromones from oestrous cows increase synchronization of oestrus in dairy heifers after PGF-2 α injection. *J Reprod Fert* 1982;66:189-196.
 88. 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.
 89. Hernández-Aldana NA, Angulo RB, Cervantes J, Ortiz A, Zarco L, Valencia J. Influencia de la raza y de la profundidad del anestro sobre el efecto hembra-hembra en ovejas. Memorias del X Congreso Nacional de Producción Ovina; 1999 octubre 13-15; Veracruz, México. (DF): Asociación Mexicana de Técnicos Especialistas en Ovinos A.C., 1999:80-84.
 90. Faulkes CG, Abbot DH. Social control of reproduction in breeding and non-breeding male naked mole-rats (*Heterocephalus glaber*). *J Reprod Fert* 1991;93:427-435.
 91. McClintock M. Menstrual synchrony and suppression. *Nature* 1971;229:244-245.
 92. Pearce GP. Contact with oestrus female pigs stimulates puberty in gilts. *Vet Rec* 1992;130:318-323.
 93. Delcroix IR, 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 Fert* 1990;89:613-617.
 94. Kohl J. Human pheromones: mammalian olfactory, genetic, neuronal, hormonal and behavioral reciprocity, and human sexuality. *Adv Human Behav Evolution*, 1996:<http://psych.lmu.edu/ahbe.htm>
 95. Fabre-Nys C, Poindron P, Signoret JP. Reproductive behaviour. In: King GJ, editor. *Reproduction in domestic animals* (World Animal Science B 9). Ontario, Canada: Elsevier Science Publishers, 1993.
 96. Pennycuik PR. Oestrus frequency and incidence of pregnancy in mice housed singly and in groups at 4, 21 and 33°C. *Austr J Biol Sci* 1972;25:801-806.
 97. Wagon KA, Rollins WC, Cupps PT, Carroll FD. Effects of stress factors on the oestrus cycles of beef heifers. *J Anim Sci* 1972;34:1003-1010.
 98. Abbott DM, McNelly AS, Lunn SF, Hulme MJ, Burden FJ. Inhibition of ovarian function in subordinate female Marmoset monkeys. *J Reprod Fert* 1981;63:335-345.
 99. 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.
 100. Ladewigh J. Endocrine aspects of stress: evaluation of stress reactions in farm animals. In: Wiepkama PR, Adrichen PWM, editors. *Biology of stress in farm animals: an integrative approach*. The Hague, The Netherlands: Martinus Nijhoff, 1987:13-25.
 101. Laming GE, Moseley S, McNeilly AS. Prolactin release in the sheep. *J Reprod Fert* 1975;40:151-168.
 102. Liptrap RM, Cummings E. Steroid concentrations in follicular fluid of sows treated with dexamethasone. *Anim Reprod Sci* 1991;26:303-310.
 103. Liptrap RM, Viveiros MM. Stress and changes in follicle development in sows. *Rev Bras Reprod Anim* 1993;4:131-142.
 104. Viveiros MM, Liptrap RM. Altered ovarian follicle function in ACTH-treated gilts. *Anim Reprod Sci* 1995;40:107-119.
 105. Varley MA, Foxcroft GR. Endocrinology of lactating and weaned sows. *J Reprod Fert* 1990;40 (Suppl): 47-61.
 106. 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 Fert* 1982;64:85-92.