



Dominance, hierarchy, and reproduction in rams and goat bucks

Dominância, hierarquia e reprodução em carneiros e bodes

Rodolfo Ungerfeld

Departamento de Biociencias Veterinarias, Facultad de Veterinaria, Universidad de la República,
Montevideo, Uruguay

Abstract

The reproductive results in sheep or goat flocks is consequence of multiple factors, including the interactions between males, and how these interactions modify the sexual behavior of other males. The present review summarizes information on the dominance relationships between rams or bucks, and how these relationships affect their reproductive outcomes. Dominance relationships affect the access of some males to estrous females, influencing the total distribution of sperm among the flock. The review provides information on how dominance relationships are established during the development period, and also after mixing previously unknown males. The period of relationships establishment is extremely stressful for rams and bucks, and destabilize the social relationships, affecting even sperm quality. Dominant and subordinate males display different strategies to impregnate females, but females also participate in mate choice decisions with proceptive behaviors, selecting subordinate males, favoring the maintenance of genetic diversity. Although a high proportion of ewes that lamb twins may be impregnated by different males, there is still scarce information on how these interactions affect the final distribution of paternities. Overall, although males' interactions have important consequences on reproduction and genetic improvement, there is still the need for more knowledge on the practical consequences of social interactions.

Keywords: libido, mating, small ruminants

Resumo

De maneira geral, os resultados reprodutivos do rebanho são consequência de múltiplos fatores, incluindo o efeito das interações entre os machos sobre o comportamento sexual. A presente revisão resume informações sobre como as relações de dominância entre os machos afetam os resultados reprodutivos em rebanhos ovinos e caprinos. As relações de dominância modificam o acesso de machos a fêmeas no cio, e conseqüentemente a distribuição total de espermatozoides no rebanho. A presente revisão fornece informações sobre como as relações de dominância são estabelecidas durante o período de crescimento e após a reunião de machos previamente desconhecidos. O período em que essas relações se estabelecem é extremamente estressante para carneiros e bodes, porque além de desestabilizar as relações sociais, afeta a qualidade dos espermatozoides. Os machos dominantes e subordinados apresentam estratégias diferentes para emprenhar as fêmeas. As fêmeas também participam das decisões de escolha do parceiro com comportamentos proceptivos, selecionando machos subordinados e favorecendo a manutenção da diversidade genética. Embora uma grande proporção de ovelhas com gestação gemelar possam ter sido fecundadas por machos diferentes, ainda há poucas informações sobre como isso afeta a distribuição final das paternidades. Em conclusão, embora as interações dos machos tenham conseqüências importantes na reprodução e no melhoramento genético, ainda existe a necessidade da realização de mais pesquisas sobre as conseqüências práticas das interações sociais em pequenos ruminantes.

Palavras chave: libido, acasalamento, pequenos ruminantes

Introducción

Los mecanismos de regulación neuroendócrina de la actividad reproductiva son modulados por señales externas, que influyen en los estados fisiológicos, pero también en el despliegue del comportamiento sexual. Este último es indispensable para el acceso de carneros y chivos a las hembras receptivas, y por tanto de la probabilidad de dejar descendencia. Un desempeño sexual adecuado de un

¹Correspondência: rungerfeld@gmail.com

Recebido: 16 de agosto de 2021

Aceito: 08 de novembro de 2021



macho implica que pueda detectar a las hembras que están receptivas, montarlas y preñarlas, que esto ocurra en la mayor cantidad de hembras posible, y en el caso de reproductores utilizados para colecta de semen, que se logre colectar la mayor cantidad de dosis de alta calidad en el menor tiempo posible. Sin embargo, las interacciones con otros carneros o chivos condicionan las estrategias reproductivas, pudiendo afectar los resultados de todos estos procesos. Esto implica que entre los factores a considerar para el estudio del desempeño reproductivo en estas especies sea imprescindible integrar la interacción con otros machos como elemento condicionante del éxito reproductivo.

Jerarquía y dominancia

En varias especies de animales de producción los machos viven en grupos, en los que establecen una escala de dominancia. Esto implica que algunos individuos van a tener acceso preferencial a distintos tipos de recursos (alimento, agua, sombra, sitios de descanso, o hembras en celo), especialmente cuando estos recursos son escasos. En este marco es importante clarificar que el concepto de dominancia se refiere al vínculo entre dos individuos (Galindo, 2004), por lo que es una medida relativa y no una propiedad absoluta de los individuos (Drews, 1993). Es decir, como la jerarquía social se define como un orden de rangos de los individuos en el grupo (Hurnik et al., 1995), un mismo individuo pueda ocupar posiciones jerárquicas distintas de acuerdo a cuáles sean los otros individuos integrantes del grupo. Esto implica que ni la dominancia ni el rango social son características absolutas de un individuo, sino que pueden modificarse totalmente en función de los otros individuos con los que interactúe.

Los vínculos de dominancia se establecen a través de interacciones agonistas, las que pueden incluir desde agresiones físicas a desplazamientos por la simple presencia de un individuo. El nivel de agresividad en el grupo depende de los individuos que lo integran, pero también del tiempo desde que se conformó el mismo, ya que la cantidad de agresiones físicas disminuye cuando el grupo es socialmente estable (Kondo y Hurnik, 1990).

Establecimiento de los vínculos jerárquicos

Hace ya muchos años que Fowler y Jenkins (1976) demostraron que cuando el carnero de mayor rango jerárquico es infértil, a pesar de que los carneros de menor rango sean fértiles, la tasa de preñez de la majada disminuye, ya que el carnero de mayor rango les impide o les dificulta el acceso a las hembras. Por el contrario, en el mismo estudio se demostró que la tasa de preñez de la majada no se ve afectada si los que son infértiles son los carneros subordinados. Una explicación es el llamado “efecto audiencia” (audience effect”; Lindsay et al., 1976), que implica que la sola presencia de un carnero dominante inhibe el comportamiento sexual de un carnero subordinado incluso sin que exista interacción física directa.

En ovinos y caprinos, la jerarquía se establece desde edades tempranas, afectando el desarrollo reproductivo de los corderos (Ungerfeld y González-Pensado, 2008) y cabritos (Sánchez-Dávila et al., 2018). Los corderos de mayor rango social crecen más rápidamente, al tiempo que también aumenta más tempranamente su tamaño testicular. La producción de espermatozoides es unas 6 semanas más precoz en los corderos de alto rango, los que además también despliegan más tempranamente el comportamiento sexual más tempranamente que los de rango bajo (Ungerfeld y González-Pensado, 2008). Sin embargo, la posición jerárquica de los corderos parece afectar solamente la precocidad reproductiva, pero no implicaría diferencias potenciales a alcanzar en la vida adulta, ya que a medida que pasa el tiempo las consecuencias van disminuyendo (Ungerfeld y Lacuesta, 2010).

A su vez, la reorganización de los grupos sociales también implica modificaciones de las posiciones jerárquicas. Cuando las díadas de cabritos son reorganizadas, juntando individuos que previamente eran dominantes, o individuos que previamente eran subordinados, las relaciones de dominancia se establecen rápidamente, determinando que el desarrollo sexual se ajuste a su nueva posición rápidamente, desapareciendo rápidamente el impacto de su posición anterior (Pérez et al., 2019). En el mismo sentido, cuando se juntan grupos de chivos adultos se desencadena muy rápidamente un aumento de interacciones agonistas para restablecer la dominancia, lo que desencadena respuestas de estrés muy marcadas en estos animales (Giriboni et al., 2015). De hecho, juntar grupos de chivos previamente desconocidos no solamente desencadena aumentos de cortisol, sino que esto afecta las concentraciones de testosterona y la calidad seminal durante por lo menos dos semanas (Giriboni et al., 2015).

En carneros adultos, juntar individuos que estaban alojados en forma individual con otros carneros previamente desconocidos, pero que fueran de edad y tamaño similar, también desencadena



respuestas de estrés muy marcadas, lo que se ve acompañado de cambios en las estrategias de comportamiento sexual (Lacuesta y Ungerfeld, 2012). En este sentido, todos los carneros disminuyen la cantidad de comportamientos de cortejo y aumentan la cantidad de montas con eyaculación cuando se los evalúa en otro corral con ovejas en celo a pesar de que la concentración de testosterona disminuye. Es decir, independientemente de que finalmente resulten dominantes o subordinados, el ambiente de alta competencia determina que ambos grupos de carneros desplieguen estrategias sexuales oportunistas (Lacuesta y Ungerfeld, 2012). Cuando se repitió el mismo experimento, pero juntando carneros que difirieran en edad y tamaño, de forma que se pudiera presumir el resultado de las relaciones de dominancia-subordinación, se repitió el mismo resultado (Ungerfeld, Lacuesta y Orihuela, datos no publicados).

Jerarquía, dominancia y comportamiento sexual

Varios factores determinan el número de ovejas montadas con éxito y el período en el que quedan preñadas, incluyendo el comportamiento sexual de los machos y las interacciones sociales entre ellos (Tilbrook y Cameron, 1990). El número de ovejas que cada carnero o chivo pueda aparear con éxito determina la contribución individual de cada macho a la fertilidad general del grupo. La capacidad de competencia determina que los machos puedan acceder a mayor cantidad de hembras, lo que se vincula con su motivación sexual (libido) (Erhard et al., 1998). En ovinos, Lovari y Ale (2001) observaron que la mayor parte de las montas eran efectuadas por los machos del rango social más alto. Aguirre et al. (2007) reportaron que los carneros dominantes despliegan mayor libido, con un tiempo de reacción más corto que los carneros subordinados. Esta mayor motivación sexual se manifiesta a través de un aumento en la cantidad de veces que empujan, persiguen, montan y copulan con otros carneros (Grubb, 1974). Sin embargo, hacia el final de la estación reproductiva disminuye la diferencia en la incidencia de paternidades, probablemente porque la reserva espermática epididimaria disminuye más intensamente en los carneros de rangos sociales más altos (Preston et al., 2001).

La dominancia y la competencia entre carneros modulan el despliegue del comportamiento sexual, y, por tanto, influyen directamente en el éxito reproductivo de los mismos. Cuando carneros de alto y bajo rango jerárquico compiten en "tests" por ovejas en celo, disminuye la cantidad de comportamiento de cortejo, y todos los carneros modifican su estrategia de monta (Ungerfeld y González-Pensado, 2009). En este trabajo también se observó que cuando los carneros de alto rango social estaban solos con una oveja en celo, el número de montas y montas con eyaculación observadas fue menor que en los de bajo rango en iguales condiciones, lo que probablemente se explique por tener asegurado el acceso a las mismas. Sin embargo, en pruebas que incluyen la competencia con otro carnero, el número de montas y montas con eyaculación disminuye en los individuos de bajo rango, pero no se modifica en los de alto rango. Estas modificaciones en la estrategia sexual son similares a lo largo del año, variando en magnitud, pero no en intensidad (Ungerfeld y Lacuesta, 2015). Sin embargo, Aguirre et al. (2007) observaron que, en razas muy poco estacionales, la variación a de acuerdo al momento del año afecta más a los carneros dominantes que a los subordinados.

Sin embargo, es importante no solo conocer los comportamientos, sino también comprender el contexto en que se despliegan los mismos. Por ejemplo, los carneros de rango medio montan repetidamente ovejas que no están en celo cuando están en presencia de carneros de rango bajo, pero este mismo efecto no se observa cuando los carneros de rango alto están en presencia de carneros de rango medio o bajo (Ungerfeld, 2012). Es decir, en ese contexto, para los carneros de rango medio, la monta parece ser más una señal de reafirmación de su relación de dominancia hacia los de rango bajo que un comportamiento solamente sexual. Otra situación en que es importante analizar el contexto es el estímulo de la visualización del comportamiento sexual, ya que si bien los chivos y toros (Blockey, 1981; Mader y Price, 1984; Price et al., 1984) aumentan el despliegue sexual luego de observar la monta de otros machos, aparentemente esto no ocurriría en los carneros (Price et al., 1991). Sin embargo, recientemente Ungerfeld et al. (2019) observaron que, si bien los carneros dominantes no modifican su comportamiento luego de observar la monta de otros carneros, los carneros subordinados despliegan montas oportunistas luego de observar a carneros dominantes montando, cuando acceden a la hembra sin su presencia. Es decir, si bien los carneros que tienen el acceso a las hembras asegurado no modifican su actividad por ver o no a otros carneros montando antes, los carneros subordinados despliegan una respuesta oportunista. Entre otros aspectos, esto permite realizar la colecta de semen en forma mucho más eficiente en grupos pequeños de carneros, con estructuras de dominancia estables.

Sin embargo, es importante considerar que, si bien los machos montan a las hembras en celo



independientemente de su preferencia, las hembras también influyen en la distribución de montas a través del despliegue de comportamientos proceptivos, de búsqueda activa de los machos (Sutton y Alexander, 2019). De hecho, cada oveja puede ser montada hasta por 10 carneros diferentes por día (Preston et al., 2001). Incluso cuando la elección depende exclusivamente de la hembra porque los carneros están atados, el 80% son montadas por al menos tres carneros diferentes (Orihuela, 2009). Sin embargo, las ovejas no necesariamente eligen carneros con semen de alta calidad (Gibson y Jewell, 1982), y la elección repetida de ciertos carneros podría disminuir su capacidad para fecundar a las ovejas debido a la disminución del reservorio epididimario de espermatozoides (Allison, 1978). En este sentido, recientemente Díaz et al. (2021) demostraron que cuando las ovejas pueden elegir, se sienten más atraídas por los carneros subordinados que por los dominantes, lo que puede explicarse por la mayor agresividad de estos últimos. A su vez, dado que los carneros dominantes ya tienen de por sí acceso a mayor cantidad de hembras, esto podría ser una estrategia evolutiva para aumentar la probabilidad de resultar preñadas en esa monta, al tiempo que disminuiría el riesgo de perder diversidad genética en una población de ovejas (Díaz et al., 2021) y, por lo tanto, aumentar los riesgos de endogamia (Orihuela y Vázquez, 1998). De hecho, en el caso de las ovejas que participaron en servicios colectivos y paren mellizos, aproximadamente el 30% de estas paren hijos de dos carneros diferentes, y esto aumenta a más del 50% cuando paren trillizos (Berry et al., 2020).

Síntesis

El comportamiento sexual de los carneros y chivos tiene componentes genéticos, pero también fuertes influencias ambientales, incluyendo las influencias sociales. Estas últimas están relacionadas a la evolución de la especie, e incluyen muchos factores que pueden afectar el desarrollo del comportamiento sexual, con importantes consecuencias en el desempeño cuando los animales llegan a la vida adulta. La interacción con otros carneros o chivos puede condicionar totalmente su desempeño sexual, teniendo importantes consecuencias en los resultados productivos. Esto tiene consecuencias en la distribución de las preñeces, pero también en las estrategias utilizadas para la colección de semen, pero habitualmente son poco incorporadas en la consideración de los manejos reproductivos.

Referencias

- Aguirre V, Orihuela A, Vázquez R.** Seasonal variations in sexual behavior, testosterone, testicular size and semen characteristics, as affected by social dominance, of tropical hair rams (*Ovis aries*). *Anim Sci J* v.78, p.417-423, 2007.
- Allison AJ.** Flock mating in sheep: IV. Effect of number of ewes per ram on ejaculate characteristics and libido during the mating period. *New Zeal. J Agr Res* v.21, p.187-195, 1978.
- Berry DP, Bohan A, O'Brien AC, Champion FC, McHugh N, Wall E.** Heteropaternal superfecundation frequently occurs in multiple-bearing mob-mated sheep. *Anim Genet* v.51, p.579-583, 2020.
- Blockey MA.** Development of a serving capacity test for beef bulls. *Appl Anim Ethol* v.7, p.307-319, 1981.
- Díaz A, Orihuela A, Aguirre V, Clemente N, Pedernera M, Flores-Pérez I, Vázquez R, Ungerfeld R.** Ewes prefer subordinate rather than dominant rams as sexual partners. *Appl Anim Behav Sci* v.238, 105306, 2021.
- Drews C.** The concept and definition of dominance in animal behaviour. *Behavior* v.125, p.283-313, 1993.
- Erhard HW, Price EO, Dally MR.** Competitive ability of rams selected for high and low levels of sexual performance. *Anim Sci* v.66, p.403-408, 1998.
- Fowler DG, Jenkins LD.** The effects of dominance and infertility of rams on reproductive performance. *Appl Anim Ethol* v.2, p.327-337, 1976.
- Galindo FA.** Introducción a la etología aplicada. En: Galindo FA, Orihuela A. (Eds). *Etología Aplicada*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, p.17-28, 2004.
- Gibson RM, Jewell PA.** Semen quality, female choice and multiple mating in domestic sheep: a test of Trivers' sexual competence hypothesis. *Behaviour* v.80, p.9-30, 1982.
- Giriboni J, Lacuesta L, Damián JP, Ungerfeld, R.** Grouping previously unknown bucks is a stressor with negative effects on reproduction. *Trop Anim Health Prod* v.47, p.317-322, 2015.
- Grubb P.** The rut and behaviour of Soay rams. En: Jewell PA, Milner C, Boyd JM, (Eds). *Island Survivors: The Ecology of the Soay sheep of St. Kilda*. The Athlone Press of the University of London.



London, UK, p.195-223, 1974.

Hurnik JF, Lewis NI, Taylor A, Pinheiro Machado LC. Farm laboratory manual for animal behaviour, University of Guelph, Canada, p.145, 1995.

Kondo S, Hurnik JF. Stabilization of social hierarchy in dairy cows. *Appl Anim Behav Sci* v.27, p.287-297, 1990.

Lacuesta L, Ungerfeld R. Sexual performance and stress response of previously unknown rams after grouping them in the dyads. *Anim Reprod Sci* v.134, p.158-163, 2012.

Lindsay DR, Dunsmore DG, Williams JD, Syme GJ. Audience effects on the mating behaviour of rams. *Anim Behav* v.24, p.818-821, 1976.

Lovari S, Ale SB. Are there multiple mating strategies in blue sheep? *Behav Proc* v.53, p.131-135, 2001.

Mader DR, Price EO. The effects of sexual stimulation on the sexual performance of Herford bulls. *J Anim Sci* v.59, p.294-300, 1984.

Orihuela A. Assessing female promiscuity from behavioral observation beyond male influence in Saint Croix Ewes. *J Anim Vet Adv* v.8, p.2708-2712, 2009.

Orihuela A, Vázquez R. Mating preferences of Saint Croix rams to relate or unrelated ewes. *Small Rumin Res* v.83, p.82-84, 1998.

Pérez G, Bernal H, Ledezma R, Ungerfeld R, Sánchez F. Sexual behavior is affected when dominant goat kids are regrouped in dyads. II Reunión de Biología del Comportamiento del Cono Sur, Montevideo, 2019.

Preston BT, Stevenson IR, Pemberton JM, Wilson K. Dominant rams lose out by sperm depletion. *Nature* v.409, p.681-682, 2001.

Price EO, Smith VM, Katz L. Sexual stimulation of male dairy goats. *Appl Anim Behav Sci* v.13, p.83-92, 1984.

Price EO, Wallach SJR, Dally MR. Effects of sexual stimulation on the sexual performance of rams. *Appl Anim Behav Sci* v.30, p.333-340, 1991.

Sánchez-Dávila F, Bernal Barragán H, del Bosque-González AS, Ungerfeld, R. Social dominance affects the development of sexual behaviour but not semen output in yearling bucks. *Theriogenology* v.110, p.168-174, 2018.

Sutton CM, Alexander BM. Ewes express increased proceptive behavior toward high-sexually active rams. *Appl Anim Behav Sci* v.216, p.15-18, 2019.

Tilbrook AJ, Cameron AWN. The contribution of the sexual behavior of rams to successful mating of ewes under field conditions. En: Oldham CM, Martin GB, Purvis IW (Eds). Reproductive physiology of Merino sheep. Concepts and consequences. School of Agriculture (Animal Science). The University of Western Australia, p.143-157, 1990.

Ungerfeld, R. Sexual behavior of medium-ranked rams toward non-estrous ewes is stimulated by the presence of low-ranked rams. *J Vet Behav* v.7, p.84-87, 2012.

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

Ungerfeld R, González-Pensado SP. Social dominance and courtship and mating behaviour in rams in non-competitive and competitive pen tests. *Rep Dom Anim* v.44, p.44-47, 2009.

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

Ungerfeld R, Lacuesta L. Competition between different social ranked-rams has similar effects on testosterone and sexual behavior throughout the year. *Rep Dom Anim* v.50, p.1022-1027, 2015.

Ungerfeld R, Orihuela A, Pérez-Clariget R. Sexual behavior of subordinate, but not dominant, rams increases following observed sexual activity. *Theriogenology* v.129, p.99-102, 2019.
