

El “efecto macho” y el “efecto macho sobre macho” permiten el control sostenible de la reproducción caprina

The “male effect” and the “male-to-male effect” allow sustainable control of goat reproduction.

José Alberto Delgadillo^{1*}, Philippe Chemineau², José Alfonso Abecia³, Dolores López-Magaña¹, Horacio Hernández¹, Natalia López-Magaña^{1,4}

Recibido:
13/06/2024

Aceptado:
29/08/2024

Publicado:
02/09/2024

¹ Centro de Investigación en Reproducción Caprina (CIRCA), Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, 27054 Torreón, Coahuila, México. <https://orcid.org/0000-0001-8351-0660>, <https://orcid.org/0009-0005-1908-1415>, <https://orcid.org/0000-0002-0569-8888>, <https://orcid.org/0000-0001-7913-8704>

² Physiologie de la Reproduction et des Comportements, CNRS, IFCE, INRAE, Université de Tours, 37380 Nouzilly, France. <https://orcid.org/0000-0002-1584-7285>

³ Instituto de Investigación en Ciencias Ambientales (IUCA), Universidad de Zaragoza, Zaragoza 50013, España. <https://orcid.org/0000-0003-2827-3054>

⁴ Facultad de Medicina, Universidad Autónoma de Coahuila 27000, Torreón, Coahuila, México. <https://orcid.org/0000-0001-7913-8704>

*Autor de correspondencia:
joaldesa@yahoo.com

Resumen

El fotoperiodo es el principal factor ambiental que sincroniza la estacionalidad reproductiva de los caprinos. Por ello, los tratamientos fotoperiódicos se utilizan para estimular la actividad sexual de machos y hembras en los meses de reposo sexual estacional. Sin embargo, las interacciones sociosexuales entre hembras y machos pueden inducir también la actividad sexual en los meses de reposo. Así, los machos cabríos estimulados por tratamientos fotoperiódicos, sexualmente hiperactivos, son más eficientes que los hipoactivos para estimular la actividad reproductiva de las hembras durante el anestro estacional, a través de los fenómenos denominados “efecto macho a corto plazo” y “efecto macho a largo plazo”. Además, la presencia permanente de los machos sexualmente hiperactivos evita la anovulación estacional, y las cabras ovulan todo el año. Los machos sexualmente hiperactivos, son también más eficaces que los hipoactivos para estimular la actividad endocrina y reproductiva de los machos cabríos durante el reposo sexual estacional, a través del fenómeno denominado “efecto macho sobre macho”. En conclusión, las interacciones sociosexuales permiten el control sostenible de la reproducción de las cabras y machos cabríos.

Abstract

Photoperiod is the main environmental factor that synchronizes the reproductive seasonality of goats. For this reason, photoperiodic treatments are used to stimulate sexual activity in males and females during the months of seasonal sexual rest. However, sociosexual interactions between females and males can also be used to induce sexual activity during the resting months. Thus, bucks rendered sexually hyperactive by exposure to photoperiodic treatments are more efficient than hypoactive bucks in stimulating the reproductive activity of females during seasonal anestrus, through the phenomenon called the “short-term male effect” and the “long-term male effect”. Furthermore, the permanent presence of the sexually hyperactive bucks prevents seasonal anovulation, and goats ovulate all year round. Moreover, sexually hyperactive bucks are also more efficient than hypoactive bucks in stimulating the endocrine and reproductive activity of bucks during seasonal sexual rest, through the phenomenon called the “buck-to-buck effect”. In conclusion, sociosexual interactions allow sustainable control of the reproduction of female and male goats.

Palabras clave:

Estacionalidad reproductiva, Fotoperiodo, Interacciones sociosexuales, Comportamiento sexual.

Key words:

Reproductive seasonality, Photoperiod, Sociosexual interactions, sexual behavior.

INTRODUCCIÓN

La estacionalidad endocrina, sexual y reproductiva, es una característica de la mayoría de las razas caprinas originarias o adaptadas a las latitudes subtropicales. En los machos cabríos, la estación sexual se caracteriza por concentraciones plasmáticas elevadas de LH y testosterona, por un intenso comportamiento sexual y una elevada producción espermática cuantitativa y cualitativa, y en las cabras, por el comportamiento estral asociado o no con ovulación. En los machos, la estación sexual se presenta en verano y otoño, mientras que en las hembras, en otoño e invierno. Esta diferencia se debe a que los machos se hacen insensibles al efecto inhibitorio de los días largos antes que las hembras (Delgadillo *et al.*, 2004; Delgadillo *et al.*, 2011). La estacionalidad reproductiva provoca una producción estacional de leche y carne, lo que conlleva a variaciones importantes en los ingresos económicos de los productores y de las industrias restaurantera y transformadora de la leche en queso y cajeta. Asimismo, los consumidores se ven afectados al disminuir la disponibilidad de los productos caprinos en ciertos meses del año. Por ello, es importante el control de la reproducción caprina para programar los empadres durante los meses de reposo sexual. Esta estacionalidad es sincronizada principalmente por el fotoperiodo, que induce cambios en la retroalimentación negativa del estradiol y testosterona sobre las neuronas del núcleo arcuato que secretan la kisspeptina, la cual controla la secreción del GnRH, que a su vez, controla la secreción de LH (Bedos *et al.*, 2016; Scott *et al.*, 2018); esto constituye el principal mecanismo neuroendocrino responsable de la estacionalidad reproductiva. No obstante, las interacciones sociosexuales entre machos y hembras, o entre machos, pueden modificar la estacionalidad sexual. De hecho, la introducción de un macho en un grupo de cabras en anestro estacional conduce inmediatamente a una reanudación de la actividad del eje hipotálamo-hipófisis-gónadas, permitiendo a las hembras mostrar estro y ovulación pocos días después de su introducción (Walkden-Brown *et al.*, 1999). A este fenómeno se le denominó “efecto macho a corto plazo”. Recientemente se describió que la presencia permanente de machos sexualmente activos mediante tratamientos fotoperiódicos o de manera natural durante su estación sexual, permite que las cabras ovulen todo el año, evitando el anovulación estacional (Delgadillo *et al.*, 2015). A este fenómeno se le denominó “efecto macho a largo plazo”. Finalmente, hace dos años se describió que, al igual que en las hembras, la introducción de un macho sexualmente hiperactivo en un grupo de machos en reposo sexual estacional, estimula la actividad del eje hipotálamo-hipófisis-gónadas. A este fenómeno se le denominó “efecto macho sobre macho” (Delgadillo *et al.*, 2022). Estas tres técnicas de bio-estimulación sexual para controlar la reproducción caprina de forma sostenible, sin el uso de hormonas exógenas, serán descritas en el presente artículo.

“Efecto macho a corto plazo”

La introducción de un macho cabrío en un grupo de cabras en anestro estacional estimula inmediatamente la secreción de LH, y la ovulación asociada generalmente, con el comportamiento estral, dentro de los primeros cinco días después de su introducción. Independientemente de la presencia o ausencia de estro, la mayoría de las hembras tienen un ciclo ovulatorio de corta duración y ovulan nuevamente de seis a nueve días después; esta segunda ovulación generalmente se asocia con el comportamiento estral y una duración normal de la fase lútea (Figura 1). Por lo tanto, la mayoría de las cabras pueden quedar gestantes en la segunda, tercera o cuarta ovulación inducida por el macho. Así, el “efecto macho a corto plazo” permite inducir y sincronizar el estro y las ovulaciones de las cabras en los siguientes 15 días después de la introducción del macho, fenómeno que se ha estudiado ampliamente desde 1960 (Shelton, 1960). Una limitante del “efecto macho a corto plazo” es que, cuando se utiliza en razas muy estacionales, la respuesta sexual de las hembras se reduce dramáticamente, o incluso es nula, cuando la introducción de los machos se realiza a la mitad del anestro estacional (Restall, 1992; Delgadillo *et al.*, 2002). La respuesta sexual de las cabras mejora cuando se utilizan machos cabríos inducidos a una intensa actividad sexual, durante el reposo estacional, al exponerlos a dos o tres meses de días largos artificiales (16 horas de luz por día) en otoño e invierno, seguidos de fotoperiodo natural, que tiene de 8 a 11 horas de luz por día, según la latitud (Chasles *et al.*, 2016; Zarazaga *et al.*, 2017). Este tratamiento fotoperiódico estimula la secreción de testosterona, mejora la producción espermática, así como el comportamiento sexual de los machos cabríos, aproximadamente seis semanas posteriores al final de los días largos (Delgadillo *et al.*, 2002). Así, en marzo, abril y mayo, las proporciones de cabras que mostraron comportamiento estral, que ovularon (> 80 %) y que parieron (> 70%), fueron mayores en las hembras expuestas a los machos sexualmente hiperactivos que en aquellas expuestas a machos sexualmente hipoactivos (< 20 %; Delgadillo, 2011). En conjunto, estos resultados indican que los machos sexualmente hiperactivos son más eficaces para estimular la actividad endocrina, sexual y reproductiva de las cabras durante el anestro estacional, que los machos hipoactivos. Estos resultados, también indican que la intensidad del comportamiento sexual de los machos es un factor crucial para lograr con éxito el “efecto macho a corto plazo”.

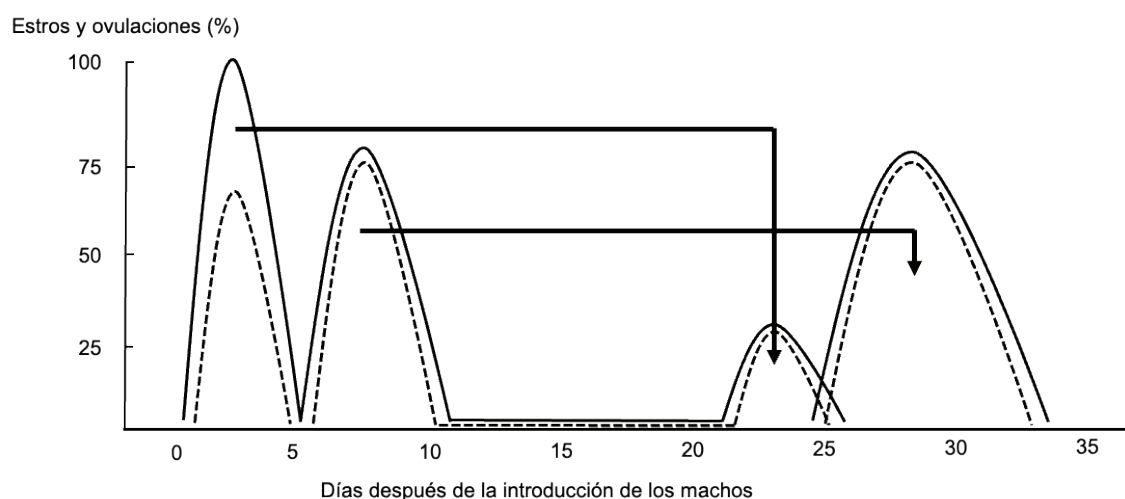


Fig. 1. Asociación estro y ovulación en las cabras expuestas al “efecto macho a corto plazo”. En los primeros cinco días, la mayoría de las cabras ovulan (—), y esta ovulación se asocia con un porcentaje variable de estros (- - -). La mayoría de las cabras desarrollan un ciclo ovulatorio de corta duración y ovulan nuevamente entre cinco y diez días. Esta segunda ovulación se asocia generalmente con un comportamiento de estro y un ciclo ovulatorio de duración normal (21 días). Si las cabras no se gestan en la segunda ovulación, éstas ovulan y presentan estro nuevamente entre 25 y 35 días después de la introducción de los machos (adaptado de Chemineau, 1987).

“Efecto macho a largo plazo”

Como se mencionó anteriormente, el fotoperiodo es el principal factor que sincroniza la estacionalidad reproductiva de los caprinos. Sin embargo, otros factores como la alimentación, la temperatura ambiental o las interacciones sociosexuales, pueden modificar esta estacionalidad. Recientemente se describió que el “efecto macho a largo plazo”, modifica la estacionalidad reproductiva de las hembras caprinas.

La presencia permanente de machos entre las hembras evita la anovulación estacional

La presencia permanente de machos cabríos entre un grupo de hembras reduce la duración del anestro estacional, adelantando el inicio y retardando el final de la estación sexual. Sin embargo, su presencia permanente no evitó la aparición de la anovulación estacional (Restall, 1992). Estos hallazgos se obtuvieron cuando los machos cabríos fueron sometidos a las variaciones naturales del fotoperiodo, exhibiendo periodos de reposo sexual que coinciden aproximadamente con los periodos de anestro de las hembras. Considerando que seis semanas después del final de los días largos, los machos mejoran su comportamiento sexual, y que éste es un factor crucial para lograr con éxito el “efecto macho a corto plazo”, se consideró pertinente la pregunta, ¿qué pasaría si las cabras permanecen en contacto continuo con machos sexualmente hiperactivos? ¿ovularían durante la anovulación estacional? Para responder estas preguntas, a partir de enero y por un período de 18 meses, un grupo de cabras permaneció aislado de los machos, mientras que otro grupo permaneció en contacto permanente con machos control vasectomizados y sometidos al fotoperiodo natural, los cuales presentaron periodos de actividad y reposo sexual. Asimismo, otro grupo de cabras permaneció en contacto permanente con machos vasectomizados y sexualmente hiperactivos durante el periodo de reposo sexual (enero-junio) mediante tratamientos fotoperiódicos aplicados durante el otoño y el invierno (se utilizaron tres grupos de machos sucesivamente), así como con machos sexualmente hiperactivos de manera natural de julio a diciembre. En las cabras aisladas, la duración de la anovulación fue mayor (marzo-septiembre) que en aquellas en contacto permanente con los machos control (abril-junio). En cambio, la mayoría de las cabras (86 %) que permanecieron en contacto permanente con los machos sexualmente hiperactivos, presentaron actividad ovulatoria cíclica durante todo el experimento, incluidas las dos estaciones de anovulación observadas en las hembras aisladas. Considerando lo anterior y para determinar si efectivamente, la presencia de los machos cabríos sexualmente hiperactivos inducía la actividad ovulatoria permanente, la mitad de las hembras cíclicas se aislaron de los machos en mayo, durante el anestro estacional, y éstas dejaron de ovular (Figura 2; Delgadillo *et al.*, 2015). Es interesante mencionar que en las ovejas de raza Aragonesa, la presencia permanente de los carneros sexualmente hiperactivos, permite también que las ovejas ovulen durante el anestro estacional (Abecia *et al.*, 2015). El “efecto macho a largo plazo”, al igual que el “efecto macho a corto plazo”, estimulan la actividad del hipotálamo y la hipófisis. Esto se demostró al utilizar cabras ovariectomizadas tratadas con un implante subcutáneo que contenía estradiol (OVX+E). En estas cabras que permanecieron en contacto permanente con machos sexualmente hiperactivos, las concentraciones plasmáticas de LH se mantuvieron elevadas durante el anestro estacional, mientras que éstas disminuyeron en aquellas mantenidas con machos hipoactivos (Muñoz *et al.*, 2017). Es interesante mencionar que en las ovejas de raza Aragonesa, la presencia de carneros sexualmente hiperactivos evita también la disminución de las concentraciones plasmáticas de LH en el anestro (Abecia *et al.*, 2019). Estos resultados indican que, al igual que en el “efecto macho a corto plazo”, en el “efecto macho a largo plazo”, los machos sexualmente hiperactivos neutralizan la retroalimentación negativa del estradiol sobre las neuronas a kisspeptina durante el anestro estacional, permitiendo la ciclicidad ovulatoria durante todo el año. Es probable que la presencia permanente de los machos sexualmente hiperactivos estimule la secreción de la kisspeptina, que a su vez estimula la secreción del GnRH, y éste la de LH, tal como se reportó en las cabras expuestas al “efecto macho a corto plazo” (Bedos *et al.*, 2016).

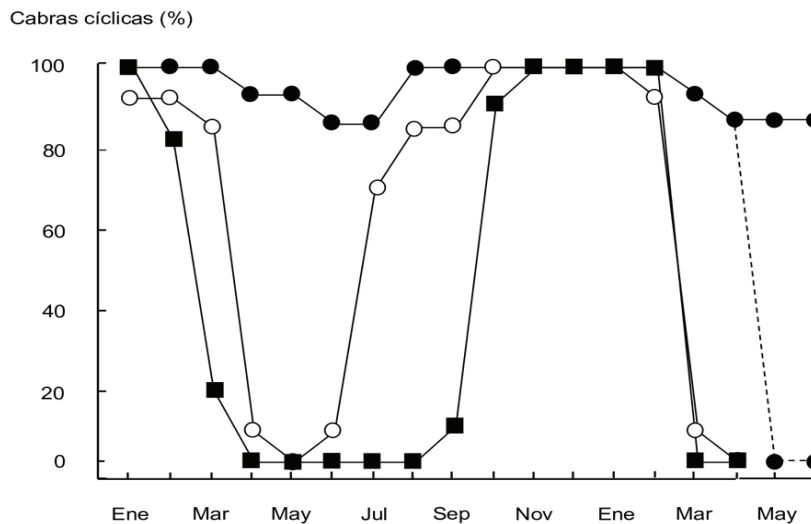


Figura 2. Porcentajes de cabras que ovularon mensualmente (cabras cíclicas). Un grupo de cabras permaneció aislado de los machos (n); otro grupo permaneció en contacto con machos que presentaron periodos de actividad y reposo sexual (j); otro grupo permaneció en contacto con machos sexualmente hiperactivos todo el año (l; adaptado de Delgadillo et al., 2015).

“Efecto macho sobre macho”

Al igual que en las cabras, en los machos cabríos, las interacciones sociosexuales también pueden estimular la actividad endocrina, sexual y reproductiva durante el reposo sexual estacional. La respuesta de los machos en reposo sexual depende de la intensidad del comportamiento sexual que despliegan los machos estimuladores. La introducción de machos sexualmente hiperactivos aumentó las concentraciones plasmáticas de LH y testosterona, mientras que la introducción de machos sexualmente hipoactivos no indujo ningún aumento significativo en estas dos hormonas (Figura 3; Delgadillo *et al.*, 2022). Además, los machos hiperactivos estimularon la actividad espermatogénica y el comportamiento sexual de los machos en reposo sexual. A este fenómeno se le denominó “efecto macho sobre macho”. Es interesante mencionar que, en los carneros de raza Aragonesa, la introducción de carneros sexualmente hiperactivos, estimularon también la secreción de LH y testosterona, mientras que la introducción de carneros hipoactivos no indujo ningún cambio en estas dos hormonas (Abecia *et al.*, 2022). Por lo tanto, el “efecto macho sobre macho” se parece mucho al “efecto macho a corto plazo” descrito en las hembras. Este “efecto macho sobre macho” reduce, muy probablemente, la retroacción negativa de la testosterona sobre las neuronas secretoras de la kisspeptina, permitiendo la reanudación de la actividad sexual de los machos cabríos durante el reposo sexual estacional. Es interesante mencionar que, en los machos expuestos a los machos sexualmente hiperactivos, la testosterona plasmática se mantuvo significativamente más elevada durante 30 días consecutivos que en aquellos expuestos a los machos sexualmente hipoactivos (Figura 4; Delgadillo *et al.*, 2022).

Los machos estimulados a través del “efecto macho sobre macho” son eficaces para inducir la actividad sexual de las cabras a través del “efecto macho a corto plazo”

De acuerdo con los resultados descritos anteriormente, se consideró pertinente la pregunta, ¿los machos cabríos estimulados a través del “efecto macho sobre macho” podrían inducir la actividad sexual de las cabras en el anestro estacional a través del “efecto macho a corto plazo”? Para responder esta pregunta, en abril, un grupo de cabras anéstricas (n = 40) se expuso a machos estimulados a través del “efecto macho sobre macho” (n = 4), mientras que otro grupo de hembras (n = 40) se

expuso a machos sexualmente hiperactivos ($n = 4$) expuestos a un tratamiento fotoperiódico. Los machos estimulados a través del “efecto macho sobre macho” fueron tan eficaces como los machos sexualmente hiperactivos, estimulados mediante el tratamiento fotoperiódico, para inducir la actividad reproductiva de las cabras anéstricas (partos: 80 % vs. 85 %, respectivamente; Delgadillo *et al.*, 2022).

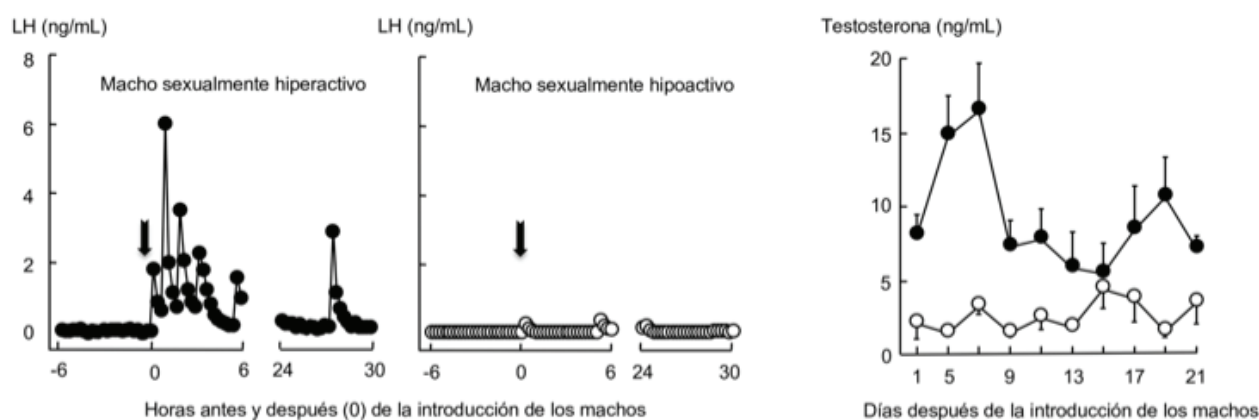


Figura 3. Concentraciones plasmáticas de LH (individual) y testosterona (promedio \pm error estándar del promedio) de machos cabríos en reposo sexual estacional expuestos a machos sometidos a un tratamiento fotoperiódico, sexualmente hiperactivos (l), o sometidos al fotoperiodo natural, sexualmente hipoactivos (j). La flecha indica el momento de la introducción de los machos cabríos (adaptado de Delgadillo *et al.*, 2022).

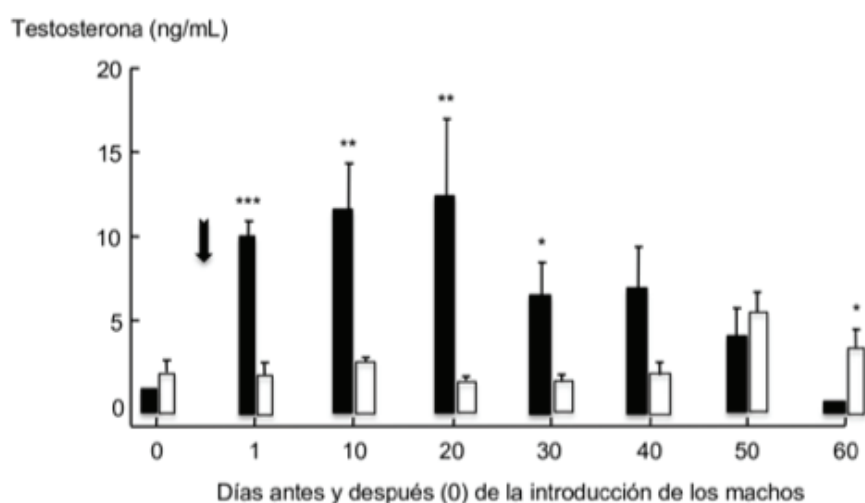


Fig. 4. Concentraciones plasmáticas de testosterona (promedio \pm error estándar del promedio) de machos cabríos en reposo sexual estacional expuestos a machos sometidos a un tratamiento fotoperiódico, sexualmente hiperactivos (n), o sometidos al fotoperiodo natural, sexualmente hipoactivos (o). La flecha indica el momento de la introducción de los machos cabríos (adaptado de Delgadillo *et al.*, 2022).

CONCLUSIONES

El “efecto macho a corto plazo” permite inducir y sincronizar la actividad sexual de las cabras en el anestro estacional, y el “efecto macho a largo plazo” permite que las cabras ovulen durante todo el año. El “efecto macho sobre macho” estimula la actividad endocrina, sexual y reproductiva de los machos cabríos durante el reposo sexual estacional, y estos machos estimulan, a su vez, la reproducción de las hembras a través del “efecto macho a corto plazo”. El factor importante para el éxito de estas tres bio-estimulaciones sexuales, es sin duda, el uso de machos sexualmente

hiperactivos. Estos machos reducen o suprimen la retroalimentación negativa del estradiol y la testosterona sobre la secreción de la kisspeptina, y en consecuencia, sobre la liberación del GnRH y la LH, evitando la fuerte inhibición estacional del fotoperiodo sobre el eje hipotálamo-hipófisis-gónadas. En conjunto, estos resultados muestran el poder de las interacciones sociosexuales en el control de la reproducción estacional de la especie caprina y reequilibra la importancia de éstas frente al fotoperiodo en el control de la reproducción estacional.

DECLARACIÓN DE CONFLICTOS DE INTERESES:

Los autores declaran que no existe conflicto de interés.

CONTRIBUCIÓN DE AUTORÍA:

José Alberto Delgadillo: Conceptualización, Redacción – Borrador original, Redacción – Revisión y edición. Philippe Chemineau: Conceptualización, Redacción – Borrador original, Redacción – Revisión y edición. José Alfonso Abecia: Conceptualización, Redacción – Borrador original, Redacción – Revisión y edición. Dolores López Magaña: Conceptualización, Redacción – Borrador original, Redacción – Revisión y edición. Horacio Hernández: Conceptualización, Redacción – Borrador original, Redacción – Revisión y edición. Natalia López Magaña: Conceptualización, Redacción – Borrador original, Redacción – Revisión y edición.

LITERATURA CITADA

- Abecia J.A., Chemineau P., Flores J.A., Keller M., Duarte G., Forcada F. and J.A. Delgadillo. 2015. Continuous exposure to sexually active rams extends estrous activity in ewes in spring. *Theriogenology*. 84 (9): 1549-1555. <https://doi.org/10.1016/j.theriogenology.2015.08.002>.
- Abecia J.A., Keller M., Palacios C., Chemineau P. and J.A. Delgadillo. 2019. Light-induced sexually active rams prevent the seasonal inhibition of luteinizing-hormone in ovariectomized estradiol-implanted ewes. *Theriogenology*. 15 (136): 43-46. <https://doi.org/10.1016/j.theriogenology.2019.06.032>.
- Abecia J.A., Canto F., Keller M., Palacios C., Chemineau P. and J.A. Delgadillo. 2022. Exposure of rams in sexual rest to sexually activated males in spring increases plasma LH and testosterone concentrations. *Theriogenology*. 15 (192):116-121. <https://doi.org/10.1016/j.theriogenology.2022.08.035>.
- Bedos M., Portillo W., Dubois J.P., Duarte G., Flores J.A., Chemineau P., Keller M., Paredes R.G. and J.A. Delgadillo. 2016. A high level of male sexual activity is necessary for the activation of the medial preoptic area and the arcuate nucleus during the “male effect” in anestrus goats. *Physiology and Behavior*. 165: 173–178. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2016.07.018>.
- Chasles M., Chesneau D., Moussu C., Delgadillo J.A., Chemineau P. and M. Keller. 2016. Sexually active bucks are efficient to stimulate female ovulatory activity during the anestrus season also under temperate latitudes. *Animal Reproduction Science*. 168: 86–91. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2018.10.004>.
- Chemineau P. 1987. Possibilities for using bucks to stimulate ovarian and oestrus cycles in anovulatory goats. A review. *Livestock Production Science*. 17: 135-147.
- Delgadillo J.A., Flores J.A., Véliz F.G., Hernández H.F., Duarte G., Vielma J., Poindron P., Chemineau P. and B. Malpoux. 2002. Induction of sexual activity in lactating anovulatory female goats using male goats treated only with artificially long days. *Journal of Animal Science*. 80: 2780–2786.
- Delgadillo J.A., Cortez M.E., Duarte G., Chemineau P. and B. Malpoux. 2004. Evidence that the photoperiod controls the annual changes in testosterone secretion, testicular and body weight in subtropical male goats. *Reproduction, Nutrition and Development*. 44: 183–193. <https://doi.org/10.1051/rnd:2004024>.

- Delgadillo J.A. 2011. Environmental and social cues can be used in combination to develop sustainable breeding techniques for goat reproduction in the subtropics. *Animal*. 5: 74–81. <https://doi.org/10.1017/S1751731110001400>.
- Delgadillo J.A., De La Torre-Villegas S., Arellano-Solis V., Duarte D. and B. Malpoux. 2011. Refractoriness to short and long days determines the end and onset of the breeding season in subtropical goats. *Theriogenology*. 76: 1146–1151. <https://doi.org/10.1016/j.theriogenology.2011.05.023>.
- Delgadillo J.A., Flores J.A., Hernández H., Poindron P., Keller M., Fitz-Rodríguez G., Duarte G., Vielma J., Fernández I.G. and P. Chemineau. 2015. Sexually active males prevent the display of seasonal anestrus in female goats. *Hormones and Behavior*. 69: 8-15. <https://dx.doi.org/10.1016/j.yhbeh.2014.12.001>.
- Delgadillo J.A., Espinoza-Flores L.A., Abecia J.A., Hernández H., Keller M. and P. Chemineau. 2022. Sexually active male goats stimulate the endocrine and sexual activities of other males in seasonal sexual rest through the “buck-to-buck effect”. *Domestic Animal Endocrinology*. 81: 106746. <https://doi.org/10.1016/j.domaniend.2022.106746>.
- Muñoz A.L., Chesneau D., Hernández H., Bedos M., Duarte G., Vielma J., Zarazaga L.A., Chemineau P., Keller M. and J.A. Delgadillo. 2017. Sexually active bucks counterbalance the seasonal negative feedback of estradiol on LH in ovariectomized goats. *Domestic Animal Endocrinology*. 60: 42–49. <https://dx.doi.org/10.1016/j.domaniend.2017.03.004>.
- Restall B.J. 1992. Seasonal variation in reproductive activity in australian goats. *Animal Reproduction Science*. 27: 305-318.
- Scott C.J., Rose J.L., Gunn A.J., and B.M. McGrath. 2018. Kisspeptin and the regulation of the reproductive axis in domestic animals. *Journal of Endocrinology*. <https://doi.org/10.1530/JOE-18-0485>.
- Shelton M. 1960. Influence of the presence of a male goat on the initiation of estrous cycling and ovulation of Angora does. *Journal of Animal Science*. 19: 368–375. <https://doi.org/10.2527/jas1960.192368x>.
- Walkden-Brown S.W., Martin G.B. and B.J. Restall. 1999. Role of male-female interaction in regulating reproduction in sheep and goats. *Journal of Reproduction and Fertility*. 52: 243-257.
- Zarazaga L.A., Gatica M.C., Hernández H., Gallego-Calvo L., Delgadillo J.A. and J.L. Guzmán. 2017. The isolation of females from males to promote a later male effect is unnecessary if the bucks used are sexually active. *Theriogenology*. 95: 42-47. <https://dx.doi.org/10.1016/j.theriogenology.2017.02.023>.