



UNIVERSIDAD
DE LA REPÚBLICA
URUGUAY

Estudios sobre la inclusión de resistencia genética a parásitos gastrointestinales en la selección de ovinos

Ana Laura Sánchez Batista

Doctora en Ciencias Agrarias

Octubre 2023

**Estudios sobre la inclusión de resistencia
genética a parásitos gastrointestinales
en la selección de ovinos**

Ana Laura Sánchez Batista

Doctora en Ciencias Agrarias

Octubre 2023

Tesis aprobada por el tribunal integrado por DMTV (PhD) Daniel Maizón, DMTV (PhD) Sergio Fierro e Ing. Agr. (PhD) Ana Guillenea, el 9 de noviembre de 2023. Autora: Lic. en Biol. (Mag.) Ana Laura Sánchez Batista. Director: Ing. Agr. (PhD) Raúl W. Ponzoni.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a todos que de algún u otro modo hicieron posible este trabajo:

A mi tutor y amigo Raúl Ponzoni, quien, a pesar de todos los contratiempos ocurridos durante este proceso, siempre estuvo dispuesto a ayudarme a culminarlo. Por su orientación, dedicación y apoyo durante el proceso de elaboración de esta tesis. Por sus comentarios y sugerencias, que fueron siempre constructivos y enriquecedores, permitiéndome mejorar y pulir cada aspecto de este trabajo. Además, quiero agradecer por su paciencia y comprensión en los momentos en que la carga académica se volvía abrumadora. Su apoyo constante y motivación fueron cruciales para mantenerme enfocada y comprometida. Gracias una vez más, Raúl, por tu invaluable contribución a mi crecimiento académico y por guiarme en este camino hacia la culminación de mi tesis. Estoy profundamente agradecida por haber tenido la oportunidad de aprender de mi tutor.

A Washington, mi compañero incondicional, y a Emilia y Lucía, que llegaron a nuestras vidas durante este camino. Su apoyo incondicional, palabras de aliento y comprensión han sido mi fuente de fortaleza a lo largo de este desafío. Gracias por ser mi familia, por estar a mi lado y por celebrar cada paso de este viaje conmigo. Sé que sin ustedes este logro no habría sido posible.

A mi padre y mi madre, por haberme guiado y apoyado en cada paso de mi educación.

A la Agencia Nacional de Investigación e Innovación y a la Comisión Académica de Posgrado, por las becas otorgadas para la realización del doctorado.

Al Dr. Daniel Castells, quien en primera instancia llamó la atención sobre el problema que traté en esta tesis, tema que le apasiona y sobre el que siempre brindó sus aportes.

A Federico de Brum, a Juan Paperán y a Lynley Anderson. A los establecimientos Talitas y La Magdalena de Uruguay, y Anderson Rams de Australia, por compartir los datos que utilicé en esta tesis.

A Elize van Lier y a Anthony Burton, por estar siempre disponibles y aportar los datos de la Estación Experimental de Facultad de Agronomía de Salto.

A Hugo Naya, por el apoyo y la confianza, y por el contacto con Lucía Spangenberg.

A mis amigas de Facultad de Agronomía, Ana Laura Vodanovich, Cecilia Carballo, Nandy Espino y Yoana Dini, que fueron de gran apoyo en todo este camino.

A los compañeros del Grupo Disciplinario de Mejoramiento Genético Animal de Facultad de Agronomía, por el apoyo.

A mis amigas, Paola, Natalia y Noelia.

Y a mis amigas y amigos de la vida: «Las Carozas» y «La Barra», de Durazno.

	Página
PÁGINA DE APROBACIÓN	III
AGRADECIMIENTOS	IV
RESUMEN.....	IX
SUMMARY	X
1. <u>INTRODUCCIÓN</u>	1
1.1. FUNDAMENTACIÓN GENERAL	1
1.1. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA	3
1.1.1. <u>Especies predominantes de PGI en Uruguay</u>	4
1.1.2. <u>Estrategias de control</u>	6
1.1.2.1. Manejo de animales y pasturas	6
1.1.2.2. Control biológico de los PGI	7
1.1.2.3. Vacunas.....	8
1.1.2.4. Mejora genética de la RPGI	8
1.1.3. <u>Evidencia de la existencia de variación genética</u>	9
1.1.3.1. Generalidades.....	9
1.1.3.2. Ejemplos de exitosa selección por resistencia a enfermedades en peces y bovinos	10
1.1.3.3. Resistencia a enfermedades distintas a parásitos internos en ovinos.....	12
a) <i>Enfermedades causadas por toxinas</i>.....	13
b) <i>Pietín (foot rot en inglés)</i>.....	13
c) <i>Piojo</i>	14
d) <i>Miasis</i>.....	14
1.1.3.4. Resistencia a parásitos gastrointestinales.....	16
a) <i>Variación genética entre razas en resistencia a PGI</i>	17
b) <i>Variación genética dentro de razas en resistencia a PGI</i>	19
1.1.4. <u>Estrategia</u>.....	27

1.1.4.1. Precisión para medir HPG en un programa de mejora genética	29
1.1.4.2. Tamaño de la muestra de animales monitoreados para medir HPG	29
1.1.4.3. Selección dentro de una raza.....	30
1.1.4.4. Uso de genotipos resistentes	31
1.2. HIPÓTESIS DEL TRABAJO	33
1.3. OBJETIVOS.....	34
1.3.1. <u>General</u>	34
1.3.2. <u>Específicos</u>	34
2. <u>CONSIDERACIONES ACERCA DE LA PRECISIÓN NECESARIA EN EL CONTEO DE HUEVOS DE PARÁSITOS INTERNOS EN HECES DE OVINOS</u>	35
3. <u>SAMPLE SIZE NEEDED TO MAKE DECISIONS ABOUT MEASURING FEC IN A CONTEMPORARY GROUP OF LAMBS</u>	40
4. <u>RECOMMENDED NUMBER OF SHEEP SAMPLED IN PROGRAMS FOR INTERNAL PARASITE CONTROL CAN LEAD TO INCORRECT DECISIONS</u>	48
5. <u>A DESIRED GAINS APPROACH FOR THE PREDICTION OF GENETIC GAIN IN RESISTANCE TO GASTROINTESTINAL NEMATODES IN A MULTI-TRAIT BREEDING OBJECTIVE IN URUGUAYAN MERINO SHEEP</u>	55
6. <u>PROGENY OF ANDERSON RAMS SELECTED FOR RESISTANCE TO INTERNAL PARASITES IN AUSTRALIA ARE COMPARABLE IN OTHER TRAITS TO THAT FROM TALITAS RAMS SELECTED IN URUGUAY</u>	66
7. <u>DISCUSIÓN GENERAL</u>	71
8. <u>CONCLUSIONES</u>	82

9. BIBLIOGRAFÍA	83
------------------------------	-----------

RESUMEN

Las parasitosis gastrointestinales causadas por nematodos son la principal limitante sanitaria en sistemas pastoriles ovinos en Uruguay. El uso de antihelmínticos ha llevado a resistencia de los nematodos a los principios activos. La selección por resistencia a parásitos gastrointestinales (RPGI) ha demostrado ser beneficiosa. Se utiliza el conteo de huevos por gramo de materia fecal (HPG) para identificar ovinos resistentes, pero falta consenso sobre su precisión y cantidad de animales a muestrear. Aplicando teoría estadística, encontré que 100 HPG es precisión suficiente, pero el tamaño de muestra utilizado es menor que el recomendable. Definir la RPGI como rasgo en el objetivo de selección no es sencillo. Hay dos formas de incorporar la RPGI en las majadas: selección dentro de majada e incorporación de material mejorado. Utilicé un enfoque de ganancias deseadas incluyendo la RPGI en un objetivo de selección multicarácter en Merino. Inicialmente, asigné igual importancia a lana y carne, y gradualmente enfaticé más la RPGI. En las predicciones a 10 años, con un énfasis del 25 % en RPGI, HPG estuvo por debajo de 500 en infestaciones bajas y medias. Se requirió un énfasis del 50 % o más en caso de infestaciones altas, que afectó negativamente otros rasgos de producción. Con alta infestación, la selección dentro de la majada no eliminaría la necesidad de antihelmínticos en 10 años. Dificultades específicas de la selección por RPGI y otras limitantes podrían resultar en ganancias menores a las predichas. La ganancia genética podría acelerarse seleccionando dentro y entre majadas, aprovechando esfuerzos hechos por criadores nacionales y extranjeros. Las fuentes extranjeras han demostrado expresar la RPGI en nuestro país sin afectar el desempeño productivo. Los productores deberían usar los valores de cría producto de las evaluaciones genéticas en la adquisición de sus carneros una vez que hayan decidido el énfasis a poner en la RPGI.

Palabras clave: precisión del conteo de huevos por gramo (HPG), tamaño de muestra, ganancias deseadas, selección intra- y entre majadas

STUDIES ON THE INCLUSION OF GENETIC RESISTANCE TO GASTROINTESTINAL PARASITES IN SHEEP BREEDING

SUMMARY

Parasitosis caused by gastrointestinal nematodes (GIN) limits sheep production in pastoral systems in Uruguay. The use of anthelmintics has led to nematode resistance to drenches. Selection for resistance to GIN has proven to be beneficial. Worm egg count per gram of faeces (WEC) is used to identify resistant sheep, but there is a lack of consensus on its accuracy and the number of animals to sample. Applying statistical theory, I found that 100 WEC is accurate enough, but the sample size used is inadequate. Defining resistance to GIN as a trait in the selection objective is not straightforward. There are two options for incorporating it into flocks: within-flock selection and incorporation of genetically improved material. I used a desired gains approach to include resistance to GIN in a multi-trait selection objective in Merino sheep. The index initially used resulted in equal importance to wool and meat, and I gradually placed greater emphasis on resistance to GIN during selection. After 10 years, with a 25 % emphasis on resistance to GIN, I predicted a WEC reduction below the threshold of 500 WEC at low and medium infestations. With high infestations, an emphasis of 50 % or more was required, which negatively affected other production traits. In such cases, within flock selection would not eliminate the need to use anthelmintics in 10 years. Difficulties specific to selection for resistance to GIN and other constraints could result in lower gains than predicted. Genetic gain could be accelerated by selecting within and between flocks, taking advantage of efforts made by national as well as overseas breeders. Foreign sources have shown resistance to GIN locally without affecting production traits. Producers should use breeding values from genetic evaluations when acquiring rams, once they have decided on the emphasis to be placed on resistance to GIN.

Keywords: WEC accuracy, sample size, desired gains approach, between and within flocks selection

1. INTRODUCCIÓN

1.1. FUNDAMENTACIÓN GENERAL

La preocupación por las enfermedades que afectan a los animales se remonta a los primeros contactos de los humanos con ellos. Las enfermedades en animales son un motivo de preocupación, principalmente por las pérdidas económicas que ocasionan y, en algunos casos, por la posible transmisión de agentes causales a humanos. A pesar del desarrollo de métodos efectivos para el control de muchas enfermedades, estas continúan resultando en pérdidas substanciales en la producción de carne, fibra y leche en todo el mundo.

Las parasitosis gastrointestinales causadas por nematodos constituyen una de las principales limitantes sanitarias y económicas para la producción ovina en sistemas pastoriles (Nieto et al., 2002, Perry et al., 2002, Perry y Randolph, 1999, Castells et al., 1995). Uruguay es un país con clima templado con una precipitación anual de 1300 mm. Existe una gran variabilidad interanual (Inumet, 2022), que puede llevar a una mayor o menor incidencia de parásitos gastrointestinales (PGI). Debido a que el clima es muy irregular, y con los desvíos que el cambio climático está causando, se torna aún más importante el refinamiento en los métodos de control de PGI. Su control ha dependido del tratamiento antihelmíntico, lo cual ha llevado al desarrollo de resistencia de los parásitos a los productos químicos utilizados y ha resultado en pérdida de su efectividad. Los efectos de las parasitosis internas sobre la producción ovina varían de acuerdo a la patogenicidad del parásito considerado, la carga parasitaria, la categoría ovina considerada y el estado nutricional y fisiológico de los animales.

Diversos estudios han demostrado los beneficios económicos derivados de la selección por resistencia a los parásitos internos (RPGI) en países de economía tan diversa como Australia, India, Indonesia, Nepal y Reino Unido (Bishop et al., 2003). El uso de animales genéticamente resistentes reduciría las pérdidas productivas, a la vez que disminuiría la contaminación de las

pasturas, reduciendo así el impacto negativo de los parásitos en la producción ovina. El método más difundido para la identificación de ovinos resistentes es el conteo de huevos de parásitos por gramo de materia fecal (HPG). En Uruguay, esta característica se incluye en las evaluaciones genéticas poblacionales (EGP) de las razas Corriedale, Merilin (algunas cabañas), Merino Dohne y Merino Australiano, contándose anualmente con estimaciones del mérito genético de los animales en forma de diferencia esperada en la progenie (DEP) para HPG. Para las razas Corriedale y Merino Australiano se han estimado valores moderados de heredabilidad (0,18 para Corriedale, Castells, 2005; y de 0,15 a 0,39 para Merino Australiano, Ciappesoni et al., 2013, 2006), lo cual indica la posibilidad de progresar genéticamente mediante selección. Existen resultados experimentales que confirman la viabilidad de esta proposición (e. g., Karlsson y Greeff (2006) en Australia, Morris et al. (2005) en Nueva Zelanda, y Castells y Gimeno (2011) en Uruguay). La reciente revisión y metaanálisis de Hayward (2022) reafirma lo recién expuesto y orienta la mejora genética en RPGI en una dirección coherente con la tomada en esta tesis.

Comparada con otras alternativas de control de las parasitosis internas, la vía genética tiene una serie de ventajas: las ganancias que se consiguen son de carácter permanente y se transmiten a las generaciones futuras; la resistencia adquirida por la vía genética no ha sido quebrada por los parásitos (algo que sí ha sucedido con los antihelmínticos); y la selección por resistencia a un parásito interno confiere también resistencia a otros parásitos (Bishop et al., 2003). Sin embargo, la RPGI presenta dificultades cuando se la intenta definir como un rasgo que será parte del objetivo de selección. Si bien es intuitivamente obvio lo que se quiere hacer, la RPGI no es fácilmente medible como lo son rasgos tales como peso de vellón o diámetro de la fibra. A falta de esa definición se han usado criterios (e. g., HPG) como sinónimo de rasgo en el objetivo. En la práctica, esa simplificación ha sido útil, ya que la selección por HPG ha resultado en majadas más resistentes a los PGI (Karlsson y Greeff, 2006, Castells, 2005). Sin embargo, a efectos de la inclusión de RPGI

en un objetivo completo de selección que incluya además caracteres de producción, interesa definir el rasgo lo más precisamente posible, así como investigar las consecuencias de utilizar aproximaciones en el enfoque.

Varios estudios han confirmado la respuesta a la selección de RPGL (Castells y Gimeno, 2011, Karlsson y Greeff, 2006, Morris et al., 2005). El desafío es cómo incorporarla a las majadas para beneficio de la producción ovina. A grandes rasgos, hay dos opciones: i) selección dentro de majada y ii) incorporación de material genético ya mejorado. Para la primera opción, en esta tesis planteo llevar a cabo un trabajo teórico y numérico para investigar las consecuencias de abordar el tema del registro de HPG y el problema de incorporación de RPGL en un objetivo completo de selección. Para la segunda opción planteo reportar el desempeño de la progenie de material genético mejorado para RPGL de origen australiano (semen de tres carneros) y de nueve carneros de un establecimiento local con larga trayectoria de selección por RPGL.

1.1. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

En Uruguay, Castells et al. (1995) determinaron un impacto potencial en corderos que puede alcanzar hasta un 50 % de mortandad, afectar en un 24 % la evolución del peso vivo y reducir en un 29 % la producción de lana. La afectación de la longitud y del diámetro de la fibra de lana ha sido cuantificada en 10 % y 6,5 %, respectivamente. Estos autores estimaron que las pérdidas económicas ocasionadas en la producción de lana, en una situación donde no se aplicase ningún control de parásitos internos, alcanzarían los US\$ 41 millones. En Australia, el impacto de los PGL representa el mayor costo de salud animal para la producción ovina, cuestan más de A\$ 436 millones por año (Lane et al., 2015), por encima de lo estimado por Sackett et al. (2006) de US\$ 350 millones. Según WormBoss (2021), aproximadamente el 80 % del costo anual está asociado con la pérdida de producción (lana y carne) y el 20

% restante con los costos de control. Las pérdidas son igualmente alarmantes en otros países, e. g., en India US\$ 81 millones (Bishop et al., 2003).

1.1.1. Especies predominantes de PGI en Uruguay

En Uruguay, las especies de PGI que predominan en los sistemas pastoriles son las de clima templado, principalmente, *Haemonchus contortus* y *Trichostrongylus colubriformis*. Con menor frecuencia aparecen *Oesophagostomum*, *Teladorsagia* (*Ostertagia*), *Nematodirus*, *Trichuris*, *Strogylodes* y *Cooperia* (Mederos y Banchemo, 2013, Castells, 2004, Nari et al., 1977). La figura 1 muestra la prevalencia de las diferentes especies de nematodos gastrointestinales de ovinos en Uruguay (Castells, 2004).

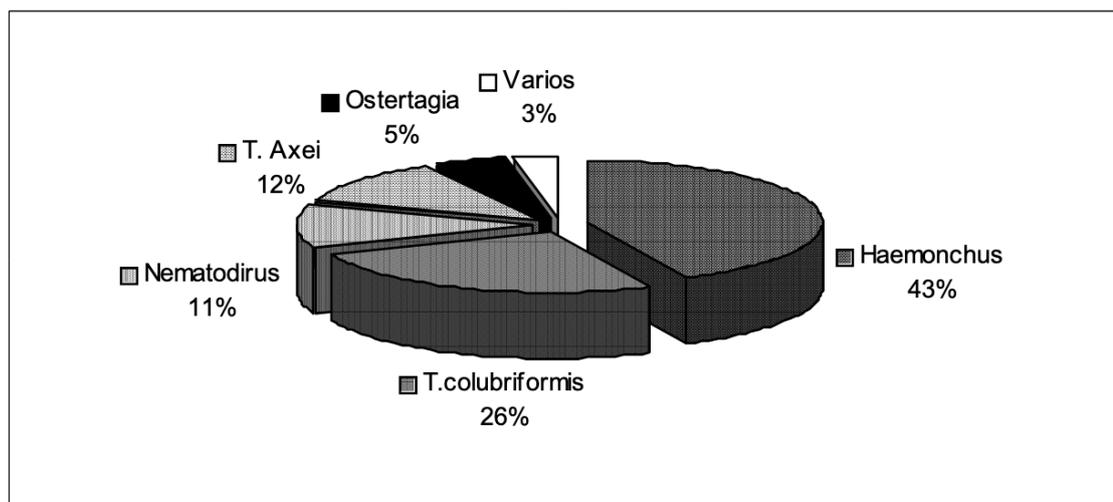


Figura 1. Prevalencia de las diferentes especies de nematodos gastrointestinales de ovinos en Uruguay. Fuente: Adaptado de Nari et al., 1986 (Castells, 2004).

Dependientes de las condiciones climáticas, las diferentes especies de PGI en Uruguay inciden con variable intensidad a lo largo del año. *Haemonchus contortus* predomina en clima cálido, presentando los mayores niveles en otoño, primavera y verano si se dan condiciones elevadas de humedad. En estas condiciones climáticas su desarrollo se ve favorecido, sumado a la presencia de categorías susceptibles como es el caso de los

corderos. En invierno y verano secos su presencia disminuye (Castells, 2004). Sin embargo, *Trichostrongylus colubriformis* predomina en climas más fríos, se presenta en otoño, fundamentalmente en invierno y también en primavera. *Teladorsagia (Ostertagia)* se presenta principalmente en invierno, mientras que *Oesophagostomum* está presente todo el año y *Cooperia* se presenta entre octubre y noviembre. La figura 2 (Castells, 2004) muestra una representación estacional (aproximada) de los PGI en ovinos en el Uruguay.

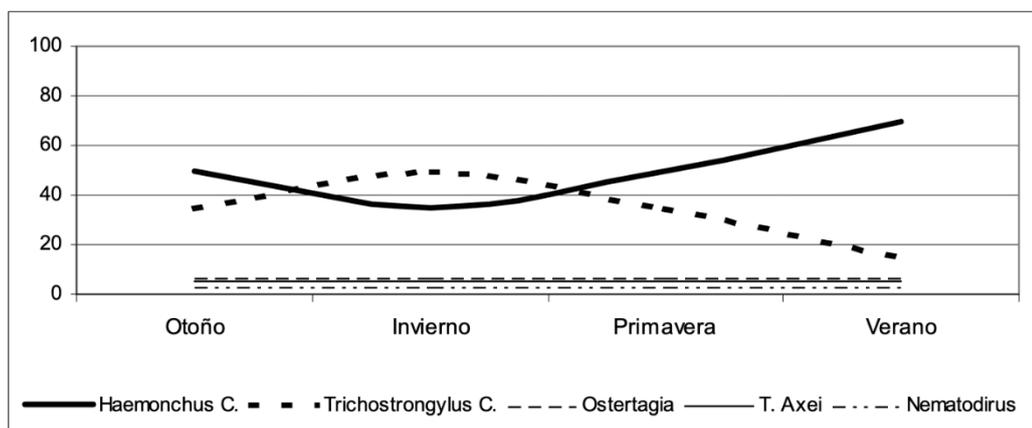


Figura 2. Representación estacional (aproximada) de los PGI en ovinos en el Uruguay, adaptado de Nari et al., 1986 (Castells, 2004).

Estas fluctuaciones estacionales que presentan las especies de parásitos llevan a que los PGI puedan afectar los ovinos durante todo el año, ya que en épocas de clima cálido está *Haemonchus contortus* actuando y en épocas de clima frío está *Trichostrongylus colubriformis*. La representación estacional presentada anteriormente es solo orientativa, debido a que el clima es muy irregular, y con los desvíos que el cambio climático está causando, se torna aún más importante el refinamiento en los métodos de control de PGI.

1.1.2. Estrategias de control

Existen diferentes estrategias de control de PGI en ovinos. Estas pueden ser: el control químico a través del uso de antihelmínticos, medidas de manejo del pastoreo, control biológico a través del uso de organismos vivos (bacterias, virus, hongos), por medio de vacunas y mediante la selección de animales resistentes a PGI.

El suministro de antihelmínticos ha sido la principal medida de control. Los primeros diagnósticos de resistencia antihelmíntica en Uruguay fueron reportados en 1989 (Bonino, 2002). La resistencia antihelmíntica en Uruguay es preocupante, ya que, en 1994, el 92,5 % de los establecimientos ovejeros presentaron algún grado de resistencia y solo el 7,5 % no tenían niveles detectables de resistencia antihelmíntica (Nari et al., 1996). Esta situación se ha agravado y existen frecuentes reportes de resistencia antihelmíntica (Castells, 2008, Castells et al., 2002). Ante esta evidencia de resistencia a los antihelmínticos, se deben utilizar otras estrategias para controlar los PGI y prevenir el aumento de resistencia parasitaria, buscando una sustentabilidad en los sistemas de producción.

1.1.2.1. Manejo de animales y pasturas

El manejo antiparasitario es una estrategia clave en el control. Combinado con el control químico es una gran ayuda a mitigar los parásitos. Consiste en todas las medidas de manejo del pastoreo que tienden a disminuir la contaminación con huevos y larvas en las pasturas. En el sistema de pastoreo predominante en Uruguay (Castells, 2003) esto se logra alternando bovinos y ovinos, alternando categorías de animales (adultos, jóvenes) o difiriendo el pastoreo (diferido-rotativo). El principio de este sistema está basado en que la tendencia a albergar nematodos en las dos especies de rumiantes es diferente. Durante el período en que los bovinos están pastoreando no ocurre contaminación para los ovinos (Castells, 2004).

En 1987, Nari et al. y Quintana et al. compararon la estrategia convencional de dosificar al destete y mantener los animales en pasturas sucias con una estrategia de destinar los corderos destetados y dosificados a una pastura que previamente había sido pastoreada por bovinos mayores de dos años (pasturas seguras). En las pasturas seguras se produjeron bajas tasas de infestación por PGI hasta por lo menos tres meses después del destete de los corderos.

Mederos y Banchemo (2013), durante dos años, realizaron trabajos de pastoreos de *limpieza* de las pasturas con bovinos adultos, precediendo el destete de los corderos (categoría ovina susceptible). Los corderos que pastorearon en parcelas donde hubo pastoreo previo con bovinos tuvieron cargas de HPG más bajas que aquellos que pastorearon parcelas pastoreadas previamente con capones, necesitando el 50 % menos de dosificaciones.

1.1.2.2. Control biológico de los PGI

Varios autores han investigado la posibilidad de ejercer un control biológico por vía de organismos vivos, disminuyendo las poblaciones de PGI a un nivel que no afecte al hospedador. Esto permitiría prescindir del uso de productos químicos o por lo menos reducir sustancialmente su uso, lo que mejoraría la relación con el medioambiente y el ser humano (Piedra-Naranjo, 2013, Fernández-Jiménez et al., 2019). Se ha estudiado el uso de bacterias, virus, hongos e insectos. Los tratamientos más promisorios han sido con los hongos nematófagos, tal como *Duddingtonia flagrans* (Mederos y Banchemo, 2013, Castells, 2003). La administración oral de formas esporuladas de dichos hongos, al atravesar el tracto digestivo y expulsarse con la materia fecal, impiden la expulsión de las larvas LIII a la pastura, disminuyendo así los niveles de contaminación. En Uruguay no existe información sobre el uso de los mencionados hongos. A nivel mundial, Castells (2003) cita estudios que indican que el grado de control de las larvas LIII con hongos es variable,

encontrándose valores entre 46 y 89 % en Dinamarca en vacas con *Artrobrtis* (Grønvold et al., 1993), más del 90 % en Malasia en ovinos para *Strongyloides papillosum* (Chandrawathani et al., 2002, Chandrawathani et al., 1998) y del 80 % en Australia en ovinos con *Duddingtonia Flanrans* (Waller et al., 2001, Waller, 1992). Los principales problemas encontrados con esta estrategia radican en la variabilidad de respuesta y las dificultades en la aplicación práctica.

1.1.2.3. Vacunas

Las vacunas para estimular el sistema inmunitario frente a infecciones por PGI son, en la actualidad, un método de control potencial. El Secretariado Uruguayo de la Lana ha trabajado en esta área, pero hasta el momento no hay vacunas contra parásitos internos disponibles en el mercado (Castells et al., 2013).

1.1.2.4. Mejora genética de la RPGI

Varios estudios demuestran que existen animales que presentan resistencia genética a los PGI. El uso de la genética para combatir las enfermedades infecciosas no es algo nuevo: durante miles de años la selección natural ha utilizado esta estrategia y existen ejemplos para todas las especies de animales domésticos y para todo tipo de infección (Bishop et al., 2003). Para la mayoría de las enfermedades que han sido investigadas se ha encontrado variación genética (Nicholas, 1987). La resistencia genética a los parásitos es una opción que la evidencia científica indica que puede brindar un importante aporte. Trato este tema en más detalle por ser el foco de los estudios conducidos en el marco de esta tesis.

Por muchos años, los antihelmínticos han desempeñado un papel preponderante en el control de los PGI. La creciente resistencia a los tratamientos antihelmínticos, el costo del tratamiento y la preocupación por los

posibles residuos químicos de los antihelmínticos (Lumaret et al., 1984) sugieren la necesidad de un cambio de enfoque en el control de los PGI. De ahí que se estén buscando estrategias de control que disminuyan la dependencia en los antihelmínticos y reduzcan el costo del control de los PGI. La resistencia genética a PGI es una alternativa de creciente interés en mejora genética.

1.1.3. Evidencia de la existencia de variación genética

1.1.3.1. Generalidades

Existe abundante evidencia sobre las diferencias genéticas en la forma en que reaccionan a patógenos las distintas poblaciones o los individuos. En humanos, existen datos históricos de las epidemias que asolaron Europa en el siglo XIV que describen que, incluso compartiendo las mismas viviendas, había individuos que permanecían sanos mientras que la mayoría se afectaba gravemente por la enfermedad. Existe variación genética en resistencia a enfermedades en humanos, e. g., tuberculosis. Según Rodríguez de Castro et al. (2005), un tercio de la población mundial está infectada por el bacilo causante de tuberculosis, aunque sólo el 10 % desarrolla tuberculosis activa y alrededor del 2 al 3 % sufre tuberculosis miliar, que ocurre cuando el bacilo se disemina a los demás órganos a través de la sangre. Otros ejemplos de variabilidad individual frente a una infección pueden observarse en cualquier consulta médica todos los inviernos, en las que alrededor del 10 % de los pacientes presenta el 90 % de las infecciones respiratorias. En hospitales, se observa que sujetos previamente sanos pueden sufrir un curso fulminante a pesar de recibir tratamiento adecuado, mientras que otros se curan espontáneamente en su domicilio (Winkelstein y Childs, 2001, Kwiatkowski, 2000). La existencia de esta variación fenotípica en infecciones respiratorias sugiere que puede haber variación genética, pero no lo prueba. En los seres humanos, los resultados de la investigación se utilizan a menudo para

monitorear poblaciones y formular recomendaciones dirigidas a prevenir o controlar la enfermedad.

En los animales de granja, las diferencias genéticas en resistencia a las enfermedades se conocen desde hace mucho tiempo. Existen ejemplos bien documentados de variación genética en los huéspedes para la resistencia a patógenos o parásitos (Nicholas, 1987), tales como resistencia a la enfermedad de Marek en gallinas, a la diarrea neonatal en cerdo, a los vermes en ovejas y a las garrapatas en el ganado vacuno.

1.1.3.2. Ejemplos de exitosa selección por resistencia a enfermedades en peces y bovinos

Debido a que las enfermedades son causa de una proporción tan grande de los costos y pérdidas de producción, la resistencia a las enfermedades se ha incorporado a menudo como un rasgo en el objetivo de cría en varios programas de selección.

En Noruega, desde 1993 se ha incluido la resistencia a enfermedades virales y bacterianas dentro de los programas de mejoramiento convencionales en salmones (Gjøen y Bentsen, 1996), sumándose a caracteres relacionados con el crecimiento corporal, color y textura de la carne (Gjedrem, 2000). En el programa de mejoramiento de AquaGen (Noruega), la ponderación de los rasgos ha variado. En las primeras generaciones, el enfoque principal fue la tasa de crecimiento, mientras que en generaciones posteriores se han ido incluyendo otros caracteres de importancia económica. Estos caracteres se pueden agrupar en tres categorías: rasgos de crecimiento (crecimiento en agua dulce y agua de mar), rasgos de salud (resistencia a enfermedades y tolerancia al manejo) y rasgos de calidad (color del filete y la grasa) (Naeye et al., 2022). Estos autores investigaron el impacto de 50 años de selección genética equilibrada en el crecimiento y la productividad de la industria noruega del salmón del Atlántico. Estudiaron la contribución de la selección

genética en la tasa de crecimiento del salmón desde la generación 0 (cosecha 1975-1978) hasta la generación 11 (cosecha 2017-2019) y simularon el crecimiento esperado en 2050 (generación 24). La diferencia en el peso corporal (14,5 meses) entre las generaciones 0 y 11 fue de 1460 g. El estudio indicó que la selección genética podría llevar la producción total noruega de los 1,3 millones de toneladas actuales a 2,5-3,2 millones de toneladas en 2050. Adicionalmente, el aumento de la tasa de crecimiento reduciría en un 40 a 53 % el tiempo de permanencia en el mar, lo que disminuiría la incidencia de piojo y otras enfermedades infecciosas, y la mortalidad hasta en un 50 %. El poder de la genética mostrado por la industria salmonera noruega es igualmente relevante para todos los países productores de salmón.

La raza Holando fue seleccionada intensamente por producción de leche y se logró importante progreso genético en este aspecto (Shook, 2006). Esto estaba asociado frecuentemente a pérdidas en la capacidad reproductiva de las vacas, disminución de su vida útil en el rebaño y aumento de enfermedades infecciosas como la mastitis, efectos con un fuerte impacto en los costos de producción. La mastitis es uno de los problemas de salud más frecuentes en vacas lecheras y causa grandes pérdidas económicas al sector lácteo. Una de las medidas que más se utiliza actualmente a nivel mundial para evaluar la calidad de la leche y la salud de la ubre es el conteo de células somáticas (RCS). La resistencia a mastitis se ha correlacionado directamente con RCS, se han reportado estimaciones de correlación genética de 0,7 (Koivula et al., 2005, Heringstad et al., 2000, Lund et al., 1999, Rupp y Boichard, 1999, Mrode y Swanson, 1996). La inclusión del RCS en los índices de selección puede disminuir la susceptibilidad a esta enfermedad en el mediano plazo, mejorando el bienestar de los animales y la eficiencia económica de los establecimientos lecheros. La selección por mastitis clínica ha llevado a un descenso anual de 0,27 % en Noruega (Heringstad et al., 2003). En muchos países, el RCS es un criterio utilizado en programas de selección para mejorar la salud de la ubre.

La infección con garrapatas constituye uno de los factores sanitarios más importantes que limita la ganadería en el trópico, afectando el 80 % de la población bovina del mundo (Polanco-Echeverry y Ríos-Osorio, 2015). *Rhipicephalus microplus* (anteriormente *Boophilus microplus*) es la garrapata que tiene mayor impacto económico en México, Centroamérica, Sudamérica y Australia (Quiroz, 1994). Existen diferentes métodos de control: acaricidas, rotación de pasturas y animales resistentes. La resistencia genética a *R. microplus* es incluida en los programas de mejoramiento tradicionales de rodeos de zonas tropicales y subtropicales del mundo mediante la utilización de diversas razas bovinas (Ortega, 2021). Han sido reportados valores de heredabilidad de resistencia a las garrapatas desde 0,02 a 0,54 (Otto et al., 2018, Mapholi et al., 2017, Turner et al., 2010) en distintas razas evaluadas en diferentes ambientes. La variabilidad genética existente entre razas y dentro de rodeos de una misma raza podría ser potenciada enormemente por la identificación individual de animales resistentes.

La resistencia genética animal, como método de control de parásitos, es una herramienta que ha cobrado creciente interés con el correr de los años. Esta alternativa de control, junto a otras como control biológico, manejo de pasturas y nutrición, podría resultar en una disminución del uso de drogas antihelmínticas y, en consecuencia, en una reducción de la acumulación de residuos y contaminación ambiental.

1.1.3.3. Resistencia a enfermedades distintas a parásitos internos en ovinos

En pequeños rumiantes se ha documentado la resistencia genética a diversas enfermedades infecciosas producidas por virus, bacterias, protozoarios, helmintos y ectoparásitos, y metabólicas producidas por micotoxinas (Bishop y Morris, 2007). En esta sección me centro en la resistencia a enfermedades producidas por micotoxinas, bacterias y ectoparásitos en ovinos.

a) *Enfermedades causadas por toxinas*

Las micotoxinas (toxinas producidas por hongos) son comunes en las dietas de animales en pastoreo. Si se presentan en concentraciones suficientemente altas, pueden generar enfermedades como el eccema facial causado por la micotoxina esporidesmina. Esta genera daño a varios tejidos y órganos, especialmente el hígado. Provoca la aparición de ampollas en la piel, principalmente en la cara y ubre, y pérdidas en producción, reproducción y crecimiento. Phua et al. (1999), Morris et al. (1998) y Morris et al. (1994) realizaron estudios de resistencia genética en ectima facial y desarrollaron líneas resistentes y susceptibles de animales. Se han comercializado carneros resistentes a esta enfermedad para el uso de majadas comerciales. Otra enfermedad generada por toxinas es el estrés por calor, causado por la toxina ergovalina, la cual provoca vasoconstricción y es un factor que contribuye a la toxicidad por raigrás perenne (Reed et al., 2005). Parte de la variación genética a esta última afección es común a la resistencia al eccema facial (Hohenboken et al., 2000).

b) *Pietín (foot rot en inglés)*

El pietín (*foot rot*) es la afección podal más importante en ovinos. Es la más contagiosa y la que más pérdidas productivas ocasiona. Es una enfermedad causada por la asociación bacteriana de *Fusobacterium necrophorum* (*F. necrophorum*) y *Dichelobacter nodosus* (*D. nodosus*). El mejoramiento genético en resistencia a pietín se ve favorecido por el hecho de que la severidad de esta enfermedad se puede calificar fácilmente en el campo. Desde hace varios años se ha estudiado la resistencia de esta enfermedad (Paterson y Paterson, 1991). En caso de que exista pietín en la majada, es posible seleccionar animales resistentes en pietín a través de la evaluación fenotípica (Bishop y Morris, 2007, Skerman y Moorhouse, 1987). Varios estudios han demostrado que la resistencia a pietín es heredable, se han

estimado valores de heredabilidad entre 0,10 y 0,39, en las razas Romney (Skerman et al., 1988), Merino Australiano (Raadsma et al., 1994), Scottish Blackface and Mule Breeds (Nieuwhof et al., 2008) y Merino fino de Nueva Zelanda (Raadsma et al., 2018, Walkom et al., 2018, Walkom et al., 2017). El Secretariado Uruguayo de la Lana tiene un plan nacional de control y erradicación del pietín, cuyo objetivo es disminuir la incidencia de la enfermedad haciendo un control más efectivo, mejorando así la producción ovina y el bienestar animal (Bonino, 2003).

c) Piojo

El piojo es un insecto denominado *Damalinea ovis* o *Bovicola ovis*. Puede ocasionar grandes pérdidas en la producción de lana si ocurre una infestación. Pfeffer et al. (2003) encontraron que existe variación individual en la respuesta a la infestación con piojos. Bishop y Morris (2007) estimaron valores de heredabilidad moderados de 0,39 en animales de 11 meses de edad de la raza Romney en Nueva Zelanda, lo que indica que es posible lograr un cambio genético favorable. En Uruguay, el piojo está bajo campaña sanitaria oficial. Ello implica que existe legislación al respecto, que obliga a los propietarios de ovinos a mantenerlos libres de piojo. Ante un diagnóstico de presencia de piojo se debe hacer la denuncia a los servicios oficiales.

d) Miasis

Dentro de las principales enfermedades causadas por ectoparásitos, se encuentra la miasis. Es una enfermedad parasitaria causada por las larvas de mosca. En Uruguay, la principal miasis es causada por la mosca *Cochliomyia hominivorax* (gusano barrenador), la cual infesta e invade las heridas. En Australia, Raadsma (1991) estimó la heredabilidad de la susceptibilidad al ataque de moscas en 0,26 en la raza Merino y una correlación genética positiva entre el ataque de moscas y la podredumbre del vellón (*fleece-rot*).

En ese país, la miasis es causada por la mosca *Lucilia cuprina*. Un estudio sobre la incidencia y el control de mosca en ovinos entre 2003 y 2009 reveló un mayor uso de la selección para la resistencia a miasis (Colvin et al., 2022). Los tratamientos comúnmente utilizados para combatir la miasis se basan en la aplicación de insecticidas de acción preventiva o curativa. Existe la opción de combatir la mosca en la etapa adulta utilizando trampas o aplicando la técnica del insecto estéril (TIE). La TIE implica la cría y esterilización masiva de moscas y su posterior liberación al medioambiente. Para ello, se liberan machos y hembras en igual proporción. Los machos estériles liberados copulan las moscas hembras fértiles de la población silvestre, lo que produce huevos infértiles y corta el ciclo. De esta manera se van reduciendo las poblaciones silvestres de la mosca hasta su erradicación. A nivel internacional, varios países han logrado combatir y erradicar la miasis producida por la mosca utilizando la TIE. En Uruguay (2009) se implementó un proyecto de investigación que permitió conocer la epidemiología de *Cochliomyia hominivorax*, mediante un plan piloto de la TIE en Artigas (Marques et al., 2019, Gil et al., 2009).

En síntesis, para muchas enfermedades en ovinos, se ha demostrado la existencia de variabilidad en resistencia de orden genético entre animales. Existen programas de mejoramiento en el ámbito comercial que seleccionan animales resistentes. Para todas las enfermedades mencionadas, a excepción de piojos, hay estudios a nivel molecular para encontrar marcadores genéticos asociados a la resistencia a la infección. Los estudios combinados de genética cuantitativa y genómica y la predicción epistemológica generan nuevas oportunidades para los criadores que seleccionan animales por mayor resistencia a una diversidad de enfermedades (Bishop y Morris, 2007).

1.1.3.4. Resistencia a parásitos gastrointestinales

La resistencia a parásitos gastrointestinales es la habilidad del animal para impedir la infección parasitaria o eliminarla luego de instalada. Se debe diferenciar resistencia de resiliencia. La resiliencia es la habilidad de mantener niveles productivos aceptables bajo desafío parasitario, y de tolerancia (aptitud del animal de sobrellevar la infección parasitaria tolerando sus efectos) (Castells, 2008, Bishop y Morris, 2007, Bishop y Stear, 2003). La resiliencia es menos heredable que la resistencia y ambos caracteres tienen una correlación genética favorable (Eady, 2009), por lo que generalmente se selecciona por resistencia. La resiliencia es un rasgo más difícil de medir que la resistencia, ya que, para obtener una medida de cómo la producción de un animal es afectada por los parásitos, es necesario conocer los niveles productivos con y sin desafío parasitario (Eady, 2009).

Los métodos para la determinación de la resistencia genética a PGI se clasifican en directos, a través de la genética molecular (estudio del complejo principal de histocompatibilidad (MHC)), o indirectos, basados en alguna expresión fenotípica de la resistencia. Esta última se puede determinar directamente mediante la estimación de la carga parasitaria a través de la identificación y conteo de parásitos. También puede estimarse indirectamente a través de HPG y por estudio de hematocrito (titulación de anticuerpos, estudio de antígenos linfocitarios ovinos y conteo de eosinófilos). El método más difundido para la identificación de ovinos resistentes es el conteo de HPG en las heces (Castells, 2002).

Se han observado diferencias genéticas entre los animales para la RPGI en todos los sistemas de producción y para varias especies de parásitos. En 1932 se reportan los primeros estudios sobre variación genética en ovinos en respuesta a las PGI, cuando Clunies-Ross comunica la resistencia en ovinos a la infección y sus efectos. Whitlock (1958) define claramente que hay variación genética frente al desafío por PGI. Le Jambre (1978) y Piper et al. (1978), en Australia, profundizan los estudios acerca del componente genético

de esta característica y crean en CSIRO líneas divergentes: resistente, control y susceptible. En Nueva Zelanda, Baker et al. (1979) comienzan a estudiar la RPGI, creando líneas resistentes en Ag. Research (Ruakura). También hay investigaciones en otros países como EE. UU. (Amarante et al., 1999b), Kenia (Baker et al., 1999) y Sudáfrica (Van Wyk et al., 1999, Morris et al., 1998, Baker, 1997, Baker et al., 1993). A nivel nacional, Cardellino et al. (1994) comenzaron los primeros estudios con el establecimiento de la primera central de prueba de progenie en la raza Corriedale.

a) Variación genética entre razas en resistencia a PGI

Existe variación genética en resistencia a PGI entre razas, principalmente en cuanto a *Haemonchus contortus*. Existen varios estudios en zonas tropicales y subtropicales involucrando, entre otras, razas de ovinos nativos. En Estados Unidos, Amarante et al. (1999a, 1999b) llevaron a cabo un experimento donde se comparaban las cargas parasitarias (*Haemonchus contortus*) en las razas Florida Native, Merino Rambouillet y las cruzas de ambas razas, tanto en corderos como de ovejas adultas. En corderos, la carga de *Haemonchus contortus* fue significativamente mayor en la raza Merino Rambouillet y los animales cruce que en la raza Florida Native. En el caso de las ovejas adultas, los registros más altos de HPG fueron en ovejas Merino Rambouillet, con medias superiores a 1000 HPG. Los animales Florida Native y cruce mostraron valores similares con promedios debajo de 500 HPG. Este estudio demostró que los animales Florida Native, así como el producto del cruzamiento Merino Rambouillet y Florida Native son más resistentes a la infección por PGI que los Merino Rambouillet puros.

En África oriental, Preston y Allonby (1978) evaluaron el impacto de las infecciones por PGI en las razas Red Maasai (raza nativa de Kenia) y Dorper. En condiciones semiáridas con un bajo desafío a la parasitosis, hubo pequeñas diferencias entre las razas en la producción general. En condiciones

húmedas donde el desafío a los parásitos es alto, Red Maasai fue más resistente y tolerante a la infección de *Haemonchus contortus* que la raza Dorper. Estos resultados fueron confirmados más adelante por otros autores (Mugambi et al., 2005, Baker et al., 2004, 2003, Bishop y Stear, 2003, Baker, 1997, Mugambi et al., 1997). Miller et al. (1998) determinaron la epidemiología de la infección a PGI en las razas Suffolk y Gulf Coast Native. Los animales de la raza Gulf Coast Native fueron más resistentes a la infección por *Haemonchus contortus* que las ovejas de la raza Suffolk. En Alemania, se encontró que la raza Merino es más resistente que Rhon para *Haemonchus contortus* (Gauly et al., 2002). En Brasil, la raza Santa Inés fue más resistente que Suffolk e Ile de France (Bricarello et al., 2005, Amarante et al., 2005, 2004). En Irlanda, Texel fue más resistente que Suffolk (Good et al., 2006). En una revisión realizada por Saddiqi et al. (2011) hacen referencia no sólo a las razas mencionadas anteriormente, sino también a otras razas de África (Sabi), Francia (Black Belly), España (Canaria Hair y Castellana), India (Garole), Estados Unidos (Saint Croix) y México (Criolla).

La mayoría de estos estudios se han llevado a cabo en ovinos, pero también se ha constatado la existencia de variación entre razas a resistencia a las infecciones por PGI en cabras. Existen estudios llevados a cabo en Kenia (Preston y Allonby, 1978) y Francia (Richard et al., 1990). Por ejemplo, se encontró que la cabra pequeña de África oriental de Kenia es más resistente que la Borana (Baker y Gray, 2004).

Para las razas más importantes en Uruguay hay muy escasa evidencia de variación entre razas. Resultados preliminares de un experimento realizado en la Estación Experimental Mario A. Cassinoni de Facultad de Agronomía en las razas Corriedale, Merino Dohne, Romney Marsh, Highlander, Corriedale pro y resistente (cruza Merino Australiano por Corriedale resistente) sugieren que la resistencia genética a las parasitosis internas constituye un área de mejora para todas las razas. Romney Marsh y resistente aparecieron como los genotipos más destacados en esta evaluación. El seguimiento de este

experimento permitirá análisis más completos y concluyentes (Francisco Ramos, comunicación personal, 20 de noviembre 2020). A nivel nacional no existen comparaciones objetivas. Las evidencias circunstanciales pueden estar confundidas por factores tales como campo, carga de ovinos, pastoreo con o sin bovinos, entre otros. La constatación de variación entre razas sugiere que, si identificamos una raza resistente a PGI, dicha resistencia podría incorporarse a otras razas. En cuanto a prioridad en diferentes razas, es más importante en las que tienen un papel maternal. En el sistema de producción hay hembras de reposición, hembras destinadas a la reproducción y progenie. En las razas terminales es menos importante o no interesa si producen progenie cruce que se destina a faena a edad temprana, antes que tengan oportunidad de contaminarse con parásitos.

b) Variación genética dentro de razas en resistencia a PGI

Numerosos estudios han demostrado la existencia de variación genética en resistencia a PGI dentro de razas, alentando la esperanza de poder mejorarla por selección (Mpetile, 2019, Snyman y Fisher, 2019, Goldberg et al., 2012, Goldberg, 2011, Ciappesoni et al., 2010, Khusro et al., 2004, Morris et al., 2005).

El conteo de HPG es el método más difundido como criterio para conocer el nivel de infestación con PGI en ovinos (Stear et al., 2012, Castells, 2002). Varios autores han demostrado que existe una moderada a alta correlación con la carga de nematodos, por lo que es un buen indicador del nivel de resistencia del individuo (Beasley et al., 2010, Davies et al., 2005, Bisset et al., 1996). Además, es relativamente simple y fácil de medir. Tanto a nivel internacional como nacional se han estimado valores de heredabilidad moderados de HPG (tabla 1), lo cual indica que es posible obtener ganancia genética a través de la selección. Resultados experimentales en Merino en Australia (Greeff y Karksson, 2017, Karlsson y Greeff, 2006), en Perendale en

Nueva Zelanda (Morris et al., 2005) y en Corriedale en Uruguay (Castells y Gimeno, 2011) confirman la viabilidad de este enfoque.

Tabla 1. Heredabilidad \pm error estándar para HPG en diferentes países y razas

Región	Raza	h^2	Referencia
África occidental	Djallonké	0,23 \pm 0,09	Álvarez et al., 2018
Australia	Merino	0,30 \pm 0,10	Albers et al., 1987
Australia	Merino	0,23 \pm 0,13	Piper, 1987
Australia	Merino	0,42 \pm 0,14	Cummins et al., 1991
Australia	Merino	0,16 \pm 0,12	Eady et al., 1996
Australia	Merino	0,30 \pm 0,13	Eady et al., 1996
Australia	Merino	0,29 \pm 0,03	Woolaston y Piper, 1996
Australia	Rylington Merino	0,19	Greeff y Karlsson, 1998
Australia	Rylington Merino	0,15	Greeff y Karlsson, 1998
Australia y Nueva Zelanda	Merino	0,16 \pm 0,01	Brown y Fogarty, 2017
Australia y Nueva Zelanda	Merino	0,29 \pm 0,01	Brown y Fogarty, 2017
Brasil	Merino	0,37 \pm 0,00	Benavides et al., 2016
Escocia	Scottish Balckface	0,33 \pm 0,15	Bishop et al., 1996
Escocia	Texel	0,17 \pm 0,05	Bishop et al., 2004
Escocia	Texel	0,23 \pm 0,12	Bishop et al., 2004
Francia	Romanov	0,55	Gruner y Lantier, 1995
Islas del Pacífico	Wiltshire- Barbados	0,23 \pm 0,07	Woolaston et al., 1995

Kenia	Dorper	0,19 ± 0,07	Baker et al., 2003
Nueva Zelanda	Romney	0,34 ± 0,19	Watson et al., 1986
Nueva Zelanda	Romeny	0,53 ± 0,15	Baker et al., 1991
Nueva Zelanda	Romney	0,27 ± 0,07	Bisset et al., 1992
Nueva Zelanda	Romney	0,13 ± 0,07	McEwan et al., 1992
Nueva Zelanda	Romney	0,39 ± 0,13	Morris et al., 1993
Nueva Zelanda	Romney	0,21 ± 0,07	Douch et al., 1994
Nueva Zelanda	Romney	0,21 ± 0,06	Bisset et al., 1994
Sudáfrica	Dorper	0,05 ± 0,03	Ngere, 2015
Sudáfrica	Meirno	0,24 ± 0,02	Nieuwoudt et al., 2002
Sudáfrica	Merino	0,19 ± 0,06	Riley y Van Wyk, 2009
Sudáfrica	Merino Dohne	0,26 ± 0,05	Symon y Fisher, 2019
Uruguay	Corriedale	0,18 ± 0,03	Castells, 2005
Uruguay	Corriedale	0,21 ± 0,02	Castells, 2008
Uruguay	Corriedale	0,19 ± 0,02	Marques et al., 2020
Uruguay	Merino	0,18 ± 0,02	Ciappesoni et al., 2010
Uruguay	Merino	0,15 ± 0,01	Ciappesoni et al., 2013

En un experimento llevado a cabo en ovejas Perendale en Nueva Zelanda (Morris et al., 2005) se seleccionaron líneas únicamente por alto o bajo HPG. HPG fue 4,9 veces mayor en la línea seleccionada por alto HPG que en la seleccionada por bajo HPG, 556 y 114 HPG, respectivamente. Estos autores concluyeron que, bajo condiciones de un desafío natural a PGI, se lograron pequeños cambios genéticos para HPG en poblaciones cerradas de Perendale. Estimaron correlaciones genéticas desfavorables al seleccionar por menor HPG, que resultaron en una reducción de peso corporal y peso de

vellón. Los autores discuten la opción de utilizar índices de selección para evitar respuestas correlacionadas adversas.

En Australia Occidental, desde 1988, en el Department of Agriculture and Food, con apoyo de la industria, se seleccionó por RPGI en una majada Merino (Rylington). La selección se basó en la identificación de animales con menor HPG en un entorno natural de desafío y resultó en una tendencia genética de disminución del HPG en la línea Rylington Merino seleccionada en relación a una línea control, no seleccionada. La ganancia genética anual para HPG fue de 2,7 % en la línea seleccionada (hasta el año 2000), un muy buen resultado considerando que la ganancia genética anual para la mayoría de los caracteres de producción en ovinos es menor a 1 % (Greeff y Karlsson, 2017, Karlsson y Greeff, 2006). Esta ganancia genética en RPGI se logró sin ninguna respuesta correlacionada adversa en otros caracteres económicamente importantes. Greeff y Karlsson (2017) comparan el mérito genético de la línea seleccionada de Rylington Merino con el promedio de las majadas comerciales en la base de datos Sheep Genetics (figura 3). En esta figura, un valor de cría de 0 % representa el promedio de HPG de la majada de 500 HPG, mientras que un valor de cría de -100 indicaría que un animal es totalmente resistente a PGI. Se observa con claridad que la majada Rylington Merino es altamente resistente a PGI.

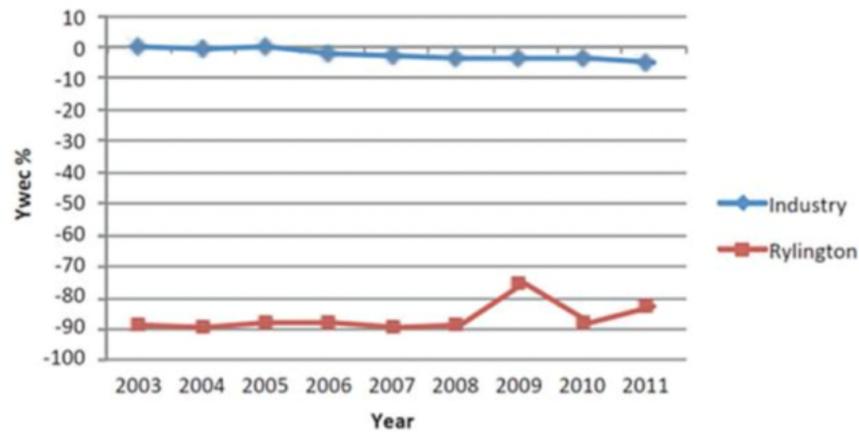


Figura 3. Tendencias genéticas para RPGI en las majadas comerciales australianas participantes de la evaluación genética (Industry) y la majada Rylington Merino. (Tomado de Greeff y Karlsson, 2017.)

En Romney en Nueva Zelanda (Morris et al., 2005) se condujeron experimentos de selección por RPGI en dos centros de investigación, desde 1979 en Wallaceville Animal Research Centre y desde 1985 en Ruakura Agricultural Centre. Se establecieron dos líneas de selección, resistente y susceptible a PGI, con desafío natural de los parásitos, seleccionada por menor HPG y mayor HPG, respectivamente. Luego de 14 y 8 años de selección, respectivamente, la divergencia entre ambas líneas para HPG fue de 1,65 en Wallaceville y 0,86 en Ruakura (en unidades de desvío estándar fenotípico). La figura 4 muestra las tendencias genéticas de las poblaciones seleccionadas por resistencia y susceptibilidad a PGI en Ruakura.

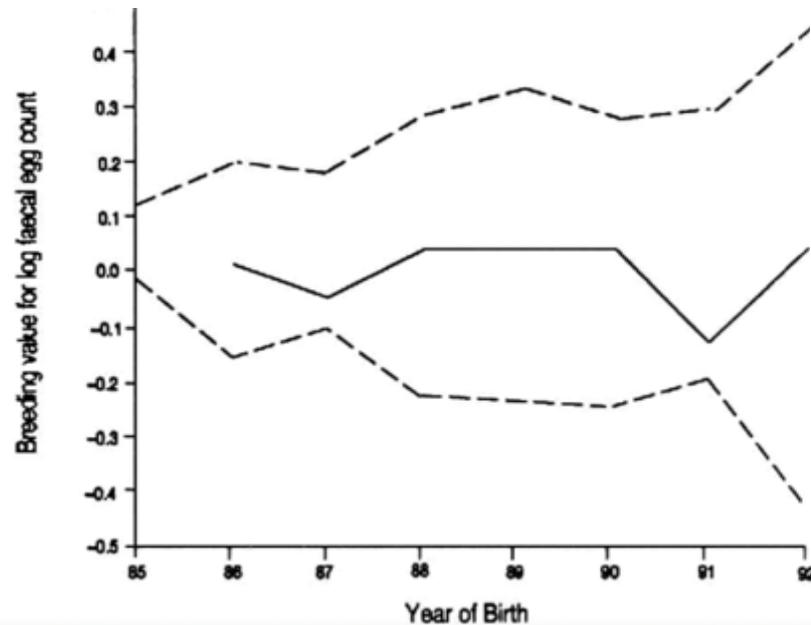


Figura 4. Tendencia genética para Romney de Ruakura para las líneas resistente (línea inferior), susceptible (línea punteada superior) y control (línea continua). Valores de cría de HPG expresado como el promedio de $\log_e(\text{HPG1} + 100)$ y $\log_e(\text{HPG2} + 100)$. (Adaptado de Morris et al., 2005.)

Kikitangeo (Kikitangeo Romney Stud, 2020) fue el primer establecimiento comercial en Nueva Zelanda en seleccionar ovinos resistentes a PGI. Se encuentra a 80 km al norte de Auckland, un área donde los PGI son un grave problema. En 1987, bajo la dirección del Dr. Tom Watson y su técnico Barry Hosking, se comenzó un programa de mejoramiento de RPGI. En los primeros diez años el progreso fue lento. En 1999 se logró un notorio avance tras utilizar un padre especialmente destacado en resistencia a PGI. En 2007, después de una dosificación inicial a mediados de noviembre, no fue necesario dosificar los corderos durante los meses de verano. Los resultados de HPG a las 7, 12 y 17 semanas después de la dosificación inicial fueron 4286, 4907 y 1947 HPG, respectivamente. En 2016, los corderos nunca recibieron dosificación y se tomaron dos muestras de HPG. En 85 % de los corderos

HPG se redujo entre las dos muestras, en un 5 % se mantuvo y en el 10 % restante se incrementó (Gordon Levet, comunicación personal, 14 de junio de 2017). En 2016, el 88 % de los carneros a la venta nunca habían recibido dosificación con antihelmíntico. Los resultados indican que los animales tienen sistemas inmunitarios que pueden neutralizar cualquier desafío de PGI. Esto se ha conseguido seleccionando al mismo tiempo por rasgos productivos de importancia económica (Kikitangeo Romney Stud, 2020).

Otro ejemplo de majada comercial que ha realizado selección en RPGI es Anderson Rams (Anderson Rams, 2020). Después de 14 años de una estricta selección, Anderson Rams es la majada comercial de mayor resistencia a PGI en Australia. Habitualmente sus animales se encuentran en el percentil 1 % superior para resistencia a PGI, así como para caracteres de producción. Animales de esta majada, han sido probados en evaluaciones de padres, en majadas multiplicadoras y comerciales en toda Australia. La figura 5 muestra la tendencia genética de HPG de Anderson Rams en comparación con el resto de las cabañas de Australia.

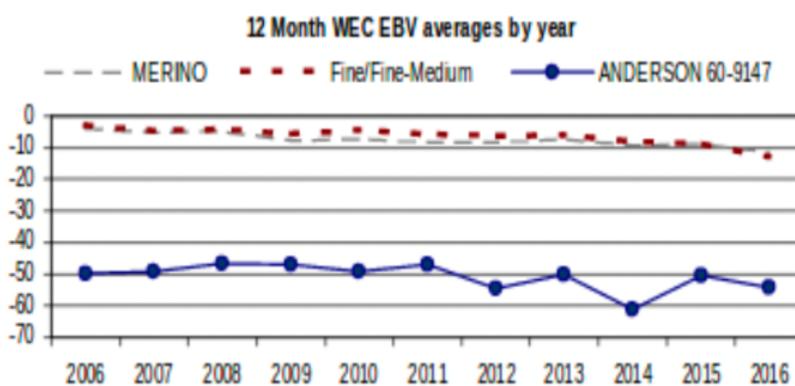


Figura 5. Tendencias genéticas para HPG de Anderson Rams y el resto de cabañas de Australia. (Tomado de Anderson Rams, 2020.)

A nivel nacional, los primeros estudios de RPGI comenzaron en 1994 con el desarrollo de la primera Central de Prueba de Progenie «Dr. Alberto Gallinal» para la raza Corriedale (Ciappesoni et al., 2011). Entre 1995 y 2000, la

Sociedad de Criadores de Merino Australiano del Uruguay desarrolló la Central de Prueba de Progenie en el marco del proyecto *Merino Fino*. En 1998 se forma el Núcleo Fundacional de Merino Fino en Glencoe de INIA Tacuarembó, y en el 2001 se suman cabañas productoras de Merino Australiano y se realiza la primera evaluación genética poblacional, donde se incluyó la resistencia genética a PGI en las evaluaciones genéticas (INIA y SUL, 2014, Ciappesoni et al., 2011). En 1998, se forma un núcleo de ovinos Corriedale resistentes a PGI en el Centro de Investigación y Experimentación Dr. Alberto Gallinal (CIEDAG) del SUL, en el cual se evaluaron los cambios genéticos en RPGI y en características productivas. Tras una infección natural mixta (principalmente *Haemonchus contortus*) se seleccionaron líneas divergentes por su bajo (línea resistente) o alto (línea susceptible) conteo de HPG (Castells y Gimeno, 2011). Estas líneas fueron manejadas juntas en un mismo sistema de pasturas y expuestas a las mismas condiciones, tanto ambientales como de desparasitación. La figura 6 muestra la tendencia genética de ambas líneas desde 2003 a 2015 (Daniel Castells, comunicación personal, 17 de agosto de 2017).

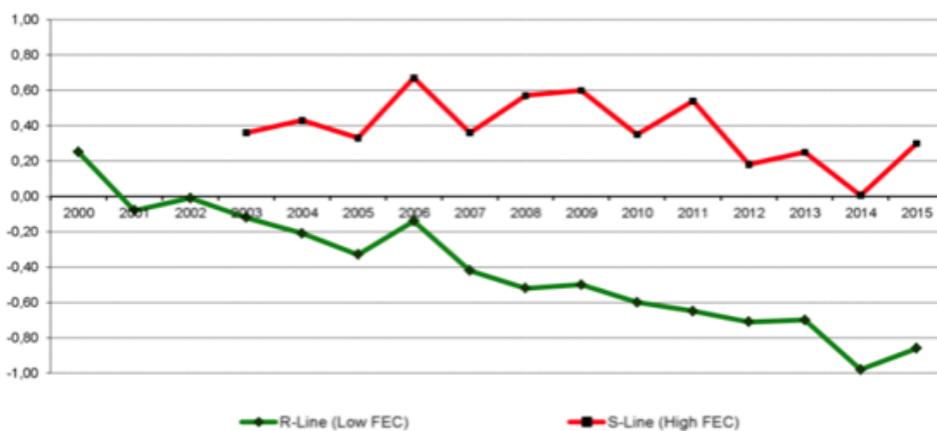


Figura 6. Tendencias genéticas en líneas de Corriedale resistente y susceptible a PGI. (Daniel Castells, comunicación personal, 17 de agosto 2017.)

En Uruguay se realizan evaluaciones genéticas poblacionales en varias razas pero sólo Corriedale y Merino evalúan RPGI desde hace varios años. Más recientemente, algunas otras han incorporado el rasgo a la evaluación (Merino Dohne, Merilin). Un ejemplo nacional de selección por RPGI es la majada Merino Australiano de Talitas, donde comenzó en 1995. La figura 7 muestra la tendencia genética en HPG, visiblemente favorable (Talitas, 2020).

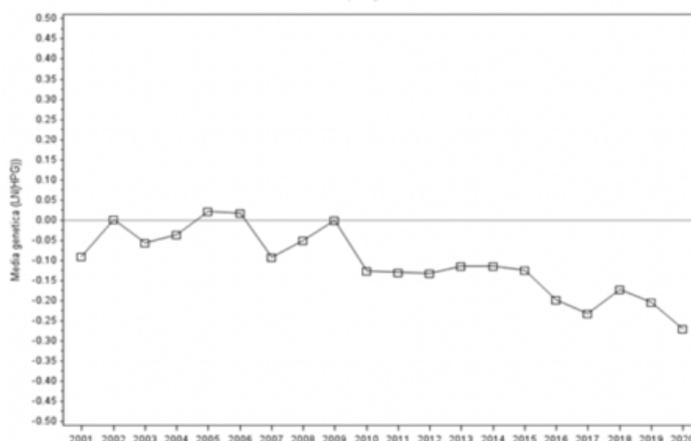


Figura 7. Tendencia genética para HPG de la cabaña Talitas en Merino Australiano. (Tomado de: Talitas, 2020.)

Todos los casos mencionados anteriormente tienen puntos en común: la determinación del criador o del investigador por mejorar RPGI y varias décadas de trabajo con continuidad del propósito. Todos han demostrado que la selección por RPGI logra progreso genético, pero nos podemos hacer la siguiente pregunta: ¿queremos trabajar dos o tres décadas para llegar a niveles de resistencia que permitan cambiar radicalmente el manejo? En este trabajo de tesis encaré una investigación que intenta responder a esta pregunta.

1.1.4. Estrategia

Varios estudios han confirmado respuesta a la selección y demostrado posibles beneficios económicos derivados de la mejora genética en RPGI. El

desafío es cómo incorporarla a las majadas para beneficio de la producción ovina nacional. A grandes rasgos, hay dos opciones: selección dentro de majadas o incorporación de material genético ya mejorado.

Comparada con otras alternativas de control de las parasitosis internas, la vía genética tiene una serie de ventajas: i) las ganancias que se consiguen son de carácter permanente y se transmiten a las generaciones futuras, ii) la resistencia adquirida por la vía genética no ha sido quebrada por los parásitos (algo que sí ha sucedido con los antihelmínticos), hasta la fecha no han habido informes sobre PGI que superen la resistencia genética en ovinos (Bishop, 2012, Bishop et al., 2003) y iii) la selección por resistencia a un parásito interno confiere también resistencia a otros parásitos (Sallé et al., 2021, Gruner et al., 2004, Eady, 2003). Sin embargo, la RPGI presenta dificultades cuando se la intenta definir como un rasgo que será objeto de selección. Si bien es intuitivamente obvio lo que queremos hacer, la RPGI no es fácilmente medible como, *e. g.*, peso de vellón y diámetro de la fibra. A falta de esa definición se han usado criterios (*e. g.*, HPG) como sinónimo de rasgo en el objetivo. En la práctica, esa simplificación ha sido útil, ya que la selección por HPG ha resultado en majadas más resistentes a los PGI (Anderson Rams, 2020, Kikitangeo Romney Stud, 2020, Talitas, 2020, Greeff y Karlsson, 2017, Castells y Gimeno, 2011, Karlsson y Greeff, 2006, Morris et al., 2005).

A todos los criadores les interesa la RPGI, pero muy pocos la miden. La metodología utilizada para la medición de HPG utilizada en Uruguay está basada en el protocolo desarrollado en Australia por Woolaston et al. bajo el programa NEMESIS (Bell et al., 2003, Eady, 2003) que fue adaptado a las condiciones de los sistemas de producción uruguayos. A partir del destete, se realizan dos conteos de HPG en ciclos parasitarios independientes y bajo infección natural (INIA y SUL, 2014). En el momento del destete (alrededor de los 4 meses de edad) se dosifican todos los corderos y a los 10 días se controla que la carga parasitaria haya bajado a cero. A partir de ese momento, se realizan monitoreos, sobre una muestra de 20 corderos al azar, hasta que

el promedio de HPG supere los 500 HPG y que la fracción de animales con registros de HPG de cero sea inferior a 0,1. En ese momento se realiza el primer muestreo individual, llamado HPG1, donde se sacan muestras de todos los corderos para ser analizadas en el laboratorio. Luego de procesadas las muestras, los animales son nuevamente dosificados y se repite el procedimiento anterior hasta que nuevamente superen el promedio de 500 HPG, realizándose el segundo muestreo llamado HPG2 (INIA y SUL, 2014).

1.1.4.1. Precisión para medir HPG en un programa de mejora genética

Para medir HPG la técnica utilizada es la de McMaster modificada (Castells, 2002, Whitlock, 1948), donde cada huevo contado representa 100 huevos por gramo de materia fecal. La precisión (diferencia entre dos valores consecutivos de medición) utilizada más comúnmente es de 100 HPG (*i. e.*, los registros toman valores 0, 100, 200, y así sucesivamente). Para evitar un porcentaje alto de conteo de cerros, algunos laboratorios aumentan la precisión a 50 HPG o menos. La pregunta que nos surge es ¿con qué precisión es aconsejable tomar el registro de HPG? Es válido preguntarnos si un conteo más preciso sería beneficioso o si el conteo menos preciso sería perjudicial por aumentar el porcentaje de cerros y reducir la capacidad de discriminación entre animales que caen entre mediciones consecutivas. Esta pregunta será respondida con el primer objetivo específico de esta tesis.

1.1.4.2. Tamaño de la muestra de animales monitoreados para medir HPG

El registro de HPG lleva tiempo y su costo es importante. Las guías prácticas sobre control de parásitos hacen recomendaciones sobre el número de animales a muestrear. En Australia, WormBoss (2017) recomienda muestrear no menos de 20 animales, mientras que Fiel et al. (2011), en Argentina, recomiendan un mínimo de 10 animales e, idealmente, 20. Wormwise (2023),

Nicholls y Obendorf (1994) y Brunsdon (1970) consideran razonable un tamaño mínimo de muestra de 10 animales por majada. En el caso de *H. contortous*, Besier et al. (2016) sugieren un número de muestra superior a 10 para la estimación de HPG. En Uruguay, Pereira (2002) recomienda un mínimo de 15 animales y un HPG promedio de al menos 600 a 800.

Uno de los usos del conteo de HPG es para decidir cuándo suministrar un antihelmíntico. A efectos de determinar el momento apropiado para dosificar, o de medición de HPG en todo el grupo en caso de las evaluaciones genéticas, se hace un seguimiento midiendo HPG en una muestra al azar. Nos surgen dos preguntas: ¿cuál es el tamaño adecuado de muestra para determinar si el promedio alcanzó el umbral de HPG? y ¿cuál es el tamaño necesario de muestra para determinar que la fracción de animales con un conteo de cero es igual o inferior a 0,1? En esta tesis respondo a estas preguntas (segundo y tercer objetivo específico), presentando un marco lógico (teoría y ejemplos) para calcular el tamaño de la muestra de animales monitoreados para decidir cuándo dosificar y cuándo registrar HPG en todo el grupo contemporáneo. Se simularán y examinarán las consecuencias de muestrear un número diferente de animales y se analizarán las decisiones que se habrían tomado utilizando la información de muestras de distintos tamaños.

1.1.4.3. Selección dentro de una raza

Debido a que se trabaja con infecciones naturales, la edad del muestreo es dependiente de la epidemiología y cambia de un año al otro. Esto sería una desventaja de utilizar HPG como criterio, ya que los animales no siempre se *cargan* lo suficiente como para poder tomar los registros HPG1 y HPG2. Muchas veces los criadores no ven favorablemente dejar que los animales se carguen mucho, por lo que prefieren no tomar los registros. Otra dificultad en la selección por RPGE es la moderada heredabilidad de HPG, que hace que el progreso genético no sea fácilmente visible a corto plazo.

Al seleccionar para aumentar la RPGI, inevitablemente disminuye la presión de selección sobre otros caracteres de producción económicamente relevantes. Esto puede llevar, a corto plazo, a una disminución de los ingresos para los criadores, si bien a largo plazo habría una compensación, ya que disminuirían las pérdidas de producción de carne, leche y lana ocasionadas por las parasitosis. En Uruguay, varias cabañas incluyen RPGI en sus objetivos de selección, pero no de una manera formal dentro de un índice de selección. En buena medida, esto se debe a la dificultad de calcular el valor económico de la RPGI. Asignar un valor económico a la RPGI plantea dificultades y su incorporación a un objetivo de selección formal no es sencilla. Los costos dependen de la intensidad de la infección y el programa de tratamiento aplicado. Además, las pérdidas de producción rara vez se cuantifican con precisión. En esta tesis, realizaré un trabajo teórico y numérico incluyendo la RPGI en un objetivo de selección multicarácter mediante un enfoque de ganancias deseadas. Adoptaré un enfoque similar al sugerido por Gibson y Kennedy (1990), sin imponer restricciones formalizadas como lo planteó Brascamp (1984).

1.1.4.4. Uso de genotipos resistentes

Esta es una estrategia para ahorrar tiempo utilizando genotipos resistentes ya desarrollados por criadores e investigadores (Anderson Rams, 2020, Kikitangeo Romney Stud, 2020, Castells y Gimeno, 2011). Los recursos genéticos ya desarrollados ofrecen una oportunidad de mejorar genéticamente la RPGI rápidamente y con menor inversión de esfuerzo humano y de recursos materiales. Al usar material de este tipo, probadamente superior, se está capitalizando en dos o más décadas de trabajo.

El temor de los productores en utilizar esta estrategia es que se gane en RPGI, pero se pierda en otros rasgos de importancia económica. En Uruguay se ha importado semen de Anderson Rams de Australia Occidental y se ha utilizado en varias majadas. En la evaluación genética uruguaya (INIA y SUL, 2020), el

carnero más sobresaliente para HPG fue del establecimiento Talitas. Tres carneros de Anderson estuvieron entre el 10 % de los mejores para HPG y uno de ellos ocupó el tercer lugar (junto con un carnero de Talitas). Esto es un notable resultado, dado que los tres carneros Anderson no tienen ancestros u otros parientes, excepto la progenie que han producido en Uruguay. A pesar del mérito genético demostrado para RPGI de los carneros Anderson, algunos criadores tienen reservas. Los ambientes de Australia y Uruguay son diferentes, y los criadores desconfían del desempeño de los animales en cuanto a rasgos de producción y caracteres evaluados visualmente. De ahí que un objetivo más de esta tesis sea reportar el desempeño de la progenie de tres carneros Anderson y nueve carneros Talitas para rasgos de lana y cuerpo.

La estrategia sugerida involucra introducción de genes de poblaciones con documentada resistencia y posterior selección multicarácter incluyendo rasgos de producción y RPGI. Una ventaja de la selección multicarácter, además de ser la opción que consigue la mayor ganancia en términos económicos, es que pone relativamente poco énfasis en cada rasgo, resultando en moderada ganancia en cada uno, sin respuestas correlacionadas adversas siempre que los principales rasgos hayan sido incluidos.

La superioridad que podemos conseguir detectando y usando genotipos superiores para RPGI es mayor que la que podemos aspirar a conseguir con refinados métodos de mejora en la majada actual. Las cabañas interesadas en mejorar por RPGI deberían usar material genético comprobado, para acelerar el proceso de mejora y llegar lo más rápidamente posible a una situación donde los animales no requieran ser dosificados o lo requieran solo mínimamente. A la introducción de material genético superior a la cabaña debe seguir un proceso continuado de selección dentro de la cabaña, pero la introducción es esencial para dar un salto rápido y evitar una demora de 10 o más años. Las majada generales deberían abastecerse de carneros de

cabañas trabajando en la mejora de este rasgo. Pueden aplicar alta intensidad de selección para el rasgo, usando pocos carneros de muy alto mérito genético. Si trabajan con un plantel para producir sus propios carneros, se puede lograr la RPGI de la majada con una inversión relativamente baja.

Uruguay es un país en que la investigación en recursos genéticos no se ha priorizado como área de trabajo. Más bien, se ha reaccionado a lo que los criadores ya estaban haciendo o se ha imitado lo se hace en otras partes (e. g., genómica). Dada la importancia de las parasitosis internas en ovinos, se le debe prestar atención por lo menos a las siguientes áreas: i) interacción genotipo por ambiente (incluyendo en este último condiciones de pastoreo, mixto o solo ovinos, con qué carga y disponibilidad de forraje), ii) identificación e introducción de genotipos resistentes, además de lo que ya esté presente en el país y iii) base fisiológica de la resistencia genética en diferentes razas y cruza.

Este último punto es importante, entre otras razones porque hasta ahora no hay casos documentados que indiquen que los parásitos hayan conseguido responder a la resistencia de orden genético, como lo han hecho frente a los antihelmínticos. No hay garantía de que eso no vaya a suceder. Si contamos con genotipos resistentes diversos, cuya resistencia sea debida a mecanismos fisiológicos diferentes, podremos responder a la resistencia de los parásitos en caso que ella ocurra.

1.2. HIPÓTESIS DEL TRABAJO

Las hipótesis planteadas son:

- i. para obtener mejores resultados en la identificación de ovinos resistentes a través del conteo de HPG, debe aumentarse la precisión de la medición de HPG;
- ii. el número de animales muestreados actualmente utilizado para decidir cuándo registrar el HPG en un grupo contemporáneo es satisfactorio;
- iii. el número de animales muestreados en un programa de control

de PGI es satisfactorio para evitar decisiones incorrectas;

iv. la inclusión de HPG en un objetivo de selección y el énfasis que se ponga en este rasgo no afectan la ganancia genética y económica que se obtiene por selección;

v. el uso de material genético superior en cuanto a HPG tiene efectos negativos en otros rasgos de importancia económica.

1.3. OBJETIVOS

1.3.1. General

El objetivo general de este trabajo es investigar cinco aspectos relevantes en la mejora genética de la RPGL. La mejor comprensión de esos aspectos puede contribuir a un mayor progreso genético y económico en la majada nacional, así como a un uso más eficiente de los recursos disponibles para la implementación de programas de mejora genética.

1.3.2. Específicos

- i. Investigar con qué precisión se debe medir HPG en un programa de mejora genética, así como en el contexto de estrategias de control no genéticas.
- ii. Calcular el tamaño de la muestra de animales monitoreados para decidir cuándo registrar el HPG en todo el grupo contemporáneo en un programa de mejora genética.
- iii. Simular y examinar las consecuencias de muestrear un número diferente de animales en el registro de HPG.
- iv. Investigar las consecuencias de la inclusión de la RPGL en un objetivo multicarácter usando la raza Merino como ejemplo.
- v. Evaluar caracteres de lana y cuerpo en la progenie de carneros Anderson (Australia) y Talitas (Uruguay), que han sido seleccionados por RPGL.

2. **CONSIDERACIONES ACERCA DE LA PRECISIÓN NECESARIA EN EL CONTEO DE HUEVOS DE PARÁSITOS INTERNOS EN HECES DE OVINOS**



Consideraciones acerca de la precisión necesaria en el conteo de huevos de parásitos internos en heces de ovinos

Sánchez Ana L.^{1*} , Bell Washington¹ , Ponzoni Raúl W.¹ 

¹ Universidad de la República, Facultad de Agronomía, Departamento de Producción Animal y Pasturas. Garzón 780, 12900 Montevideo, Uruguay. *Correo electrónico: analausan@fagro.edu.uy

Recibido: 05-04-2017 Aceptado: 19-09-2018

Resumen

Las parasitosis gastrointestinales (PGI) causadas por nematodos constituyen una limitante sanitaria y económica de la producción ovina en sistemas pastoriles. Su control ha dependido del tratamiento con productos antihelmínticos, y esto ha resultado en el desarrollo de resistencia de los parásitos a los productos utilizados. Las consecuencias de las PGI sobre la producción ovina varían de acuerdo a la severidad del efecto del parásito considerado, la carga parasitaria, la categoría ovina considerada, y el estado nutricional y fisiológico, y llegan a decenas de millones de dólares. El método más difundido para la identificación de ovinos resistentes es el conteo de huevos de parásitos por gramo de materia fecal (HPG). La precisión utilizada más comúnmente para la medición de esta variable es de 100 HPG, pero no hay estudios que indiquen si debería ser mayor o si podría ser menor. Utilizando propiedades de la distribución uniforme, estimamos con qué precisión debería registrarse para distintos valores de desvío estándar de HPG y de la magnitud del error de medición en relación a este parámetro. Concluimos que la precisión con que usualmente registran esta característica los laboratorios (100 HPG) es más que suficiente. En programas de mejora genética, en caso de existir capacidad ociosa de medición, sería más beneficioso aumentar el número de animales medidos que la precisión con que se mide HPG.

Palabras clave: precisión, conteo, huevos por gramo, ovinos

Considerations About the Necessary Precision in Internal Parasite Egg Count in Ovine Faeces

Summary

Gastro-intestinal parasite infections (GPI) caused by nematodes constitute a health and economic limitation to sheep production in pastoral systems. Their control has relied on treatment with anthelmintic drugs, which has resulted in parasite resistance to such products. The consequences of GPI on sheep production are variable, depending on the severity of the effect of the parasite in question, the worm load, the sheep class, and the nutritional and physiological status of the sheep. Losses can reach tens of millions of dollars. The most widely used method to identify resistant sheep is by faecal egg count (FEC). The most commonly used precision when recording FEC is 100 eggs per gram of faecal matter, but there are no studies indicating whether the precision should be greater or if it could be smaller. Using properties of the uniform distribution, we estimated the precision with which FEC should be estimated for different values of the standard deviation of FEC and of the measurement error in relation to this latter parameter. We concluded that the precision with which laboratories measure FEC (100 eggs per gram) is more than enough. In genetic improvement programs, if there were surplus measurement capacity, increasing the number of animals recorded would be more beneficial than increasing measurement precision.

Keywords: precision, count, eggs per gram, sheep

Introducción

Las parasitosis gastrointestinales (PGI) causadas por nematodos constituyen una de las principales limitantes sanitarias y económicas de la producción ovina en sistemas pastoriles⁽¹⁾. Su control ha dependido del tratamiento con productos antihelmínticos. Esta estrategia ha resultado en el desarrollo de resistencia de los parásitos a los productos utilizados, y la consiguiente pérdida de efectividad. Las consecuencias de las PGI sobre la producción ovina varían de acuerdo a la severidad del efecto del parásito considerado, la carga parasitaria, la categoría ovina considerada, y el estado nutricional y fisiológico. Castells y otros⁽²⁾ determinaron que en Uruguay el impacto en cerdos puede alcanzar hasta un 50 % de mortandad, afectar en un 24 % la evolución del peso vivo y reducir en un 29 % la producción de lana. Estos autores estimaron que si no se aplicase ningún control de parásitos internos, las pérdidas económicas alcanzarían anualmente U\$S 41 millones, solamente contabilizando la disminución en producción de lana. En otros países, las pérdidas son igualmente alarmantes (Australia U\$S 123 millones, India U\$S 81 millones⁽³⁾).

Los métodos para la determinación de la resistencia genética se clasifican en directos, a través de la genética molecular (estudio del complejo principal de histocompatibilidad (MHC)), o indirectos basados en la expresión fenotípica de la resistencia. Esta última se puede determinar directamente mediante la estimación de la carga parasitaria a través de la identificación y conteo de parásitos. También puede estimarse indirectamente a través del conteo de huevos por gramo (HPG) en la materia fecal, y por estudio del hematocrito (titulación de anticuerpos, estudio de antígenos linfocitarios ovinos y conteo de eosinófilos). El método más difundido para la identificación de ovinos resistentes es el conteo de huevos de parásitos por gramo de materia fecal⁽⁴⁾.

Para medir HPG la técnica utilizada es la de Mac Master modificada⁽⁴⁾. En el contexto de este trabajo llamamos 'precisión' a la diferencia entre dos valores consecutivos de medición. La precisión utilizada más comúnmente es de 100 HPG (i.e. los registros toman los valores 0, 100, 200, y así sucesivamente). Para evitar un porcentaje alto de contajes de «cero», algunos laboratorios aumentan la precisión a 50 HPG o menos.

La pregunta que surge es: ¿con qué precisión es aconsejable tomar el registro de HPG? Es válido preguntarnos si un conteo más preciso (intervalos de menor magnitud)

sería beneficioso, o si un conteo menos preciso sería perjudicial por aumentar el porcentaje de ceros y reducirse la capacidad de discriminación entre animales que caen entre mediciones consecutivas. El objetivo de este trabajo es efectuar una serie de consideraciones que provean un marco lógico para decidir con qué precisión se debe medir una característica, prestando especial atención a HPG.

Materiales y métodos

Siempre que realicemos una medición con un instrumento o técnica, estaremos suponiendo un cierto error de medición, la misma no será perfecta. La distribución uniforme (conocida también como distribución rectangular por el aspecto de su función de densidad) es un buen modelo para describir el error de medición (distribución de la probabilidad que tienen los distintos valores comprendidos entre dos unidades de la escala en una determinada medición, Figura 1)⁽⁵⁾⁽⁶⁾⁽⁷⁾. La distribución uniforme es útil para describir una variable aleatoria con probabilidad constante sobre el intervalo (a,b) en el que está definida, y se denota por $U(a,b)$. Una peculiaridad importante de esta distribución es que la probabilidad de un suceso depende exclusivamente de la amplitud del intervalo considerado y no de su posición en el campo de variación de la variable.

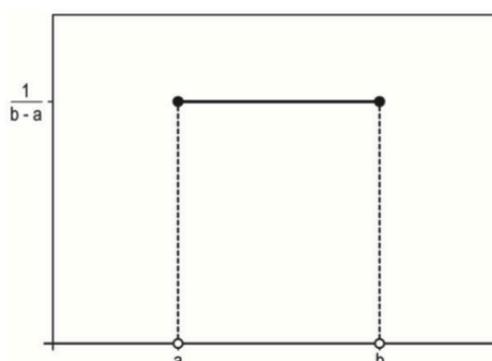


Figura 1. Función de densidad de la distribución uniforme.

La función de densidad de la distribución uniforme es definida por:

$$f(x) = \begin{cases} \frac{1}{b-a}, & a \leq x \leq b \\ 0 & \text{en otros casos} \end{cases}$$

Usando la definición de valor esperado se llega a:

$$E(x) = \frac{b+a}{2} \tag{1}$$

De acuerdo a la fórmula de varianza podemos derivar ese parámetro para la distribución del error de la medición como:

$$\sigma_M^2 = \frac{(b-a)^2}{12} = \frac{u^2}{12} \tag{2}^{(5)(7)}$$

donde u es la precisión con que se mide el carácter en cuestión (por ejemplo 1/10 kg, o 1/100 kg, o 100 HPG).

Llamemos m a la relación entre varianza del error de medición (σ_M^2) y la varianza fenotípica de la característica (σ_P^2):

$$m = \frac{\sigma_M^2}{\sigma_P^2} \tag{3}$$

Sustituyendo la ecuación (2) en la (3) obtenemos:

$$m = \frac{u^2}{12\sigma_P^2} \tag{4}$$

Reordenando la ecuación (4) surge:

$$u^2 = m12\sigma_P^2 \tag{5}$$

Supongamos que queremos que la varianza debida al error de medición sea 100 veces menor que la varianza fenotípica de la característica, o sea que $m = 1/100$.

Sustituyendo dicho valor de m en la ecuación (5) obtenemos:

$$u^2 = \frac{12\sigma_P^2}{100} \tag{6}$$

De la ecuación (6) podemos despejar la precisión con que se mide el carácter en cuestión como:

$$u = 0,346\sigma_P \cong \frac{1}{3}\sigma_P \tag{7}$$

Por lo tanto, la precisión tal como la definimos, con el requisito que la varianza del error sea un centésimo de la varianza fenotípica total, es aproximadamente un tercio del desvío estándar fenotípico del carácter. He aquí entonces un criterio para decidir qué precisión necesitamos para registrar determinada característica. Nótese que lo que importa es la dispersión de la variable (σ_P) y no la media. Las ecuaciones presentadas se pueden usar con otros valores, más o menos exigentes de m .

Resultados y discusión

Las técnicas que se utilizan en los laboratorios que prestan el servicio de medición de HPG lo miden con una precisión de 100 y en algunos casos de 50 HPG. No existe actualmente un criterio definido para determinar con qué precisión se debe realizar el conteo de HPG. En la sección anterior llegamos a la conclusión de que para un valor de m bastante exigente (1/100), la precisión solo necesita ser de alrededor de 1/3 del desvío estándar fenotípico del carácter. A continuación presentamos ejemplos numéricos ilustrando cómo proceder a efectos de decidir con qué precisión debemos realizar el conteo de HPG.

Supongamos que contamos con un cúmulo de registros de HPG que nos permiten estimar los parámetros media y desvío estándar para esta característica (Cuadro 1).

Cuadro 1. Ejemplos de valores (media y desvío estándar) para HPG.

Unidad de medición Número de huevos por gramo (HPG)	Media	Desvío estándar
1. Datos no publicados de majadas de Facultad de Agronomía	1100	950
2. Datos de Goldberg and others ⁽⁸⁾	1290	1597

Usando el valor del desvío estándar de HPG arriba presentado en primer término, y aumentando la exigencia para que en lugar de que la precisión sea un tercio del desvío estándar fenotípico, esta sea de un cuarto del desvío estándar fenotípico; la precisión necesaria para el conteo de HPG sería:

$$u = \frac{1}{4}\sigma_P = \frac{1}{4}950 = 237,5 \tag{8}$$

Por lo tanto, para HPG, medir con una precisión de unos 200 huevos por gramos es suficiente dado el desvío estándar de la característica en este ejemplo. Podemos repetir el ejercicio usando los datos de Goldberg y otros⁽⁸⁾. En este caso, con una exigencia de un cuarto del desvío estándar fenotípico; la precisión necesaria en el conteo de HPG sería:

$$u = \frac{1}{4}\sigma_P = \frac{1}{4}1597 = 399,3$$

Medir con una precisión de unos 400 huevos por gramo aproximadamente sería suficiente dado el desvío estándar de la característica.

La precisión usada en general de 100 HPG correspondería a valores de u obtenidos multiplicando σ_p por 1/10 y 1/16 aproximadamente, para los dos ejemplos presentados, respectivamente. Estos valores son marcadamente menores que lo indicado (1/3) por la Ecuación (7), y corresponden a valores de m de aproximadamente 1/1000 y 1/3000 para los dos ejemplos, respectivamente, siendo excesivamente pequeños.

Conclusión

Desde el punto de vista estadístico los cálculos presentados indican que la práctica común de conteo de HPG en intervalos de 100 es de suficiente precisión dado el desvío estándar del carácter. Desde el punto de vista de la mejora genética es mejor pensar en registrar muchos animales y repetir registros para aumentar la exactitud de la evaluación genética, que en aumentar innecesariamente la precisión de cada medición (por ejemplo, pasar de intervalos de 100 HPG a intervalos de 50 o de 10), especialmente si esto requiere más trabajo y costo.

Agradecimientos

Al Dr. Daniel Castells, quien en primera instancia llamó la atención sobre el problema que tratamos en este artículo.

Contribución de los autores

Todos los autores contribuyeron de igual forma al contenido.

Bibliografía

- (1) Perry BD, McDermott JJ, Randolph TF, Sones KR, Thornton PK. Investing in animal health research to alleviate poverty. Nairobi: ILRI; 2002. 139 p.
- (2) Castells D, Nari A, Rizzo E, Marmol E, Acosta D. Efecto de los nematodos gastrointestinales sobre diversos parámetros productivos del ovino en la etapa de recría. *Prod. Ovina*. 1995; 8:17-32.
- (3) Bishop S, de Jong M, Gray D. Opportunities for incorporating genetic elements into the management of farm animal diseases: policy issues. Roma: FAO; 2003. 36 p. (Background study Paper; 18).
- (4) Castells D. Nuevo enfoque en el control parasitario de ovinos. In: Castells D, editor. Resistencia genética del ovino y su aplicación en sistemas de control integrado de parásitos. Roma: FAO; 2002. p. 17-24.
- (5) Kempthorne O, Folks L. The Rectangular Distribution. In: Probability, statistics and data analysis. Iowa: The Iowa State University Press; 1971. p. 104.
- (6) Kaps M, Lamberson WR. Random variables and their distributions. In: Biostatistics for animal science. Oxfordshire: CABI Publishing; 2004. p. 26-52.
- (7) HELM. The Uniform Distribution [Internet]. [place unknown]: [publisher unknown]; 2004 [cited 2017 Apr 4]. Available from: http://www.personal.soton.ac.uk/jav/soton/HELM/workbooks/workbook_38/38_2_uniform_dist.pdf.
- (8) Goldberg V, Ciappesoni G, DeBarbieri I, Rodríguez A, Montossi F. Factores no genéticos que afectan la resistencia a parásitos gastrointestinales en Merino uruguayo. *Prod. Ovina*. 2011;21: 1-11.

3. **SAMPLE SIZE NEEDED TO MAKE DECISIONS ABOUT MEASURING
FEC IN A CONTEMPORARY GROUP OF LAMBS**



Sample size needed to make decisions about measuring FEC in a contemporary group of lambs

Editor

Gabriel Ciappesoni

Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA), Montevideo, Uruguay.

Correspondence

Washington Bell,
wbell@fagro.edu.uy

Received 20 Jun 2017

Accepted 16 Apr 2020

Published 09 Jul 2020

Citation

Bell W, Sánchez AL, Ponzoni RW. Sample size needed to make decisions about measuring FEC in a contemporary group of lambs. *Agrociencia Uruguay* [Internet]. 2020 [cited dd mmm yyyy];24(2):206. Available from: <http://agrocienciauruguay.uy/ojs/index.php/agrociencia/article/view/206>

doi:

[10.31285/AGRO.24.206](https://doi.org/10.31285/AGRO.24.206)

Tamaño necesario de muestra para tomar decisiones acerca de la medición de HPG en un grupo contemporáneo de corderos

Tamanho de amostra necessário para tomar decisões sobre a medição de OPG em um grupo contemporâneo de cordeiros

Bell, W. ¹; Sánchez, A.L. ¹; Ponzoni, R.W. ²

¹Universidad de la República, Facultad de Agronomía, Departamento de Producción Animal y Pasturas, Montevideo, Uruguay.

²Universidad de la República, Facultad de Agronomía, Colegio de Posgrados, Montevideo, Uruguay.

Abstract

Faecal egg count (FEC) is used in sheep to decide when to drench. It is also used in genetic evaluations, in which case FEC should be recorded when the parasite burden is large enough so that variation among animals can be expressed. Another requisite is that the fraction of animals with zero FEC should be below 0.1. In order to decide the appropriate moment for drenching, or FEC recording in the whole group in the case of genetic evaluations, FEC is monitored in a random sample of animals from the group. Two questions arise: (i) what is the appropriate sample size to determine if the average FEC has reached a threshold? and (ii) what is the sample size needed



to determine that the fraction of animals with a FEC of zero is 0.1 or less? In this paper we calculate the number of animals to be sampled for a range of FEC means and standard deviations, as well as for different fractions of animals with a zero FEC. Regarding FEC, we found that sample size was greater than the recommended 10 to 20 animals. With respect to fraction of animals with a FEC of zero, sample size was even greater than for FEC. Given the insufficient sample size currently used, we recommend a revision of the topic and a statistically based reformulation of sampling guidelines.

Keywords: faecal worm egg count, parasite burden, sampling, sheep

Resumen

El conteo de huevos por gramo (HPG) en las heces de ovinos se utiliza para decidir cuándo suministrar un antihelmíntico. También se usa en las evaluaciones genéticas, en cuyo caso el registro de HPG debe hacerse cuando exista una carga parasitaria suficiente que permita la expresión de variación entre animales. Se busca también que la fracción de animales con registro de HPG de cero sea inferior a 0,1. A efectos de determinar el momento apropiado para dosificar, o de medición de HPG en todo el grupo en caso de las evaluaciones genéticas, se hace un seguimiento midiendo HPG en una muestra tomada al azar. Surgen dos preguntas: (i) ¿cuál es el tamaño adecuado de muestra para determinar si el promedio alcanzó el umbral de HPG? y (ii) ¿cuál es el tamaño necesario de muestra para determinar que la fracción de animales con un conteo de cero es igual o inferior a 0,1? En este trabajo calculamos el número necesario de muestras para un rango de medias y desvíos estándar de HPG, y de fracción de animales con conteo de cero. Para HPG encontramos que el tamaño necesario de muestra es mayor a los 10 a 20 animales que se recomienda. Para la fracción de animales con conteo de cero HPG el tamaño de muestra requerido es aún mayor. Dado lo insuficiente del tamaño de muestra actualmente utilizado recomendamos que el tema se revise y se reformulen los lineamientos de muestreo basándose en criterios estadísticos.

Palabras clave: huevos por gramo en heces, carga parasitaria, muestreo, ovinos

Resumo

A contagem de ovos por grama (OPG) nas fezes de ovinos é usada para decidir quando fornecer um anti-helmíntico. Também é utilizada em avaliações genéticas, quando o registro do OPG deve ser realizado quando houver uma carga parasitária suficiente para permitir a expressão de variação entre os animais. Outro requisito é que a fração de animais com OPG zero seja inferior a 0,1. Para determinar o momento apropriado para a dosagem ou para medir o OPG em todo o grupo no caso de avaliações genéticas, o OPG é medido em uma amostra colhida aleatoriamente. Duas perguntas surgem: (i) qual é o tamanho de amostra apropriado para determinar se a média atingiu o limite de OPG? e (ii) qual é o tamanho da amostra necessário para determinar que a fração de animais com contagem zero é igual ou menor que 0,1? Neste trabalho, calculamos o número necessário de amostras para uma quantidade de médias e desvios-padrão do OPG e de fração de animais com contagem zero. Para o OPG, descobrimos que o tamanho da amostra necessário é maior que os 10 a 20 animais recomendados. Para a fração de animais com contagem zero de OPG, o tamanho da amostra necessário é ainda maior. Dado o tamanho insuficiente da amostra usada atualmente, recomendamos que o tópico seja revisado e que as diretrizes de amostragem sejam reformuladas com base em critérios estatísticos.

Palavras-chave: ovos por grama nas fezes, carga parasitária, amostragem, ovinos



1. Introduction

Faecal egg count (FEC) is used in sheep as a management tool to decide when to drench in order to reduce the parasite burden⁽¹⁾. It is also used in sheep genetic evaluations, where selection for low FEC is the aim⁽²⁾. In the latter case, FEC recording should be carried out when the parasite burden is large enough to allow the expression of between animal variation. National and international protocols suggest drenching or recording the whole group when a FEC range of 500 to 1000 is reached. It is also sought that the fraction of animals with a FEC of zero should be less than 0.1⁽³⁾⁽⁴⁾. In order to decide when to drench, or to record FEC in the whole contemporary group in the case of genetic evaluations, a random sample of animals is monitored for FEC. Two questions arise: (i) what is the necessary sample size to determine if average FEC reached a value of 500 or 1000? and (ii) what is the necessary sample size to determine that the fraction of animals with FEC equal to zero is less than or equal to 0.1?

Collecting faeces and recording FEC is time consuming and costly. If the number of animals sampled is too large, time and money will be wasted. By contrast, if the number sampled is too small, the information gathered will be of no value, and the resources used would have been wasted. In order to determine the necessary sample size, one has to decide the accuracy with which to estimate the population parameters, based on the sample. Sample size will be the result of a balance between the desired accuracy of the estimate, and the effort and cost entailed in obtaining it.

Practical guides on internal parasite control recommend some target values. WormBoss⁽⁵⁾, the Australian program for the control of internal parasites in sheep and goats, recommends sampling no less than 20 animals, whereas Fiel and others⁽⁶⁾ in Argentina recommend a minimum of 10 animals, and “ideally”, 20. In Uruguay, Pereira⁽⁷⁾ recommends a minimum of 15 animals and an average FEC of at least 600 to 800. Also in Uruguay, Castells⁽⁸⁾ recommends monitoring 15 to 20 animals, and recording the whole group when the average FEC in the sample is greater than 500 and the animals with a record of zero are less than 20%.

In this paper we present a logical framework (theory and examples) to work out the sample size of monitored animals in order to decide when to drench or when to record FEC in the whole contemporary group. The treatment of the subject matter follows the methodology given in statistical textbooks such as Freund⁽⁹⁾, Ott and Longnecker⁽¹⁰⁾, and Snedecor and Cochran⁽¹¹⁾.

2. General considerations

There are two main considerations we should make when determining the necessary sample size: (i) specify the “tolerable” error, that is, the desired magnitude of the confidence interval, and (ii) establish the confidence level with which to make the estimate.

If we specify a confidence interval that is too broad, the estimate of the mean (μ) will not be very informative. Similarly, a low level of confidence will probably result in an erroneous confidence interval that might not include μ . By contrast, if we establish a narrow confidence interval and a high level of confidence, the necessary sample size may be too large and difficult to justify in terms of time and cost. That said, what constitutes an appropriate degree of certainty?

In practice, a confidence level of 95% is often chosen. This has been generally adopted in agriculture because it may be argued that it is acceptable for biological variables related to production⁽¹²⁾. In the long term it results in a probability of 1 in 20 of not including the parameter value of the population, a situation that may generally be considered acceptable for the type of work in question. The “tolerable” error depends on the context, namely, our knowledge about the implications of variability in the character under study. For example, we could establish a tolerable error of 200 or 400 for FEC, implying confidence limits of 1000 ± 100 or ± 200 , respectively. In the case of fraction of animals with zero FEC, the tolerable error could be 0.02 or 0.04, corresponding to confidence limits of 0.1 ± 0.01 or ± 0.02 , respectively.



3. Theory

Call μ and \bar{y} the population and sample mean, respectively. If we take a sample of size n , the standard error (S) of \bar{y} is equal to: $S_{\bar{y}} = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}\sqrt{1-\Phi}$, where σ is the standard deviation of the character in the population, $\Phi = n/N$ (fraction sampled) and N is the population size. When n is small relative to N (say, $\Phi < 0.1$) the fraction sampled may be ignored without fear of incurring in any important error⁽¹¹⁾. This means that the standard error of the mean in the sample is more dependent on the sample size than on the population size. We ignore Φ in the derivations that follow but we shall consider it later in relation to the correction for finite size of the sampled population.

Three factors determine the confidence interval estimated for a population mean μ from a sample: (i) the desired confidence level ($z_{\alpha/2}$ value, *i.e.* 1.96 for 95%), (ii) the standard deviation of the character, and (iii) the sample size. We may infer the magnitude of the standard deviation from earlier samplings or from other studies of the character in question.

Assume we wish to estimate μ with a confidence interval (tolerable error) E . The confidence limits are $\bar{y} \pm L$, where \bar{y} is the sample estimate of μ and $L = E/2$. For a confidence level of 95%, our estimate of μ is: $\bar{y} \pm \frac{1.96\sigma}{\sqrt{n}}$. Thus, $L = \frac{1.96\sigma}{\sqrt{n}}$, where σ is the standard deviation of the character and n is the sample size. Rearranging, we obtain: $n = \frac{1.96^2\sigma^2}{L^2}$. Consistent with what we earlier stated, sample size does not depend on the total number of animals in the population under study. We return to this point later in the paper in relation to small populations.

We treat the fraction of animals with zero FEC as having a binomial distribution. Then, $L = 1.96\sqrt{\frac{pq}{n}}$, where p and q are the proportion of animals with zero and greater than zero counts, respectively. Rearranging, we obtain: $n = \frac{1.96^2pq}{L^2}$.

Note that p , q and L may be expressed as a proportion or as a percentage, but when performing calculations, the same unit must be used for p , q and L .

4. Results from a few examples

4.1 Estimating mean FEC

Our experimental records of FEC show that the standard deviation is always of similar magnitude as the mean, and often somewhat greater (~10 to 20%). This is consistent with the mean and standard deviation values reported by Goldberg and others⁽¹³⁾ for 8 to 12-month-old sheep. Hence, the mean and standard deviation values of FEC chosen in Table 1.

When the desired confidence interval for the estimate of mean FEC is 10% of the population mean value, the required number of animals to be sampled is prohibitively high. It is only when the confidence interval is 80% of the population mean value that the necessary number of animals to be sampled is near the number sampled in practice (20). A sample of 20 animals implies a confidence interval of 96% of the population mean.

4.2 Estimating the fraction of animals with FEC equal to zero

There are reports indicating that a large fraction of internal parasites in a flock may reside in a relatively small fraction of the animals⁽³⁾. This may be the reason why in the implementation of internal parasite control programs there is sometimes a requirement that the fraction of animals with FEC equal to zero should not exceed 0.10, recorded with a precision of 100. The fraction of animals with FEC equal to zero is calculated from the same sample used to estimate mean FEC.

Our experimental records show that for mean FECs of 1000, 750 and 500, the corresponding fraction of animals with a FEC of zero is around 0.05, 0.10 and 0.15, respectively. The values chosen in Table 2 to calculate the necessary number of animals to be sampled are consistent with this experience.



Table 1. Necessary number of animals to be sampled to estimate FEC with different confidence intervals, for a range of population means and standard deviations

Measurement unit	Mean	Standard deviation	Confidence interval	Number of animals to be sampled
Faecal egg count (FEC)	1000	1100	100	1859
			200	465
			400	116
			800	29
	750	825	75	1859
			150	465
			300	116
			600	29
	500	550	50	1859
			100	465
			200	116
			400	29

Table 2. Number of animals to be recorded for FEC to estimate the fraction with zero count with different confidence intervals, for a range of population means and standard deviations

Mean FEC	Fraction of animals with FEC equal to zero (F_{zero})	Standard deviation of F_{zero}^A	Confidence interval	Number of animals to be sampled
1000	0.05	0.2179	0.005	29184
			0.01	7296
			0.02	1824
			0.04	456
750	0.1	0.3	0.01	13829
			0.02	3457
			0.04	864
			0.08	216
500	0.15	0.3571	0.015	8709
			0.03	2177
			0.06	544
			0.12	136

^A - Calculated as $(pq)^{0.5}$, where p is the fraction of animals with FEC of zero



When the confidence interval with which we wish to estimate the fraction of animals with a zero FEC is 10% of the population mean value, the necessary number of animals to be sampled is extraordinarily high. It is only when the confidence interval is 80% of the mean and the fraction of animals with a zero FEC is 0.15, that the necessary number of animals to be sampled nears something that may be practicable. Note, however, that even in that case, the number is seven times greater than what the guidelines state. The recommended number (20 animals sampled) implies a confidence interval more than twice as large as the population mean. The recommended practice is questionable. The results in Table 2 show that it is not possible to adequately estimate the fraction of animals with a zero FEC from a sample of animals smaller than 100.

5. Discussion and conclusions

In the calculations leading to the results presented in Tables 1 and 2 we ignored the correction for small populations mentioned by Snedecor and Cochran⁽¹¹⁾. These authors recommend making the correction when the fraction of sampled animals is greater than 10% of the total. In such cases the value of n should be corrected as follows: $n_c = \frac{n}{1+\phi}$, where n_c is the number of animals to be sampled corrected for finite size, and ϕ is the fraction sampled. Snedecor and Cochran⁽¹¹⁾ indicate that when the sampled fraction is smaller than 10% the correction is unnecessary.

Table 1 shows that the necessary number of animals to be sampled, for a range of confidence intervals of 10 to 80% of the mean, is greater than the greatest number currently recommended of 20. The same result is obtained for different mean FECs because we assumed confidence intervals proportional to the mean. The calculations also assume that FEC is normally distributed or approximately so. We know that, particularly in small populations, that assumption is unlikely to be satisfied. This would make the problem even more serious.

As an example, using round numbers, for the case in Table 1 where the necessary number of animals to be sampled is 116 animals, if the total number in the group was 232, the correction would result in

$n_c = 116 / (1 + 0.5) = 77,3 \sim 77$, smaller than 116, but still much greater than the currently recommended sample size. If the most commonly encountered situations were defined, tables could be developed as a guide for populations in which the fraction sampled was greater than 10% of the total.

Table 2 shows that the necessary number of animals to be sampled to estimate the fraction with a zero FEC is very high, even if we assume a fraction 0.15 have that value. This indicates that a sample of 20 or fewer animals is far from satisfactory. Even in the most favourable case ($p = 0.15$ and a confidence interval of 80% of the population mean) the necessary number of animals to be sampled is almost seven times greater than 20, the maximum number currently recommended.

Jointly considered, Tables 1 and 2 show that the current guidelines regarding number of animals to be sampled for FEC suggest a number much smaller than that emerging from the present statistical study. Internal parasites in sheep have been mainly controlled by treatment with anthelmintics. This strategy has not been entirely successful. Among other problems, the parasites have developed resistance to some chemical groups, making treatments less effective, or in extreme cases, totally ineffective. At best, decisions about when to drench are made on the basis of FEC performed in a sample of 10 to 20 animals. This sample size is well below the recommendations emerging from our statistical study of the problem. It is difficult to avoid the conclusion that the inappropriate (much smaller than required) sample size on which decisions about when to drench are made is at least partly responsible for the failure to control internal parasites in grazing sheep. Given the insufficient sample size currently used, we recommend that guidelines should be revised and that, based on statistical criteria, they should be reformulated.

Acknowledgements

Dr. Daniel Castells was the first in drawing our attention to the problem we address in this paper.



Author contribution statement

All authors (WB, ALS and RWP) of the paper entitled "Sample size needed to make decisions about measuring FEC in a contemporary group of lambs" contributed in an equal manner to the development and finalization of the manuscript.

References

1. Court J, Webb Ware J, Hides S. Sheep farming for meat and wool: disease management. Collingwood: CSIRO; 2010. 336p.
2. Stear MJ. Breeding for resistance to nematode infections. In: Bishop SC, Axford R, Frank N, Owen JB, editors. Breeding for disease resistance in farm animals. 3rd ed. Wallingford (UK): CABI; 2010. p. 279-94.
3. Castells D. Adaptación de genotipos a ambientes adversos: resistencia genética de los ovinos a parásitos gastrointestinales. *Agrociencia Uruguay*. 2005;9(1-2):587-93.
4. SUL. Manual práctico de producción ovina. Montevideo: SUL; 2018. 221p.
5. WormBoss. Australia's sheep and goat worm control resource [Internet]. Australia: Sheep CRC; [c2020; cited 2020 May 11]. Available from: <https://bit.ly/3czBmR7>.
6. Fiel CA, Steffan PE, Ferreyra DA. Diagnóstico de las parasitosis más frecuentes de los rumiantes: técnicas de diagnóstico e interpretación de resultados. *Tandil (AR): Abad Benjamin*; 2011. 131p.
7. Pereira D. Revalorizando una herramienta fundamental: el análisis coprológico. *Lana Noticias*. 2002;(130):21-3.
8. Castells D. Evaluación de resistencia genética de ovinos Corriedale a los nematodos gastrointestinales en Uruguay: heredabilidad y correlaciones genéticas entre el recuento de huevos de nematodos y características productivas [master's thesis]. Montevideo (UY): Universidad de la República, Facultad de Veterinaria; 2008. 54p.
9. Freund JE. Modern elementary statistics. 3rd ed. Englewood Cliff: Prentice-Hall; 1967. 442p.
10. Ott RL, Longnecker M. An introduction to statistical methods and data analysis. Pacific Grove: Thomson Learning; 2001. 1152p.
11. Snedecor GW, Cochran WG. Statistical methods. Ames: Iowa State University Press; 1971. 593p.
12. Lahoz R, Ortega J, Fernández C. Métodos estadísticos en biología del comportamiento. Madrid: Editorial Complutense; 1994. 232p.
13. Goldberg V, Ciappesoni G, De Barbieri I, Rodríguez A, Montossi F. Factores no genéticos que afectan la resistencia a parásitos gastrointestinales en Merino en Uruguay. *Producción Ovina*. 2011;(21):1-11.

4. RECOMMENDED NUMBER OF SHEEP SAMPLED IN PROGRAMS FOR INTERNAL PARASITE CONTROL CAN LEAD TO INCORRECT DECISIONS

RESUMEN

El conteo de huevos de parásitos por gramo de materia fecal (HPG) se utiliza con fines de manejo para determinar cuándo dosificar. También se utiliza en las evaluaciones genéticas de ovinos. A efectos de determinar el momento apropiado para dosificar, o de medición de HPG en todo el grupo contemporáneo en caso de las evaluaciones genéticas, se hace un seguimiento midiendo HPG en una muestra al azar. La pregunta que surge es: ¿cuál es el tamaño adecuado de muestra para determinar si el promedio alcanzó el umbral entre 500 y 1000 HPG? En este trabajo analizamos dos conjuntos de datos con promedios de HPG de 629 y 1499. Corresponden a valores de HPG frecuentes en Uruguay. Los umbrales a los cuales se recomienda dosificar, o se consideran apropiados para la evaluación genética, varían dependiendo de la disponibilidad y calidad de las pasturas, y de la condición corporal de los animales. El primer valor es aplicable en condiciones de pasturas pobres y ovinos en baja condición corporal, mientras que el segundo valor es aplicable en situaciones de buenas pasturas y ovinos en buena condición corporal. Cuando establecimos umbrales de 500 y 1200 HPG en cada conjunto de datos, observamos que con el tamaño de muestra recomendado de 10 a 20 individuos con frecuencia se tomaban decisiones incorrectas. El tamaño mínimo de la muestra debería ser de 20 animales y preferentemente mayor. Dado el insuficiente tamaño de muestra utilizado actualmente, recomendamos una revisión del tema y una reformulación del protocolo de muestreo con base experimental y estadística.

Palabras clave: conteo de huevos por gramo de materia fecal, heces, ovinos, tamaño de la muestra

Recommended number of sheep sampled in programs for internal parasite control can lead to incorrect decisions

W. Bell¹, A.L. Sánchez¹, D. Castells², J.F. Ramos¹, E. Lorenzelli³, I. Macchi³ & R.W. Ponzoni¹

¹ *Universidad de la República, Facultad de Agronomía, Departamento de Producción Animal y Pasturas, Av. Eugenio Garzón 780, 12900, Montevideo, Uruguay*

wbell@fagro.edu.uy (Corresponding Author)

² *Secretariado Uruguayo de la Lana, Servando Gómez 2408, 12100, Montevideo, Uruguay*

³ *Laboratorio Veterinario Dondo, Blanes 278, 50000, Salto, Uruguay*

Summary

Worm egg count per gram (WEC) is used as a management tool to decide when to drench sheep to reduce the worm burden. It is also used in sheep genetic evaluations. In order to determine the appropriate time of drenching, or of recording a whole group in genetic evaluation, WEC is monitored in a random sample of animals from the group. The question that emerges is: what is the adequate sample size to determine if the average WEC has reached 500 to 1000? In this paper we examine two data sets with average WEC of 629 and 1499. They correspond to WECs frequently encountered in Uruguay. Thresholds beyond which drenching is recommended, or are considered appropriate for genetic evaluation, vary depending upon pasture availability and quality, and sheep condition. The former value is relevant for poor pastures and poor sheep condition, whereas the latter value is relevant for good pastures and sheep in good condition. When thresholds were set a 500 and 1200 in each data set, we found that with the recommended sample size of 10 to 20 individuals, incorrect decisions would be frequently made. The minimum sample size should be 20 and preferably it should be greater. Given the insufficient sample size currently used, we recommend a revision of the topic and an experimentally and statistically based re-formulation of sampling guidelines.

Keywords: worm egg count, faeces, sheep, sample size

Introduction

Worm egg count in sheep faeces (WEC) is used as a management tool to decide when to drench to reduce the parasite burden (Court *et al.*, 2010). It is also used in sheep genetic evaluations, where the aim is to select for lower WEC (Stear, 2010). In the latter case the records in a contemporary group are taken after WEC exceeds an arbitrary minimum of, say, 500 to 1000, the expectation being that the worm burden will be sufficient to enable the expression of between animal variation in the trait. In order to make decisions about when to drench, or about recording in a contemporary group for genetic evaluation purposes, WEC is monitored in a random sample of the sheep in question. The question arising is: what is the desired sample size to estimate if WEC has reached the threshold of 500 or 1000?

Recording WEC takes time and the cost is not trivial. Practical guides on parasite control make recommendations about the number of animals to be sampled. In Australia, WormBoss (2017) recommends sampling no less than 20 animals, whereas Fiel *et al.* (2011) in Argentina recommend a minimum of 10 animals and 'ideally' 20. In Uruguay, Pereira

(2002) recommends a minimum of 15 animals and a WEC of at least 600 to 800. Recently, Bell *et al.* (2017) examined this issue from a theoretical and numerical viewpoint and concluded that to have ‘reasonable’ confidence sample sizes should be considerably greater than those currently recommended. In this paper we study two data sets where all sheep had been recorded for WEC. We simulate and examine the consequences of sampling different number of sheep and we judge the decisions that would have been made using information from samples of various sizes.

Material and methods

Sheep and environment

WEC was recorded in eight to ten month old progeny from two flocks located in two different farms (La Magdalena, M, and Talitas, T) in 2012 and 2011 for M and T, respectively. Both farms are in the north of Uruguay (latitude and longitude 31°22’59” S and 57°58’00” W, respectively). Average rainfall is 1300 mm, distributed throughout the year. Average summer and winter temperatures are 24 and 13 °C, respectively. Ewes and lambs grazed native pastures. Lambs were born in September and weaned in January. Thereafter they also grazed on native pastures. Average age at recording WEC was nine months. Faeces samples were taken from the rectum, put in plastic bags, maintained at 3 to 5 °C and sent to a qualified laboratory.

Statistical analysis

We calculated descriptive statistics for both data sets. Further to this initial examination of the data, we simulated taking 50 replicate samples of 5, 10, 15, 20, 30, 40, 50 and 100 animals from each data set. We used the SurveySelect Procedure in SAS (SAS Institute Inc., 2015) for this purpose.

We compared the means obtained from the different samples sizes by analysis of variance. The model fitted included sample size and replicate within sample size. We also estimated the least squares means for each sample within sample size to determine cases in which the ‘correct’ or ‘incorrect’ decision would have been made from each sample size.

Results

Table 1 shows descriptive statistics for data sets M and T.

Table 1. Descriptive statistics for WEC in lambs from La Magdalena (M) and Talitas (T).

Farm	Number of observations	Mean	Minimum	Maximum	Standard deviation	Fraction of zero counts
M	486	629	0	4500	599	0.10
T	503	1499	0	7500	1097	0.01

There were no significant differences in WEC among sample sizes. Table 2 shows the corresponding least squares means. The overall values for WEC were 632 and 1478 for M and T, respectively.

Table 2. Least squares means (LSM) and standard errors (SE), range and confidence interval (CI) for WEC in La Magdalena (M) and Talitas (T).

Sample size	M			T		
	LSM (SE)	Range	CI	LSM (SE)	Range	CI
5	705 (375)	632 to 779	147	1376 (69)	1239 to 1512	273
10	621 (265)	569 to 673	104	1462 (49)	1365 to 1558	193
15	606 (217)	563 to 648	85	1538 (40)	1460 to 1617	157
20	644 (188)	607 to 681	74	1443 (35)	1375 to 1511	136
30	613 (153)	583 to 643	60	1505 (28)	1449 to 1560	111
40	615 (133)	589 to 641	52	1505 (24)	1456 to 1553	96
50	613 (119)	589 to 636	47	1498 (22)	1455 to 1541	86
100	638 (84)	621 to 654	33	1496 (15)	1465 to 1526	61

Figures 1 and 2 in the Appendix show the distribution of WEC for different sample sizes in M and T, respectively. In both farms the range of values was smaller for larger sample sizes. The dotted line in each histogram indicates an arbitrary limit below which a sample mean could have resulted in an incorrect decision (e.g. decide not to drench when actual WEC was beyond the threshold).

Discussion and conclusions

There were no significant differences in WEC among sample sizes in neither of the two data sets analysed. However, the standard error and the confidence interval were affected (smaller standard errors and narrower confidence intervals were associated with larger sample sizes, Table 2). For monitoring and decision making purposes current protocols indicate sampling for WEC in 10 to 20 animals. Thresholds to decide drenching or conducting a whole mob recording for genetic evaluation may vary typically between 500 and 1200 depending on circumstances and the environment (WormBoss, 2017). In Figure 1 and 2 (see Appendix) we plotted the frequency of WEC for different sample sizes for both data sets. We indicate with a dotted line an assumed threshold beyond which a decision would be made to treat the animals (500 and 1200 for data sets M and T, respectively). Counts to the left of the dotted line indicate that an incorrect decision would have been made (i.e. decide not to drench when actual WEC was above the threshold). For example, for data set M (Figure 1), with sample sizes 10, 20 and 100, incorrect decisions would have been made in 30, 18 and 2 % of cases, respectively.

Jointly considered, results from both data sets indicate that adherence to current sampling protocols may lead to incorrect decisions about the need for drenching. The frequency of incorrect decisions would be greater for smaller samples sizes.

The problem of internal parasites in sheep has been addressed mainly via the administration of chemicals. The approach has not been entirely successful, and among other, the issue of parasite resistance to chemicals has emerged. Decisions on what to administer and when, are at best based on WEC recorded in a sample of 10 to 20 individuals. This sample size is below what Bell *et al.* (2017) recommend in a theoretical and numerical study. Consistent with their findings, in this paper we show that such samples size would often lead to incorrect decisions. Avoiding the conclusion that small sample size may be one of the reasons for the failure to control internal parasites in sheep, is difficult. Given the importance of internal parasites in many sheep producing regions and the reliance on chemical

treatments, we recommend that the issue of sample size on which to base decisions should be revised.

List of References

- Bell, W., A.L. Sánchez & R.W. Ponzoni, 2017. Tamaño necesario de muestra para tomar decisiones acerca de la medición de HPG en un grupo contemporáneo de corderos. *Agrociencia*, (submitted).
- Court, J., J. Webb-Ware & S. Hides, 2010. Disease management. In: *Sheep farming for meat and wool*, J. Court, J. Webb-Ware & S. Hides (editors), CSIRO Publishing, Collingwood, Victoria 3066, Australia, p. 161-176.
- Fiel, C.A., P.E. Steffan & D.A. Ferreyra, 2011. Diagnóstico de las parasitosis más frecuentes de los rumiantes: técnicas de diagnóstico e interpretación de resultados (Primera Edición). Abad Benjamin, Buenos Aires, Argentina, 131 pp.
- Pereira, D., 2002. Revalorizando una herramienta fundamental: El análisis coprológico. In: *Revista Lana Noticias*, 130, Secretariado Uruguayo de la Lana, Uruguay, pp: 21-23.
- SAS Institute Inc., 2015. SAS/STAT® 14.1 User's Guide, SAS Institute Inc. Cary NC, USA.
- Stear, M.J., 2010. Breeding for resistance to nematode infections. In: *Breeding for disease resistance in farm animals 3rd edition*, S.C. Bishop, R.F.E. Axford, F.W. Nicholas & J.B. Owen (editors), CAB International, Wallingford, Oxfordshire, U.K., p. 279-294.
- WormBoss. 2017. Australia's sheep and goat worm control resource. On line. Reviewed June 5, 2017. Available at: <http://www.wormboss.com.au/programs/sheep/nsw/when-to-wormtest-and-when-to-drench.php>

Appendix

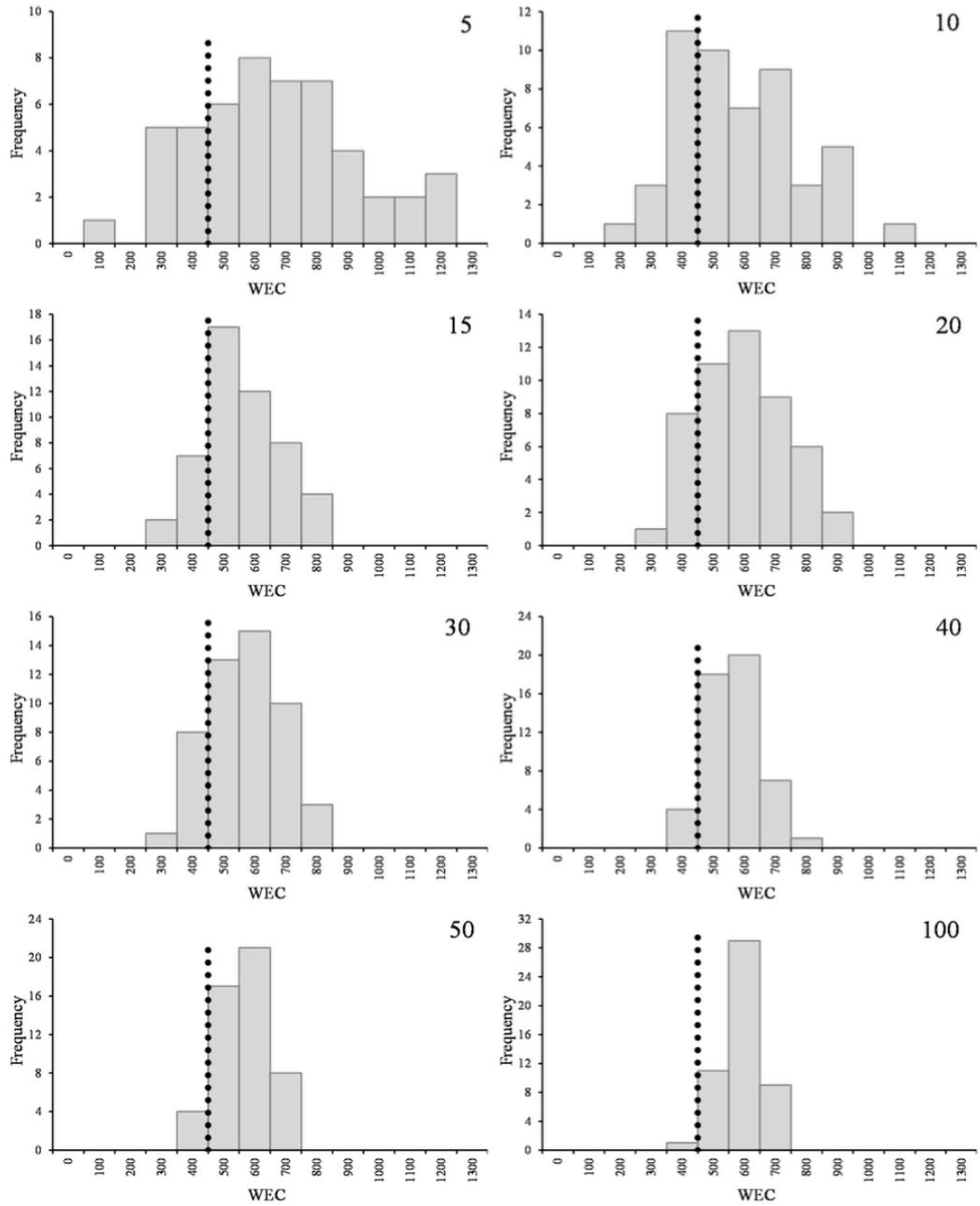


Figure 1. Distribution of WEC by sample size (5, 10, 15, 20, 30, 40, 50 and 100) in La Magdalena.

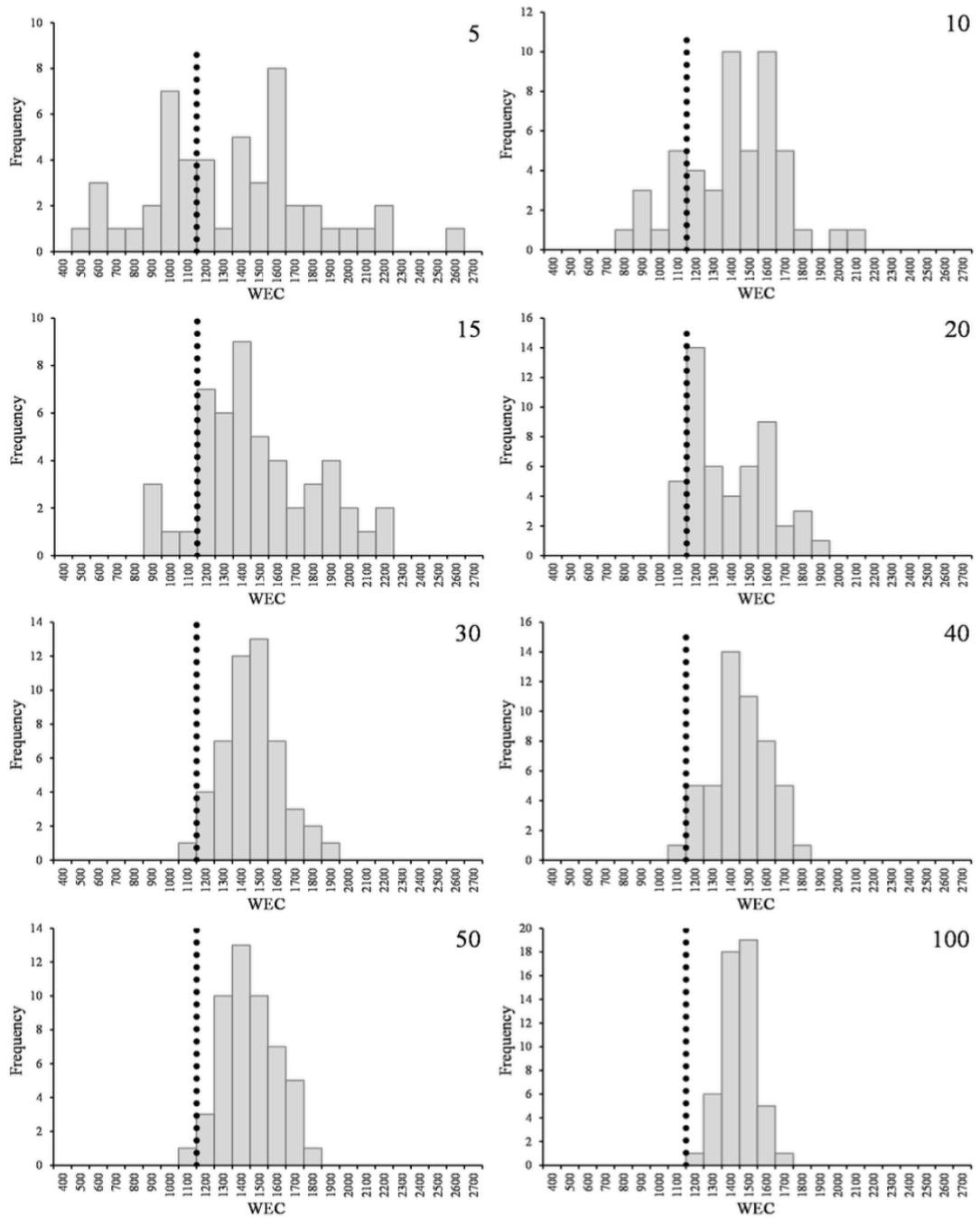


Figure 2. Distribution of WEC by sample size (5, 10, 15, 20, 30, 40, 50 and 100) in Talitas.

5. **A DESIRED GAINS APPROACH FOR THE PREDICTION OF GENETIC GAIN IN RESISTANCE TO GASTROINTESTINAL NEMATODES IN A MULTI-TRAIT BREEDING OBJECTIVE IN URUGUAYAN MERINO SHEEP**

RESUMEN

Las parasitosis gastrointestinales son una limitante sanitaria y económica de la producción ovina en sistemas pastoriles. Varios estudios han confirmado la respuesta a la selección por resistencia a parásitos gastrointestinales (RPGI). Las estimaciones de heredabilidad de RPGI dentro de las razas son moderadas, lo que indica que es posible obtener ganancia genética por selección. En este trabajo, predijimos la ganancia genética en el conteo de huevos por gramo de materia fecal (HPG), un criterio indirecto de RPGI, siguiendo diferentes estrategias. Supusimos un objetivo de selección que incluyó rasgos de lana y carne, y estimamos la ganancia genética durante 10 años de selección en una majada Merino. Utilizamos un enfoque de ganancias deseadas, examinando situaciones en las que la contribución económica a la ganancia genética en RPGI era 0, 25, 50, 75 o 100 %. La aplicación de un énfasis elevado en HPG provocó una reducción de la ganancia genética en rasgos de lana y carne, y, en el caso extremo de un énfasis del 100 % en RPGI, provocó un deterioro del peso del vellón y del diámetro de la fibra. Dado este hallazgo, junto con las dificultades encontradas en el registro y la precisión en el conteo de HPG, concluimos que, además de embarcarse en un programa de selección dentro de majada, los criadores interesados en mejorar la RPGI también deberían considerar el uso de reproductores identificados como superiores en las evaluaciones genéticas poblacionales, tanto para los rasgos de resistencia como de producción.

Palabras clave: resistencia genética a parásitos gastrointestinales, programas de mejoramiento en ovinos, conteo de huevos por gramo de materia fecal

A desired gains approach for the prediction of genetic gain in resistance to gastrointestinal nematodes in a multi-trait breeding objective in Uruguayan Merino sheep

Ana Laura Sánchez¹  | Washington Bell¹  | Raúl W. Ponzoni² 

¹Departamento de Producción Animal y Pasturas, Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay

²Facultad de Agronomía, Colegio de Posgrados, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay

Correspondence

Ana Laura Sánchez, Facultad de Agronomía, Av. Garzón 780, PC 12900 Montevideo, Uruguay.
Email: analausan@fagro.edu.uy

Funding information

Agencia Nacional de Investigación e Innovación, Grant/Award Number: POS_NAC_2016_1_130155; Comisión Académica de Posgrado

Abstract

Gastrointestinal nematodes (GIN) constitute a problem in many sheep production systems, including those in Uruguay, causing reduced productivity and increased expenses. The main strategy to control GIN has consisted of the use of anthelmintics. However, GINs have developed resistance to anthelmintics, reducing their effectiveness. Genetic resistance to GINs has been found in flocks of different breeds. To date, there have been no reports about GINs breaking down genetic resistance in sheep. Heritability estimates of resistance to GIN within breeds are generally moderate, so that achieving genetic gain within a flock is possible. In this study, we predicted genetic gain in worm egg count (WEC), an indirect (and generally preferred) criterion of resistance to GIN, following different strategies. A multi-trait breeding objective including wool and meat traits was assumed and genetic gain over 10 years of selection in a Merino flock was estimated. We used a desired gains approach, examining situations in which the economic contribution of genetic gain in resistance to GIN in percentage terms was 0, 25, 50, 75 or 100. Except when the level of infestation with GIN was low, a considerable amount of emphasis had to be placed on selection for low WEC in order to reach the threshold below which the administration of anthelmintics is not required. High emphasis on reducing WEC led to a reduction in genetic gain in wool and meat traits, or to their deterioration in the extreme case of 100 per cent emphasis on WEC. Given this finding, coupled with the difficulties encountered in accurately recording and selecting for WEC, we concluded that in addition to embarking upon a programme of within flock selection, sheep breeders interested in improving genetic resistance to GIN should also consider using breeding stock identified as superior for both resistance and production traits in across flock genetic evaluations.

KEYWORDS

genetic resistance to gastrointestinal parasites, sheep breeding programmes, worm egg count per gram of faeces

1 | INTRODUCTION

Gastrointestinal nematodes (GIN) constitute a serious problem in many sheep production systems on a global basis (Perry et al., 2002). The consequences of GIN on sheep production are variable, depending on how damaging the parasite in question is, the worm burden, the age of the sheep, and the nutritional and physiological status of the animals. In Uruguay, Castells et al. (1995) assessed the production losses, estimating a potential impact on lambs of up to 50% mortality, and an average 24% decrease in live weight and 29% decrease in wool production.

Experimental results have shown the existence of genetic variation in resistance to GIN in sheep (e.g. Ciappesoni et al., 2010; Goldberg, 2011; Goldberg et al., 2012; Khusro et al., 2004; Morris et al., 2005; Mpetile, 2019; Snyman & Fisher, 2019). Worm egg count per gram of faeces (WEC) is used as an indirect criterion to assess the level of infection with GIN in sheep (Stear et al., 2012). In Uruguay, moderate heritability values have been estimated for WEC (0.18 for Corriedale, Castells et al., 2003; 0.15–0.39 for Australian Merino, Ciappesoni et al., 2006; Ciappesoni et al., 2013), indicating that genetic gain by selection is possible. Experimental results in Australia with Merinos (Greeff & Karlsson, 2017; Karlsson & Greeff, 2006), in New Zealand with Perendales (Morris et al., 2005), and in Uruguay with Corriedales (Castells & Gimeno, 2011) confirm the feasibility of this approach.

Genetic improvement has a number of advantages compared with other options of internal parasite control: the benefits obtained are permanent and transmitted to future generations; the acquired resistance by genetic means has not been broken by parasites, to date, there have been no reports about GINs overcoming genetic resistance in sheep (Bishop, 2012; Bishop et al., 2003); and selection for resistance to a specific internal parasite also confers resistance to other internal parasites (Eady, 2003; Gruner et al., 2004).

Assigning an economic value to resistance to GIN poses difficulties and its incorporation into a formal breeding objective is not straightforward. Costs depend on the intensity

of the infection and the implemented treatment programme. Furthermore, production losses are seldom accurately quantified. In this paper, we use a desired gains approach to include resistance to GIN in a multi-trait breeding objective in Merino sheep. Our approach is akin to that suggested by Gibson and Kennedy (1990), not imposing formalized constraints (e.g. as in Brascamp, 1984). We assess the consequences of varying emphasis on resistance to GIN and we recommend a strategy for sheep flocks where GIN are currently, or are likely to become in the foreseeable future, a serious problem. The approach is from a Uruguayan perspective, where aspects such as flock size, availability and reliability of WEC services, and genetic evaluation options are more limited than in Australia or New Zealand.

2 | MATERIALS AND METHODS

2.1 | Rationale of the approach

We defined a simple, but realistic, breeding objective for Merino sheep, assuming that the emphasis on wool and meat traits was such that it resulted in (approximately) equal contribution to genetic gain from wool and meat traits. This 'balanced' emphasis in wool and meat traits is consistent with the aim of Merino breeders in Uruguay that feel they have sufficiently reduced fibre diameter and are now interested in increasing the amount of wool and meat produced. Note that presently most Merino breeders do not include resistance to GIN in the breeding objective.

2.2 | Traits in the breeding objective

The wool traits in the breeding objective were the hogget (13–18 months old) and adult (>18 months old) ewe expressions of clean fleece weight and fibre diameter (hCFW, eCFW, hFD, eFD), whereas the meat traits were live weights expressed in hoggets and in cast for age ewes (hLW, eLW). Two WECs were added to the breeding objective, WEC1 in

Trait	Economic values (US\$)
Hogget clean fleece weight, kg (hCFW)	8.0
Ewe clean fleece weight, kg (eCFW)	8.0
Hogget fibre diameter, μm (hFD)	-0.5
Ewe fibre diameter, μm (eFD)	-0.5
Hogget live weight, kg (hLW)	1.1
Ewe live weight, kg (eLW)	0.2
Worm egg count at 11 months of age, count (WEC1)	-0.15
Worm egg count postlambling in breeding ewes, count (WEC2)	-0.3

TABLE 1 Economic values resulting in approximately equal economic contribution of genetic gain in wool and meat traits and no change in WEC1 and WEC2

TABLE 2 Assumed phenotypic and genetic parameters (phenotypic correlations above the diagonal, genetic correlations below the diagonal)

Trait	hCFW (kg)	eCFW (kg)	hFD (µm)	eFD (µm)	hLW (kg)	eLW (kg)	WEC1 (count) ^a	WEC2 (count) ^a
Phenotypic standard deviation	0.31	0.35	1.40	1.57	3.10	3.72	1.0	1.0
Heritability	0.38	0.43	0.55	0.55	0.40	0.40	0.25	0.15
hCFW (kg)		0.60	0.25	0.20	0.35	0.30	-0.05	-0.05
eCFW (kg)	0.75		0.20	0.30	0.25	0.25	-0.05	-0.05
hFD (µm)	0.20	0.30		0.80	0.20	0.20	-0.05	-0.05
eFD (µm)	0.20	0.30	0.90		0.20	0.20	-0.05	-0.05
hLW (kg)	0.10	0.00	0.05	0.05		0.75	-0.10	-0.10
eLW (kg)	0.10	0.00	0.05	0.05	0.95		-0.10	-0.10
WEC1 (count) ^a	0.10	0.10	-0.05	-0.05	-0.15	-0.20		0.50
WEC2 (count) ^a	0.10	0.10	-0.05	-0.05	-0.15	-0.20	0.80	

Abbreviations: eCFW, ewe clean fleece weight; eFD, ewe fibre diameter; eLW, ewe live weight; hCFW, hogget clean fleece weight; hFD, hogget fibre diameter; hLW, hogget live weight; WEC1, Worm egg count at 11 months of age; WEC2, Worm egg count postlambling in breeding ewes.

^aWECs expressed as normal deviates (0, 1).

young animals (11 months of age) and WEC2 postlambling in breeding ewes. WEC2 corresponds with the periparturient period of ewes, as defined by Goldberg (2011) and Goldberg et al. (2012).

2.3 | Economic values

Table 1 shows the economic values initially assumed for the traits in the breeding objective. When selection is carried out on an index with the criteria described in the next section and the economic values are as in Table 1, the economic contribution of genetic gain from wool and meat traits is approximately equal, whereas the economic contribution of WEC1 and WEC2 is zero.

2.4 | Selection criteria

Selection was based on an index including information for hCFW, hFD, hLW and WEC1 from: the individual, 30 paternal half sibs, the sire, the dam, 30 half sibs of the sire and 30 half sibs of the dam.

2.5 | Phenotypic and genetic parameters

Table 2 shows the assumed phenotypic and genetic parameters. They fall within the range of those compiled by Ponzoni et al. (2000), Safari and Fogarty (2003), Khusro et al. (2004), Safari et al. (2005), Ciappesoni et al. (2010), Goldberg (2011), Goldberg et al. (2012), Mpetile (2019) and Snyman and Fisher (2019), and were deemed appropriate for the Uruguayan Merino sheep population. The resulting variance–covariance

matrices were tested and found to satisfy the ‘permissibility’ criteria indicated by Foulley and Olivier (1986). WECs were assumed to be transformed to a normal deviate. This enabled the back transformation of genetic gain in WEC1 and WEC2 to any level of worm infestation, in particular, to realistic levels under Uruguayan conditions.

2.6 | Calculation of genetic gain in the traits in the breeding objective

The selection index programme of Künzi (1977) was used to carry out the basic calculations, namely:

$$\mathbf{b} = \mathbf{V}_Y^{-1} \mathbf{V}_{YG} \mathbf{a} \quad (\text{A.1})$$

where, following the notation used by Ponzoni (1986), \mathbf{b} is a vector of index coefficients, \mathbf{V}_Y is a phenotypic and genetic variance covariance matrix among the characters in the index, \mathbf{V}_{YG} is a genetic variance–covariance matrix among the characters in the index and the traits in the breeding objective, and \mathbf{a} is a vector of economic values of the traits in the breeding objective.

The genetic gain per generation achieved by one round of selection on the index with a selection intensity equal to one was calculated as follows:

$$\mathbf{g} = \mathbf{b}' \mathbf{V}_{YG} / \sigma_I \quad (\text{A.2})$$

where \mathbf{g} is a vector of genetic gain in each trait, σ_I is the standard deviation of the index, and other symbols are as in Equation (A.1).

The assumed flock structure and corresponding generation intervals are shown in the Appendix. The annual genetic gain in each trait was calculated multiplying the vector \mathbf{g} by

the ratio of selection intensity (i) on generation interval (L). The ratio i/L was computed as follows:

$$\frac{(i_{\text{females}} + i_{\text{males}})/(L_{\text{females}} + L_{\text{males}})}{= (0 + 1.971)/(3.96 + 2.35) = 0.3124}$$

No selection among females was assumed, whereas the selection intensity in males corresponded to a proportion selected of the best 0.062 on the index. The ratio of selection intensity on generation interval was multiplied by 10 to express genetic gain in 10 years. Hence, the vector of genetic gains in 10 years was calculated as follows:

$$g(3.124)$$

The accuracy of the estimated breeding values was calculated as follows:

$$(\mathbf{B}'\mathbf{V}_{\text{YG}_j}/\mathbf{V}_{\text{G}_{jj}})^{0.5}$$

where $\mathbf{B} = \mathbf{V}_Y^{-1}\mathbf{V}_{\text{YG}_j}$, \mathbf{V}_{YG_j} is the j^{th} column of \mathbf{V}_{YG} , and $\mathbf{V}_{\text{G}_{jj}}$ is the j th diagonal of \mathbf{V}_G (the genetic variance-covariance matrix of traits in the breeding objective).

2.7 | Prediction of genetic change

The genetic gain in each trait for a 10 year period was initially calculated using the economic values shown in Table 1. Thereafter, the economic values of WEC1 and WEC2 were gradually changed from their initial values to values that resulted in a percentage contribution of genetic gain in economic units of WEC1 plus WEC2 of approximately 25, 50, 75 and 100 per cent. The economic values satisfying these desired gains in WEC1 and WEC2 were arrived at by trial and error, while the economic values of all other traits in the breeding objective remained unchanged. The economic values of WEC1 and WEC2 arrived at in this way are, of course, arbitrary. They were chosen to drive the genetic change in these two traits with a range of emphases.

WEC1 and WEC 2 were initially expressed as normal deviates (Table 2). Genetic gains in that scale were transformed to actual (count) units by multiplying by the phenotypic standard deviation. Predicted means were calculated by adding the genetic gain in actual units after 10 years of selection to the initial mean for four different levels of parasite infestation (low, medium, high and very high), for counts (sd) of 500 (550), 750 (825), 1,000 (1,100) and 2,000 (2,200), respectively. These values are consistent with our field observations in Uruguay indicating that most often the standard deviation of WEC is almost equal to the mean, but often slightly greater.

3 | RESULTS

Selection was based on the index described in the section Materials and Methods. The accuracies of the estimated breeding values for each trait are shown in Table 3. They were moderate to high, showing improvement over the use of individual information alone. They were lower, however, than accuracies achieved when progeny information becomes available.

Table 4 shows the economic values for WEC1 and WEC2 resulting in percentage contributions to genetic gain in economic units (%) from resistance to parasites of approximately 0, 25, 50, 75 and 100 per cent. It also shows the contribution from wool and meat traits, which decreases as the contributions from WEC1 and WEC2 increase.

Table 5 shows the 10 year genetic gain in each trait in the breeding objective for different emphasis placed on WEC1 and WEC2. Genetic gain in the latter two traits is expressed in normal deviate units. Table 6 shows predicted means (in actual units (count)) for WEC1 and WEC2, following 10 years of selection with different emphasis placed on WEC1 and WEC2 for four levels of infestation.

4 | DISCUSSION

A high emphasis in WEC caused a reduction in genetic gain in wool and meat traits, and in the extreme case of 100% emphasis on resistance to GIN, it resulted in a deterioration in fleece weight and fibre diameter (Table 5).

In Uruguay, the generally accepted threshold beyond which an anthelmintic should be provided is a WEC of 500 eggs per gram of faeces (Castells, 2008; Secretariado Uruguayo de la Lana, 2018). Table 6 shows predicted WEC means for five selection strategies (from no genetic gain in resistance to GIN, to greatest possible gain in GIN), and for four GIN infestation scenarios. At low and medium levels of infestation, placing as little as 25% emphases on WEC1 and WEC2 was enough to bring WEC below the threshold of 500. By contrast, when the level of infestation was very high, getting below the threshold required 50% or more emphasis on resistance to GIN in the case of WEC1, whereas WEC2 remained above the threshold even with 100% emphasis on GIN. The selection response in WEC1 was greater than in WEC2 because WEC1 is a selection criterion in the index, whereas WEC2 is not. For a high level of infestation, levels below the threshold were achieved when WEC1 and WEC2 contributed 75% or more to the total genetic gain in economic units (Table 6). Considering the problems often found in selection for WEC (e.g. extreme variation of expression between years, lack of trait expression in dry weather conditions, breeders' reluctance to severely challenge young animals) the realized selection response

TABLE 3 Accuracy of the estimated breeding value (EBV) of each trait in the breeding objective

Trait	hCFW	eCFW	hFD	eFD	hLW	eLW	WEC1	WEC2
EBV accuracy	0.73	0.58	0.81	0.73	0.74	0.71	0.65	0.52

Abbreviations: eCFW, ewe clean fleece weight; eFD, ewe fibre diameter; eLW, ewe live weight; hCFW, hogget clean fleece weight; hFD, hogget fibre diameter; hLW, hogget live weight; WEC1, Worm egg count at 11 months of age; WEC2, Worm egg count postlambing in breeding ewes.

TABLE 4 Economic values (EV, US\$) for WEC1 and WEC2 and resulting percentage contribution to genetic gain in economic units (%) from resistance to parasites, wool and meat traits

EV of WEC1	EV of WEC2	Resistance to internal parasites (target) realized ^a	Wool ^b	Meat ^c
-0.15	-0.3	(0.0) 0.0	53.0	47.0
-2.3	-4.1	(25) 24.8	32.3	42.9
-4.0	-7.0	(50) 50.3	17.4	32.3
-6.8	-11.6	(75) 74.7	5.5	19.8
-36.0	-60.0	(100) 99.1	-1.5	2.4

Abbreviations: WEC1, Worm egg count at 11 months of age; WEC2, Worm egg count postlambing in breeding ewes.

^aSum of contributions from WEC1 and WEC2.

^bSum of contributions from hogget fleece weight, ewe fleece weight, hogget fibre diameter, ewe fibre diameter.

^cSum of contributions from hogget live weight, cast for age ewe live weight.

TABLE 5 Ten-year genetic gain in each trait in the breeding objective for different emphasis placed on WEC 1 and WEC2

Percentage contribution of WEC1 and WEC2 to genetic gain in economic units (%)	Ten-year genetic gain in each trait in the breeding objective							
	hCFW (kg)	eCFW (kg)	hFD (µm)	eFD (µm)	hLW (kg)	eLW (kg)	WEC1 (0, 1) ^a	WEC2 (0, 1) ^a
0	0.302	0.226	-0.259	-0.217	2.977	3.407	0.0	0.0
24.8	0.220	0.152	-0.157	-0.117	3.088	3.656	-0.489	-0.307
50.3	0.152	0.095	-0.084	-0.049	2.832	3.419	-0.706	-0.443
74.7	0.077	0.035	-0.009	0.018	2.400	2.965	-0.866	-0.543
99.1	-0.058	-0.070	0.116	0.127	1.340	1.788	-1.005	-0.629

Abbreviations: eCFW, ewe clean fleece weight; eFD, ewe fibre diameter; eLW, ewe live weight; hCFW, hogget clean fleece weight; hFD, hogget fibre diameter; hLW, hogget live weight; WEC1, Worm egg count at 11 months of age; WEC2, Worm egg count postlambing in breeding ewes.

^aWEC1 and WEC2 expressed as a normal deviate with mean equal to 0.0 and standard deviation equal to 1.0.

is likely to be smaller than predicted in Tables 5 and 6. In Uruguay, the general difficulties in recording WEC are aggravated by a number of factors: (i) WECs are not recorded as age specific, hence, in the Uruguayan genetic evaluation WECs recorded in five-month-old lambs may be analysed together with WECs recorded in 12-month-old yearlings; WECs at different ages have different heritabilities and the genetic correlation among them is not always equal to one (Brown & Fogarty, 2016; Li et al., 2018); (ii) there is no system of accreditation of service providers equivalent to that existing in Australia, there is no guarantee regarding the uniformity and rigor of the procedures used by the different service providers; (iii) there is no adjustment for moisture in the faecal sample used to determine WEC;

WEC may be underestimated when faecal moisture is elevated (Le Jambre et al. 2007); Greeff et al. (2007) indicate that the adjustment does not result in greater genetic in WEC but they comment that recording faecal consistency is necessary for other reasons (i.e. to select against dags); furthermore, in their study the dominant worm species were *Ostertagia* and *Trichostrongylus*, and the genetic correlation between WEC and faecal consistency could be different when other species are present; no such studies have been conducted in Uruguay; (iv) in large flocks or due to special circumstances, faeces collection may not be completed in one day; the remaining animals are sampled the following day, and are kept off food and water during the night; Liu et al. (2005) showed that feed intake did not

TABLE 6 Predicted means following 10 years of selection with different emphasis placed on WEC 1 and WEC2 for four levels of infestation

Percentage contribution of WEC1 and WEC2 to genetic gain in economic units (%)	Level of infestation ^a							
	Low (500, 550) ^b		Medium (750, 825) ^b		High (1,000, 1,100) ^b		Very high (2,000, 2,200) ^b	
	WEC1	WEC2	WEC1	WEC2	WEC1	WEC2	WEC1	WEC2
0.0	500	500	750	750	1,000	1,000	2,000	2,000
24.8	231	331	347	497	462	662	924	1,325
50.3	112	256	168	385	223	513	447	1,025
74.7	24	201	36	302	47	403	95	805
99.1	0	154	0	231	0	308	0	616

Abbreviations: WEC1, Worm egg count at 11 months of age; WEC2, Worm egg count postlambing in breeding ewes.

^aWEC1 and WEC2 expressed in actual units (count) for different levels of infestation.

^b(mean, standard deviation).

affect the worms' egg output, but it affected WEC, lower intake was associated with greater WEC; recording WEC over 2 days introduces an unknown bias. Given this scenario, it appears that in the foreseeable future genetic gain in WEC would be lower than that predicted in Tables 5 and 6. The ultimate aim of being able to totally avoid drenching may prove difficult to achieve by within flock selection alone in situations of high and very high levels of infestation, even with greater accuracy (that would imply a longer generation interval if it relied on progeny information) in the estimation of breeding values. Genomic information could be helpful in selecting for a trait such as WEC (Swan et al., 2014), but it is not an option at present in the Uruguayan genetic evaluation. The effect of assuming a different, more favourable (no antagonism between WEC and production traits), set of phenotypic and genetic parameters is worthy of investigation, but preliminary calculations suggested that the results are unlikely to change in an important way. The genetic correlation we assumed between WEC1 and WEC2 was 0.8, a contentious value, but it was the only one we found in the literature (Goldberg, 2011; Goldberg et al., 2012) for Uruguayan Merino. Woolaston (1992) found that Australian Merino genotypes selected at 4–6 months for resistance to *Haemonchus contortus* also exhibited a less pronounced rise in periparturient WEC as adults (genetic correlation not reported). In Perendale sheep, Watson et al. (1995) report a genetic correlation of 0.63 between ewe lamb and adult ewe WEC. Similarly, in Romney sheep, Morris et al. (1998) report genetic correlations of 0.58 to 0.70, depending on the method of estimation. Mandonnet et al. (2006) report estimates ranging from 0.57 to 0.76 in Creole goats. Assuming a lower value in our study would reduce the predicted rate of genetic gain in WEC2. Note also that in practice the breeding objective is likely to include more traits than in the example we developed, further diluting the emphasis placed on resistance to GIN. Our concerns about not reaching low enough levels

of WEC1 and WEC2 are supported by what has happened in some practical cases (e.g. Castells & Gimeno, 2011), where after two decades of selection, favourable genetic change was achieved in WEC, but not enough to radically alter management and substantially reduce or suspend drenching.

Several studies based on selection experiments have confirmed response to selection in resistance to GIN (Bishop et al., 2003; Castells & Gimeno, 2011; Castells et al., 2003; Ciappesoni et al., 2006, 2013; Greeff & Karlsson, 2017; Karlsson & Greeff, 2006; Morris et al., 2005). However, the challenge remains, how to incorporate it into studs and commercial flocks for the benefit of national sheep production? We have shown that embarking upon a program of selection within a flock can be predicted to result in genetic gain in resistance to GINs. However, there are some generally recognized difficulties that may prevent the full realization of such predictions. Five major issues arise: (i) in order to achieve genetic gain in resistance to GIN in flocks where GIN constitutes a problem (i.e. high and very high levels of infestation, Table 6), such that it may enable drastically modifying management, a considerable amount of emphasis should be assigned to it; (ii) whereas the desired genetic change in WEC may be achieved proceeding in this way, if we accept the phenotypic and genetic parameters assumed in this study, it may result in unfavourable correlated responses in production traits, namely, a reduction in genetic gain in wool and meat traits; (iii) in studs wishing to select for genetic resistance to GINs young animals need to be challenged so that variation in the trait is expressed, this may be contrary to common stud practice whereby young animals are managed to look well for marketing reasons; (iv) it is perhaps for this reason that despite the serious problem GINs pose in Uruguay, only five out of 11 studs record WEC (Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria & Secretariado Uruguayo de la Lana, 2020), and (v) if the studs take 10 years or more to achieve genetic gain that would enable a modification of drenching practices,

for commercial flocks depending on them, the time lag involved would be, very likely, unacceptably long.

Given the seriousness of the problem of GIN in Uruguayan sheep production, the likelihood that it may worsen with climate change (Rose et al., 2014), and the scenario hedged with difficulties described above, what are the options available? For stud breeders, even if genetic gains in WEC1 and WEC2 would not in some cases be large enough to enable drastic changes in management, more modest gains can result in improved performance due to lower worm burden, as well as reduced pasture contamination (Bishop, 2012; Greeff & Karlsson, 2020). In order to accelerate genetic change, they should embark upon a program of genetic evaluation and selection for resistance, and at the same time procure and use individuals from other flocks with documented superior genetic merit for the trait (McEwan, 2006). There are sheep breeders that have been working in this area for several decades, for instance, in Australia (Anderson Rams, 2020), New Zealand (Kikitango Romney Stud, 2020) and Uruguay (Talitas, 2020). These studs have consistently selected for resistance to GIN for two decades or more, while at the same time trying to retain and improve genetic merit in production traits, the genetic superiority in WEC of individuals from those sources is documented in the genetic evaluation reports of the respective countries. Across flock genetic evaluations in those countries enable the identification of studs that stand out in terms of resistance to GIN, and of genetically superior rams within those studs. Because the aforementioned studs have been selecting for both production traits and resistance to GIN, rams can be found that excel in both aspects (Sánchez et al., 2019). Instead of embarking upon a programme solely focussing on within flock selection, we propose that, capitalising on the past effort of innovative breeders, the widespread use of superior rams in such studs would result in greater genetic improvement in resistance to GIN, with no loss of genetic merit in production traits. When sourcing rams from a different location or from a different country there is a risk that genotype by environment interaction might erode at least part of the anticipated genetic gain (Hollema et al., 2018; Pollott & Greeff, 2004). However, there is encouraging evidence suggesting that estimated breeding values for WEC across flocks retain their predictive value across flocks (Li et al., 2015), as well as across countries (Sánchez et al., 2019).

For commercial producers depending on studs for genetic gain, breeding for worm resistance should be part of an overall programme of GIN management (Maxwell, 2016). Effective worm control programs combine different strategies, and avoid reliance on any single practice (e.g. drenching). Genetic evaluations in Australia, New Zealand and Uruguay (notwithstanding the limitations earlier mentioned in the Uruguayan service) provide estimated breeding values for WEC, and every year there are rams for sale with that information. Maxwell (2016) provides clear guidelines on

how commercial producers should go about choosing rams depending on the emphasis they wish to place on resistance to GIN.

5 | CONCLUSIONS

Predictions of genetic gain in resistance to GIN are encouraging but in practice, implementation of within flock selection for this trait may face some difficulties. Genetic gain could be accelerated by jointly conducting within flock and across flock selection, capitalizing on the progress already made by some breeders during the past two or more decades. Having decided how much emphasis they wish to place on resistance to GIN, commercial producers can use estimated breeding values for WEC from across flock genetic evaluations in their ram purchases.

ACKNOWLEDGEMENTS

Funding was provided by: the Agencia Nacional de Investigación e Innovación (code POS_NAC_2016_1_130155) and the Comisión Académica de Posgrado (Becas de apoyo para la finalización de estudios de posgrado en la UdelaR, Doctorado, 2019).

CONFLICT OF INTEREST

We confirm that there are no conflicts of interest associated with this publication and there has been no significant financial support for this work that could have influenced its outcome.

ORCID

Ana Laura Sánchez  <https://orcid.org/0000-0002-6857-2027>

Washington Bell  <https://orcid.org/0000-0001-6961-3399>

Raúl W. Ponzoni  <https://orcid.org/0000-0001-8439-5828>

REFERENCES

- Anderson Rams (2020). *Anderson Rams Poll Merino: Breeding objectives*. Anderson Rams. http://www.andersonrams.com.au/html/breeding_objectives.html
- Bishop, S. C. (2012). Possibilities to breed for resistance to nematode parasite infections in small ruminants in tropical production systems. *Animal*, 6(5), 741–747. <https://doi.org/10.1017/S1751731111000681>
- Bishop, S. C., de Jong, M., & Gray, D. (2003). *Opportunities for incorporating genetic elements into the management of farm animal diseases: Policy issues (Commission on Genetic Resources for Food and Agriculture: Background Study Paper No. 18)*. Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Brascamp, E. W. (1984). Selection indices with constraints. *Animal Breeding Abstracts*, 52(9), 645–654.
- Brown, D. J., & Fogarty, N. M. (2016). Genetic relationships between internal parasite resistance and production traits in Merino sheep. *Animal Production Science*, 57, 209–215. <https://doi.org/10.1071/AN15469>

- Castells, D. (2008). *Evaluación de resistencia genética de ovinos Corriedale a los nematodos gastrointestinales en Uruguay: Heredabilidad y correlaciones genéticas entre el recuento de huevos de nematodos y características productivas*. Master's thesis, Universidad de la República (Uruguay), Facultad de Veterinaria. COLIBRI. <https://www.colibri.udelar.edu.uy/jspui/bitstream/20.500.12008/24091/1/FV-28959.pdf>
- Castells, D., & Gimeno, D. (2011). *Selection of Corriedale sheep for resistance or susceptibility to nematode infection in Uruguay [Conference presentation abstract]*. Twenty-third International Conference of the World Association for the Advancement of Veterinary Parasitology, Buenos Aires, Argentina. http://helminto.inta.gob.ar/WAAMP23/pdf/Session_O/Session_O_Parte8.pdf
- Castells, D., Grignola, F., Cardellino, R., Coronel, F., Casaretto, A., Salles, J., & Nari, A. (2003). *Resistencia genética del ovino a los nematodos gastrointestinales acciones desarrolladas en el Uruguay* (FAO Animal Production and Health Paper: Resistencia genética del ovino y su aplicación en sistemas de control integrado de parásitos). Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Castells, D., Nari, A., Rizzo, E., Marmol, E., & Acosta, D. (1995). Efecto de los nematodos gastrointestinales sobre diversos parámetros productivos del ovino en la etapa de cría. Año II 1991. *Producción Ovina*, 8, 17–32.
- Ciappesoni, G., Gimeno, D., & Ravagnolo, O. (2010). *Genetic Relationships between Faecal Worm Egg Count and Production Traits in Merino Sheep of Uruguay* [Poster sessions] Ninth World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Leipzig, Germany. <http://www.wcgalp.org/system/files/proceedings/2010/genetic-relationships-between-faecal-worm-egg-count-and-production-traits-merino-sheep-uruguay.pdf>
- Ciappesoni, G., Goldberg, V., & Gimeno, D. (2013). Estimates of genetic parameters for worm resistance, wool and growth traits in Merino sheep of Uruguay. *Livestock Science*, 157(1), 65–74. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2013.07.011>
- Ciappesoni, G., Mederos, A., Montossi, F., & De Barbieri, I. (2006). Estimación de parámetros genéticos para la resistencia a parásitos gastrointestinales y producción de lana en merino en el Uruguay. *Journal of Basic & Applied Genetics*, 2, 26.
- Eady, S. J. (2003). *Breeding for worm resistance: A component of sustainable worm control*. [Electronic Journal]. CSIRO. <http://hdl.handle.net/102.100.100/190415?index=1>
- Foulley, J. L., & Olivier, L. (1986). A note on criteria of coherence for the parameters used to construct a selection index. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 103, 81–86. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0388.1986.tb00070.x>
- Gibson, J. P., & Kennedy, B. W. (1990). The use of constrained selection indexes in breeding for economic merit. *Theoretical and Applied Genetics*, 80, 801–805. <https://doi.org/10.1007/BF00224195>
- Goldberg, V. (2011). *Estimación de parámetros genéticos de la resistencia a nematodos en el período del parto y pos-desete en ovinos Merino del Uruguay*. Master's thesis, Universidad Politécnica de Valencia. RiuNet. <http://hdl.handle.net/10251/15900>
- Goldberg, V., Ciappesoni, G., & Aguilar, N. (2012). Genetic parameters for nematode resistance in periparturient ewes and post-weaning lambs in Uruguayan Merino sheep. *Livestock Science*, 147, 181–187. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2012.05.003>
- Greeff, J., & Karlsson, J. (2017). *Sheep worms – Breeding worm resistant sheep*. Department of Primary Industries and Regional Development's Agriculture and Food Division, Government of Western Australia. <https://agric.wa.gov.au/n/2695>
- Greeff, J., & Karlsson, J. (2020). Production benefits of breeding for worm resistance in Merino sheep. *Animal Production Science*, 60(13), 1643. <https://doi.org/10.1071/AN19368>
- Greeff, J. C., Palmer, D., & Karlsson, L. J. E. (2007). Adjustment of faecal worm egg count for faecal moisture content will not affect rate of genetic gain when selecting for worm resistance in Merino sheep. *Proceedings of the Association for the Advancement of Animal Breeding and Genetics*, 17, 256–259.
- Gruner, L., Bouix, J., & Brunel, J. C. (2004). High genetic correlation between resistance to *Haemonchus contortus* and to *Trichostrongylus colubriformis* in INRA 401 sheep. *Veterinary Parasitology*, 119, 51–58. <https://doi.org/10.1016/j.vepar.2003.10.014>
- Hollema, B. L., Bijma, P., & van der Werf, J. H. J. (2018). Sensitivity of the breeding values for growth rate and worm egg count to environmental worm burden in Australian Merino sheep. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 135, 357–365. <https://doi.org/10.1111/jbg.12349>
- Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria, & Secretariado Uruguayo de la Lana (2020). *Evaluaciones Genéticas Ovinas Uruguay: Evaluación genética en Merino Australiano*. Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria, & Secretariado Uruguayo de la Lana. http://www.geneticaovina.com.uy/eval_raza.php?razacod=8
- Karlsson, J., & Greeff, J. (2006). Selection response in fecal worm egg counts in the Rylington Merino parasite resistant flock. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 46, 809–811. <https://doi.org/10.1071/EA05367>
- Khusro, M., Van der Werf, J. H. J., Brown, D. J., & Ball, A. (2004). Across flock (co)variance components for fecal worm egg count, live weight, and fleece traits for Australian Merinos. *Livestock Production Science*, 91, 35–43. <https://doi.org/10.1016/j.livprodsci.2004.06.012>
- Kikitangeo Romney Stud (2020). *Internal parasite (Worm) resistance*. Kikitangeo Romney Stud. <http://www.kikitangeo.co.nz/internal-parasite-resistance.html>
- Künzi, N. (1977). A flexible system for calculating various types of selection indexes. *Genetics Selection Evolution*, 9, 137c. <https://doi.org/10.1186/1297-9686-9-1-137c>
- Le Jambre, L. F., Dominik, S., Eady, S. J., Henshall, J. M., & Colditz, I. G. (2007). Adjusting worm egg counts for faecal moisture in sheep. *Veterinary Parasitology*, 145, 108–115. <https://doi.org/10.1016/j.vepar.2006.11.017>
- Li, L., Brown, D. J., Swan, A. A., & van der Werf, J. H. J. (2018). Genetic parameters for faecal worm egg count at different ages in Australian sheep under natural challenge. *Animal Production Science*, 59, 1201–1208. <https://doi.org/10.1071/AN17833>
- Li, L., Swan, A. A., Brown, D. J., & van der Werf, J. H. J. (2015). *Australian sheep breeding values for worm egg count retain predictive power across flocks in the presence of GxE* [Conference paper]. Proceedings of the 21st Conference of the Association for the Advancement of Animal Breeding and Genetics, Lorne, Victoria, Australia. <http://www.aaabg.org/aaabghome/AAABG21papers/Li21386.pdf>
- Liu, S. M., Smith, T. L., Palmer, D. G., Karlsson, L. J. E., Besier, R. B., & Greeff, J. C. (2005). Biochemical differences in Merino sheep selected for resistance against gastro-intestinal nematodes and genetic and nutritional effects on faecal worm egg output. *Animal Science*, 81(1), 149–157. <https://doi.org/10.1079/ASC50180149>
- Mandonnet, N., Menendez-Buxadera, A., Arquet, R., Mahieu, M., Bachand, M., & Aumont, G. (2006). Genetic variability in resistance

- to gastro-intestinal strongyles during early lactation in Creole goats. *Animal Science*, 82(3), 283–287. <https://doi.org/10.1079/ASC200640>
- Maxwell, D. (2016). *Easy steps for breeding worm resistant sheep*. WormBoss. <http://www.wormboss.com.au/sheep-goats/news/articles/nonchemical-management/easy-steps-for-breeding-worm-resistant-sheep.php>
- McEwan, J. (2006). *Managing the risk – Utilizing resistant sheep to manage anthelmintic resistance* [Conference paper]. Society of Sheep and Beef Cattle Veterinarians of the New Zealand Veterinary Association 2006 Annual Seminar. <http://www.sciquest.org.nz/node/138769>
- Morris, C., Bisset, S., Vlassoff, A., West, C., & Wheeler, M. (1998). Faecal nematode egg counts in lactating ewes from Romney flocks selectively bred for divergence in lamb faecal egg count. *Animal Science*, 67(2), 283–288. <https://doi.org/10.1017/S135772980010043>
- Morris, C. A., Wheeler, M., Watson, T. G., Hosking, B. C., & Leathwick, D. M. (2005). Direct and correlated responses to selection for high or low faecal nematode egg count in Perendale sheep. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 48, 1–10. <https://doi.org/10.1080/00288233.2005.9513625>
- Mpetile, Z. (2019). *Genetics of ovine resistance to gastrointestinal nematodes*. Doctoral dissertation, Stellenbosch University, Sunscholar Research Repository. <http://hdl.handle.net/10019.1/105886>
- Perry, B. D., McDermott, J. J., Randolph, T. F., Sones, K. R., & Thornton, P. K. (2002). *Investing in animal health research to alleviate poverty*. International Livestock Research Institute.
- Pollott, G. E., & Greeff, J. C. (2004). Genotype × environment interactions and genetic parameters for fecal egg count and production traits of Merino sheep. *Journal of Animal Science*, 82, 2840–2851. <https://doi.org/10.2527/2004.82102840x>
- Ponzoni, R. W. (1986). A profit equation for the definition of the breeding objective of Australian Merino Sheep. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 106, 342–357. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0388.1986.tb00096.x>
- Ponzoni, R. W., Fenton, M. L., Greeff, J. C., Atkins, K. D., Purvis, I. W., & Swan, A. A. (2000). *Phenotypic and genetic parameters from fine, medium and strong wool Australian Merino strains*. South Australian Research and Development Institute, and The Woolmark Company.
- Rose, H., Hoar, B., Kutz, S. J., & Morgan, E. R. (2014). Exploiting parallels between livestock and wildlife: Predicting the impact of climate change on gastrointestinal nematodes in ruminants. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 3(2), 209–219. <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2014.01.001>
- Safari, A., & Fogarty, N. M. (2003). *Genetic parameters for sheep production traits. Estimates from the literature* (Technical Bulletin vol. 49). New South Wales Agriculture and Australian Sheep Industry Cooperative Research Centre. <http://www.sheep.crc.org.au/articles.php3?rc=145>
- Safari, A., Fogarty, N. M., & Gilmour, A. R. (2005). A review of genetic parameter estimates for wool, growth, meat and reproduction traits in sheep. *Livestock Production Science*, 92, 271–289. <https://doi.org/10.1016/j.livprodsci.2004.09.003>
- Sánchez, A. L., De Brum, F., van Lier, E., Burton, A., Paperán, J., Bell, W., & Ponzoni, R. W. (2019). *Progeny of Anderson Rams selected for resistance to internal parasites in Australia are comparable in other traits to that from Talitas Rams selected in Uruguay* [Conference paper]. Proceedings of the 23rd Conference of the Association for the Advancement of Animal Breeding and Genetics, Armidale, Australia. <http://www.aaabg.org/aaabg/AAABG23papers/52Sanchez23214.pdf>
- Secretariado Uruguayo de la Lana (2018). Lombritest. In Secretariado Uruguayo de la Lana (Ed.), *Manual Práctico de Producción Ovina* (pp. 265–266). Secretariado Uruguayo de la Lana.
- Snyman, M. A., & Fisher, A. D. (2019). Genetic parameters for traits associated with resistance to *Haemonchus contortus* in a South African Dohne Merino sheep flock. *Small Ruminant Research*, 176, 76–88. <https://doi.org/10.1016/j.smallrumres.2019.01.004>
- Stear, M. J., Nikbakht, G., Matthews, L., & Jonsson, N. N. (2012). Breeding for disease resistance in livestock and fish. *Animal Science Reviews*, 7, 1–10. <https://doi.org/10.1079/PAVSNR20127007>
- Swan, A. A., Brown, D. J., Daetwyler, H. D., Hayes, B. J., Kelly, M., Moghaddar, N., & van der Werf, J. H. J. (2014). *Genomic evaluations in the Australian Sheep Industry* [Conference paper]. Proceedings of the 10th World Congress of Genetics Applied to Livestock Production, Vancouver, BC, Canada.
- Talitas (2020). *Ovinos Merino Talitas*. Talitas. <http://talitas.com.uy/>
- Watson, T. G., Hosking, B. C., Morris, C. A., & Hurford, A. P. (1995). *Faecal nematode egg counts and haematology in Perendale ewes near lambing* [Conference paper]. Proceedings of the New Zealand Society of Animal Production, New Zealand.
- Woolaston, R. R. (1992). Selection of Merino sheep for increased and decreased resistance to *Haemonchus contortus*: Peri-parturient effects on faecal egg counts. *International Journal for Parasitology*, 22(7), 947–953. [https://doi.org/10.1016/0020-7519\(92\)90052-m](https://doi.org/10.1016/0020-7519(92)90052-m)

How to cite this article: Sánchez AL, Bell W, Ponzoni RW. A desired gains approach for the prediction of genetic gain in resistance to gastrointestinal nematodes in a multi-trait breeding objective in Uruguayan Merino sheep. *J Anim Breed Genet*. 2021;00:1–10. <https://doi.org/10.1111/jbg.12555>

APPENDIX

Flock structure; proportion of sheep in different age groups

Sheep category	Age (years)				
	2	3	4	5	6
Breeding ewes	0.209	0.2044	0.1999	0.1955	0.1912
Rams	0.65	0.35			

Generation intervals (years): Breeding ewes: $2(0.209) + 3(0.2044) + 4(0.1999) + 5(0.1955) + 6(0.1912) = 3.9555 \sim 3.96$.
Rams: $2(0.65) + 3(0.35) = 2.35$.

6. **PROGENY OF ANDERSON RAMS SELECTED FOR RESISTANCE TO INTERNAL PARASITES IN AUSTRALIA ARE COMPARABLE IN OTHER TRAITS TO THAT FROM TALITAS RAMS SELECTED IN URUGUAY**

RESUMEN

Los parásitos gastrointestinales (PGI) constituyen un grave problema en muchos sistemas de producción ovina. Anderson Rams de Australia y Talitas de Uruguay llevan dos décadas seleccionando animales resistentes a PGI, con un éxito considerable. Utilizamos semen de Anderson Rams en Uruguay y comparamos su progenie con la de carneros de Talitas. El mérito genético de huevos por gramo de materia fecal del material Anderson es comparable al de los mejores carneros de Talitas. Lo mismo puede decirse de los rasgos de producción y de los caracteres evaluados visualmente. En particular, se temía que la podredumbre del vellón y la calidad de la lana fueran un problema entre la progenie de los carneros Anderson, pero, contrariamente a lo esperado, su rendimiento fue muy bueno y comparable al de los mejores carneros de Talitas. Como los carneros Anderson y los carneros Talitas han trabajado independientemente, su progenie no está emparentada, lo que brinda mutuamente la oportunidad de aumentar el tamaño efectivo de la población sin comprometer el mérito genético en la resistencia a PGI, en los rasgos de producción o en los caracteres evaluados visualmente.

PROGENY OF ANDERSON RAMS SELECTED FOR RESISTANCE TO INTERNAL PARASITES IN AUSTRALIA ARE COMPARABLE IN OTHER TRAITS TO THAT FROM TALITAS RAMS SELECTED IN URUGUAY

A. Sánchez¹, F. De Brum², E. van Lier¹, A. Burton¹, J. Paperán³, W. Bell¹ and R. Ponzoni¹

¹Dept. Prod. Anim., Facultad de Agronomía, Montevideo, Uruguay

²Principal, Talitas Rams, Artigas, Uruguay

³Central Lanera Uruguaya, Salto, Uruguay

SUMMARY

Gastrointestinal parasites constitute a serious problem in many sheep production systems. Two studs, Anderson Rams in Australia and Talitas Rams in Uruguay, have been selecting for resistance for about two decades with considerable success. We used semen from Anderson Rams in Uruguay and compared their progeny with that of Talitas Rams. The genetic merit of Anderson Rams for worm egg count per gram of faeces is comparable to that of the best in Talitas Rams. The same may be said about production traits and visually appraised characters. In particular, fleece rot and wool quality were feared to be a problem among the progeny of Anderson rams, but contrary to expectation, their performance was very good and comparable to that of the best Talitas rams. Because Anderson Rams and Talitas Rams have worked independently, their progeny are unrelated, thus mutually providing an opportunity to increase the effective population size without compromising genetic merit in resistance to gastrointestinal parasites, in production traits, or in visually assessed characters.

INTRODUCTION

Gastrointestinal parasites constitute a serious problem in many sheep production systems (some in Australia and most in Uruguay). Talitas Rams stud in Uruguay, has been successfully selecting for resistance to internal parasites for about two decades. Semen from Anderson Rams stud in Western Australia, which has been selecting in the same direction, has been imported to Uruguay and used in a number of flocks. Worm egg count per gram of faeces (WEC) is used as a selection criterion for resistance in sheep genetic evaluations. In the latest Uruguayan Genetic Evaluation (INIA and SUL 2018) the top ram for WEC was from Talitas. Three Anderson Rams were among the 10% best for WEC, and one of them ranked third (together with a Talitas ram). It is a remarkable performance given that the three Anderson rams have no ancestors or other relatives, except for the progeny they have produced in Uruguay. Their breeding values may be negatively biased since the model fitted in the Uruguayan evaluation does not include genetic groups (Westell *et al.* 1988). Despite the demonstrated genetic merit for resistance to internal parasites of Anderson rams, some breeders have reservations. The Australian and Uruguayan environments are different, and they are wary about the performance regarding production traits and visually assessed characters. In this paper we report the progeny performance of three Anderson rams and nine Talitas rams for wool and body traits.

MATERIALS AND METHODS

Sheep and the environment. Records were available from 326 progeny of 12 rams born in the Spring of 2017. All rams had at least 20 progeny, that were reared in two locations in northern Uruguay, a University Farm in Salto (Estación Experimental Facultad de Agronomía Salto), and at Talitas Rams stud in Artigas. Two rams had progeny at the University Farm, whereas eleven rams had progeny in Talitas. Anderson rams were coded A1 to A3 and had expected progeny deviations (EPDs) for WEC ranging -0.44 to -0.31 in the Uruguayan genetic evaluation (scale -0.5 most

resistant, 0.5 most susceptible). Talitas rams were coded T1 to T9 and had WEC EPDs ranging -0.22 to -0.04. The national average is -0.13 and the best record is for a Talitas ram born in 2009 is -0.5. The ram coded as A1 (Table 4) had progeny in both locations (33 at the University Farm and 34 at Talitas), thus providing a genetic link between both locations.

The University Farm and Talitas Ram stud are at a latitude of 31 degrees south. Average rainfall is 1320 mm. Mean maximum and minimum temperatures are 24 and 12 degrees C, respectively. During the wool growth period rainfall was greater than the average. The spring of 2017 was very rainy (500 mm), followed by a relatively dry summer (370 mm). Later, in May alone, rainfall was 360 mm, accompanied by warm temperatures. Overall, wool growth took place in conditions that were conducive to wool discoloration and fleece rot.

Traits recorded. The objectively measured (yearling) traits recorded were: greasy fleece weight (GFW), yield (YLD), clean fleece weight (CFW), fibre diameter (FD) and post shearing live weight (LWT). Prior to shearing, the subjectively assessed traits were: overall visual appraisal (VISAP, 1=top, ..., 3=cull), face cover (FC, 1=open face, ..., 6=muffled face), pigmentation in non-wool areas (PGM, 1=free of pigmentation, ..., 5=highly pigmented), wool quality (WQUAL, 1=harsh poor quality, ..., 5= the best in terms of colour, handle and wool character), fleece rot (FR, 0=complete absence of fleece rot, ..., 5=high incidence of yellow or green bands). At the University Farm lambs were not shorn, visual appraisal was conducted in August 15, 2018, whereas shearing took place on September 10. At Talitas Ram stud lambs were shorn in December 2017, and visual appraisal and shearing took place in September and October 2018, respectively.

Data analyses. PROC MIXED in SAS (SAS Institute Inc., 2011) was used to fit a linear model to the data. Location, sire, sex, type of birth, age of dam, and management group within location were fitted as fixed effects, whereas date of birth was fitted as a linear covariate within location. This enabled the calculation of 'adjusted means' (least squares means) for sires, as is usually done in sire evaluation in Australia. We also analysed the visually appraised traits using PROC GLIMMIX in SAS, assuming a multinomial distribution. The results were almost identical to those obtained using PROC MIXED, except for small differences in a few and unimportant cases. Here we present the results obtained with PROC MIXED.

RESULTS AND DISCUSSION

Table 1 shows descriptive statistics for the traits studied. Fleece rot are not presented, only a very small proportion of animals were affected, and none with scores 3 to 5.

Table 1. Number of observations (N), mean (μ), minimum, maximum and standard deviation (σ) of GFW, YLD, CFW, FD, LWT, VISAP, FC, PGM, WQUAL, FR

Variable	N	μ	Min	Max	σ
GFW (kg)	318	2.69	1.30	4.20	0.47
YLD (%)	326	74.78	59.80	86.70	5.20
CFW (kg)	318	2.01	1.05	3.21	0.34
FD (μ m)	326	16.81	13.30	21.30	1.57
LWT (kg)	316	34.93	16.00	53.00	6.43
VISAP (1-3)	319	1.83	1	3	0.60
FC (1-6)	319	1.93	1	4	0.74
PGM (1-5)	319	2.27	1	5	0.82
WQUAL (1-5)	319	4.41	1	5	0.70
FR (0-5)	326	0.04	0	2	0.23

Breeding Program Design

Table 2 shows the analysis of variance for objectively measured traits. We mainly focus on the sire effect, which was statistically significant in all cases, except for YLD.

Table 2. Degrees of freedom (DF) and P values from the analysis of variance of GFW, YLD, CFW, FD and LWT

Effect	DF	GFW	YLD	CFW	FD	LWT
Location	1	0.8456	0.5076	0.6263	0.6951	0.1180
Sire	11	0.0002	0.1267	<.0001	0.0218	0.0206
Sex	1	<.0001	<.0001	<.0001	0.8223	<.0001
Birth type	2	<.0001	0.4725	<.0001	0.0296	0.0906
Age of dam	8	0.3734	0.6634	0.2365	0.8513	0.4220
Management group (location)	1	0.5458	0.8685	0.5936	0.0171	0.3513
Birth date (location)	2	0.0623	0.7214	0.1162	0.1164	0.0182

Table 3 shows the analysis of variance for subjectively assessed characteristics. The effect of sire was statistically significant for FC and PGM, whereas it bordered significance for WQUAL.

Table 3. Degrees of freedom (DF) and P values from the analysis of variance of VISAP, FC, PGM and WQUAL

Effect	DF	VISAP	FC	PGM	WQUAL
Location	1	0.8130	0.9576	0.6464	0.0419
Sire	11	0.2393	0.0220	0.0012	0.0955
Sex	1	0.3685	0.3528	0.1557	0.5220
Birth type	2	0.0016	0.6771	0.9721	0.0132
Age of dam	8	0.0401	0.5613	0.2983	0.9723
Management group (location)	1	0.2174	0.9151	0.6396	0.5161
Birth date (location)	2	0.3091	0.7025	0.7724	0.1225

Table 4 shows the least squares means for sires.

Table 4. Least squares means for GFW, YLD, CFW, FD, LWT, VISAP, FC, PGM and WQUAL. The three 'best' sires for each trait are indicated in bold type

Sire ¹	GFW	YLD	CFW	FD	LWT	VISAP	FC	PGM	WQUAL
A1	2.51	74.72	1.88	17.74	35.84	1.95	1.94	2.32	4.25
A2	2.08	74.51	1.55	17.04	34.18	2.16	2.05	2.22	4.44
A3	2.47	75.84	1.86	17.98	37.73	1.68	1.57	1.72	4.45
T1	2.31	72.28	1.65	16.78	33.90	2.18	2.19	1.99	4.07
T2	2.31	76.01	1.73	17.69	35.83	1.87	1.61	2.53	4.32
T3	2.32	73.86	1.70	17.37	37.12	1.75	1.71	2.02	4.22
T4	2.31	73.18	1.67	17.10	35.57	1.87	2.12	1.43	4.19
T5	2.36	75.87	1.78	17.87	33.22	1.96	1.90	1.51	3.99
T6	2.21	75.98	1.65	17.34	33.39	1.90	2.29	1.83	4.11
T7	2.40	75.32	1.81	17.61	33.50	1.85	1.73	1.61	4.21
T8	2.29	73.67	1.67	17.49	32.75	2.04	2.04	1.34	3.63
T9	2.09	74.90	1.55	17.42	34.21	2.07	2.11	1.62	3.81
SE	0.10-0.15	1.23-1.84	0.07-0.12	0.33-0.49	1.14-1.72	0.16-0.23	0.20-0.30	0.21-0.32	0.18-0.28

1- A: Anderson sires; T: Talitas sires; SE is the range in standard errors of least squares means

Talitas Rams is an Australian Merino stud of excellent reputation in Uruguay, selling 180 to 220 rams per year to a well-established clientele. It has been using objective measurement for decades

and its sires always rank well in the Uruguayan genetic evaluation. It provides a valuable reference for the Anderson sires being introduced.

Anderson sires have expressed high genetic merit for resistance to internal parasites in the Uruguayan environment. The results presented in this paper should help allay concerns about the performance of their progeny with regards to production traits and visually assessed characters. Table 4 shows that for all traits considered, the progeny of Anderson rams compared well with that of Talitas. In the case of GFW and CFW, two of the heaviest cutting progeny were by Anderson rams. YLD was generally greater for the progeny of Talitas rams, but the difference was not large, and the lower yield could be advantageous if it conferred greater fibre protection. Fibre diameter among all progeny ranged between 17 and 18 microns. Progeny from one of the Anderson rams was the second finest, whereas for another one it was the strongest. However, all were within the range of the progeny of Talitas rams. Concerns about Anderson rams undoing the results of many years of selection for reduced fibre diameter seem unjustified. Anderson rams produced two of the heaviest progeny groups, one of them having the greatest LWT. Regarding VISAP, Anderson rams had the best scoring progeny, as well as one of the worst. However, the values were comparable to those of Talitas, and indicated that a high proportion of all progeny were deemed visually acceptable. FC scores of all progeny were low; the greatest value was 2.3, which still corresponds to an open face sheep. Pigmentation scores were low (greatest value 2.5 out of a maximum possible individual score of 5.0). Initial apprehension about the adequacy of fleeces bred in Western Australia for the Uruguayan environment is in principle justified. The environments notably differ in rainfall. We did not analyse the FR data because of its extremely low incidence. Coupled with the WQUAL results, this should put at rest fears about wool colour and quality generally. The two best scoring progeny groups were from Anderson rams. The results for FR and WQUAL suggest that in this regard, the Anderson rams performed as well as, if not better, than Talitas rams.

CONCLUSIONS

Although the progeny number produced to date is limited, the results from the Uruguayan genetic evaluation suggest that the genetic merit for resistance to internal parasites expressed in Australia by Anderson rams, is also expressed in Uruguay. Furthermore, the genetic merit of Anderson Rams for WEC is comparable to that of the best in Talitas Rams. The number of studs that have selected for resistance to gastrointestinal parasites is limited, so both, Anderson Rams and Talitas Rams face the problem of few or no alternative sources of stock to ensure long term continuity to their breeding programs. Because Anderson Rams and Talitas Rams have worked independently, their animals are unrelated, thus mutually providing an opportunity to increase the effective population size without compromising genetic merit in resistance to gastrointestinal parasites, in production traits, or in visually assessed characters. In the immediate future, the flow of genes from Anderson Rams to Uruguay will most likely continue, whereas in the more distant future, we should not rule out the possibility of a flow in both directions.

ACKNOWLEDGEMENTS

Lynley Anderson, Anderson Rams, for permission to publish these results.

REFERENCES

- INIA, SUL (2018) Evaluaciones Genéticas Ovinas. Uruguay. Accessed 3 September 2019. www.geneticaovina.com.uy.
- SAS Institute Inc. (2011) SAS/STAT® 9.3 User's Guide, SAS Inst. Inc. Cary NC, USA.
- Westell R.A., Quaas R.L. and Van Vleck L.D. (1988) *J. Dairy Sci.* **71**: 1310.

7. DISCUSIÓN GENERAL

Las parasitosis gastrointestinales (PGI) son una limitante sanitaria y económica de la producción ovina en sistemas pastoriles (Perry et al., 2002, Nieto et al., 2002, Perry y Randolph, 1999, Castells et al., 1995). El clima irregular de Uruguay y el cambio climático hacen aún más importante el control de estas parasitosis (Rose et al., 2014). Su control se ha basado en tratamientos antihelmínticos, lo que ha favorecido el desarrollo de resistencia de los parásitos a los principios activos. La selección en ovinos por resistencia a los parásitos gastrointestinales (RPGI) se presenta como una alternativa de control, ya que tiene ventajas permanentes y puede ser eficaz en la reducción de las pérdidas productivas (Bishop et al., 2003). En Uruguay se han estimado valores moderados de heredabilidad para HPG (Ciappesoni et al., 2013, Ciappesoni et al., 2006, Castells, 2005), lo que indica que es posible la ganancia genética por selección. Los resultados experimentales, tanto nacionales como extranjeros (Greeff y Karlsson, 2017, Castells y Gimeno, 2011, Karlsson y Greeff, 2006, Morris et al., 2005), confirman la viabilidad de este enfoque. La dificultad para definir la RPGI como un rasgo objetivo de selección se resuelve mediante el uso de criterios, como el conteo de huevos de parásitos por gramo de materia fecal (HPG) (Stear et al., 2012). La selección por RPGI ha resultado en majadas más resistentes a las parasitosis internas (Castells y Gimeno, 2011, Karlsson y Greeff, 2006, Castells, 2005, Morris et al., 2005). Existen dos opciones para la incorporación de RPGI en las majadas: la selección dentro de la majada y la incorporación de material genético ya mejorado.

Los métodos para determinar la resistencia genética en ovinos pueden ser directos (a través de la genética molecular) o indirectos (a través de la expresión fenotípica), siendo el método más común el conteo de HPG (Castells, 2002). Sin embargo, existe falta de consenso en varios aspectos acerca de esta última herramienta, *i. e.*, la precisión con la que se realizan los conteos y la cantidad de animales que se deben muestrear para determinar

los niveles de carga parasitaria en un lote. En el presente trabajo de tesis aplico la teoría estadística para esclarecer estos aspectos.

La técnica modificada de McMaster utilizada para medir el HPG suele aplicarse con una precisión de 100 HPG. Algunos laboratorios aumentan la precisión a 50 HPG o menos (Castells, 2002) a fin de evitar conteos altos de ceros. Utilizando las propiedades de la distribución uniforme estimé la precisión necesaria para el conteo de HPG. Esta distribución es un buen modelo para describir los errores de medición, ya que la probabilidad es constante sobre el intervalo (a,b) en el que está definida (HELM, 2004, Kaps y Lamberson, 2004, Kempthorne y Folks, 1971). Una peculiaridad importante de esta distribución es que la probabilidad de un suceso depende exclusivamente de la amplitud del intervalo considerado y no de su posición en el campo de variación de la variable. Si estableciésemos de manera bastante exigente en una centésima la relación entre la varianza del error de medición y la varianza fenotípica de una característica cualquiera (llamemos m a esta relación), la precisión necesaria para medirla sería aproximadamente un tercio del desvío estándar fenotípico de la característica. Aplicando estos cálculos a valores reales de desvío estándar en el conteo de HPG (Goldberg et al., 2012) obtuve que la característica podría medirse con precisiones de 200 y hasta 400 HPG y serían adecuadas para captar los niveles bajos de infestación dado el desvío estándar de la característica. La precisión actualmente en uso de 100 HPG representa un m de entre 1/1000 y 1/3000, los que resultan excesivamente pequeños. Realizar los conteos de HPG en intervalos de 100 es suficientemente preciso desde una perspectiva estadística y es preferible registrar muchos animales y repetir las mediciones para aumentar la precisión de la evaluación genética en lugar de aumentar innecesariamente la precisión del conteo, lo que además requeriría más trabajo y costos.

El otro aspecto del conteo de HPG que los protocolos definen con poco rigor y que varía según la fuente consultada es el relativo a la cantidad de animales

que se deben muestrear para establecer si un lote ha llegado a determinado umbral de carga parasitaria. El conteo de HPG se utiliza con fines de manejo para determinar cuándo dosificar y en las evaluaciones genéticas para determinar cuándo debe tomarse el registro de HPG en un lote (Court et al., 2010). En el ámbito de la mejora genética, este debe realizarse cuando la carga parasitaria permita la expresión de variación entre los animales. Los protocolos nacionales e internacionales indican que se deben alcanzar conteos de 500 a 1000 HPG y que no debe existir una fracción de animales superior al 10 % con conteos iguales a cero (SUL, 2018, Castells, 2005). Para determinar esto se monitorea una muestra aleatoria de animales y aparecen dos cuestiones que no están resueltas, *i. e.*, cuáles serían los tamaños de muestra de animales que permiten determinar que la carga parasitaria en todo el grupo ha llegado al umbral o que permitan determinar que casi no existen animales con conteos iguales a cero. Las guías prácticas recomiendan muestrear no menos de 10-20 animales y registrar a todo el grupo cuando el HPG promedio sea superior a 500 y los animales con un registro de cero estén por debajo del 20 % (WormBoss, 2021, Fiel et al., 2011, Castells, 2008, Pereira, 2002).

En la presente tesis expuse un marco lógico para determinar el tamaño de muestra adecuado para estimar la media de una población siguiendo la teoría estadística (Ott y Longnecker, 2001, Snedecor y Cochran, 1971, Freund, 1967). Para esto se deben considerar dos aspectos principales: el error tolerable (la amplitud del intervalo de confianza) y el nivel de confianza con el que hacer la estimación. Si el intervalo de confianza es demasiado amplio o el nivel de confianza demasiado bajo, la estimación de la media no será informativa o puede no incluir el verdadero valor de la población. En la investigación agrícola se suele utilizar un nivel de confianza del 95 %, lo que significa una probabilidad de 1 en 20 de no incluir el verdadero valor del parámetro poblacional (Lahoz et al., 1994). El error estándar de la media se determina a partir del tamaño de muestra y el desvío estándar de la población (que puede inferirse de previos muestreos o de otros estudios de la

característica en cuestión) y no depende tanto del tamaño de la población. También presentamos la manera de estimar la fracción de animales con conteo de cero a partir de las propiedades de la distribución binomial.

Registros experimentales de HPG muestran que la desviación estándar de esta característica es siempre de magnitud similar a la media y, a menudo, algo mayor (entre un 10 y un 20 %) y es coincidente con lo reportado por Goldberg et al. (2012). Aplicando lo anteriormente mencionado a datos experimentales, observé que si fijamos en un 10 % de la media muestral el intervalo de confianza con el que estimar la media poblacional, el número de animales a muestrear resulta extremadamente alto (1859 animales). Sólo cuando el intervalo de confianza es de alrededor del 80 % del valor de la media, el número necesario de animales a muestrear (29) se aproxima al número muestreado en la práctica actualmente. Una muestra de 20 animales implica un intervalo de confianza del 96 % de la media de la población, lo que claramente indica una estimación poco informativa y pone en cuestión la práctica de estimar la media poblacional a partir de una muestra de ese tamaño. Ocurre lo mismo con la estimación de la fracción de animales con un conteo de HPG de cero (ver tabla 2 del capítulo 3). Solo cuando se utiliza un intervalo de confianza del 80 % y la fracción de animales con conteo de cero es de 0,15, el número necesario de muestras se aproxima a algo realista (136 animales), pero aun así es casi siete veces mayor que el número recomendado.

Para ratificar las consideraciones que surgen de los desarrollos teóricos discutidos anteriormente, analicé dos conjuntos de datos de HPG a partir de los cuales simulé tomar 50 muestras replicadas de varios tamaños (5, 10, 15, 20, 30, 40, 50 y 100). No encontré diferencias significativas entre las medias de HPG de los distintos tamaños de muestra en ninguno de los dos conjuntos de datos analizados. Sin embargo, el error estándar y el intervalo de confianza sí se vieron afectados: los errores estándar más pequeños y los intervalos de confianza más estrechos se observaron en los tamaños de muestra mayores.

Con los tamaños de muestra hoy recomendados de entre 10 y 20 animales se habrían tomado decisiones incorrectas (esperando para dosificar o tomar el registro en animales cuando el nivel de infestación ya estaba por encima del umbral) en el 30 y el 18 % de los casos, respectivamente.

La mejora genética por RPGI tiene beneficios permanentes que se transmiten a las generaciones futuras. Los parásitos no han roto hasta la fecha la resistencia adquirida por selección. Más aún, se ha comprobado que la resistencia a un parásito interno específico también confiere resistencia a otros parásitos internos (Bishop, 2012, Gruner et al., 2004, Bishop et al., 2003, Eady, 2003). Sin embargo, asignar un valor económico a la RPGI plantea dificultades y su incorporación a un objetivo formal de selección no es sencilla. Utilizando un enfoque de ganancias deseadas para incluir la RPGI en un objetivo de selección multicarácter en ovejas Merino, evalué las consecuencias de un énfasis variable en la RPGI y recomendé una estrategia para las majadas donde los PGI son actualmente un problema o es probable que se conviertan en uno en un futuro previsible. El planteamiento fue similar al sugerido por Gibson y Kennedy (1990), sin imponer restricciones formalizadas (por ejemplo, como en Brascamp, 1984). En Uruguay existen algunas limitantes, tales como el tamaño de la población y la disponibilidad y fiabilidad de los laboratorios que prestan el servicio de conteo de HPG. El planteo en este estudio es desde una perspectiva uruguaya, donde las opciones de la evaluación genética también son más limitadas que en Australia o Nueva Zelanda.

Definí un objetivo de selección simple pero realista, que pretende equilibrar la ganancia genética en rasgos de lana y carne. Esto es coherente con las metas de criadores de Merino en Uruguay que ya han logrado una reducción del diámetro de la fibra y ahora quieren aumentar la producción de lana y carne, y donde el HPG aún no está incluido en el objetivo de selección de la mayoría de los criadores. Inicialmente, la selección se lleva a cabo sobre un índice donde la contribución económica de la ganancia genética de los rasgos de

lana y carne es aproximadamente igual, mientras que la contribución económica del HPG es nula (incluimos dos HPG: HPG1 a los 11 meses en corderos y HPG2 en el posparto de ovejas adultas). Posteriormente, fui modificando gradualmente los valores económicos de HPG1 y HPG2 hasta lograr una contribución porcentual de la ganancia genética en unidades económicas de HPG1 más HPG2 de aproximadamente 25, 50, 75 y 100 %. Las medias predichas las calculé añadiendo a la media inicial la ganancia genética en unidades reales tras 10 años de selección. Esto fue hecho para cuatro niveles diferentes de infestación parasitaria definidos en conteos de HPG (y su desvío estándar entre paréntesis): bajo = 500 (550), medio = 750 (825), alto = 1000 (1100) y muy alto = 2000 (2200). Estos valores concuerdan con observaciones de campo en Uruguay.

La aplicación de un énfasis elevado en HPG provocó una reducción de la ganancia genética en rasgos de lana y carne, y, en el caso extremo de un énfasis del 100 % en RPGL, provocó un deterioro del peso del vellón y del diámetro de la fibra.

El umbral aceptado generalmente en Uruguay a partir del cual se debe dosificar con un antihelmíntico es de 500 HPG (SUL, 2018, Castells, 2008). Cuando predije los valores de HPG en la población para las cinco estrategias de selección planteadas (0, 25, 50, 75 y 100 % de contribución porcentual del HPG a la ganancia genética) y para cuatro escenarios de infestación (bajo, medio, alto y muy alto), bastó con poner un 25 % de énfasis en HPG1 y HPG2 para generar poblaciones con un conteo de HPG por debajo del umbral de 500 sólo en los escenarios de infestaciones bajas y medias. Cuando el nivel de infestación era muy elevado, para situarse por debajo del umbral era necesario hacer un énfasis de 50 % o más en la RPGL en el caso del HPG1, mientras que el HPG2 se mantuvo por encima del umbral incluso con un énfasis de 100 %. La respuesta a la selección en HPG1 fue mayor que en HPG2 porque HPG1 es un criterio de selección en el índice, mientras que HPG2 no lo es. Para un nivel alto de infestación, se alcanzaron niveles

inferiores al umbral cuando HPG1 y HPG2 contribuyeron en un 75 % o más a la ganancia genética total.

Teniendo en cuenta los problemas que a menudo se encuentran en la selección por HPG (*i. e.*, variación extrema de la expresión entre años, la falta de expresión del rasgo en condiciones climáticas secas, la reticencia de los criadores a desafiar severamente a los animales jóvenes), es probable que la respuesta a la selección realizada sea menor que la predicha. En Uruguay, estas dificultades se ven agravadas por factores como la heterogeneidad en la edad en que se toma el registro en los corderos, lo que determina que en la evaluación genética los HPG registrados en corderos de cinco meses puedan analizarse junto con los registrados en corderos de 12 meses. Los HPG medidos a diferentes edades tienen diferentes heredabilidades y la correlación genética entre ellos no siempre es igual a uno (Li et al., 2018, Brown y Fogarty, 2017). Tampoco existe un sistema de acreditación de los proveedores de servicios equivalente al existente en Australia, por lo que no hay garantías en cuanto a la uniformidad y el rigor de los procedimientos utilizados por los diferentes laboratorios que realizan conteo de HPG. En los laboratorios uruguayos no se realiza ningún ajuste en función de la humedad de la muestra fecal, lo que puede llevar a subestimar el conteo cuando esta es elevada (Le Jambre et al., 2007). En majadas grandes o debido a circunstancias especiales, la colecta de heces puede no completarse en un día y los animales restantes muestrearse al otro día quedando en los bretes sin agua ni comida durante la noche. Liu et al. (2005) demostraron que una menor ingesta puede ir acompañada de un mayor conteo de HPG, de modo que la colecta durante dos días introduce un sesgo desconocido.

Teniendo en cuenta este escenario se puede inferir que la ganancia genética en HPG sería inferior a la predicha en este trabajo. El objetivo último de poder evitar totalmente las dosificaciones con antihelmínticos puede resultar difícil de alcanzar mediante la selección dentro de majadas en situaciones de niveles de infestación altos y muy altos, incluso si aumentáramos la exactitud

en la estimación de los valores de cría (lo que implicaría un intervalo generacional más largo si se basara en información sobre la progenie). La información genómica podría ser útil en la selección para un rasgo como el conteo de HPG (Swan et al., 2014), pero no es una opción actualmente en la evaluación genética uruguaya. Investigar el efecto de suponer un conjunto diferente de parámetros fenotípicos y genéticos (sin antagonismos entre el conteo de HPG y características productivas) podría valer la pena, pero no esperaríamos cambios significativos en los resultados. La correlación genética supuesta en este trabajo entre HPG1 y HPG2 fue de 0,8, valor que puede resultar polémico, pero fue el único encontrado en la literatura para Merino uruguayo (Goldberg et al., 2012, Goldberg, 2011). Otros estudios en diferentes razas ovinas reportan correlaciones genéticas entre HPG a diferentes edades que oscilan entre 0,58 y 0,76 (Mandonnet et al., 2006, Morris et al., 1998, Woolaston, 1992). Suponer un valor menor disminuiría la ganancia genética predicha en HPG2, además de que en la práctica es probable que el objetivo de selección incluya más rasgos que en el ejemplo que desarrollamos, diluyendo aún más el énfasis puesto en la RPGI. La preocupación por no alcanzar niveles suficientemente bajos de HPG1 y HPG2 se ve respaldada por lo que ha sucedido en algunos casos prácticos (Castells y Gimeno, 2011), en los que tras dos décadas de selección se logró un cambio genético favorable en HPG, pero no lo suficientemente grande como para cambiar radicalmente el manejo y suspender o disminuir las dosificaciones.

Varios estudios han confirmado la respuesta a la selección en la RPGI (Greeff y Karlsson, 2017, Ciappesoni et al., 2013, Castells y Gimeno, 2011, Karlsson y Greeff, 2006, Castells, 2005, Morris et al., 2005, Bishop et al., 2003), pero existen dificultades para lograr ganancia genética: (i) el elevado énfasis en RPGI que se requiere aplicar para lograr una ganancia genética que permita modificar drásticamente el manejo; (ii) el potencial de respuestas correlacionadas desfavorables en los rasgos de producción; (iii) la necesidad de desafiar a los animales jóvenes para que se exprese variación en el rasgo, lo que va en contra de la práctica común de los cabañeros, en que los

animales jóvenes son manejados para lucir bien por razones comerciales; (iv) quizás por este último motivo a pesar del grave problema que suponen los PGI en Uruguay, sólo 8 de 18 cabañas de Merino Australiano registran HPG (INIA y SUL, 2023); y (v) si las cabañas tardan 10 años o más en lograr una ganancia genética que permita modificar las prácticas de dosificación antihelmíntica, para las majadas comerciales que dependen de ellas, el plazo sería inaceptablemente largo.

La selección por RPGI debe ser parte de un programa integral de gestión de las PGI. Las cabañas pueden embarcarse en un programa de evaluación genética y selección por RPGI, al tiempo que obtener y utilizar individuos de otros orígenes con mérito genético superior documentado para el rasgo a fin de acelerar el cambio genético (McEwan, 2006). El uso de carneros superiores de majadas que han estado seleccionando durante décadas tanto para rasgos de producción como para RPGI (Anderson Rams, 2020, Kikitangeo Romney Stud, 2020, Talitas, 2020) puede resultar en una mayor ganancia genética en esta característica sin pérdida de mérito genético en los rasgos de producción. Los productores comerciales deben elegir los carneros en función de su énfasis en la RPGI y combinar diferentes estrategias para lograr programas eficaces de control de los PGI. Las evaluaciones genéticas en Australia, Nueva Zelanda y Uruguay proporcionan valores de cría estimados para la RPGI, y cada año hay carneros a la venta con esa información. Maxwell (2016) proporciona directrices claras sobre cómo los productores comerciales deben elegir los carneros dependiendo del énfasis que deseen poner en la RPGI.

Es necesario reconocer el riesgo de que exista interacción entre el genotipo y el ambiente cuando se obtienen carneros de distintos lugares o países (Hollema et al., 2018, Pollott y Greeff, 2004). Sin embargo, existen antecedentes alentadores que sugieren que los valores de cría estimados para el HPG conservan su valor predictivo entre majadas (Li et al., 2015). Para aportar evidencia en ese sentido, en la presente tesis analicé el desempeño

de la progenie de carneros de la cabaña nacional Talitas y de la australiana Anderson Rams, de la que se ha importado semen a nuestro país y se ha utilizado en varias majadas. Ambas cabañas llevan dos décadas seleccionando con éxito por RPGI. Talitas es de reconocida reputación en Uruguay y sus carneros siempre ocupan un buen lugar en la evaluación genética uruguaya, por lo que constituye una valiosa referencia para el semen Anderson introducido. En la evaluación genética uruguaya del 2018 (INIA y SUL, 2018) el mejor carnero para HPG fue de Talitas, mientras que tres carneros de Anderson se ubicaron en el percentil 10 para HPG y uno de ellos ocupó el tercer lugar. Se trata de un rendimiento notable, dado que Anderson no tiene antepasados u otros parientes, salvo la progenie que han producido en Uruguay. Sus valores de cría pueden estar sesgados negativamente, ya que el modelo ajustado en la evaluación uruguaya no incluye grupos genéticos (Westell et al., 1988). A pesar del mérito genético demostrado para la RPGI de los carneros Anderson, algunos criadores tienen reservas respecto de su uso. Los ambientes australiano y uruguayo son diferentes, y desconfían del rendimiento en cuanto a rasgos de producción y caracteres evaluados visualmente. En este trabajo reporté el desempeño de la progenie de tres carneros Anderson y nueve carneros Talitas para rasgos de lana y cuerpo.

Para todos los caracteres considerados, la progenie de los carneros Anderson se comparó bien con la de Talitas. En el caso del peso de vellón sucio y limpio, dos de las progenes de mayor peso eran de carneros Anderson. El rendimiento al lavado fue generalmente mayor para la progenie de los carneros Talitas, pero la diferencia no fue grande. Un menor rendimiento podría ser ventajoso si confiriera una mayor protección a la fibra. El diámetro de la fibra entre todas las progenes osciló entre 17 y 18 μm . La progenie de uno de los carneros Anderson fue la segunda más fina, mientras que la de otro fue la más gruesa. Sin embargo, todos estaban dentro del rango de la progenie de los carneros Talitas. Los dos grupos de progenie con mejor puntuación en cuanto a apreciación visual y calidad subjetiva de la lana provinieron de carneros Anderson. La preocupación de que los carneros

Anderson deshicieran los resultados de muchos años de selección para reducir el diámetro de la fibra y otros rasgos productivos parece injustificada. Aunque el número de progenie producida hasta la fecha es limitado, los resultados de la evaluación genética uruguaya sugieren que el mérito genético para la RPGI expresado en Australia también se expresa en Uruguay. El número de cabañas que seleccionan por RPGI es limitado, por lo que tanto Anderson como Talitas se enfrentan al problema de tener pocas o ninguna fuente alternativa para asegurar la continuidad a largo plazo de sus programas de selección. Dado que los carneros de Anderson y Talitas han trabajado de forma independiente, sus animales no están emparentados, lo que ofrece una oportunidad mutua de aumentar el tamaño efectivo de la población sin comprometer los méritos genéticos en cuanto a RPGI, rasgos de producción o caracteres evaluados visualmente.

8. CONCLUSIONES

El conteo de HPG ha demostrado ser un buen criterio para seleccionar ovinos por RPGI. Realizar conteos de HPG en intervalos de 100 es estadísticamente preciso y preferible a registrar menos animales con mayor precisión. El tamaño de muestra actualmente utilizado para tomar el registro en animales sujetos a una evaluación genética o para dosificarlos está por debajo de la recomendación que surge de un estudio estadístico del problema como el abordado en esta tesis. Esto podría ser, al menos en parte, responsable del fracaso en el control de parásitos internos con base en antihelmínticos en sistemas pastoriles. Dada la importancia de los PGI en muchas regiones de producción ovina y la dependencia en los tratamientos químicos, recomiendo revisar y reformular los lineamientos de muestreo basándose en criterios estadísticos. Las predicciones de ganancia genética en RPGI son alentadoras, pero, en la práctica, la selección por este rasgo puede encontrar algunas dificultades. La ganancia genética podría acelerarse realizando conjuntamente la selección dentro y entre majadas, aprovechando los esfuerzos que otros criadores, tanto nacionales como extranjeros, realizaron durante las últimas dos o más décadas. Las fuentes de material genético de otros países han demostrado expresar la RPGI en el nuestro sin afectar el desempeño en rasgos de producción. Una vez decidido el énfasis que desean poner en la RPGI, los productores comerciales pueden utilizar los valores de cría producto de las evaluaciones genéticas en la adquisición de sus carneros.

9. **BIBLIOGRAFÍA**

- Albers GAA, Gray GD, Piper LR, Barker JSF, Le Jambre LF, Barger IA. 1987. The genetics of resistance and resilience to *Haemonchus contortus* infection in young Merino sheep. *International Journal Parasitology*, 17: 1355-1363. doi: 10.1016/0020-7519(87)90103-2
- Álvarez I, Traoré A, Fernández I, Cervantes I, Varona L, Soudré A, Kaboré A, Menéndez-Arias NA, Sanou M, Tamboura HH, Goyache F. 2018. Usefulness of running animal models in absence of pedigrees: estimation of genetic parameters for gastrointestinal parasite resistance traits in Djallonké sheep of Burkina Faso. *Small Ruminant Research*, 160: 81-88. doi: 10.1016/j.smallrumres.2018.01.020
- Amarante AFT, Bicarello PA, Huntley JF, Mazzolinb LP, Gomes JC. 2005. Relationship of abomasal histology and parasite-specific immunoglobulin A with the resistance to *Haemonchus contortus* infection in three breeds of sheep. *Veterinary Parasitology*, 128: 99-107. doi: 10.1016/j.vetpar.2004.11.021
- Amarante AFT, Bicarello PA, Rocha RA, Gennari SM. 2004. Resistance of Santa Ines, Suffolk and Ile de France sheep to naturally acquired gastrointestinal nematode infections. *Veterinary Parasitology*, 120: 91-106. doi: 10.1016/j.vetpar.2003.12.004
- Amarante AF, Craig TM, Ramsey WS, Davis SK, Bazer FW. 1999a. Nematode burdens and cellular responses in the abomasal mucosa and blood of Florida Native, Rambouillet and crossbreed lambs. *Veterinary Parasitology*, 80: 311-324. doi: 10.1016/s0304-4017(98)00229-5
- Amarante AF, Craig TM, Ramsey WS, El-Sayed NM, Desouki AY, Bazer FW. 1999b. Comparison of naturally acquired parasite burdens among Florida Native, Rambouillet and crossbreed ewes. *Veterinary Parasitology*, 85: 61-69. doi: 10.1016/s0304-4017(99)00103-x
- Anderson Rams. 2020. Anderson Rams Poll Merino: Breeding objectives. Anderson Rams [En línea]. 20 marzo 2020. Disponible en: http://www.andersonrams.com.au/html/breeding_objectives.html

- Baker R. 1997. Résistance génétique des petits ruminants aux helminthes en Afrique. *INRAE Productions Animales*, 10 (1): 99-110. doi: 10.20870/productions-animales.1997.10.1.3981
- Baker RL, Gray GD. 2004. Appropriate breeds and breeding schemes for sheep and goats in the tropics. En: Sani RA, Gray GD, Baker R (eds.) *Worm control for small ruminants in tropical Asia*. Canberra: ACIAR (Australian Centre for International Agricultural Research). 62-75.
- Baker RL, Mugambi AJO, Carles A, Thorpe W. 2004. Genotype by environment interactions for productivity and resistance to gastrointestinal nematode parasites in Red Maasai and Dorper sheep. *Animal Science*, 79(2): 343-353.
- Baker RL, Nagda S, Rodriguez-Zas SL, Southey BR, Audho JO, Aduda EO, Thorpe W. 2003. Resistance and resilience to gastrointestinal nematode parasites and relationships with productivity of Red Maasai, Dorper and Red Massai x Dorper crossbred lambs in the sub-humid tropics. *Animal Science*, 76: 119-136. doi: 10.1017/S1357729800053388
- Baker RL, Mwamachi DM, Augho JO, Aduda EO, Thorpe W. 1999. Genetic resistance to gastrointestinal nematode parasites in Red Massai, Dorper, and Red Massai x Dorper ewes in the sub-humid tropics. *Animal Science*, 69: 335-344. doi: 10.1017/S1357729800050906
- Baker RL, Reynolds L, Lahlou Kassi A, Rege JEO, Tekelye Bekelye, Mukassa-Mugerwa E, Rey B. 1993. Prospects for breeding for resistance to endoparasites in small ruminants in Africa a new ILCA research programme. En: *Biennial Conference of the African Small Ruminant Research Network (2.^a, 1993, Arusha, Tanzania)*. Small ruminant research and development in Africa: Proceedings of the Second Biennial Conference of the African Small Ruminant Research Network. Addis Ababa, Ethiopia. ILCA y CTA. 223-227.
- Baker RL, Watson TG, Bisset SA, Vlassoff A, Douch PGC. 1991. Breeding sheep in New Zealand for resistance to internal parasites: research

- results and commercial application. En: Graym GD and Woolaston RR. (Eds.) Breeding for Disease Resistance in Sheep. Melbourne: Australian Wool Corporation. 19-32.
- Baker R, Clarke J, Carter A, Diprose G. 1979. Genetic and phenotypic parameters in New Zealand Romney sheep. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 22: 9-21. doi: 10.1080/00288233.1979.10420838
- Beasley AM, Kahn LP, Windon RG. 2010. The periparturient relaxation of immunity in Merino ewes infected with *Trichostrongylus columbriformis*: Endocrine and body compositional responses. *Veterinary Parasitology*, 168(1-2): 51-59. doi: 10.1016/j.vetpar.2009.12.012
- Besier RB, Kahn LP, Sargison ND, Van Wyk JA. 2016. Diagnosis, Treatment and Management of *Haemonchus contortus* in Small Ruminants. *Advances in Parasitology*, 93:181-238. doi: 10.1016/bs.apar.2016.02.024
- Bell AM, Eady SJ, Doyle EK. 2003. Adoption of Nemesis - Breeding sheep for the sustainable control of internal parasites. Final Report to Australian Wool Innovation. Project EC032 [En línea]. 14 agosto 2023. Disponible en: <https://publications.csiro.au/rpr/download?pid=procite:35c62b84-e336-4c52-b9a7-2ddd92b62153&dsid=DS1>
- Benavides MV, De Souza CJH, Moraes JCF, Berne MEA. 2016. Is it feasible to select humid sub-tropical Merino sheep for faecal egg counts? *Small Ruminant Research*, 137: 73-80. doi: 10.1016/j.smallrumres.2016.03.006
- Bishop SC. 2012. Possibilities to breed for resistance to nematode parasite infections in small ruminants in tropical production systems. *Animal*, 6(5): 741-747. doi: 10.1017/S1751731111000681
- Bishop SA, Morris CA. 2007. Genetics of disease resistance in sheep and goats. *Small Ruminant Research*, 70: 48-59. doi: 10.1016/j.smallrumres.2007.01.006

- Bishop SC, Stear MJ. 2003. Modeling of host genetics and resistance to infectious diseases: understanding and controlling nematode infections. *Veterinary Parasitology*, 115(2): 147-166. doi: 10.1016/s0304-4017(03)00204-8
- Bishop SC, Jackson F, Coop RL, Stear MJ. 2004. Genetic parameters for resistance to nematode infections in Texel lambs and their in breeding programmes. *Animal Science*, 78(2): 185-194. doi: 10.1017/S1357729800053972
- Bishop SC, De Jong M, Gray D. 2003. Opportunities for incorporating genetic elements into the management of farm animal diseases: Policy issues. Commission on Genetic Resources for Food and Agriculture, Food and Agriculture Organization of the United Nations. [En línea]. 14 agosto 2023. Disponible en: <https://www.fao.org/3/aj629e/aj629e.pdf>
- Bishop SC, Bairden K, Mckellar QA, Park M, Stear MJ. 1996. Genetic parameters for faecal egg count following mixed, natural, predominantly *Ostertagia circumcincta* infection and relationships with liveweight in young lambs. *Animal Production*, 63: 423-428. doi: 10.1017/S1357729800015319
- Bisset SA, Vlassoff A, Douch PGC, Jonas WE, West CJ, Green RS. 1996. Nematode burdens and immunological responses following natural challenge in Romney lambs selectively bred for low or high faecal worm egg count. *Veterinary Parasitology*, 61 (3-4): 249-263. doi: 10.1016/0304-4017(95)00836-5
- Bisset SA, Morris CA, Squiere DR, Hockey SM, Wheeler M. 1994. Genetics of resilience to nematode parasites in Romney sheep. *New Zealand Journal of Agriculture Research*, 37: 521-534. doi: 10.1080/00288233.1994.9513091
- Bisset SA, Vlassoff A, Morris CA, Southey BR, Parker AGH. 1992. Heritability of and genetic correlations among faecal egg counts and productivity traits in Romney sheep. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 35(1), 51-58. doi: 10.1080/00288233.1992.10417701

- Bonino J. 2003. Plan SUL de Control-Eradicación de Pietín. [En línea]. 14 de agosto 2023. Disponible en: <http://www.ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/3667/1/Notas-practicas-40-SUL.pdf>
- Bonino J. 2002. Resistencia antihelmíntica de parásitos gastrointestinales en ovinos. INIA Tacuarembó Serie Actividades de Difusión, 299: 8-12.
- Brascamp EW. 1984. Selection indices with constraints. *Animal Breeding Abstracts*, 52(9): 645-654.
- Bricarello PA, Amarante AFT, Rocha RA, Cabral Filho SL, Huntley JF, Houdijk JGM, Abdalla AL, Gennari SM. 2005. Influence of dietary protein supply on resistance to experimental infections with *Haemonchus contortus* in Ile de France and Santa Ines lambs. *Veterinary Parasitology*, 134(1-2): 99-109. doi: 10.1016/j.vetpar.2005.05.068
- Brown D, Fogarty N. 2017. Genetic relationships between internal parasite resistance and production traits in Merino sheep. *Animal Production Science*. 57 (2): 209-215. doi: 10.1071/AN15469
- Brunsdon RV. 1970. Within-flock variations in strongyle worm infections in sheep: The need for adequate diagnostic samples. *New Zealand Veterinary Journal*, 18(9): 185-188. doi: 10.1080/00480169.1970.33896
- Cardellino R, Peñagaricano J, Castells D. 1994. Central de Prueba de Progenie Corriedale «Dr. Alberto Gallinal» Generación 1994. *Sociedad de Criadores de Corriedale*, 1: 14 pp.
- Castells D. 2008. Evaluación de resistencia genética de ovinos Corriedale a los nematodos gastrointestinales en Uruguay: Heredabilidad y correlaciones genéticas entre el recuento de huevos de nematodos y características productivas. Tesis Maestría en Producción Animal. Montevideo, Uruguay. Facultad de Veterinaria. 54 pp.
- Castells D. 2005. Adaptación de genotipos a ambientes adversos: Resistencia genética de los ovinos a parásitos gastrointestinales. *Agrociencia*, 9(1-2): 587-593.

- Castells D. 2004. Epidemiología y control de nematodos gastrointestinales de ovinos en el Uruguay. INIA Tacuarembó Serie de Actividades de Difusión, 359: 3-11.
- Castells D. 2003. Resistencia genética del ovino a los nematodos gastrointestinales. En: Congreso Mundial Corriedale (12.º, 2003, Uruguay). Conferencias. Congresos y Reuniones, Montevideo, Uruguay. 36-43.
- Castells D. 2002. Nuevo enfoque en el control parasitario de ovinos. En: Castells D (ed.) Resistencia genética del ovino y su aplicación en sistemas de control integrado de parásitos. Montevideo: Hemisferio Sur. 17-24.
- Castells D, Gimeno D. 2011. Selection of Corriedale sheep for resistance or susceptibility to nematode infection in Uruguay. En: International Conference of the World Association for the Advancement of Veterinary Parasitology (23.º, 2011, Argentina). Proceedings. Asociación Argentina de Parasitología Veterinaria, Buenos Aires, Argentina.
- Castells D, Smith D, Newlands G, Solari MA, Gayo V, Nari A. 2013. Evaluación de una vacuna basada en antígenos ocultos de *Haemonchus contortus* en Uruguay. En: Jornadas Uruguayas de Buiatría (XLI, 2013, Paysandú, Uruguay). Conferencias. REDICOR S.A., Paysandú, Uruguay. 71-74.
- Castells D, Mederos A, Lorenzelli E, Macchi I. 2002. Diagnóstico de Resistencia Antihelmíntica de *Haemonchus spp.* a las Ivermectinas en el Uruguay. En: Castells D (ed.) Resistencia genética del ovino y su aplicación en sistemas de control integrado de parásitos. Montevideo: Hemisferio Sur. 61-66.
- Castells D, Nari A, Rizzo E, Marmol E, Acosta D. 1995. Efecto de los nematodos gastrointestinales sobre diversos parámetros productivos del ovino en la etapa de recría. Producción Ovina, 8: 17-32.
- Ciappesoni G, Goldberg V, Gimeno D. 2013. Estimates of genetic parameters for worm resistance, wool and growth traits in Merino sheep

- of Uruguay. *Livestock Science*, (157): 65-74. doi: 10.1016/j.livsci.2013.07.011
- Ciappesoni G, Gimeno D, Coronel F. 2011. Evaluaciones genéticas en ovinos: situación actual y desafíos futuros. En: XV Congreso Latinoamericano de Buiatría (Paysandú, Uruguay). Centro Médico Veterinario. 197-201.
- Ciappesoni G, Gimeno D, Rovagnolo O, 2010. Genetic Relationships between Faecal Worm Egg Count and Production Traits in Merino Sheep of Uruguay. En: World Congress on Genetic Applied to Livestock Production (9.º, 2010, Leipzig, Alemania). Conference. Leipzig, Alemania.
- Ciappesoni G, Mederos A, Montossi F, De Barbieri I. 2006. Estimación de parámetros genéticos para la resistencia a parásitos gastrointestinales y producción de la lana en Merino en el Uruguay. *Journal of Basic & Applied Genetics*, 2: 26.
- Chandrawathani P, Jamnah O, Waller PJ, Höglund J, Larsen M, Mohammed Zahari W. 2002. Nematophagous fungi as a biological control agent for nematode parasites of small ruminants in Malaysia: a special emphasis on *Duddingtonia flagrans*. *Veterinary Research*, 33(6): 685-696. doi: 10.1051/vetres:2002049
- Chandrawathani P, Omar J, Waller PJ. 1998. The control of the free-living stages of *Strongyloides papillosus* by the nematophagous fungus, *Arthrobotrys oligospora*. *Veterinary Parasitology*, 76(4): 321-325. doi: 10.1016/s0304-4017(97)00170-2
- Clunies-Ross I. 1932. Observations on the resistance of sheep to the infestation to the stomach worm *Haemonchus contortus*. *Journal of the Council for Scientific and Industrial Research*, 5: 73-80.
- Court J, Webb-Ware J, Hides S. 2010. Disease management. En: Court, Webb-Ware J, Hides S (eds.) *Sheep farming for meat and wool*. Collingwood: CSIRO Publishing, Collingwood Vic., Australia. 161-176.

- Colvin AF, Reeve I, Kahn LP, Thompson LJ, Horton BJ, Walkden-Brown SW. 2022. Australian surveys on incidence and control of blowfly strike in sheep between 2003 and 2019 reveal increased use of breeding for resistance, treatment with preventative chemicals and pain relief around mulesing. *Veterinary Parasitology: Regional Studies and Reports*, 31: 100725. doi: 10.1016/j.vprsr.2022.100725
- Cummins JL, Thompson RL, Young WK, Riffkin GG, Goddard ME, Gallinan APL, Saunders MJ. 1991. Genetics of *Ostertagia* selection lines. En: Gray GD, Woolaston RR (eds.) *Breeding for Disease Resistance in Sheep*. Parkville, Vic, Wool Research and Development Corporation. 11-18.
- Davies G, Stear MJ, Bishop SC. 2005. Genetic relationships between indicator traits and nematode parasite infection levels in 6-month-old lambs. *Animal Science*, 80: 143-150.
- Douch OGC, Green RS, Morris CA, Bisset SA, Vlassoff A, Baker RL, Watson G, Hurford AP, Wheeler M. 1994. Genetic and phenotypic relationships among anti-*Trichostrongylus colubriformis* antibody level, faecal egg count and body weight traits in grazing Romney sheep. *Livestock Production Science*, 41, 121-132. doi: 10.1016/0301-6226(94)00046-A
- Eady SJ. 2009. Breeding Sheep for Sustainable Worm Control. [En línea] 10 diciembre 2020. Disponible en: <http://www.csiro.au/resources/pfb8.html>
- Eady SJ. 2003. Breeding for worm resistance: A component of sustainable worm control. [En línea]. 15 agosto 2023. Disponible en: <https://publications.csiro.au/rpr/download?pid=procite:10558d0e-f949-47e0-929f-cc48c38678b1&dsid=DS1>
- Eady SJ, Woolaston RR, Mortimer SI, Lewer RP, Raadsma HW, Swan AA, Ponzoni RW. 1996. Resistance to nematode parasites in Merino sheep: sources of genetic variation. *Australian Journal of Agricultural Research*, 47(6): 895-915. doi: 10.1071/AR9960895

- Fernández-Jiménez MA, Bulla-Castañeda DM, Sanabria-Villate AM, Pulido-Medellín MO. 2019. Implementación de hongos nematófagos para el control de parásitos gastrointestinales. *Pensamiento y Acción*, (27), 7-20.
- Fiel CA, Steffan PE, Ferreyra DA. 2011. Diagnóstico de resistencia a los antihelmínticos. En: Fiel CA, Steffan PE, Ferreyra DA (eds.) *Diagnóstico de las parasitosis más frecuentes de los rumiantes: técnicas de diagnóstico e interpretación de resultados*. Buenos Aires: Abad Benjamin. 107-112.
- Freund JE. 1967. *Modern elementary statistics*. New Jersey: Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey. 442 p.
- Gauly M, Kraus M, Vervelde L, Van Leeuwenb MAW, Erhardt G. 2002. Estimating genetic differences in natural resistance in Rhön and Merinoland sheep following experimental *Haemonchus contortus* infection. *Veterinary Parasitology*, 106(1): 55-67. doi: 10.1016/s0304-4017(02)00028-6
- Gibson JP, Kennedy BW. 1990. The use of constrained selection indexes in breeding for economic merit. *Theoretical and Applied Genetics*, 80: 801-805
- Gjedrem T. 2000. Genetic improvement of cold-water fish species. *Aquaculture Research*, 31(1): 25-33. doi: 10.1046/j.1365-2109.2000.00389.x
- Gjøen HM, Bentsen HB. 1997. Past, present, and future of genetic improvement in salmon aquaculture. *ICES Journal of Marine Science*, 54(6): 1009-1014. doi: 10.1016/S1054-3139(97)80005-7
- Gil A, Marques L, Perez Rama R, Piaggio J, Altuna M, Caponi O, Fernandez F, Mendoza R. 2009. Bichera: resultados y conclusiones de la prueba piloto. *Revista Plan Agropecuario*. 132: 36-39.
- Goldberg V. 2011. Estimación de parámetros genéticos de la resistencia a nematodos en el período del parto y pos-destete en ovinos Merino

- del Uruguay. Tesis de maestría. España. Universidad Politécnica de Valencia. 72 p.
- Goldberg V, Ciappesonil G, Aguilar N. 2012. Genetic parameters for nematode resistance in periparturient ewes and post-weaning lambs in Uruguayan Merino sheep. *Livestock Science*, 147(1-3): 181-187. doi: 10.1016/j.livsci.2012.05.003
- Good B, Hanrahan JP, Crowley BA, Mulcahy G. 2006. Texel sheep are more resistant to natural nematode challenge than Suffolk sheep based on faecal egg count and nematode burden. *Veterinary Parasitology*, 136(3-4): 317-327. doi: 10.1016/j.vetpar.2005.12.001
- Greeff J, Karlsson J. 2017. Sheep worms – Breeding worm resistant sheep. [En línea]. 15 agosto 2023. Disponible en: <https://www.agric.wa.gov.au/genetics-selection/sheep-worms-%E2%80%93-breeding-worm-resistant-sheep>
- Greeff JC, Karlsson LJE. 1998. The genetic relationship between faecal consistency, faecal worm egg counts and wool traits in Merino sheep. En: World congress on genetic applied to Livestock Production. (6.º, 1998, University of New England). Proceedings. Armidale, Nueva Inglaterra. 24: 63-66.
- Grønvold J, Wolstrup J, Nansen P, Henriksen SA. 1993. Nematode-trapping fungi against parasitic cattle nematodes. *Parasitology Today*, 9(4): 137-140. doi: 10.1016/0169-4758(93)90179-j
- Gruner L, Lantier F. 1995. Breeding for resistance to infectious diseases in small ruminants in Europe. En: Gray GD, Woolaston RR, Eaton BT. (Eds.) *Breeding for Disease Resistance in Sheep*. Canberra, Australia: ACIAR Monograph No. 34, ACIAR, Canberra, Australia: J & B Publications. (ACIAR Monograph Series), 99-117.
- Gruner L, Bouix J, Brunel JC, 2004. High genetic correlation between resistance to *Haemonchus contortus* and to *Trichostrongylus colubriformis* in INRA 401 sheep. *Veterinary Parasitology*, 119(1): 51-58. doi: 10.1016/j.vetpar.2003.10.014

- Hayward AD. 2022. Genetic parameters for resistance to gastrointestinal nematodes in sheep: a meta-analysis. *International Journal for Parasitology*, 52(13-14): 834-853. doi: 10.1016/j.ijpara.2022.09.004
- HELM (Helping Engineers Learn Mathematics). 2004. The Uniform Distribution [En línea]. 4 abril 2017. Disponible en: http://www.personal.soton.ac.uk/jav/soton/HELM/workbooks/workbook_38/38_2_uniform_dist.pdf.
- Heringstad B, Rekaya R, Gianola D, Klemetsdal G, Weigel KA. 2003. Genetic Change for Clinical Mastitis in Norwegian Cattle: a Threshold Model Analysis. *Journal of Dairy Science*, 86(1): 369-375. doi: 10.3168/jds.S0022-0302(03)73615-7
- Heringstad, B, Klemetsdal G, Ruane J. 2000. Selection for mastitis resistance in dairy cattle: A review with focus on the situation in the Nordic countries. *Livestock Production Science*, 64: 95-106. doi: 10.1016/S0301-6226(99)00128-1
- Hohenboken WD, Robertson JL, Blodgett DJ, Morris CA, Towers NR. 2000. Sporidesmin-induced mortality and histological lesions in mouse lines divergently selected for response to toxins in endophyte-infected fescue. *Journal of Animal Science*. 78(8): 2157-2163. doi: 10.2527/2000.7882157x
- Hollema BL, Bijma P, van der Werf JHJ. 2018. Sensitivity of the breeding values for growth rate and worm egg count to environmental worm burden in Australian Merino sheep. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 135(5): 357-365. doi: 10.1111/jbg.12349
- INIA (Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria), SUL (Secretariado Uruguayo de la Lana). 2023. Evaluaciones Genéticas Ovinas. Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria, & Secretariado Uruguayo de la Lana [En línea]. 15 agosto 2023. Disponible en: https://www.geneticaovina.com.uy/eval_raza.php?razacod=8
- INIA (Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria), SUL (Secretariado Uruguayo de la Lana). 2020. Evaluaciones Genéticas Ovinas. Instituto

- Nacional de Investigación Agropecuaria, & Secretariado Uruguayo de la Lana [En línea]. 16 noviembre 2020. Disponible en: http://www.geneticaovina.com.uy/eval_raza.php?razac od=8
- INIA (Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria), SUL (Secretariado Uruguayo de la Lana). 2018. Evaluaciones Genéticas Ovinas. Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria, & Secretariado Uruguayo de la Lana [En línea]. 3 setiembre 2019. Disponible en: <http://www.geneticaovina.com.uy>
- INIA (Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria), SUL (Secretariado Uruguayo de la Lana). 2014. Evaluación genética poblacional de animales de la raza Merino Australiano en el Uruguay. Catálogo de padres. Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria y Secretariado Uruguayo de la Lana [En línea]. 27 setiembre 2023. Disponible en: https://geneticaovina.com.uy/catalogo/catalogo_merino.pdf
- Inumet. 2022. Estadísticas climatológicas. Instituto Uruguayo de Meteorología [En línea]. 7 julio 2022. Disponible en: <https://www.inumet.gub.uy/clima/estadisticasclimatologicas/tablas-estadisticas>
- Kaps M, Lamberson WR. 2004. Random variables and their distributions. En: Kaps M, Lamberson WR (eds.) *Biostatistics for animal science*. Oxfordshire: CABI Publishing. 26-52.
- Karlsson J, Greeff J. 2006. Selection response in fecal worm egg counts in the Rylington Merino parasite resistant flock. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 46(7): 809-811. doi: 10.1071/EA05367
- Kempthorne O, Folks L. 1971. The Rectangular Distribution. En: Kempthorne O, Folks L (eds.) *Probability, Statistics and Data Analysis*. Iowa: The Iowa State University Press. 104.
- Khusro M, Van Der Werf JHJ, Brown DJ, Ball A. 2004. Across flock (co)variance components for fecal worm egg count, live weight, and fleece traits for Australian Merinos. *Livestock Production Science*, 91(1-2): 35-43. doi: 10.1016/j.livprodsci.2004.06.012

- Kikitangeo Romney Stud. 2020. Internal parasite (Worm) resistance. [En línea]. 15 agosto 2023. Disponible en: <http://www.kikitangeo.co.nz/internal-parasite-resistance.html>
- Koivula M, Mäntysaari EA, Negussie E, Serenius T. 2005. Genetic and phenotypic relationships among milk yield and somatic cell count before and after clinical mastitis. *Journal of Dairy Science*, 88(2): 827-833. doi: 10.3168/jds.S0022-0302(05)72747-8
- Kwiatkowski D. 2000. Susceptibility to infection. *BMJ*, 321(7268): 1061-1065. doi: 10.1136%2Fbmj.321.7268.1061
- Lahoz R, Ortega J, Fernández C. 1994. *Métodos estadísticos en biología del comportamiento*. Madrid: Editorial Complutense. 232 p.
- Lane J, Jubb T, Shephard R, Webb-Ware J, Fordyce G. 2015. Priority list of endemic diseases for the red meat industries. Project Report. Meat & Livestock Australia Limited [En línea]. 15 agosto 2023. Disponible en: https://era.daf.qld.gov.au/id/eprint/5030/1/B.AHE.0010_Final_Report_Priority%20list%20of%20endemic%20diseases%20for%20the%20red%20meat%20industries.pdf
- Le Jambre LF, Dominik S, Eady SJ, Henshall J, Colditz IG. 2007. Adjusting worm egg counts for faecal moisture in sheep. *Veterinary Parasitology*, 145(1-2): 108-115. doi: 10.1016/j.vetpar.2006.11.017
- Le Jambre LF. 1978. Host genetic factors in helminth control. En: Donald AD, Southcott WH, Dinnen JK (eds.) *The epidemiology and control of gastrointestinal parasites of sheep in Australia*. Melbourne: Division of Animal Health, CSIRO Melbourne, Australia. 137-141
- Li L, Brown DJ, Swan AA, van der Werf JHJ. 2018. Genetic parameters for faecal worm egg count at different ages in Australian sheep under natural challenge. *Animal Production Science*, 59(7): 1201-1208. doi: 10.1071/AN17833
- Li L, Swan AA, Brown DJ, van der Werf JHJ. 2015. Australian sheep breeding values for worm egg count retain predictive power across flocks in the presence of GxE. En: *Conference of the Association for the*

- Advancement of Animal Breeding and genetics (21, 2015, Lorne, Australia). Conference. Association for the Advancement of Animal Breeding and Genetics (AAABG). Curran Associates. 386-389.
- Liu SM, Smith TL, Palmer DG, Karlsson LJE, Besier RB, Greeff JC. 2005. Biochemical differences in Merino sheep selected for resistance against gastrointestinal nematodes and genetic and nutritional effects on faecal worm egg output. *Animal Science*, 81(1): 149-157. doi: 10.1079/ASC50180149
- Lumaret JP, Galante E, Lumberras C, Mena J, Bertrand M, Bernal JL, Madsen MD, Nielsen BO, Holter P, Pedersen OC, Jespersen JB, Vagn Miller HRP. 1984. The protective mucosal response against gastrointestinal nematodes in ruminants and laboratory animals. *Veterinary Immunology and Immunopathology*, 6:16.
- Lund MS, Jensen J, Petersen PH. 1999. Estimation of genetic and phenotypic parameters for clinical mastitis, somatic cell production deviance, and protein yield in dairy cattle using Gibbs sampling. *Journal of Dairy Science*, 82(5):1045-1051. doi: 10.3168/jds.S0022-0302(99)75325-7
- Mapholi NO, Maiwashe A, Matika O, Riggio V, Banga C, MacNeil MD, Muchenje V, Nephawe K, Dzama K. 2017. Genetic parameters for tick counts across months for different tick species and anatomical locations in South African Nguni cattle. *Tropical Animal Health Production*, 49 (6): 1201-1210. doi:10.1007/s11250-017-1336-2.
- Marques C, Goldberg V, Ciappesoni G. 2020. Genetic parameters for production traits, resistance and resilience to Nematode parasites under different worm burden challenges in Corriedale sheep. *Veterinary Parasitology*, 287: 109272. doi: 10.1016/j.vetpar.2020.109272
- Marques L, Fernandez F, Iriarte MV. 2019. Estudios epidemiológicos de las miasis cutáneas a *Cochliomyia Hominivorax* en el Uruguay. Serie FPTA-INIA. 82: 11.

- Maxwell D. 2016. Easy steps for breeding worm resistant sheep. WormBoss. [En línea]. 7 mayo 2018. Disponible en: <http://www.wormboss.com.au/sheep-goats/news/articles/nonchemical-management/easy-steps-for-breeding-worm-resistant-sheep.php>
- McEwan J. 2006. Managing the Risk Utilizing Resistant Sheep to Manage Anthelmintic Resistance. Society of Sheep and Beef Cattle Veterinarians of the New Zealand Veterinary Association 2006 Annual Seminar. [En línea]. 15 agosto 2023. Disponible en: https://www.researchgate.net/profile/John-Mcewan/publication/336349324_Managing_the_risk_-_Utilizing_resistant_sheep_to_manage_anthelmintic_resistance/links/5d9cdf42458515c1d3a15fa6/Managing-the-risk-Utilizing-resistant-sheep-to-manage-anthelmintic-resistance.pdf
- McEwan JCM, Mason P, Baker RI, Clarke JN, Hickey SM, Turner K. 1992. Effect to selection for productive traits on parasite resistance in sheep. Proceedings of the New Zealand Society of Animal Production, 52: 53-56. doi: 10.13140/2.1.1059.1362
- Mederos A, Banchemo G. 2013. Parasitosis gastrointestinales de ovinos y bovinos: situación actual y avances de la investigación. Revista INIA. 34: 10-15.
- Miller JE, Bahiranthan M, Lemarie SL, Hembry FG, Kearney MT, Barras SR. 1998. Epidemiology of gastrointestinal nematode parasitism in Suffolk and Gulf Coast Native sheep with special emphasis on relative susceptibility to *Haemonchus contortus* infection. Veterinary Parasitology, 74(1): 55-74. doi: 10.1016/s0304-4017(97)00094-0
- Morris CA, Wheeler M, Wbaston TG, Hosking BC Leathwick DM. 2005. Direct and correlated responses to selection for high or low faecal nematode egg count in Perendale sheep. New Zealand Journal of Agricultural Research, 48, 1-10. doi.org/10.1080/00288233.2005.9513625
- Morris C, Bisset S, Vlassoff A, West C, Wheeler M. 1998. Faecal nematode egg counts in lactating ewes from Romney flocks selectively bred for

- divergence in lamb faecal egg count. *Animal Science*, 67(2): 283-288. doi:10.1017/S1357729800010043
- Morris CA, Towers NR, Wesselink C, Wheeler M. 1994. Selection for or against facial eczema susceptibility in sheep. *Proceedings of the New Zealand Society of Animal Production*, 54: 263-266.
- Morris CA, Watson TG, Baker RL, Hurford AP, Hosking BA. 1993. Repeatability estimates and selection flock effects for faecal nematode egg counts in Romney breeding ewes. *Proceedings of the New Zealand Society of Animal Production*, 53: 227-229.
- Mpetile Z. 2019. Genetics of ovine resistance to gastrointestinal nematodes. Thesis Doctor of Philosophy. South Africa. Faculty of Science and Agriculture at Stellenbosch University. 181 p.
- Mrode RA, Swanson GJT. 1996. Genetic and statistical properties of somatic cell count and its suitability as an indirect means of reducing the incidence of mastitis in dairy cattle. *Animal Breeding Abstracts*, 64: 847-857.
- Mugambi JM, Audho JO, Baker RL. 2005 Evaluation of the phenotypic performance of a Red Maasai and Dorper double backcross resource population: natural pasture challenge with gastro-intestinal nematode parasites. *Small Ruminant Research*, 56(1-3): 239-251. doi: 10.1016/j.smallrumres.2004.06.003
- Mugambi JM, Bain RK, Wanyangu SW, Ihiga MA, Ducan JL, Murray M, Stear MJ. 1997. Resistance of four sheep breeds to natural and subsequent artificial *Haemonchus contortus* infection. *Veterinary Parasitology* 69(3-4): 265-273. doi: 10.1016/S0304-4017(96)01128-4
- Naeve I, Korsvoll SA, Santi N, Medina M, Aunsmo A. 2022. The power of genetics: Past and future contribution of balanced genetic selection to sustainable growth and productivity of the Norwegian Atlantic salmon (*Salmo salar*) industry. *Aquaculture*, 553: 738061. doi: 10.1016/j.aquaculture.2022.738061

- Nari A. 1995. Strategies for the control one-host ticks and relationship with tick-borne diseases in South America. *Veterinary Parasitology*, 57(1-3): 153-165. doi: 10.1016/0304-4017(94)03117-f
- Nari A, Salles J, Gil A, Waller PJ, Hansen JW. 1996. The prevalence of anthelmintic resistance in nematode parasites of sheep in Southern Latin America: Uruguay. *Veterinary Parasitology*, 62(3-4): 213-222. doi: 10.1016/0304-4017(95)00908-6
- Nari A, Cardozo H, Berdié J, Canábez F, Bawden R. 1977. Dinámica de población para nematodos gastrointestinales de ovinos en Uruguay: Trabajo asistido por UNDP y FAO. *Veterinaria (Montevideo)*, 14(66): 11-23.
- Ngere L. 2015. Estimation of Genetic Parameters and Assessment of Genetic Variation for Internal Parasite Resistance traits in Ruminants. Tesis Doctor of Philosophy. Texas. Texas A&M University. 70 p.
- Nicholas FW. 1987. *Genética veterinaria*. Zaragoza: Acribia. 618 p.
- Nicholls J, Obendorf DL. 1994. Application of a composite faecal egg count procedure in diagnostic parasitology. *Veterinary Parasitology*, 52(3-4): 337-42. doi: 10.1016/0304-4017(94)90125-2
- Nieto L, Martins E, Macedo F, Sakagutti E, Santos A. 2002. Genetic resistance to gastrointestinal endoparasites in different genetic groups of sheep. En: *World Congress on Genetics Applied to Livestock Production (7th, 2002, Montpellier, France)*. Communication. Montpellier, France. 13-39.
- Nieuwhof GJ, Conington J, Bungler L, Haresign W, Bishop SC. 2008. Genetic and phenotypic aspects of foot lesion scores in sheep of different breeds and ages. *Animal*, 2(9): 1289-1296. doi: 10.1017/S1751731108002577
- Nieuwoudt SW, Theron HE, Krüger LP. 2002. Genetic parameters for resistance to *Hemonchous contortus* in Merino sheep South Africa. *Journal of the South African Medical Association*. 73(1): 4-7. doi: 10.4102/jsava.v73i1.540

- Ortega MF. 2021. Resistencia genética a *Rhipicephalus* (*Boophilus*) *Microplus* en bovinos de raza Criollo Argentino. Tesis doctor en Ciencias Veterinarias. Tucumán, Argentina. INTA Leales. 128 pp.
- Ott RL, Longnecker M. 2001. An introduction to statistical methods and data analysis. Pacific Grove: Thomson Learning. 1152 p.
- Otto PI, Guimarães SEF, Verardo LL, Azevedo ALS, Vandenplas J, Soares ACC, Sevillano CA, Veroneze R, Pires FA, de Freitas C, Prata MCA, Furlong J, Verneque RS, Martins MF, Panetto JCC, Carvalho WA, Gobo DOR, da Silva MV, Machado MA. 2018. Genome-wide association studies for tick resistance in *Bos taurus* × *Bos indicus* crossbred cattle: A deeper look into this intricate mechanism. *Journal of Dairy Science*, 101 (12): 11020-11032. doi:10.3168/jds.2017-14223.
- Paterson R, Paterson H. 1991. The selection and breeding of Merino sheep for footrot resistance. *Proceedings of the New Zealand Society of Animal Production*, 51: 283-286.
- Pereira D. 2002. Revalorizando una herramienta fundamental: el análisis coprológico. *Lana Noticias*, 130: 21-3.
- Perry BD, Randolph TF, Mcdermott JJ, Sones KR, Thoronton PK. 2002. Investing in animal health research to alleviate poverty. International Livestock Research Institute (ILRI): Nairobi, Kenia. 148 p.
- Perry BD, Randolph TF. 1999. Improving the assessment of the economic impact of parasitic diseases and of their control in production animals. *Veterinary Parasitology*, 84(3-4): 145-168. doi: 10.1016/s0304-4017(99)00040-0
- Pfeffer A, Green RS, Shu D, Morris CA, Bisset SA, Vlassoff A. 2003. Infestation with the body louse, *Bovicola ovis*, in Romney sheep selected for different levels of resistance or resilience to gastrointestinal nematodes. En: *New Zealand Society for Parasitology* (31, 2003, Wellington Racing Club Conference Centre). Conference. Trentham, Upper Hutt, Wellington. 365-366.

- Phua SH, Dodds KG, Morris CA, Paterson KA, McEwan JC, Garmonsway HG, Towers NR, Crawford AM. 1999. Catalase gene is associated with facial eczema disease resistance in sheep. *Animal Genetic*, 30(4): 286-95. doi: 10.1046/j.1365-2052.1999.00516.x.
- Piedra-Naranjo R. 2013. Manejo biológico de nematodos fitoparásitos con hongos y bacterias. *Tecnología En Marcha*, 21(1), 123-132.
- Piper LR. 1987. Genetic variation of resistance to internal parasites. En: McGuirk BJ. (ed.) *Merino Improvement Programs in Australia*. Australian Wool Corporation: Melbourne. 351-363.
- Piper L, Le Jambre L, Southcott W, Ch'ang T. 1978. Natural worm burdens in Dorset horn, Merino and Corriedale weaners and their crosses. *Proceedings Australian Society of Animal Production*, 12: 276.
- Polanco-Echeverry DN, Ríos-Osorio LA. 2015. Aspectos biológicos y ecológicos de las garrapatas duras. *Corpoica Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, 17(1): 81-95.
- Pollott GE, Greeff JC. 2004. Genotype × environment interactions and genetic parameters for fecal egg count and production traits of Merino sheep. *Journal of Animal Science*, 82(10): 2840-2851. doi: 10.2527/2004.82102840x
- Preston JM, Allonby EW. 1978. The influence of breed on the susceptibility of sheep and goats to a single experimental infection with *Haemonchus contortus*. *Veterinary Record*, 103(23): 509-512. doi: 10.1136/vr.103.23.509
- Quintana S, Pepe C, Ibarburu A, Zabala E, Nari A, Mármol E, Fabregas B. 1987. Manejo parasitario de cordero de destete en campo natural: Pastoreo alterno con bovinos en un área de basalto superficial. *Veterinaria*, 23(97): 6-14.
- Quiroz H. 1994. *Parasitología y enfermedades parasitarias de animales domésticos*. Editorial Limusa: Ciudad de México. 876 p.
- Raadsma HW. 1991. Fleece rot and body strike in Merino sheep. V. Heritability of liability to body strike in weaner sheep under flywave

- conditions. *Australian Journal of Agricultural Research*, 42(2): 279-293. doi: 10.1071/AR9910279
- Raadsma HW, Walkom SF, Sharland B, Esquivelzeta-Rabell C, Brown D, Bunter K, Ferguson M. 2018. Genetic architecture of resistance to virulent ovine-footrot in a case-control study of New Zealand Merino sheep. En: *World Congress on Genetics Applied to Livestock Production* (11, 2018, Auckland). Proceedings. 335.
- Raadsma HW, Egerton JR, Wood D, Kristo C, Nicholas FW. 1994. Disease resistance in Merino sheep. III. Genetic variation in resistance to footrot following challenge and subsequent vaccination with a homologous rDNA pilus vaccine under both induced and natural conditions. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 111(1-6): 367-390. doi: 10.1111/j.1439-0388.1994.tb00475.x.
- Reed KFM, Scrivener CJ, Rainsford KA, Walker LV. 2005. Neotyphodium research and application in Australia. En: Roberts CA, West CP, Spiers DE (eds.) *Neotyphodium in Cool-Season Grasses*. Blackwell Publishing: Ames, IA, Estados Unidos. 43-54.
- Richard S, Cabaret J, Cabroug C. 1990. Genetic and environmental factors associated with nematode infection of dairy goats in northwestern France. *Veterinary Parasitology*, 36(3-4): 237-243. doi: 10.1016/0304-4017(90)90035-A
- Riley D, Van Wyk JA. 2009. Genetic parameters for FAMACHA score and related traits for host resistance/resilience and production at differing severities of worm challenge in a Merino flock in South Africa. *Veterinary Parasitology*, 164(1): 44-52. doi: 10.1016/j.vetpar.2009.04.014
- Rodríguez de Castro F, Solé-Violán J, Rodríguez-Gallego JC. 2005. Variabilidad genética en la susceptibilidad y en la gravedad de la neumonía. *Archivos de Bronconeumología*, 41(5): 21-29. doi: 10.1016/S0300-2896(05)70764-X.

- Rose H, Hoar B, Kutz SJ, Morgan ER. 2014. Exploiting parallels between livestock and wildlife: Predicting the impact of climate change on gastrointestinal nematodes in ruminants. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 3(2): 209-219. doi: 10.1016/j.ijppaw.2014.01.001
- Rupp R, Boichard D. 1999. Genetic Parameters for Clinical Mastitis, Somatic Cell Score, Production, Udder Type Traits, and Milking Ease in First Lactation Holsteins. *Journal of Dairy Science*, 82(10): 2198-2204. doi:10.3168/jds.S0022-0302(99)75465-2
- Sackett D, Holmes P, Abbott K, Jephcott S, Barber M. 2006. Assessing the economic cost of endemic disease on the profitability of Australian beef cattle and sheep producers. Meat & Livestock Australia Limited: Sydney, Australia. 117 p.
- Saddiqi HA, Jabbar A, Sarwar M, Iqbal Z, Muhammad G, Niso M, Shahzad A. 2011. Small ruminant resistance against gastrointestinal nematodes: a case of *Haemonchus contortus*. *Parasitology Research*, 109(6): 1483-1500. doi: 10.1007/s00436-011-2576-0
- Sallé G, Deiss V, Marquis C, Tosser-Klopp G, Cortet J, Serreau D, Koch C, Marcon D, Bouvier F, Jacquet P, Blanchard A, Mialon MM, Moreno-Romieux C. 2021. Variación genética x ambiental en líneas ovinas criadas para obtener una resistencia divergente a la infección por estróngilos. *Aplicaciones Evolutivas*, 14: 2591-2602. doi: 10.1111/eva.13294
- Shook GE. 2006. Major advances in determining appropriate selection goals. *Journal of Dairy Science*. 89(4): 1349-1361. doi:10.3168/jds.s0022-0302(06)72202-0
- Skerman TM, Moorhouse SR. 1987. Broomfield Corriedales: a strain of sheep selectively bred for resistance to footrot. *New Zealand Veterinary Journal*, 35(7): 101-106. doi: 10.1080/00480169.1987.35399.

- Skerman TM, Johnson DL, Kane DW, Clarke JN. 1988. Clinical footscald and footrot in a New Zealand Romney flock: phenotypic and genetic parameters. *Australian Journal of Agricultural Research*, 39: 907-916.
- Snedecor GW, Cochran WG. 1971. *Statistical methods*. Ames: Iowa State University Press. 593 p.
- Snyman MA, Fisher AD. 2019. Genetic parameters for traits associated with resistance to *Haemonchus contortus* in a South African Dohne Merino sheep flock. *Small Ruminant Research*, 176: 76-88. doi: 10.1016/j.smallrumres.2019.01.004
- Stear MJ, Nikbakht G, Matthews L, Jonsson NN. 2012. Breeding for disease resistance in livestock and fish. *CAB Reviews*, 7: 1-10. doi: 10.1079/PAVSNR20127007
- SUL. 2018. *Manual práctico de producción ovina*, Secretariado Uruguayo de la Lana. Gráfica Mosca: Montevideo, Uruguay. 342 p.
- Symon MA, Fisher AD. 2019. Genetic parameters for traits associated with resistance to *Hamenochous contortus* in a South African Dohne Merino sheep flock. *Small Ruminant Research*, 176: 76-88.
- Swan AA, Brown DJ, Daetwyler HD, Hayes BJ, Kelly M, Moghaddar N, van der Werf JHJ. 2014. Genomic evaluations in the Australian Sheep Industry En: *World Congress of Genetics Applied to Livestock Production* (10, 2014, Vancouver). *Proceedings*. Vancouver, BC, Canadá.
- Talitas. 2020. *Ovinos Merino Talitas*. [En línea]. 20 marzo 2021. Disponible en: <http://talitas.com.uy/>
- Turner LB, Harrison BE, Bunch RJ, Porto Neto LR, Li YT, Barendse W. 2010. A genome wide association study of tick burden and milk composition in cattle. *Animal Production Science*, 50: 235-245. doi: 10.1071/AN09135
- Van Wyk JA, Stenson MO, Van der Merwe JS, Vorster RJ, Viljoen PG. 1999. Anthelmintic resistance in South Africa: surveys indicate an extremely

- serious situation in sheep and goat farming. *Onderstepoort Journal of Veterinary Research*, 66(4):273-84.
- Walkom SF, Bunter K, Raadsma H, Brown D, Gibson W, Swan A, Boerner V, Ferguson M. 2018. Estimation of Breeding Values for Footrot in New Zealand Merino Sheep En: *World Congress on Genetics Applied to Livestock Production* (11, 2018, Auckland). Proceedings. 261.
- Walkom SF, Ferguson MB, Gibson W, Brown DJ, Bunter KL. 2017. Accommodating variable disease challenge on breeding value prediction for sires – using footrot as an example. *Proceedings Association Advancement of Animal Breeding and Genetics*, 22: 581-584.
- Waller PJ. 1992. Prospects for biological control of nematode parasites of ruminants. *New Zealand Veterinary Journal*, 40(1): 1-3. doi: 10.1080/00480169.1992.35687
- Waller PJ, Faedo M, Ellis K. 2001. The potential of nematophagus fungi to control the free-living stages of nematode parasites of sheep: towards the development of a fungal controlled release device. *Veterinary Parasitology*, 102(4): 299-308. doi: 10.1016/S0304-4017(01)00545-3
- Watson TG, Baker RL, Harvey TG. 1986. Genetic variation in resistance to tolerance to internal nematode parasites in strains of sheep at Rotomahoma, *Proceedings of the New Zealand Society of Animal Production*, 46: 23-26.
- Westell RA, Quaas RL, Van Vleck LD. 1988. Genetic Group in an Animal Model. *Journal of Dairy Science*, 71(5): 1310-1318. doi: 10.3168/jds.S0022-0302(88)79688-5
- Whitlock J. 1958. The inheritance of resistance to Trichostrongylidosis in sheep. Demonstration of validity of the phenomena. *Cornell Veterinarian*, 48: 127-133.
- Whitlock HV. 1948. Some modifications of the McMaster helminth egg counting technique and apparatus. *Journal of the Council for Scientific and Industrial Research*, 21: 177-180.

- Winkelstein JA, Childs B. 2001. Why Do Some Individuals Have More Infections Than Others? *JAMA*, 285(10): 1348-1349. doi:10.1001/jama.285.10.1348
- Woolaston RR. 1992. Selection of Merino sheep for increased and decreased resistance to *Haemonchus contortus*: peri-parturient effects on faecal egg counts. *International Journal for Parasitology*, 22(7): 947-53. doi: 10.1016/0020-7519(92)90052-m
- Woolaston RR, Piper LR. 1996. Selection of merino sheep for resistance to *Haemonchus contortus*: Genetic variation. *Animal Science*, 62: 451-460. doi:10.1017/S1357729800014995
- Woolaston RR, Manuelli P, Singh R, Tabunkawai N, Le Jambre LF. 1995. Breeding to assist control of gastrointestinal parasites of small ruminants in the Pacific Islands. En: Gray GD, Woolaston RR, Eaton BT. (Eds.) *Breeding for Resistance to Infectious Diseases in Small Ruminants*. Australian Centre for International Agricultural Research (ACIAR): Canberra, Australia. 179-185.
- Wormboss. 2021. The cost of roundworms. [En línea]. 15 agosto 2023. Disponible en: <https://wormboss.com.au/roundworms-2/the-cost-of-roundworms/>
- Wormboss. 2017. Australia's sheep and goat worm control resource. [En línea]. 11 mayo 2020. Disponible en: <http://www.wormboss.com.au/programs/sheep/nsw/when-to-wormtest-and-when-to-drench.php>
- Wormwise. 2023. Worm Management. [En línea]. 15 agosto 2023. Disponible en: <https://wormwise.co.nz/worm-management/>