

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE AGRONOMÍA**

**TEMPERAMENTO DE CORDEROS CORRIEDALE Y MERINO
AUSTRALIANO EN URUGUAY: DETERMINACIÓN Y HEREDABILIDAD**

por

Noelia Paola ZAMBRA MÁRQUEZ

TESIS presentada como uno de los
requisitos para obtener el título de
Magister en Ciencias Agrarias opción
Ciencias Animales

MONTEVIDEO
URUGUAY
Diciembre 2013

Tesis aprobada por el tribunal integrado por Ing. Agr. (PhD) Jorge Urioste, Ing. Agr. (PhD) Raúl Ponzoni, Ing. Agr. (PhD) Gabriel Ciappesoni e Ing. Agr. (PhD) Marcia del Campo el 19 de diciembre de 2013. Autora: Lic. Noelia Paola Zambra Márquez. Directora DMV (PhD) Elize van Lier.

*Dedico este trabajo a mi padre...
a quien le hubiese gustado conocer los resultados de esta tesis...*

AGRADECIMIENTOS

A mi tutora Dra. Elize van Lier y al Ing. Agr. Diego Gimeno, por su orientación y constante apoyo en este trabajo.

A los Dres. Dominique Blache y Carolina Viñoles, por ayudarnos a establecer el test del cajón de aislamiento en Uruguay.

A la Agencia Nacional de Investigación e Innovación, por otorgarme la Beca de Posgrados Nacionales (POS_NAC2011_1_3501).

A la Estación Experimental Facultad de Agronomía Salto (EEFAS), especialmente los funcionarios Rodolfo Grassi, Ernesto Hernández, Juan Carlos Pintos y Luis Silveira.

Al departamento de Producción Animal y Pasturas por el apoyo brindado.

A los cabañeros de la Sociedad de Criadores Corriedale y la Sociedad de Criadores Merino Australiano del Uruguay, por permitirme trabajar en sus establecimientos (La Tapera, El Piramidal, Los Tordos, La Pradera, San Pedro, La Esperanza, La Esperanza II, Los Manantiales, El Rancho, La Esperanza (MANABI S.A), Talitas y Los Arrayanes) y por poner a disposición su personal para ayudarme en la investigación.

Al Técnico Agropecuario Alvaro Ocampo, el Ing. Agr. Felipe Robaina y al Sr. Omar Sena, por acompañarme en la toma de datos durante todo el estudio; el Ing. Agr. (PhD) Ignacio Aguilar por colaborar en el análisis de datos y al A/S Pablo Balduvino, por asesorarme con la base de datos del SUL.

A mis amigos y compañeros de posgrado, que me escucharon y aconsejaron.

Y a mis padres y hermanos que siempre me apoyaron incondicionalmente.

TABLA DE CONTENIDOS

| | Páginas |
|--|---------|
| PÁGINA DE APROBACIÓN..... | ii |
| DEDICATORIA..... | iii |
| AGRADECIMIENTOS | iv |
| RESUMEN | vii |
| SUMMARY..... | viii |
| 1. <u>INTRODUCCIÓN</u> | 1 |
| 1.1 IDENTIFICACIÓN DEL PROBLEMA, HIPÓTESIS Y OBJETIVOS.. | 1 |
| 1.2 CONCEPTOS SOBRE COMPORTAMIENTO ANIMAL | 3 |
| 1.2.1 <u>Ontogenia y aprendizaje</u> | 3 |
| 1.2.2 <u>Jerarquía social y dominancia</u> | 4 |
| 1.2.3 <u>Comportamiento sexual y reproductivo</u> | 5 |
| 1.2.4 <u>Estrés y comportamientos anormales</u> | 6 |
| 1.2.5 <u>Genética del comportamiento</u> | 7 |
| 1.3 COMPORTAMIENTO OVINO..... | 7 |
| 1.3.1 <u>Domesticación</u> | 7 |
| 1.3.2 <u>Comportamiento social</u> | 8 |
| 1.3.3 <u>Dominancia</u> | 9 |
| 1.3.4 <u>Comportamiento reproductivo</u> | 10 |
| 1.3.5 <u>Comportamiento maternal</u> | 10 |
| 1.3.6 <u>Comportamiento anti-predador</u> | 11 |
| 1.4 TEMPERAMENTO..... | 11 |
| 1.4.1 <u>Relación entre el temperamento y la emoción</u> | 12 |
| 1.5 MEDICIÓN DEL TEMPERAMENTO | 13 |

| | |
|---|----|
| 1.5.1 <u>Pruebas de medición</u> | 13 |
| 1.5.2 <u>Comparaciones entre pruebas</u> | 14 |
| 1.6 FACTORES QUE INFLUYEN EN EL TEMPERAMENTO | 15 |
| 1.6.1 <u>Factores fisiológicos</u> | 15 |
| 1.6.2 <u>Factores psicológicos</u> | 16 |
| 1.7 EFFECTOS DEL TEMPERAMENTO EN LA PRODUCCIÓN | 16 |
| 1.7.1 <u>Diferencias entre ovejas calmas y nerviosas</u> | 17 |
| 2. <u>MATERIALES Y MÉTODOS</u> | 19 |
| 2.1 ANIMALES Y SITIO DE ESTUDIO | 19 |
| 2.2 MEDICIÓN DEL TEMPERAMENTO | 19 |
| 2.3 ANÁLISIS ESTADÍSTICO | 22 |
| 2.3.1 <u>Selección del modelo de efectos fijos</u> | 22 |
| 2.3.2 <u>Modelo animal</u> | 24 |
| 3. <u>RESULTADOS</u> | 28 |
| 4. <u>DISCUSIÓN</u> | 40 |
| 4.1 DETERMINACIÓN DEL TEMPERAMENTO EN CORDEROS | 40 |
| 4.2 EFFECTOS NO GENÉTICOS | 41 |
| 4.3 HEREDABILIDAD DEL TEMPERAMENTO | 43 |
| 5. <u>CONCLUSIONES</u> | 45 |
| 6. <u>BIBLIOGRAFÍA</u> | 46 |

RESUMEN

El temperamento se define como el miedo y la reactividad de un animal frente a humanos y ambientes nuevos, extraños o amenazantes. Puede variar entre genotipos y entre individuos del mismo grupo. Si consideramos que el desempeño productivo de un animal es afectado por su temperamento, la selección de animales calmos podría mejorar su adaptación al ambiente, el manejo diario y los efectos individuales en la productividad. En esta tesis se caracterizó el temperamento de dos razas de corderos en Uruguay, se estudió la influencia de la edad de la madre, el tipo de nacimiento y la edad del cordero sobre el temperamento del mismo, y se determinó la heredabilidad de esta característica. Se evaluaron 4.962 corderos Corriedale y 2.952 Merino Australiano, nacidos en 13 cabañas ubicadas al centro y norte del Uruguay. El temperamento se caracterizó mediante *la prueba del cajón de aislamiento* (PCA) aislando un ovino dentro de un cajón durante 30 segundos, registrando las agitaciones causadas por los movimientos del animal. Cuanto más bajo el registro de agitaciones, más calmo se considera el ovino. El análisis de los datos se realizó en base a estadística bayesiana. Los corderos Corriedale evaluados presentaron un temperamento promedio de 24,7 registros y los corderos Merino Australiano 36,8 registros. El temperamento no estuvo asociado a la edad de la madre, ni al tipo de nacimiento o la edad del cordero. No se encontraron diferencias relevantes en los registros de agitación al contrastar grupos de hembras y machos, ni entre el total de corderos generación 2010 y generación 2011. La media de la distribución de los posibles valores de la heredabilidad estimada fue 0,18 ($\pm 0,05$) para Corriedale y 0,31 ($\pm 0,06$) para Merino Australiano. La probabilidad de obtener valores de heredabilidad mayores a 0,15 superó el 70% en Corriedale y el 90% en Merino Australiano. Por consiguiente, la selección a favor de animales menos reactivos (calmos), podría ser una buena herramienta para mejorar el manejo, la productividad y el bienestar de los ovinos.

Palabras clave: temperamento ovino, reactividad emocional, muestreo de Gibbs.

Temperament of Corriedale and Australian Merino Lambs in Uruguay: Determination and Heritability

SUMMARY

Temperament is the fearfulness and reactivity of an animal in response to humans and strange, new or threatening environments. It can vary among genotypes and individuals of the same flock. If we consider that the productive performance of an animal is affected by its temperament, selection of calm animals might improve their adaptation to the environment and handling, and individual effects on productivity. The temperament of lambs of two breeds of sheep in Uruguay was characterized; the effect of age of the dam, type of birth and age of the lamb on the temperament of the lambs was studied, and the heritability of temperament was determined. Overall, 4,962 Corriedale lambs and 2,952 Australian Merino lambs from 13 farms located in central and northern Uruguay were tested. Temperament was characterized with the isolation box test (IBT), isolating a lamb inside the box for 30 seconds, recording the vibrations produced by its movements. The lower the agitation scores the calmer the sheep. The data were analysed using bayesian statistics. The average temperament of Corriedale lambs was 24.7 and that of Australian Merino was 36.8. Temperament was not associated with dam's age, type of birth or lamb's age. There were no significant differences in the agitation score when contrasting males and females, or between lambs born in 2010 and 2011. The posterior distribution of the heritability (\pm SE) was 0.18 (\pm 0.05) for Corriedale and 0.31 (\pm 0.06) for Australian Merino. The likelihood of heritability values greater than 0.15, exceeded 70% in Corriedale and 90% in Australian Merino. Therefore, selecting less reactive (calm) animals could be a good tool to improve handling, productivity and welfare of sheep.

Keywords: sheep temperament, emotional reactivity, Gibbs sampling.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 IDENTIFICACIÓN DEL PROBLEMA, HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

Durante fines del siglo XIX y principios del siglo XX se produjo en el Uruguay una fuerte expansión de la producción ovina. La velocidad de crecimiento del stock ovino fue explosiva, ya que pasó en 20 años de 800.000 animales a 18 millones. En el año 1991 se reportó el máximo histórico nacional con más de 25 millones de ovinos y en el año 2011 se reportó el mínimo stock ovino nacional con 7.471.316 animales. En el año 2012 la población ovina nacional fue de 8.225.525 animales (DICOSE 2012). Esta caída en el stock ovino se debió en parte a la competencia de los otros rubros por el recurso tierra (agricultura, forestación, lechería, vacunos para carne), lo que determinó que la recuperación de la población ovina fuera inevitablemente lenta (Parma, 2013). Si bien la ganadería ovina continúa compitiendo por recursos de más alto valor y el marco de mercados y precios es favorable, es necesario encontrar alternativas que permitan mejorar los niveles económicos y de productividad por unidad de superficie (Norbis, 2009).

Desde la domesticación, la selección natural y artificial ha llevado a los animales a adaptarse a diferentes tipos de ambientes de producción. Sin embargo, los productores aún obtienen baja tasa de parición y alta mortandad de corderos (Simm *et al.*, 1996). Por lo tanto, existe la necesidad de seguir mejorando la adaptación de los animales al ambiente productivo. En las especies de valor económico, una manera de lograr mejores adaptaciones a los ambientes de producción pecuaria es mediante la selección artificial de caracteres conductuales. Para mejorar una raza en un determinado carácter, la selección artificial puede operar sobre un carácter conductual, deseado o no (Cassini y Hermitte, 1994).

El temperamento del ganado influye en la productividad, la supervivencia, la facilidad de manejo y la seguridad del personal. La expresión de temperamento no deseado en el ganado de cría puede comprometer significativamente la viabilidad de

las explotaciones, el bienestar animal, la seguridad humana y la eficiencia de trabajo (Turner *et al.*, 2011). El miedo o reactividad emocional, elementos del comportamiento en ganado vacuno y ovino, son heredables y pueden tener asociaciones genéticas y fenotípicas con el desempeño reproductivo y la supervivencia del cordero (Turner *et al.* 2011, Kadel *et al.* 2006, Reverter *et al.* 2003). La mansedumbre es producto del aprendizaje (adquirido por diferentes mecanismos cognitivos: habituación, condicionamiento asociativo positivo, impronta o aprendizaje por asociación) (Cassini y Hermitte, 1994), sin embargo, también tiene una importante base genética (Blache y Bickell 2010, Boissy *et al.* 2005). Es necesario entonces, integrar las interacciones entre el genotipo de los animales y las características del entorno productivo (Boissy *et al.*, 2005).

Actualmente el desafío de los productores e investigadores es caracterizar una medida del temperamento que se pueda utilizar como herramienta para seleccionar a los animales de producción (Aguilar *et al.*, 2004). Dada la necesidad de evaluar muchos animales, la característica debe ser medible de forma rápida y/o automática, considerando las dificultades en el manejo de los animales y su fácil inclusión en las prácticas de rutina de los establecimientos (Turner *et al.* 2011, Aguilar *et al.* 2004). Además, es necesario establecer si la selección de animales por su temperamento induce respuestas genéticas correlacionadas a otros rasgos hereditarios como el crecimiento, la eficiencia reproductiva, la facilidad de parto, el comportamiento materno y calidad de la lana. Tomando en cuenta que no existen estudios de temperamento ovino en Uruguay las hipótesis de trabajo fueron:

- El temperamento de los corderos Corriedale y Merino Australiano en Uruguay es variable y es una característica heredable.
- El temperamento está relacionado con la edad, el tipo de nacimiento del cordero y la edad de la madre.

El objetivo general del trabajo fue determinar el temperamento en poblaciones de corderos Corriedale y Merino Australiano en Uruguay y estimar el componente genético.

Objetivos específicos:

- Conocer la variación del temperamento en poblaciones de corderos Corriedale y Merino Australiano de Uruguay, evaluado mediante la *prueba del cajón de aislamiento* (PCA).
- Determinar la heredabilidad del temperamento para las poblaciones Corriedale y Merino Australiano evaluadas.
- Evaluar si el temperamento de los corderos (medido con la PCA) está relacionado con su edad, el tipo de nacimiento y la edad de las madres.
- Evaluar la relación entre los grupos contemporáneos (GC) y el temperamento.

1.2 CONCEPTOS SOBRE COMPORTAMIENTO ANIMAL

El comportamiento se desarrolla de modo muy similar entre individuos de igual especie, sexo y condición. Aunque se asocie a componentes adquiridos por la experiencia, su manifestación está genéticamente determinada y en la mayoría de los casos no requiere ser aprendido de otros individuos de la especie. A su vez, como el comportamiento se integra por complementación e interacción entre herencia y experiencia, en cada período de la vida del individuo se observarán al mismo tiempo comportamientos determinados por la influencia genética, y por el ambiente (comportamientos aprendidos) (Vaz-Ferreira, 1984).

1.2.1 Ontogenia y aprendizaje

El proceso de integración del comportamiento durante la vida de un individuo se denomina ontogenia del comportamiento (Vaz-Ferreira, 1984). La ontogenia intenta identificar los factores internos y externos que afectan el desarrollo normal del comportamiento durante las etapas tempranas de la vida de un animal (Cassini y Hermitte, 1994), y puede estudiarse a partir de individuos jóvenes siguiendo el desarrollo etológico de cada uno hasta que alcanza la edad adulta, ya que este

período se caracteriza por la sucesiva aparición y perfeccionamiento de diversos comportamientos, lo cual es mucho menos frecuente en etapas posteriores (Vaz-Ferreira, 1984).

Cualquier cambio en el comportamiento de un individuo debido a su experiencia puede ser denominado como aprendizaje. Un animal es capaz de responder y adaptarse a los cambios en su entorno con el aprendizaje y la conducta instintiva, ya que los animales necesitan adquirir y retener gran cantidad de información de su entorno para poder sobrevivir (localización, tipo de predadores, tipo y calidad de alimento, reconocimiento de congéneres) (Kinsella, 2003). La función de aprendizaje es hacer que el animal pueda predecir acontecimientos importantes ya vividos y saber cuál es la manera más efectiva de resolver el conflicto (Forkman, 2002). Algunos tipos de aprendizaje son la habituación, sensibilización, condicionamiento clásico, imitación, impronta y asociación (Kinsella 2003, Forkman 2002, Cassini y Hermitte 1994).

El conocimiento del aprendizaje animal y de los mecanismos involucrados son de gran importancia en varios aspectos, sobre todo en cómo se pueden mantener y manejar los animales domésticos. Puede ayudarnos a descubrir cómo los animales aprenden y se adaptan a los nuevos ambientes y rutinas de manejo. Además, nos proporciona información detallada de las capacidades cognitivas de los animales, que son esenciales para evaluar el bienestar de los animales en diferentes situaciones (Forkman, 2002). Un ejemplo claro de aprendizaje y cognición aplicado a la producción es la mansedumbre hacia el hombre, ya que es una característica del comportamiento que se puede utilizar para facilitar el manejo, y si bien tiene componentes genéticos, también es producto de aprendizaje (Cassini y Hermitte, 1994).

1.2.2 **Jerarquía social y dominancia**

La dominancia se define como la inhibición del comportamiento de un animal (sumiso) por parte de otro (dominante) a través de amenazas, embestidas o simplemente por su presencia (Ungerfeld y Núñez 2011, Torres *et al.* 2002, Drews

1993). Es una medida relativa y no una propiedad absoluta de los individuos, ya que se define en relación a otro individuo (Drews, 1993). La dominancia social se ha relacionado con el tamaño y peso corporal, la altura a la cruz, presencia de cuernos, familiaridad con la zona, edad y sexo (Torres *et al.* 2002, Redondo 1994).

Al grado de dominancia de un individuo con respecto a los otros miembros del grupo se le denomina rango social, y el ordenamiento de todos los individuos según el rango se le denomina jerarquía social (Ungerfeld y Núñez 2011, Redondo 1994), donde se diferencian dominantes y subordinados, y sus características de comportamiento (Redondo, 1994). La jerarquía social en un grupo de animales está influenciada por la experiencia, herencia, género, temor y características tanto físicas como emocionales de cada individuo (Torres *et al.* 2002, Drews 1993). Los animales de mayor rango jerárquico lograrán ventajas cuando los recursos sean escasos, tendrán rápido acceso a la comida, las montas, los sitios preferidos, y otras condiciones deseables que influyen en el bienestar y la adaptabilidad biológica de los animales (Ungerfeld y Núñez, 2011).

1.2.3 **Comportamiento sexual y reproductivo**

En determinados períodos del ciclo de vida de los animales (pubertad) y en determinadas épocas del año (períodos de reproducción), la actividad de las gónadas aumenta y determina el incremento de la sexualidad. En los períodos donde la actividad sexual está motivada, el comportamiento se modifica notoriamente (Vaz-Ferreira, 1984). Se denomina sistema de apareamiento al conjunto de estrategias e interacciones sociales que ocurren entre los individuos de una población sexual y que da lugar al contexto en el cual se da la unión de los gametos (Carranza, 1994). Estos sistemas de apareamiento se pueden dividir en tres categorías básicas: monogamia, poligamia y promiscuidad. La monogamia consiste en el apareamiento únicamente con un individuo del sexo opuesto al menos durante una estación reproductiva; el sistema polígamo consiste en el apareamiento de un individuo con varios del sexo opuesto y se puede dividir en poliginia (un macho puede tener varias hembras en forma simultánea o sucesiva) y poliandria (una hembra puede asociarse a varios

machos); y la promiscuidad son aquellos sistemas en los cuales el individuo se puede aparear de modo más o menos aleatorio con varios individuos del otro sexo (Weary y Fraser 2002, Carranza 1994, Vaz-Ferreira 1984).

1.2.4 **Estrés y comportamientos anormales**

El estrés es una respuesta del individuo frente a un efecto ambiental que desborda sus sistemas de control y reduce su eficacia. Esto ocurre cuando los factores ambientales inductores de estrés son prolongados (no instantáneos) y las únicas medidas utilizables de estrés son aquellas que demuestren una reducción en la eficacia biológica de los individuos (Mateos, 1994). Swaisgood y Shepherdson (2006) definen al estrés como: 1) la percepción por parte de un animal de una amenaza que sobrepasa su homeostasis interna y 2) los ajustes fisiológicos y comportamentales que un organismo realiza para evitar o adaptarse al agente estresante y regresar a la homeostasis. El estrés es un importante vínculo entre el ambiente, los trastornos de conducta y las enfermedades; por lo tanto, las respuestas al estrés dependen en parte de los mecanismos que controlan el comportamiento normal de los animales (Keeling y Jensen, 2002).

Los comportamientos normales, o naturales, son aquellos que se han desarrollado durante la adaptación evolutiva. Esto incluye cualquier conducta aprendida cuya función sea promover la salud, la supervivencia y la reproducción de un animal en un determinado entorno. Es necesario saber cuáles son los patrones de conducta típicos de cada especie, y cuáles pueden ser considerados comportamientos no normales (anormales) para un animal de una especie, sexo y edad determinada (Keeling y Jensen, 2002). La estereotipia es una forma particular de comportamiento anormal, y se trata de un patrón de comportamiento repetitivo, invariable y que no tiene objetivo o función aparente (Lindberg 1995, Mason 1991). Los animales de pastoreo y omnívoros tienden a desarrollar principalmente estereotipias orales (morder, masticar, picotear) (Keeling y Jensen 2002, Mateos 1994). El comportamiento estereotipado es la evidencia de que en algún momento el animal ha

reducido el bienestar, lo que no implica necesariamente que su bienestar sea pobre en el momento presente (Keeling y Jensen, 2002).

1.2.5 Genética del comportamiento

La genética del comportamiento pretende establecer una correlación entre el genoma y el comportamiento. Como muchas veces no es posible estudiar el efecto específico de un gen, los genetistas del comportamiento se limitan a observar la influencia genética que la actividad coordinada de varios genes tienen sobre un tipo de conducta. Esta influencia genética múltiple puede estudiarse observando las diferencias que razas o especies emparentadas presentan en un mismo tipo de conducta (Cassini y Hermitte, 1994).

Una forma de incrementar las frecuencias genéticas de genes asociados a ciertas conductas específicas, es mediante la selección artificial (Greeff *et al.* 2010, Cassini y Hermitte 1994). Pero hay que tener presente que los efectos de los genes individuales no se ven generalmente debido a que su efecto es demasiado pequeño y, además, los factores ambientales enmascaran su efecto. Por lo tanto, los efectos ambientales deben separarse de los efectos genéticos para obtener una estimación del verdadero valor de cría de un animal (Greeff *et al.*, 2010).

La genética aplicada ha estudiado la heredabilidad de rasgos beneficiosos del comportamiento para la producción animal (Cassini y Hermitte, 1994). Investigaciones en ovinos y bovinos indican que elementos del comportamiento como el temor o la reactividad emocional son hereditarios y pueden tener asociaciones genéticas y fenotípicas beneficiosas, tanto en el bienestar animal como en las características de producción (del Campo 2011, Blache y Ferguson 2005a).

1.3 COMPORTAMIENTO OVINO

1.3.1 Domesticación

El ovino es el mamífero más exitoso del Pleistoceno, con una distribución desde Europa a Siberia y desde Alaska hasta América del Sur (Dwyer, 2008a),

abarcando regiones áridas, planicies y montañas (Rutter, 2002). Evidencias arqueológicas muestran que la domesticación de los ovinos pudo haber ocurrido hace 8.000 o 10.000 años atrás (Nowak *et al.* 2008, Rutter 2002, Fisher y Matthews 2001). Por lo tanto, el ovino es una de las primeras especies domesticadas. Su larga asociación al hombre ha permitido su adaptación al manejo por éste (Dwyer 2008a, Nowak *et al.* 2008, Rutter 2002, Fisher y Matthews 2001). Actualmente existen más de 2.000 razas de ovinos en el mundo (Nowak *et al.*, 2008).

1.3.2 **Comportamiento social**

Los ovinos son una especie muy gregaria, con una distancia social relativamente pequeña (Fisher y Matthews, 2001). La organización social, principalmente en zonas templadas y bajo condiciones naturales, está influenciada por la estacionalidad reproductiva. Machos adultos y hembras se asocian únicamente en época reproductiva (Nowak *et al.* 2008, Fisher y Matthews 2001), y fuera de ella se segregan con áreas de distribución independientes. Los carneros jóvenes son una excepción, ya que pueden permanecer con las ovejas hasta pasada la pubertad (Fisher y Matthews, 2001).

Los ovinos viven en pequeños grupos (rebaños), lo que proporciona ventajas en la protección contra predadores, mejores condiciones para la supervivencia de los corderos, ayuda a mantener el calor corporal en climas fríos y húmedos, y facilidad en el acceso a machos (Rutter, 2002). Si bien el tamaño y nivel de dispersión dentro de los grupos varía ampliamente entre razas, hábitats e individuos, existen patrones de factores constantes que influyen en la cohesión del grupo: la estación del año, el clima, el terreno, la disponibilidad de alimento y la composición de los grupos (Fisher y Matthews, 2001). En el ámbito productivo se suele agrupar a los animales en una sola majada, sin embargo las ovejas se suelen reorganizar en subgrupos. El gran deseo de los ovinos por permanecer cerca de sus congéneres se refleja en un aumento en el nivel de vocalizaciones cuando algún integrante se separa del grupo (Rutter, 2002). Para que el grupo social de ovinos se pueda considerar estable, es necesario que esté conformado al menos por cuatro o cinco individuos. Con respecto

a la estructura por edad, ésta puede variar considerablemente año tras año, dependiendo de las tasas de parición y mortalidad (Fisher y Matthews, 2001).

1.3.3 **Dominancia**

En los rumiantes el establecimiento de la jerarquía social se basa principalmente en despliegues visuales (Nowak *et al.*, 2008). Los grupos de carneros adultos tienen una estructura social basada en la jerarquía por dominancia, la cual se correlaciona con el tamaño de los cuernos y el tamaño corporal (Nowak *et al.* 2008, Fisher y Matthews 2001), lo que generalmente es proporcional a la edad (Fisher y Matthews, 2001). Un comportamiento común para mantener la dominancia social es la monta entre machos, y lo realiza el carnero de mayor rango sobre los subordinados (Fisher y Matthews, 2001).

En el caso de las ovejas, tienen una jerarquía social menos definida, pero cualquier orden de dominio generalmente también se correlaciona con la edad. Para el caso de ovejas salvajes, no existe evidencia que el dominio se correlacione con su éxito reproductivo ni con el sexo de sus corderos (Fisher y Matthews, 2001). Algunos autores sostienen que la falta de jerarquía en ovinos domésticos puede deberse a que estos animales se crían generalmente en grupos del mismo sexo y edad, por lo tanto, la competencia por los recursos es poco frecuente (Nowak *et al.*, 2008). Sin embargo, en ovejas lecheras se ha reportado que el orden en la entrada de los animales a la sala de ordeño se correlaciona con el peso y la edad de los mismos. Animales más pesados mostraron una posición más marcada en el orden de marcha y animales con mayor edad una posición menos marcada en el orden. A nivel general, animales con rango social inferior se movían con más cautela en comparación a los animales con rango social superior (Gräser-Herrmann y Sambraus, 2001). Aunque en situaciones donde las ovejas se encuentran a cielo abierto (sin restricción de espacio) la dominancia es difícil de determinar (Ehrhard *et al.*, 2004). Parecería que la expresión de dominancia en las ovejas se da en situaciones de competencia por recursos (Lynch *et al.* 1989, Squires 1975).

1.3.4 **Comportamiento reproductivo**

Las ovejas son poliéstricas estacionales (Rutter 2002, Fisher y Matthews 2001), su ciclo reproductivo completo dura entre 7 a 10 meses y comprende desde el estro y la concepción hasta el destete de los corderos (de Graaf, 2010). Los carneros tienen una temporada reproductiva menos marcada que las ovejas y el nerviosismo de la hembra y la raza influye mucho en la eficiencia reproductiva (de Graaf, 2010). A medida que comienza la temporada reproductiva, los carneros se dispersan en busca de hembras en celo dentro de los grupos de ovejas (Fisher y Matthews, 2001). Los machos son más agresivos en esta época y utilizan estímulos olfativos y gustativos para detectar a las hembras en celo (Nowak *et al.* 2008, Rutter 2002). Las hembras durante el celo aumentan la actividad locomotora y aquellas que sean receptivas aumentarán la frecuencia de balidos (Rutter, 2002). Cuando la época reproductiva culmina, los grupos de carneros se restablecen (Fisher y Matthews, 2001).

1.3.5 **Comportamiento maternal**

Las ovejas próximas al parto muestran una tendencia a aislarse de manera activa o pasiva del resto del rebaño (Blackshaw 2003, Poindrón 2001). Esta conducta se asocia a una baja del gregarismo en las últimas 24 horas de gestación (Poindrón, 2001). El post-parto se caracteriza por un intenso período de interacción entre la oveja y su cordero recién nacido. El reconocimiento materno-filial depende principalmente de señales olfativas durante los primeros días post-parto, así como también señales visuales y auditivas (Dwyer 2008b, Blackshaw 2003, Rutter 2002, Fisher y Matthews 2001, Poindrón 2001). Un elemento esencial y característico de la relación madre-cría es el rápido establecimiento del vínculo materno selectivo. En ovejas, así como en cabras y vacas, existe un período sensible para la manifestación de la conducta materna (Poindrón, 2001), algunas ovejas pueden llegar a adoptar corderos recién nacidos ajenos, si han perdido al suyo propio (Blackshaw 2003, Poindrón 2001). En especies salvajes, el período de reconocimiento puede llegar a durar generalmente entre 3 y 6 días (Fisher y Matthews, 2001).

1.3.6 **Comportamiento anti-predador**

Los principales predadores de ovinos son los pumas, linceos, lobos, coyotes, zorros, perros y aves rapaces (Dwyer, 2008a). Si bien las ovejas son animales bastante indefensos contra los ataques de predadores, la principal estrategia contra éstos es vigilar, reunirse y huir para escapar del sitio (Dwyer 2008a, Dwyer y Lawrence 2008, Rutter 2002). La vigilancia y la distancia de fuga (o huída) están influenciadas por el ambiente, la densidad de predadores, el tamaño del grupo social, la edad, el sexo, el estado reproductivo y la experiencia previa (Dwyer y Lawrence, 2008). Dentro de un mismo hábitat, el riesgo de depredación es menor en machos que en hembras y son menos propensos a huir y menos vigilantes que éstas (Dwyer, 2008a). Las vocalizaciones se inhiben en presencia de los predadores (Dwyer y Lawrence, 2008) y la postura de alarma es mantener la cabeza en alto, en forma rígida, y caminar con pasos cortos y rápidos (Rutter, 2002).

1.4 TEMPERAMENTO

El comportamiento de los ovinos no solamente está determinado por la información desde el ambiente que recibe por sus órganos sensoriales, sino que también depende de sus experiencias previas y su temperamento. Murphy (1999) define temperamento, o emotividad, como el miedo y la reactividad de un animal frente a humanos y ambientes nuevos, extraños o amenazantes. En cambio, Boissy y Bouissou (1995) lo definen como la postura básica de un individuo frente a un cambio o desafío ambiental. Todo aquello que es nuevo o extraño en el entorno de un animal, se considera como “novedad”. La novedad atrae la atención de los animales, pero a su vez da miedo, y esto se acentúa en aquellos animales que tienen un temperamento nervioso o excitable. Los animales altamente reactivos son más propensos a tener una fuerte reacción de miedo, cuando son enfrentados a una determinada novedad (Grandin y Deesing, 1998a).

El temperamento ha sido utilizado para determinar diferencias individuales en la agresividad, el miedo, la ansiedad y la motivación exploratoria. El miedo y la ansiedad a veces son considerados factores de motivación, y se definen como los

estados emocionales inducidos por la percepción de peligro real o potencial, amenazando el bienestar animal. Cuando un animal responde con un grado alto de reactividad emocional frente a un determinado desafío ambiental, se espera que éste responda con la misma reactividad emocional frente a otra situación similar (Boissy y Bouissou, 1995).

1.4.1 **Relación entre el temperamento y la emoción**

La palabra emoción proviene del latín *emovere*, que significa remover, agitar o excitar. Las emociones son estados psicológicos internos derivados de las reacciones de un individuo a varios estímulos, situaciones o expectativas (Sloman, 2001). Son respuestas afectivas breves pero intensas a un evento, que se asocian con cambios específicos del cuerpo (Boissy *et al.*, 2007a). Las emociones se diferencian de las sensaciones (consecuencias físicas como frío o calor) y de los sentimientos (estados internos sin reacción externa) (Veissier *et al.*, 2009). Constan de tres componentes: uno subjetivo (experiencia emocional) y dos expresivos (motor y fisiológico); en animales el primero solo puede deducirse a través del comportamiento (Boissy *et al.*, 2007b). Desde el punto de vista evolutivo, las emociones serían formas de adaptación de la especie al medio; se pueden relacionar directamente a respuestas fisiológicas o a la resolución de problemas que deben enfrentar los individuos en el tiempo (Boissy *et al.*, 2007a).

La emoción juega un importante papel en el bienestar psicológico de los animales (Reefmann *et al.*, 2009a). Debido a esta estrecha relación entre bienestar animal y emoción, se han evaluado reacciones fisiológicas (expresiones faciales de los animales, cambio en el tamaño de la pupila, respuestas cardio-respiratorias) frente a estímulos estresantes o percibidos como emocionalmente negativos (Reefmann *et al.*, 2009b) y reacciones comportamentales (cambios posturales de cola y orejas) frente a situaciones emocionalmente positivas y negativas (Reefmann *et al.*, 2009c), miedo, ansiedad (Forkman *et al.*, 2007) y temperamento (Murphy, 1999). En el caso específico de ovinos, éstos parecen ser capaces de experimentar diferentes tipos de

emociones, como ser: miedo, ira, desesperación, aburrimiento, asco y felicidad (Veissier *et al.*, 2009).

Teniendo en cuenta que el desempeño productivo de un animal es afectado por su temperamento, la selección de animales calmos mejoraría su adaptación al manejo diario y potenciaría los efectos sobre la productividad de los animales (Bickell *et al.*, 2010).

1.5 MEDICIÓN DEL TEMPERAMENTO

1.5.1 Pruebas de medición

Los animales pueden responder de varias formas ante la presencia de seres humanos o ambientes extraños, como por ejemplo con comportamientos de docilidad o nerviosismo, *freezing* (inmovilizarse), escape o retirada y comportamientos agresivos o de ataque (Strutt, 2002). En términos generales los test para medir temperamento toman en cuenta distintos aspectos que generan aversión en los animales y miden la reacción de los mismos frente a diferentes situaciones. Las tres pruebas más utilizadas para la medición del temperamento animal son la *prueba de arena*, *prueba de tiempo de huida* y la *prueba del cajón de aislamiento*.

La *prueba de arena* (Murphy, 1999) consiste en colocar un ovino totalmente aislado en un área completamente cerrada de 7,0 m L x 3,3 m W (dividida en 5 zonas), donde en el extremo opuesto a la entrada del animal a evaluar se coloca un humano o sus compañeros de majada. El aislamiento del grupo social es la base de esta prueba y la presencia de humanos incrementa sus miedos, creando un conflicto en el ovino entre el deseo de juntarse con sus congéneres y la aversión de aproximarse a un humano. Las paredes que limitan el área de la arena son opacas, con una cubierta de tela sombra, y una altura de 1,8 m. Los componentes a evaluar en este test son: tiempo de permanencia en las diferentes zonas de la arena, distancia hacia el humano, cantidad de olfateos hacia éste, número de zonas cruzadas y número de balidos (altos y bajos). La duración total del test es de 3 minutos. A partir de la información recabada, se utiliza un puntaje subjetivo de temperamento que va

desde 1 (animal dócil, muy calmo) hasta 10 (animal extremadamente nervioso y agitado).

La *prueba de tiempo de huída (Flight Time - FT)* (Plush *et al.* 2011, Blache y Ferguson 2005a, Burrow *et al.* 1988) mide el tiempo que tarda un animal en recorrer una distancia fija previamente establecida (1,7 m) después de salir de un espacio cerrado (tubo o balanza). Este sistema incorpora sensores infrarrojos colocados al inicio y final de la trayectoria. La mayor velocidad de pasaje indica mayor aversión a la situación de sujeción y/o presencia de humanos, por lo que estos animales son considerados más nerviosos.

La *prueba del cajón de aislamiento (PCA)* (Blache y Ferguson, 2005b) consiste en aislar un animal dentro de un cajón cerrado y medir la agitación del cajón generado por los movimientos y balidos del ovino. El cajón mide 1,50 m L x 1,50 m H x 0,75 m W y tiene un piso de rejilla. La base de la prueba es la aversión innata del animal a ser aislado y separado de sus pares. Cada animal permanece dentro del cajón por 30 segundos mientras se mide electrónicamente la agitación del cajón. La salida de los valores numéricos registrados (que puede ir de 0 a un máximo de aproximadamente 200) expresan el grado de agitación del animal. Cuanto más nervioso es el ovino, más se mueve en el cajón de aislamiento y tanto más vibra dando valores numéricos mayores. Esta prueba fue originada por Putu en 1989 y luego modificada por Murphy *et al.* en 1994. Se ha utilizado junto con la prueba de arena en la Universidad de Australia Occidental (UWA) para seleccionar a las ovejas Merino por sus reacciones a la presencia humana y al aislamiento social, estableciendo líneas divergentes de temperamento.

1.5.2 **Comparaciones entre pruebas**

Para evaluar las ventajas y desventajas de cada prueba, se han realizado pruebas que demuestran que el PCA sería más informativo que el FT. El PCA tiene una mayor repetibilidad que el FT y la *prueba de arena* (0,76; 0,008 y 0,67, respectivamente; Blache y Ferguson 2005b, Murphy *et al.* 1994) y a su vez, la heredabilidad del temperamento estimado con el PCA es mayor con respecto al

estimado con FT (0,30 y 0,23, respectivamente) (Blache y Ferguson 2005a, Blache y Ferguson 2005b). La fácil aplicación del PCA y la mayor repetibilidad y heredabilidad del rasgo temperamento medido con esta prueba, hace a la misma una buena alternativa para el estudio de temperamento.

1.6 FACTORES QUE INFLUYEN EN EL TEMPERAMENTO

El temperamento en rumiantes varía entre razas y entre animales individuales dentro de una misma población (Grandin y Deesing 1998a, Putu 1989, Fordyce *et al.* 1982). Está influenciado tanto por componentes fisiológicos como psicológicos que interactúan para determinar el desarrollo y la expresión del temperamento, pero a su vez, ambos componentes están afectados por diferentes factores, tales como edad, sexo, herencia, orden social y experiencia previa (Murray 2003, Murphy 1999).

1.6.1 Factores fisiológicos

Edad: De modo general, los animales viejos, por su estado físico, podrían ser menos reactivos que los animales jóvenes y vigorosos. Sin embargo, el efecto de la edad sobre el temperamento de los animales parecería estar relacionado con el aprendizaje. Animales más viejos tienen mayor probabilidad de haber estado expuestos a una variada cantidad de situaciones, que podrían haberles provocado miedo, y por lo tanto se han familiarizado con ellas (Murray 2003, Strutt 2002). Por otro lado, parecería ser que el temperamento es una característica estable cuando se mide este rasgo a lo largo de un período de tiempo (Voisinet *et al.*, 1997).

Sexo: se han reportado diferencias entre sexos en la reacción al miedo, y varían de acuerdo a la especie. Tanto en roedores como en gallinas, las hembras muestran menor reactividad emocional; ocurre lo contrario en ganado bovino y ovino donde las hembras son más reactivas que los machos (Murray 2003, Vandenhede y Bouissou 1993). En ovinos se han observado diferencias promedio de 10 y 25 registros de agitación (medida con el PCA) entre sexos (Blache y Ferguson 2005a, 2005b).

Herencia: el temperamento se diferencia, dentro y entre razas, en la forma en que los animales se adaptan a estímulos ambientales en común. Estimaciones de heredabilidad del temperamento de bovinos y ovinos sugieren que se trata de una característica moderadamente heredable (Murray, 2003). En Australia, se han estimado heredabilidades de temperamento ovino con un rango entre 0,25 y 0,50 (Blache y Ferguson 2005c).

1.6.2 **Factores psicológicos**

Los atributos psicológicos de un animal que influyen en el temperamento incluyen el orden social y la experiencia previa de los animales (Murray 2003, Grandin y Deesing 1998a).

Orden social: el rango social de un animal, dentro de su grupo, puede afectar los niveles de estrés (Ellen *et al.* 2007, Murray 2003, Strutt 2002, Dobson y Smith 2000). Aunque esto no se ha documentado en ovejas hasta el momento, sí hay evidencias para el caso de vacas lecheras (Dobson y Smith, 2000), cerdos (Murray, 2003) y aves (Ellen *et al.*, 2010).

Experiencia previa (manejo, ambiente): influencias ambientales del pasado y la experiencia previa interactúan con la edad de un animal para modificar el temperamento (Boissy 1998, Grandin y Deesing 1998a). Las primeras experiencias con un potencial factor de estrés reducen la emotividad y facilitan las respuestas de adaptación a estos estímulos estresantes (Murray 2003, Strutt 2002). Evidencia científica demuestra que animales de temperamento más excitable son más susceptibles al estrés provocado por las prácticas cotidianas de manejo (del Campo, 2011).

1.7 EFECTOS DEL TEMPERAMENTO EN LA PRODUCCIÓN

El temperamento de los animales se ha asociado con características productivas de varias especies domésticas, incluyendo ganado ovino, bovino, cerdos y pollos. Específicamente en ovinos, múltiples estudios sobre temperamento y su relación con

parámetros productivos y fisiológicos, han reportado varias diferencias entre ovejas calmas y ovejas nerviosas.

1.7.1 Diferencias entre ovejas calmas y nerviosas

Desde hace más de 20 años, durante 17 generaciones, la Universidad de Australia Occidental (UWA) ha seleccionado ovejas Merino por sus reacciones a la presencia humana (*test de arena*) y al aislamiento social (PCA), estableciendo líneas de ovejas “calmas” y “nerviosas” (Hawken *et al.* 2012, Murphy 1999). En base a estas líneas de ovinos, se ha evaluado principalmente la eficiencia reproductiva de las hembras en el período del servicio al parto, así como en el período post-parto. La tasa ovulatoria de las ovejas calmas en respuesta a la sincronización de celo fue mayor (1,83 y 1,56 para ovejas calmas y nerviosas, respectivamente) (Van Lier *et al.*, 2007). Utilizando ecografía para la detección de preñez a los 50 días post retiro de los carneros, se observó que la tasa mellicera fue más alta en las ovejas calmas que en las nerviosas (1,39 embriones *vs.* 1,29 embriones, respectivamente) (Bickell *et al.* 2010, Blache *et al.* 2006).

En el postparto se ha observado que las ovejas de temperamento calmo tuvieron mejor comportamiento materno (mayor tiempo lamiendo a sus corderos durante la primer hora post-parto, mayor cantidad de balidos y menor tiempo alejadas de sus crías) con respecto a las ovejas nerviosas (Bickell *et al.* 2011, Murphy 1999), y la tasa de supervivencia de sus corderos fue 10% mayor (Murphy, 1999). Con respecto a la leche, en período de ordeño la calidad en base a la concentración de proteínas fue mejor para las ovejas calmas (Sart *et al.*, 2004) y el calostro de la leche en ovejas de esta línea fue menos viscoso (siendo más fácil de succionar), con mayor concentración de inmunoglobulina G (Hart *et al.* 2006, 2009). Durante las primeras 6 horas post-parto la proporción de lactosa fue significativamente mayor en ovejas calmas (3,5% calmas y 2,9% nerviosas) y la concentración de grasa de la leche menor (9,3% calmas y 11,7% nerviosas) (Hart *et al.*, 2006). Por otro lado, corderos nacidos de madres mas nerviosas, con una semana de edad, ya muestran mayor actividad vocal y locomotora en comparación con los

corderos nacidos de madres más calmas (Bickell *et al.*, 2009). Este alto nivel de actividad motora podría explicar en parte la alta incidencia de mortandad en corderos, ya que podría aumentar la posibilidad de la separación de su madre en el campo y aumentar el riesgo de muerte por inanición (Blache y Bickell, 2010).

Estudios sobre temperamento en poblaciones no seleccionadas por esta característica, mostraron que la producción de leche en el período de ordeño fue superior en ovejas calmas (Ivanov y Djorbineva, 2003). Para ovejas Merino, se sugiere que las más calmas tienen una mejor defensa inmunológica innata contra las infecciones, ya que estos animales exhibieron mayor concentración de lisosomas en sangre (Ivanov *et al.*, 2005). A su vez, la descendencia de ovejas Merino calmas tendrían mayor longitud de fibra de la lana (Lennon *et al.*, 2009).

Por lo tanto, en base a todo lo investigado hasta el momento sobre temperamento animal y sobre todo temperamento ovino, pensar en una cuidadosa selección a favor de animales menos reactivos (calmos), puede mejorar no solamente el bienestar de los animales, ya que se habituarían y adaptarían mejor a las rutinas diarias de manejo (menor gasto energético en respuesta al estrés), sino que también podría aportar en una mejora con respecto a los resultados económicos de los establecimientos: mayor número de descendencia por oveja y con mejor defensa inmunológica, menor nivel de mortandad, mayor ganancia de peso y mejor calidad de producto final (lana, leche y carne).

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 ANIMALES Y SITIO DE ESTUDIO

El estudio se realizó en febrero y marzo de los años 2011 y 2012 (progenie nacida en 2010 y en 2011, respectivamente). Se determinó el temperamento de 8.872 corderos y luego de depurar la base de datos se trabajó con la información genealógica de 7.914 corderos (4.962 Corriedale y 2.952 Merino Australiano), proporcionada por el SUL a través del programa SULAR-Módulo del Productor (Sistema Uniforme de Levantamiento y Almacenamiento de Registros). Todos los animales muestreados pertenecían a 13 cabañas (7 Corriedale y 6 Merino Australiano), ubicadas en los departamentos de Artigas, Durazno, Paysandú, Salto y Tacuarembó. Estas cabañas estaban asociadas en esquemas de carneros de referencia, los cuales tenían progenie con registros productivos en más de una cabaña y/o año y cuentan con evaluaciones genéticas entre cabañas (Genética Ovina, 2013). En Corriedale se trabajó con la progenie de 64 carneros (14 carneros de referencia) y en Merino Australiano se trabajó con la progenie de 85 carneros (13 carneros de referencia). El protocolo experimental contó con la aprobación del Comité de Ética en el Uso de Animales, de la Facultad de Agronomía (N° 021130-006307-11).

La determinación de temperamento se realizó en corderos que habían sido destetados hacía 1 a 3 meses. Se eligió el período de post-destete temprano para evitar la influencia de la presencia de la madre y para evitar a la etapa de pubertad, donde comienzan a actuar procesos neuroendócrinos característicos de ambos sexos. De cada cordero se conocía la fecha de nacimiento, el tipo de nacimiento, sus padres, la edad de la madre y el lote de manejo.

2.2 MEDICIÓN DEL TEMPERAMENTO

El temperamento se determinó mediante la *prueba del cajón de aislamiento* (PCA), herramienta nueva para evaluación del comportamiento en Uruguay (Van Lier *et al.*, 2011), siguiendo el mismo protocolo de medición que el utilizado por

Blache y Ferguson (2005a, 2005b). El PCA consistió en aislar un cordero durante un período de 30 segundos dentro de un cajón de aislamiento (CA, Figura 1), y registrar electrónicamente, mediante un agitómetro (Figura 2) las vibraciones del cajón producidas por los movimientos y las vocalizaciones altas de los animales dentro del cajón.

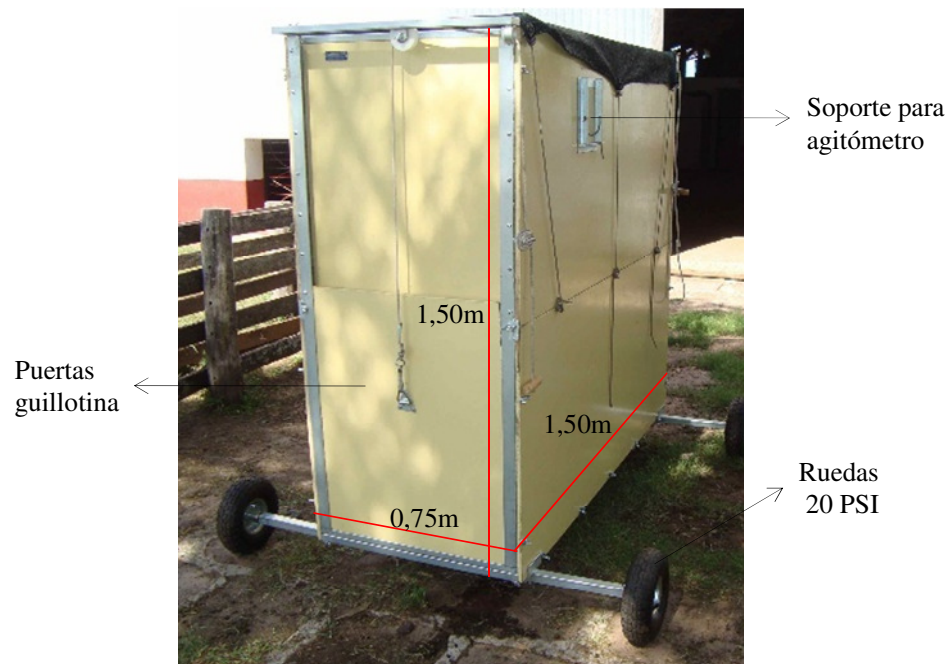


Figura 1. Cajón de aislamiento utilizado para el medir temperamento ovino.

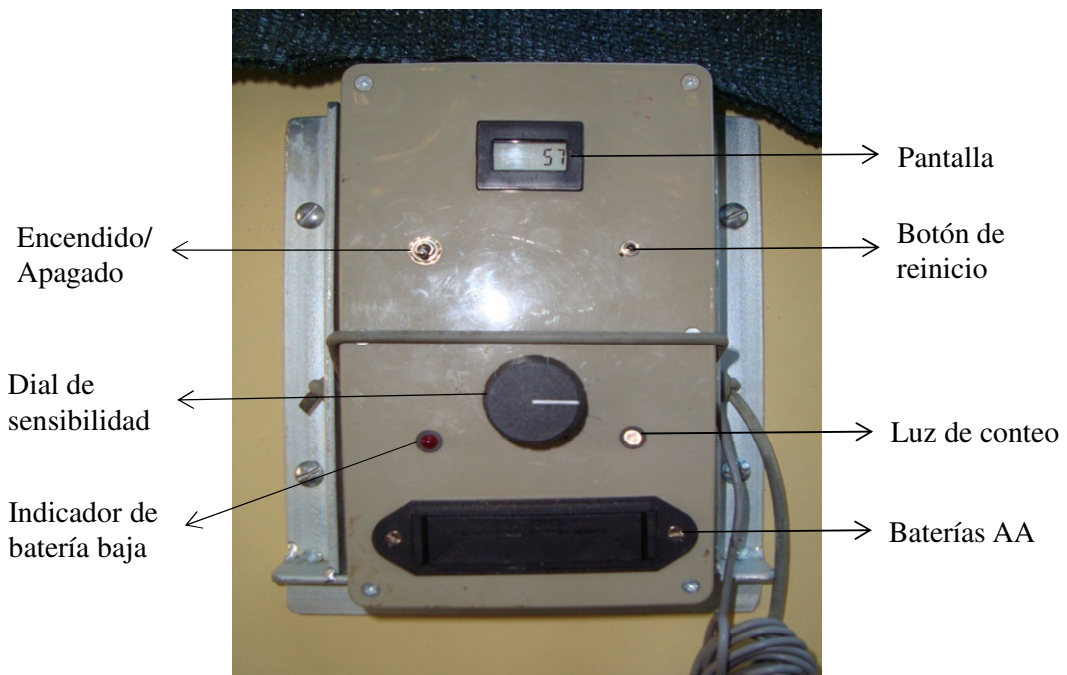


Figura 2. Agitómetro para la prueba del cajón de aislamiento. Registra las vibraciones causadas por los movimientos y las vocalizaciones del animal dentro del cajón de aislamiento.

La agitación de los animales dentro del CA fue captada por el agitómetro que muestra valores numéricos enteros, con unidades de medición arbitrarias. Los animales con puntuaciones de agitación mayor, se consideraron como animales más nerviosos. Para asegurar que el registro de la intensidad de vibraciones fuese comparable entre eventos de medición, se calibró el CA con una unidad electrónica que simula los movimientos de un ovino. Esta unidad está alimentada por una batería de 12 Volt (V) 26 Amperes (A), tiene cuatro pistones y tres circuitos de agitación estándar: bajo, medio y alto. Mediante el ajuste de la sensibilidad del agitómetro estos circuitos se ajustan para que den aproximadamente 70 (bajo), 90 (medio) y 130 (alto) registros de agitación (Figura 3). La calibración se realizó antes de comenzar cada tanda de medición y una vez concluida ésta, repitiendo cada circuito cinco veces. Los coeficientes de variación intra-tanda del PCA fueron 6,47%, 7,10% y 6,34% para los circuitos bajo, medio y alto, respectivamente. Los coeficientes inter-tanda del PCA fueron 8,59%, 10,13% y 9,85% para los circuitos bajo, medio y alto,

respectivamente. Previo al ingreso de cada animal al CA, se registró la identificación de cada cordero (caravana o tatuaje).

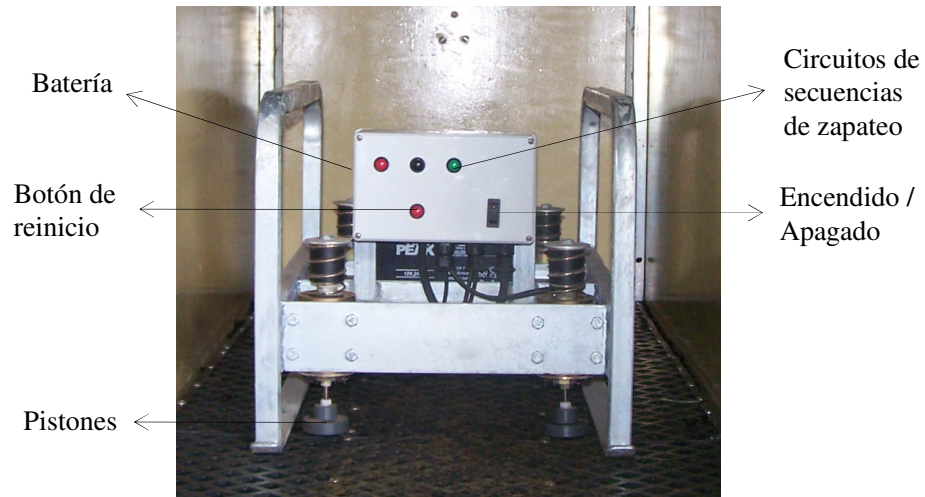


Figura 3. Unidad electrónica para calibrar el Cajón de Aislamiento. Asegura que el agitómetro registre la vibración del cajón de forma comparable entre diferentes mediciones (días y establecimientos).

2.3 ANÁLISIS ESTADÍSTICO

2.3.1 Selección del modelo de efectos fijos

Los efectos fijos considerados en este estudio fueron: grupo contemporáneo (año-establecimiento-lote de manejo-sexo), edad de la madre y tipo de nacimiento. Como co-variable se consideró la edad del cordero al momento de la medición. Los corderos evaluados derivaron de programas de registración SULAR, donde se identificaban los diferentes lotes de manejo en que se encontraban los animales en diferentes momentos: en el parto, al destete, en el peso a la recría (90 y 120 días de la pesada de destete) y en la esquila.

Para el análisis de los efectos fijos de Corriedale, se propusieron dos modelos padre que diferían en los lotes de manejo de los grupos contemporáneos (GC) (lote de manejo peso al destete y peso a la recría). Para Merino Australiano se trabajó con un solo modelo, con el lote de manejo de la esquila dentro del GC. Debido a la falta

de normalidad de los datos, se probaron tres transformaciones: logarítmica en base 10, logarítmica neperiana y raíz cúbica, donde previamente se le sumó una unidad al valor de las observaciones, dada la presencia de registros de agitación con valores 0. Se graficaron los residuales y se probó normalidad mediante gráficas y los test Kolmogrov-Smirnov, Cramér-von Mises y Anderson-Darling. Estos modelos se ajustaron con el paquete estadístico SAS (SAS 9.0V; SAS Institute Inc., Cary, NC, USA).

Para Corriedale se corrieron en total 8 modelos candidatos y nuevamente se evaluó normalidad en todos los modelos transformados. Los dos modelos transformados con raíz cúbica fueron los que se ajustaron más a una normal y dentro de éstos se eligió, mediante el criterio de AIC (Burnham y Anderson, 2002), al mejor modelo candidato, que correspondió a aquel cuyos GC fueron determinados al momento de peso de la recría. En Merino Australiano, se corrió el mismo modelo de efectos fijos con los datos originales y las tres transformaciones, optando también por la transformación raíz cúbica.

El modelo mixto padre utilizado en esta etapa del análisis se detalla a continuación.

$$y_{ijklm} = \mu + GC_i + tn_j + em_k + \beta_{ijklm} + s_l + e_{ijklm}$$

Donde:

y_{ijklm} : registro de agitación o su transformación (ver texto) del cordero m;

μ : media poblacional;

GC_i : grupo contemporáneo (i: año-establecimiento-lote de manejo-sexo);

tn_j : tipo de nacimiento del cordero m (j:único, mellizo);

em_k : edad de la madre del cordero m (k: 1-borrega de 2 dientes, 2-borrega de 4 dientes y 3-adulta);

β : coeficiente de regresión de la edad del cordero sobre el temperamento;

e_{ijkm} : edad del cordero m al momento de la medición, como co-variable;

s_1 : efecto aditivo aleatorio del 1^{esimo} padre con distribución $s_1 \sim N(0, \frac{1}{4}\sigma_A^2 I)$ donde σ_A^2 es la varianza aditiva del temperamento e I es una matriz identidad de orden número de padres;

e_{ijkml} : efecto aleatorio del error con distribución normal independiente entre las observaciones con varianza σ_e^2 .

Para una mejor interpretación de los datos, se evaluó la posibilidad de utilizar los datos sin transformar en vez de los datos transformados con raíz cúbica. Para esto se calculó la correlación entre la solución de los padres (diferencia esperada en la progenie) y los datos transformados, y sin transformar. La alta correlación obtenida ($r=0,98$) nos permitió continuar trabajando con los modelos padre sin transformar.

2.3.2 Modelo animal

Los efectos genéticos (heredabilidad) y no genéticos del temperamento de cada raza, se realizaron en base al modelo seleccionado en el ítem anterior, usando un modelo animal.

$$y_{ijkm} = \mu + GC_i + tn_j + em_k + \beta e_{ijkm} + a_m + e_{ijkm}$$

Los efectos no genéticos fueron definidos previamente.

a_m : efecto aditivo aleatorio del m^{esimo} animal con distribución $a_m \sim N(0, \sigma_a^2 A)$ donde σ_a^2 es la varianza aditiva del temperamento y A es una matriz de parentesco aditiva.

Las estimaciones se hicieron con estadística bayesiana usando muestreo de Gibbs. Se les asignó cinco grados de creencia a las distribuciones *a priori* de los

componentes de varianza. Los datos se asumieron con distribución normal. La distribución marginal posterior de todos los parámetros desconocidos se realizó mediante muestreo de Gibbs usando el programa Gibbs2f90 (Misztal *et al.*, 2002). Se realizaron corridas exploratorias y luego se corrió una sola cadena de 300.000 muestras, con un período de calentamiento de 30.000, guardándose una muestra cada 30 iteraciones de las cadenas de los componentes de varianza y los efectos no genéticos del modelo; no se guardaron las cadenas de las soluciones de los valores de cría de los animales. Las distribuciones marginales posteriores de cada uno de los parámetros mencionados se analizaron con 9.000 muestras.

La convergencia de cada cadena se estudió con el programa BOA (Smith, 2005) mediante gráficas y utilizando el criterio Z de Geweke (Geweke, 1992).

El modelo usado no es de rango completo, por lo que se definieron diferentes funciones lineales estimables de las cadenas de los efectos no genéticos (Sorensen y Gianola, 2002). En este trabajo se definieron dos funciones lineales estimables de los parámetros:

- 1- Contrastes: como los niveles de la distribución marginal posterior de cada efecto no genético no eran estimables por sí mismos, se trabajó con la diferencia entre dos niveles de un efecto, que sí es una función estimable.

Por ejemplo, muestras de la distribución marginal posterior de la diferencia entre el efecto de tipo de nacimiento (único – múltiple) es una función estimable.

$$q_{u-m}^g = q_u^g - q_m^g = 1 \text{ a } 9.000 \text{ muestras.}$$

Donde q_u^g y q_m^g son muestras del tipo de nacimiento único y mellizo, respectivamente, y q_{u-m}^g son muestras de la diferencia del tipo de nacimiento de las distribuciones marginales posteriores.

En forma general, una muestra de una combinación lineal se puede hallar:

$$q^g = k' q^g$$

Donde q^g es la muestra g de la nueva distribución, k' es el vector de coeficientes de los parámetros y q^g es el vector de la muestra g de los parámetros.

En este estudio, por ejemplo

$$q_{u-m}^g = [1 \quad -1] \begin{bmatrix} q_u^g \\ q_m^g \end{bmatrix}$$

2- Medias por mínimos cuadrados: para hallar la media por mínimos cuadrados (LSM) de los efectos no genéticos, se utilizó la definición de Harvey (Goodnight y Harvey, 1997).

La heredabilidad se estimó como

$$h^2_{(i)} = Va_{(i)} / (Va_{(i)} + Ve_{(i)})$$

Donde:

$h^2_{(i)}$: muestra i de la distribución posterior marginal de h^2 , calculada en función de las muestras de varianzas $h^2 = Va / (Va + Ve)$;

$Va_{(i)}$: muestra i de la distribución posterior marginal de la varianza aditiva;

$Ve_{(i)}$: muestra i de la distribución posterior marginal de la varianza del error (ambiental).

Se halló la probabilidad de que el temperamento sea heredable (probabilidad $h^2 > 0$) y la media posterior de la heredabilidad se clasificó en baja, media o altas según el criterio de Cardellino y Rovira (1989): h^2 baja = $h^2 < 0,15$; h^2 media = $0,15 < h^2 \leq 0,40$ y h^2 alta = $h^2 > 0,40$.

A los contrastes entre las cadenas de distribución marginal posterior de cada efecto se les estimó la media posterior (MP), el desvío estándar posterior (DEP), el intervalo de máxima densidad posterior al 95% (IMD95%) y la probabilidad de una diferencia positiva entre contrastes. Los efectos a contrastar se consideraron

diferentes, cuando la probabilidad de una diferencia positiva entre contrastes superaba el 0,95 ó no alcanzaba el 0,05. La diferencia se consideró relevante cuando la probabilidad de que se diferenciaron en 10 registros de agitación era mayor a 0,95.

3. RESULTADOS

La edad promedio de los corderos Corriedale evaluados fue de 179 ± 18 días (\pm desvío estándar), con un rango de 118 a 217 días. Para Merino Australiano la edad promedio fue de 171 ± 26 días (\pm desvío estándar), con un rango de 100 a 317 días. La descripción de la progenie de cada raza, se detalla en las tablas 1 y 2.

La frecuencia de los registros de agitación tuvo una distribución no normal (Figura 4). La media de agitación para el total de la población evaluada fue 29,3 con una mediana de 24,0 y el 50% de los registros estuvo entre 14 y 40. Para los corderos Corriedale la media fue de 24,7 (rango de 0 a 143), la mediana 21,0 y el 50% de los registros estuvo entre 13 y 33; para los corderos Merino Australiano la media fue 36,8 (rango de 0 a 190), mediana 31,0 y el 50% de los registros se concentró entre 17 y 51. Las medias por mínimos cuadrados por cabaña y año, y la media general para cada raza se muestran en figura 5.

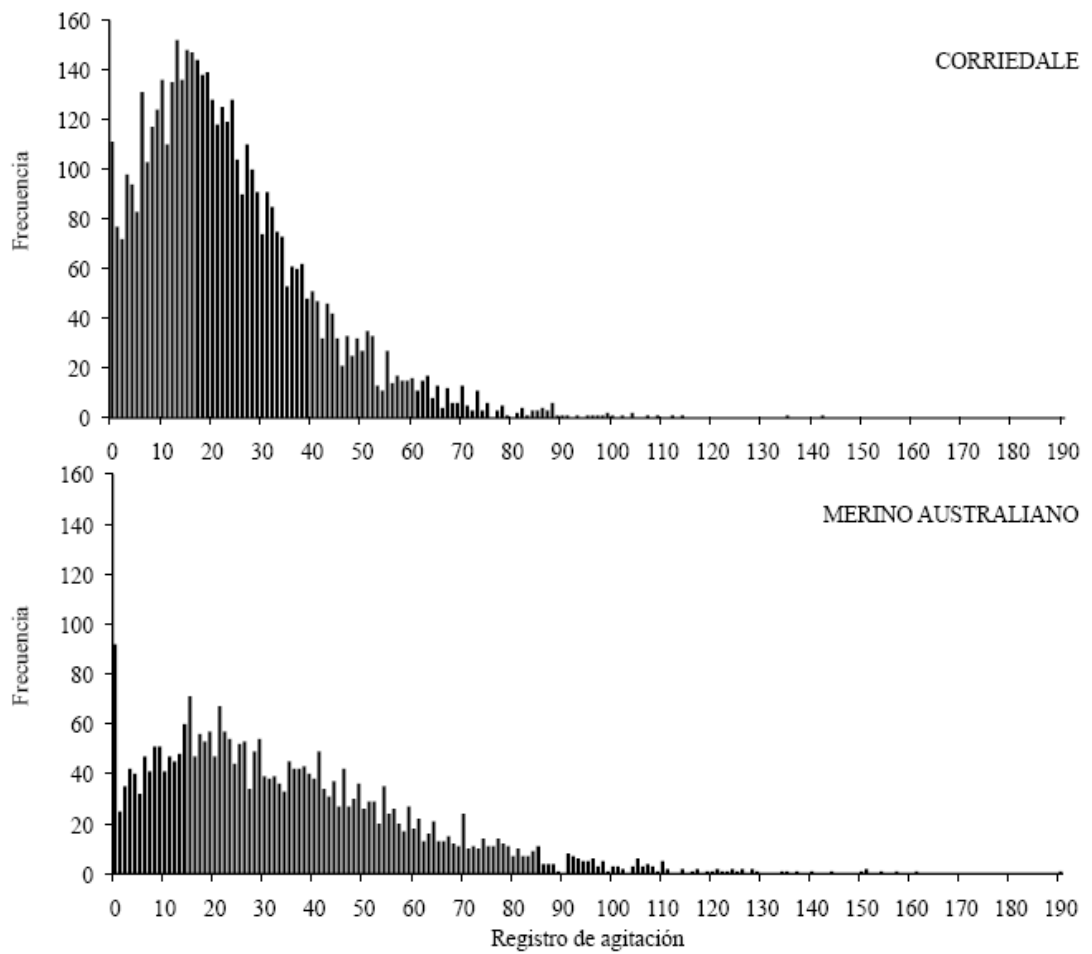


Figura 4. Frecuencia del registro de agitación (por unidad) de corderos Corriedale (n=5.529) y Merino Australiano (n = 3.343) en respuesta al aislamiento con el test del cajón de aislamiento.

Tabla 1. Descripción de los corderos Corriedale con registros completos del SULAR (número total, por sexo, tipo de nacimiento y edad promedio (días) de la progenie 2010-2011)

| Cabaña | | A | B | C | D | E | F | G | Total |
|---------------|------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|--------------|
| Total | | 1.205 | 199 | 992 | 568 | 1.351 | 452 | 195 | 4.962 |
| Progenie (n) | 2010 | 601 | 100 | 465 | 213 | 729 | 199 | 106 | 2.413 |
| | 2011 | 604 | 99 | 527 | 355 | 622 | 253 | 89 | 2.549 |
| Machos (n) | 2010 | 320 | 44 | 229 | 120 | 362 | 101 | 52 | 1.228 |
| | 2011 | 284 | 45 | 234 | 159 | 392 | 122 | 49 | 1.285 |
| Hembras (n) | 2010 | 281 | 56 | 236 | 93 | 367 | 98 | 54 | 1.185 |
| | 2011 | 320 | 54 | 293 | 196 | 230 | 131 | 40 | 1.264 |
| Únicos (n) | 2010 | 452 | 62 | 329 | 192 | 345 | 149 | 60 | 1.589 |
| | 2011 | 411 | 56 | 320 | 305 | 275 | 205 | 46 | 1.618 |
| Mellizos (n) | 2010 | 149 | 38 | 136 | 21 | 384 | 50 | 46 | 824 |
| | 2011 | 193 | 43 | 207 | 50 | 347 | 48 | 43 | 931 |
| Edad (días) | 2010 | 202 | 177 | 175 | 190 | 312 | 179 | 174 | 178 |
| | 2011 | 180 | 179 | 171 | 189 | 374 | 183 | 177 | 181 |

Tabla 2. Descripción de los corderos Merino Australiano con registros completos del SULAR (número total, por sexo, tipo de nacimiento y edad promedio (días) de la progenie 2010-2011)

| Cabaña | | H | I | J | K | L | M | Total |
|---------------|------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|--------------|
| Total | | 637 | 294 | 370 | 639 | 291 | 721 | 2.952 |
| Progenie (n) | 2010 | 320 | — | — | 283 | 291 | 299 | 1.193 |
| | 2011 | 317 | 294 | 370 | 356 | — | 422 | 1.759 |
| Machos (n) | 2010 | 168 | — | — | 144 | 134 | 122 | 568 |
| | 2011 | 158 | 149 | 199 | 170 | — | 189 | 865 |
| Hembras (n) | 2010 | 152 | — | — | 139 | 157 | 177 | 625 |
| | 2011 | 159 | 145 | 171 | 186 | — | 233 | 894 |
| Únicos (n) | 2010 | 295 | — | — | 252 | 238 | 223 | 1.008 |
| | 2011 | 238 | 197 | 263 | 274 | — | 233 | 1.205 |
| Mellizos (n) | 2010 | 25 | — | — | 31 | 53 | 76 | 185 |
| | 2011 | 79 | 97 | 107 | 82 | — | 189 | 554 |
| Edad (días) | 2010 | 181 | — | — | 184 | 146 | 154 | 166 |
| | 2011 | 174 | 182 | 143 | 186 | — | 188 | 175 |

— Cabaña no evaluada en esa generación.

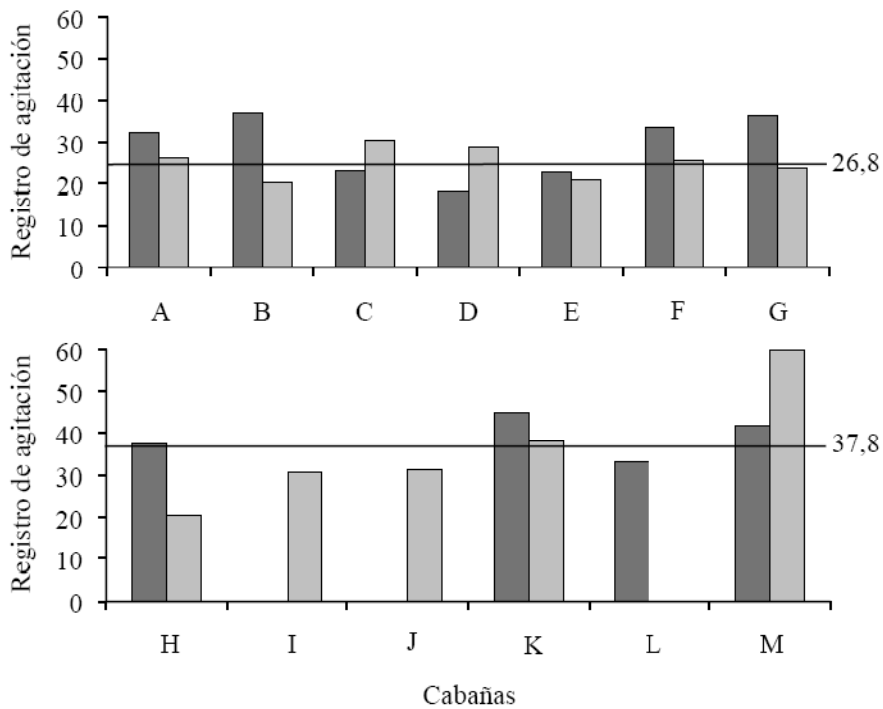


Figura 5. Media general por mínimos cuadrados (—) y media generacional por mínimos cuadrados (2010 barra oscura, 2011 barra clara) de los registros de agitación del conjunto de grupos contemporáneos de corderos Corriedale (A a G) y Merino Australiano (H a M).

El análisis de los contrastes de los efectos no genéticos mostró, tanto para Corriedale como para Merino Australiano, que no hubo diferencia de agitación entre corderos únicos y mellizos, así como tampoco hubo diferencias de agitación entre corderos de madres de 2, 4, 6 y más dientes (Tabla 3). Corderos con mayor edad tenían menor registro de agitación sin embargo esta diferencia no fue relevante, en todos los contrastes la probabilidad de relevancia fue 0 (Tabla 3).

Tabla 3. Contrastes de los efectos no genéticos sobre el temperamento de corderos Corriedale y Merino Australiano, evaluados con la *prueba del cajón de aislamiento*

| Variable | | MP | DEP | IMD95% | 0>P>0 |
|---------------------------|-------|-----------|------------|---------------|--------------------|
| <i>Corriedale</i> | | | | | |
| EM | 2d-4d | 0,51 | 0,90 | -1,29 ; 2,25 | 0,71 |
| | 6d-2d | 0,32 | 0,81 | -1,35 ; 1,85 | 0,65 |
| | 6d-4d | 0,83 | 0,61 | -0,38 ; 2,02 | 0,91 |
| TN | | 0,53 | 0,65 | -0,76 ; 1,76 | 0,21 |
| EC | | -0,02 | 0,03 | -0,07 ; 0,03 | 0,77 |
| <i>Merino Australiano</i> | | | | | |
| EM | 2d-4d | -0,91 | 1,57 | -3,96 ; 2,16 | 0,72 |
| | 2d-6d | 0,63 | 1,43 | -2,16 ; 3,38 | 0,67 |
| | 4d-6d | 1,54 | 1,18 | -0,79 ; 3,86 | 0,90 |
| TN | | 0,74 | 1,12 | -1,37 ; 3,00 | 0,75 |
| EC | | -0,10 | 0,05 | -0,21 ; 0,00 | 0,97 |

EM: edad de la madre (2d-dos dientes, 4d-cuatro dientes, 6d-seis dientes o más); TN: tipo de nacimiento; EC: edad del cordero al momento de la medición; MP: media posterior; DEP: desvío estándar posterior; IMD95%: intervalo de máxima densidad posterior al 95%; 0>P>0: probabilidad de una diferencia positiva entre contrastes.

El contraste entre los GC de hembras y los GC de machos no dio diferencias relevantes en los registros de agitación de los corderos, aunque la probabilidad que las hembras tuvieran mayor registro de agitación que los machos fue alta para ambas razas. Iguales resultados se encontraron al comparar los GC de corderos (por raza) de la progenie 2010 con los GC de corderos de la progenie 2011 (Tabla 4). Los contrastes de los GC progenie 2010 y 2011, dentro de las cabañas, mostraron que solamente dos cabañas tuvieron diferencias relevantes entre generaciones (Tabla 4, Figura 5). Los contrastes entre cabañas, de los GC de corderos de igual generación, se presentan en las tablas 5a, 5b y 6.

Tabla 4. Contrastes entre las cadenas marginales posteriores de los grupos contemporáneos (GC), para las poblaciones de corderos Corriedale y Merino Australiano

| Contrastes | MP | DEP | IMD95% | 0>P>0 | Pr |
|---------------------------|---------------|-------------|------------------------|--------------------|-------------|
| <i>Corriedale</i> | | | | | |
| Hembras – Machos | 1,76 | 0,67 | 0,43 ; 3,07 | 1,00 | 0,00 |
| 2010 – 2011 | 1,60 | 0,88 | -0,05 ; 3,37 | 0,97 | 0,00 |
| 2010 – 2011 intracabaña | | | | | |
| A | 6,18 | 1,75 | 2,62 ; 9,37 | 1,00 | 0,02 |
| B | 16,63 | 2,81 | 11,21 ; 22,16 | 1,00 | 0,99 |
| C | -7,46 | 1,43 | -10,32 ; -4,68 | 1,00 | 0,04 |
| D | -10,75 | 1,90 | -14,64 ; -7,17 | 1,00 | 0,66 |
| E | 1,81 | 1,42 | -1,04 ; 4,52 | 0,90 | 0,00 |
| F | 8,14 | 1,81 | 4,54 ; 11,67 | 1,00 | 0,15 |
| G | 12,67 | 3,08 | 6,84 ; 18,89 | 1,00 | 0,81 |
| <i>Merino Australiano</i> | | | | | |
| Hembras – Machos | 6,28 | 1,62 | 2,89 ; 9,32 | 1,00 | 0,01 |
| 2010 – 2011 | 2,82 | 2,32 | -1,74 ; 7,32 | 0,89 | 0,00 |
| 2010 – 2011 intracabaña | | | | | |
| H | 17,09 | 4,50 | 8,11 ; 25,76 | 1,00 | 0,94 |
| K | 6,84 | 3,99 | -1,00 ; 14,51 | 0,96 | 0,22 |
| M | -18,10 | 2,64 | -23,30 ; -12,98 | 1,00 | 1,00 |

A-M: cabañas; MP: media posterior; DEP: desvío estándar posterior; IMD95%: intervalo de máxima densidad posterior al 95%; 0>P>0: probabilidad de una diferencia positiva entre contrastes; Pr: probabilidad de relevancia (>10 ó <-10).

Tabla 5a. Contrastes entre cabañas del conjunto de GC Corriedale progenie 2010

| Contrastes | MP | DEP | IMD95% | P>0 | Pr |
|-------------------|--------------|-------------|----------------------|---------------|-------------|
| B-D | 19,00 | 2,84 | 13,53 ; 24,64 | 1,00 | 1,00 |
| G-D | 18,43 | 2,87 | 12,93 ; 24,28 | 1,00 | 1,00 |
| F-D | 15,65 | 2,09 | 11,56 ; 19,76 | 1,00 | 1,00 |
| B-E | 14,41 | 2,60 | 9,51 ; 19,59 | 1,00 | 0,96 |
| A-D | 14,29 | 1,93 | 10,41 ; 17,96 | 1,00 | 0,99 |
| B-C | 14,04 | 2,57 | 8,86 ; 18,89 | 1,00 | 0,94 |
| G-E | 13,84 | 2,58 | 8,91 ; 19,04 | 1,00 | 0,93 |
| G-C | 13,47 | 2,57 | 8,36 ; 18,45 | 1,00 | 0,91 |
| F-E | 11,06 | 1,96 | 7,21 ; 14,80 | 1,00 | 0,71 |
| F-C | 10,69 | 2,02 | 6,34 ; 14,62 | 1,00 | 0,63 |
| A-E | 9,70 | 1,98 | 5,96 ; 13,85 | 1,00 | 0,44 |
| A-C | 9,33 | 1,75 | 6,01 ; 12,83 | 1,00 | 0,35 |
| C-D | 4,96 | 1,98 | 0,98 ; 8,81 | 0,99 | 0,01 |
| B-A | 4,71 | 2,46 | -0,27 ; 9,34 | 0,97 | 0,02 |
| E-D | 4,59 | 2,04 | 0,60 ; 8,50 | 0,99 | 0,01 |
| G-A | 4,14 | 2,60 | -0,96 ; 9,22 | 0,94 | 0,01 |
| B-F | 3,35 | 2,89 | -2,03 ; 9,09 | 0,88 | 0,01 |
| G-F | 2,78 | 2,92 | -3,05 ; 8,29 | 0,83 | 0,01 |
| F-A | 1,36 | 2,15 | -2,94 ; 5,46 | 0,74 | 0,00 |
| B-G | 0,57 | 3,20 | -5,64 ; 6,74 | 0,57 | 0,00 |
| C-E | 0,37 | 1,56 | -2,86 ; 3,28 | 0,59 | 0,00 |

A-G: cabañas; MP: media posterior; DEP: desvío estándar posterior; IMD95%: intervalo de máxima densidad posterior al 95%; P>0: probabilidad de una diferencia positiva entre contrastes; Pr: probabilidad de relevancia.

Tabla 5b. Contrastes entre cabañas del conjunto de GC Corriedale progenie 2011

| Contrastes | MP | DEP | IMD95% | P>0 | Pr |
|-------------------|-----------|------------|---------------|---------------|-----------|
| C-B | 10,05 | 2,33 | 5,56 ; 14,72 | 1,00 | 0,51 |
| C-E | 9,64 | 1,66 | 6,25 ; 12,77 | 1,00 | 0,41 |
| D-B | 8,38 | 2,33 | 4,07 ; 13,19 | 1,00 | 0,24 |
| D-E | 7,97 | 1,75 | 4,55 ; 11,39 | 1,00 | 0,13 |
| C-G | 6,66 | 2,42 | 1,72 ; 11,19 | 1,00 | 0,09 |
| A-B | 5,74 | 2,20 | 1,65 ; 10,30 | 1,00 | 0,03 |
| A-E | 5,34 | 1,80 | 1,98 ; 9,09 | 1,00 | 0,00 |
| F-B | 5,14 | 2,55 | -0,05 ; 10,00 | 0,98 | 0,03 |
| D-G | 4,99 | 2,44 | 0,33 ; 9,82 | 0,98 | 0,02 |
| C-F | 4,91 | 1,79 | 1,56 ; 8,54 | 1,00 | 0,00 |
| F-E | 4,73 | 1,88 | 0,95 ; 8,34 | 0,99 | 0,00 |
| C-A | 4,31 | 1,77 | 0,71 ; 7,63 | 0,99 | 0,00 |
| G-B | 3,39 | 2,45 | -1,34 ; 8,25 | 0,92 | 0,00 |
| D-F | 3,24 | 1,58 | 0,19 ; 6,40 | 0,98 | 0,00 |
| G-E | 2,98 | 2,49 | -1,81 ; 7,86 | 0,88 | 0,00 |
| D-A | 2,64 | 1,89 | -0,96 ; 6,42 | 0,92 | 0,00 |
| A-G | 2,35 | 2,32 | -2,27 ; 6,79 | 0,85 | 0,00 |
| G-H | 1,75 | 2,62 | -3,34 ; 6,87 | 0,75 | 0,00 |
| F-D | 1,67 | 1,62 | -1,43 ; 4,90 | 0,85 | 0,00 |
| A-F | 0,61 | 2,07 | -3,50 ; 4,66 | 0,62 | 0,00 |
| E-B | 0,41 | 2,40 | -4,22 ; 5,18 | 0,57 | 0,00 |

A-G: cabañas; MP: media posterior; DEP: desvío estándar posterior; IMD95%: intervalo de máxima densidad posterior al 95%; P>0: probabilidad de una diferencia positiva entre contrastes; Pr: probabilidad de relevancia.

Tabla 6. Contrastes entre cabañas del conjunto de GC Merino Australiano, por progenie (2010 y 2011)

| Contrastes | MP | DEP | IMD95% | P>0 | Pr |
|-------------------|--------------|-------------|----------------------|---------------|-------------|
| <i>2010</i> | | | | | |
| K-L | 11,92 | 4,42 | 3,32 ; 20,53 | 1,00 | 0,66 |
| M-L | 8,54 | 3,25 | 2,18 ; 15,02 | 1,00 | 0,32 |
| K-H | 7,60 | 5,23 | -2,17 ; 18,25 | 0,93 | 0,32 |
| H-L | 4,31 | 6,10 | -7,48 ; 16,40 | 0,76 | 0,17 |
| M-H | 4,22 | 5,60 | -6,77 ; 15,30 | 0,77 | 0,15 |
| K-M | 3,38 | 4,30 | -5,14 ; 11,61 | 0,78 | 0,06 |
| <i>2011</i> | | | | | |
| M-H | 39,42 | 3,12 | 33,38 ; 45,61 | 1,00 | 1,00 |
| M-I | 29,17 | 3,65 | 21,96 ; 36,16 | 1,00 | 1,00 |
| M-J | 28,35 | 3,81 | 21,14 ; 35,95 | 1,00 | 1,00 |
| M-K | 21,56 | 3,47 | 14,89 ; 28,42 | 1,00 | 1,00 |
| K-H | 17,85 | 3,44 | 11,22 ; 24,49 | 1,00 | 0,99 |
| J-H | 11,06 | 3,24 | 4,71 ; 17,31 | 1,00 | 0,63 |
| I-H | 10,24 | 3,31 | 3,76 ; 16,79 | 1,00 | 0,53 |
| K-I | 7,61 | 3,96 | -0,08 ; 15,37 | 0,97 | 0,27 |
| K-J | 6,79 | 4,11 | -1,39 ; 14,67 | 0,95 | 0,22 |
| J-I | 0,82 | 3,85 | -6,84 ; 8,15 | 0,59 | 0,01 |

H-M: cabañas; MP: media posterior; DEP: desvío estándar posterior; IMD95%: intervalo de máxima densidad posterior al 95%; P>0: probabilidad de una diferencia positiva entre contrastes; Pr: probabilidad de relevancia.

La heredabilidad estimada del temperamento, medido con el TCA, fue media para ambas razas, con valores bajos de DEP (Tabla 6). Tanto para Corriedale como para Merino Australiano, la probabilidad de que el temperamento fuera una característica heredable fue del 100% (probabilidad $h^2 > 0 = 1$). La probabilidad de que la heredabilidad fuera clasificada como media fue muy alta para Merino Australiano y algo menor para Corriedale (Tabla 7).

Tabla 6. Estimaciones de las distribuciones posteriores marginales de la varianza genética aditiva (VA), varianza fenotípica (VP) y heredabilidad (h^2) del temperamento en corderos Corriedale y Merino Australiano de Uruguay, evaluados con el *test del cajón de aislamiento*

| Raza | MP | DEP | IMD95% |
|---------------------------|-----------|------------|---------------|
| <i>Corriedale</i> | | | |
| VA | 49,1 | 14,2 | 24,5 ; 77,9 |
| VP | 269,6 | 6,7 | 256,6 ; 283,0 |
| h^2 | 0,18 | 0,05 | 0,09 ; 0,28 |
| <i>Merino Australiano</i> | | | |
| VA | 168,1 | 36,5 | 102,7 ; 241,7 |
| VP | 535,2 | 17,4 | 502,1 ; 569,3 |
| h^2 | 0,31 | 0,06 | 0,20 ; 0,44 |

MP: media posterior; DEP: desvío estándar posterior; IMD95%: intervalo de máxima densidad posterior al 95%.

Tabla 7. Probabilidad de que la distribución marginal posterior de la heredabilidad del temperamento fuera baja, media o alta, para la población Corriedale y Merino Australiano

| Raza | Probabilidad de heredabilidad | | |
|--------------------|--------------------------------------|--------------|-------------|
| | Baja | Media | Alta |
| Corriedale | 0,28 | 0,72 | 0,00 |
| Merino Australiano | 0,00 | 0,91 | 0,09 |

Valores de heredabilidad: baja = $h^2 < 0,15$; media = $0,15 < h^2 \leq 0,40$; alta = $h^2 > 0,40$ (Cardellino y Rovira, 1989).

4. DISCUSIÓN

4.1 DETERMINACIÓN DEL TEMPERAMENTO EN CORDEROS

La distribución de los registros de agitación, medidos por el TCA, en corderos Corriedale y Merino Australiano tuvo una asimetría positiva, donde los datos de agitación menores a la media se concentraron, mientras los valores mayores a la media tendieron a dispersarse (distribución sesgada a la derecha). La media de temperamento de Merino Australiano fue de 12 puntos por encima de la media de temperamento de Corriedale, y la dispersión de los datos también superó a la encontrada para corderos Corriedale. Estos resultados sugieren que los corderos de la población Corriedale evaluada serían más calmos que los corderos Merino Australiano. Esta variación global de reactividad entre poblaciones se podría atribuir a diferencias debido a la raza (Blache y Ferguson 2005b, Grandin y Deesing 1998b, Voisinet *et al.* 1997) y a la historia de vida de los animales en los establecimientos (del Campo 2011, Réale *et al.* 2007, Boissy 1998, Grandin y Deesing 1998b).

En Australia, las medias de temperamento, medido con el TCA en diferentes razas, fueron 55 para Poll Dorset, 63 para Border Leicester, 65 para Merino, 62 en Poll Merino, 88 en White Suffolk, entre otros (Blache y Ferguson, 2005a). De acuerdo a estos valores, los corderos Corriedale y Merino Australiano de Uruguay serían en promedio animales calmos en comparación con los ovinos en Australia, ya que los promedios de registro de agitación en este trabajo estuvieron muy por debajo de los registros de las majadas de ese país. Esta diferencia en los promedios agitación entre majadas uruguayas y australianas podría estar dada porque en Australia el manejo es diferente y porque las áreas donde se crían las ovejas son más extensas y las majadas más grandes (esto podría llevar a una menor interacción hombre-ovino en comparación a Uruguay) (Meat & Livestock Australia 2012, Kilgour *et al.* 2008).

En Australia se definió una escala de clasificación de temperamento (Dominique Blache, comunicación personal, 14 de marzo de 2013) basada en

mediciones realizadas con el TCA en aproximadamente 20.000 ovinos Merino Australiano, donde animales con menos de 40 registros de agitación fueron considerados calmos y animales con más de 65 registros de agitación como nerviosos; valores intermedios correspondían a ovinos de reactividad moderada. De acuerdo a la escala australiana los corderos evaluados con el TCA en Uruguay se clasificarían en su gran mayoría como de reactividad baja a media, por lo que no estaría describiendo adecuadamente a las poblaciones uruguayas. Sin embargo, una escala nacional podría ser una buena herramienta guía para clasificar las poblaciones de ovinos según su reactividad. El criterio de construcción de la escala nacional se podría basar en la mediana del total de corderos nacionales evaluados (8.872 corderos) y sus rangos intercuartiles. De acuerdo a esto los rangos de clasificación sugeridos serían los siguientes: registros de agitación iguales o menores a 14 indicarían animales calmos (menos reactivos, menos temperamentales), registros iguales o superiores de 40 indicarían animales nerviosos (más reactivos al aislamiento social, más temperamentales) y registros intermedios (desde 15 a 39) se clasificarían como animales de reactividad moderada.

4.2 EFECTOS NO GENÉTICOS

Tanto el tipo de nacimiento como la edad de la madre al momento del parto no influyeron en el temperamento de su descendencia, lo que concuerda con lo reportado por Blache y Ferguson (2005a, 2005b). La edad del cordero si bien dio diferencias en la población de Merino Australiano evaluada, esta diferencia no fue relevante. El valor obtenido de la media posterior de los coeficientes de regresión de la edad de los corderos Merino Australiano (Tabla 3) indicó que la disminución del registro de agitación por día de aumento de edad no fue relevante desde el punto de vista estadístico y tampoco se podría considerar relevante desde el punto de vista biológico. Aunque algunos estudios sugieren que animales jóvenes son más temerosos frente al aislamiento social (Blache y Ferguson, 2005a), no se ha encontrado información que indique si la disminución de agitación que hallaron fue relevante más allá del resultado estadístico. Por lo tanto, sería recomendable realizar

mediciones repetidas en el tiempo a lo largo de la vida de los animales, para establecer si el temperamento varía y cuál es el tiempo mínimo necesario para detectar esa variación.

Los resultados de los contrastes entre los GC podrían estar indicando que el sexo de los animales no estaría influyendo en el temperamento de los corderos. No obstante, otros estudios indicaron diferencia de temperamento entre machos y hembras, donde las ovejas serían más nerviosas o reactivas que los carneros, llegando en algunos casos a diferencias de más de 12 o 24 registros de agitación para las ovejas (Blache y Ferguson 2005a, 2005b). Esta discordancia en los resultados es posible que esté asociada a la diferencia de edad de los animales (este estudio se realizó en animales no maduros sexualmente) y a que el efecto sexo podría estar confundido con el resto de los componentes que integran los GC.

La mayoría de las cabañas no presentaron diferencias relevantes de agitación entre los GC de corderos de diferente generación. Sin embargo, las cabañas B y M presentaron diferencias relevantes de agitación entre generaciones y la cabaña H presentó una diferencia de agitación casi relevante ($Pr=0,94$). Se podría pensar que las diferencias en temperamento entre años en estas cabañas hayan sido debido a variación del manejo de los corderos, dado que el manejo y la experiencia previa influyen en el temperamento de los animales (del Campo 2011, Strutt 2002). Por otro lado, las diferencias dentro de una cabaña también podrían deberse a condiciones meteorológicas extremas (calor) que podrían haber reducido la reactividad del animal en el momento de la medición (Dwyer, 2008a). Sin embargo, no había información disponible en este estudio que pudiera explicar las diferencias observadas.

Con respecto a los contrastes entre GC de igual generación pero diferente cabaña, la mayoría de las diferencias tampoco resultaron relevantes. Las diferencias que sí lo fueron, podrían estar indicando diferencias ambientales y de manejo en las majadas (alimentación y habituación a la presencia humana), factores que afectarían el temperamento de los animales de producción (del Campo 2011, Hoppe *et al.* 2010, Grandin 1998). En base a esto habría que profundizar en el análisis de aspectos de

manejo que pudieran influir en la reactividad de los ovinos: tamaño de lote de manejo, tamaño de potreros y densidad de carga, tipo de alimentación (campo natural o mejorado, con o sin suplementación) (del Campo, 2011), frecuencia de traída a las mangas, tipo de arreo de los animales (como ser: perros, caballos, motos, camionetas, ruidos) (Grandin, 1998), frecuencias de rotación del personal que los maneja y número de animales a cargo de cada persona.

4.3 HEREDABILIDAD DEL TEMPERAMENTO

Si bien la heredabilidad del temperamento fue mayor para la población de corderos Merino Australiano que para la de Corriedale, se puede clasificar al temperamento de las dos poblaciones evaluadas como una categoría de comportamiento con un nivel medio de heredabilidad. Esto, sumado al resultado obtenido al evaluar la probabilidad de categorizar la heredabilidad en baja, media y alta, permite confirmar la hipótesis de que el temperamento es una característica heredable. En general, las estimaciones de heredabilidad moderada obtenidas en este estudio fueron consistentes con estimaciones de heredabilidad realizadas en ovejas adultas (Plush *et al.*, 2011) y otras especies productivas (Holl *et al.* 2010, Oki *et al.* 2007, Boissy *et al.* 2005, Le Neindre *et al.* 1995, Burrow *et al.* 1988), usando varios test de temperamento. Utilizando el mismo test de evaluación (PCA) en Australia, se han reportado para ovinos diferentes valores de heredabilidad según la raza: para Border Leicester se reportó una heredabilidad de 0,14; White Suffolk 0,29; Merino 0,38 (Blache y Ferguson, 2005a) y 0,20 (Plush *et al.*, 2011). Por lo tanto, los valores de heredabilidad observados para las poblaciones de corderos Corriedale (0,18) y corderos Merino Australiano (0,31) de Uruguay se encuentran dentro del rango de valores de heredabilidad reportados para otras razas ovinas.

Aunque se sugiere que animales altamente reactivos y prudentes podrían ser menos susceptibles a la depredación (Bickell *et al.*, 2010), las ventajas de la selección por temperamento calmo, o no, dependerá de los objetivos de cada productor. Igualmente, sería necesario continuar generando información sobre el temperamento ovino en Uruguay y correlacionarlo con otras características

productivas. Esto permitiría cuantificar la importancia económica del temperamento como característica para incluirlo en los programas de selección ó su relación con otros aspectos productivos (reproducción, fisiología, sanidad y bienestar animal). Por consiguiente y considerando los resultados de dispersión y heredabilidad del temperamento obtenido en este estudio, como un primer aporte en el avance de información sobre temperamento ovino en Uruguay, en un futuro se podría evaluar la viabilidad de seleccionarlas majadas uruguayas en base al temperamento de los animales.

5. CONCLUSIONES

El temperamento de los corderos Corriedale y Merino Australiano en Uruguay, medido con la *prueba del cajón de aislamiento*, es una característica del comportamiento que varía entre poblaciones y presenta una heredabilidad media.

A su vez, el temperamento no estaría relacionado con la edad de las madres, el tipo de parto (único o múltiple), ni la edad de los corderos. Sí estaría relacionado con algunos de los conjuntos majada-año-sexo-lote de manejo.

6. BIBLIOGRAFÍA

- Aguilar NM, Balbuena O, Kucseva D, Navamuel JM. 2004. Evaluación del temperamento en bovinos cruza cebú. En: Encuentro Anual de Etología - Comportamiento e Desenvolvimento Sustentável (22, 2004, Campo Grande, Brasil). Anais. pp 1-4.
- Bickell S, Poindrón P, Nowak R, Ferguson D, Blackberry M, Blache D. 2011. Maternal Behaviour and Peripartum Levels of Oestradiol and Progesterone Show Little Difference in Merino Ewes Selected for Calm or Nervous Temperament Under Indoor Housing Conditions. *Animal*. 5 (4): 608-614.
- Bickell S, Durmic Z, Blache D, Vercoe PE, Martin GB. 2010. Rethinking the Management of Health and Reproduction in Small Ruminants. En: World Buiatrics Congress (26th, 2010, Santiago de Chile). pp 317-325.
- Bickell S, Nowak R, Poindrón P, Sèbe F, Chadwick A, Ferguson D, Blache D. 2009. Temperament Does Not Affect the Overall Establishment of Mutual Preference Between the Mother and Her Young in Sheep Measured in a Choice Test. *Developmental Psychobiology*. 51 (5): 429-438.
- Blache D, Bickell S. 2010. Temperament and Reproductive Biology: Emotional Reactivity and Reproduction in Sheep. *Revista Brasileira de Zootecnia*. 39 (suplemento especial): 401-408.
- Blache D, Hart K, Chadwick A, Sèbe F, de St Torre T, Poindrón P, Nowak R, Ferguson D. 2006. Interaction Between Temperament and Reproductive Performance. En: Juengel JL, Murray JF, Smith MF (Eds.). *Reproduction in Domestic Ruminants VI*. Nottingham: Nottingham University Press. 525.
- Blache D, Ferguson D. 2005a. Genetic Estimates for Temperament Traits in Sheep Breeds. Final Report. Meat & Livestock Australia. 18 p.

- Blache D, Ferguson D. 2005b. Increasing Sheep Meat Production Efficiency and Animal Welfare by Selection for Temperament. Final Report. Meat & Livestock Australia. 23 p.
- Blache D, Ferguson D. 2005c. Towards Improving Welfare of Farmed Sheep: Simple Assessment and Heritability of Emotional Reactivity. From Darwin to Dawkins: The Science and Implications of Animal Sentience (2nd, 2005, Queen Elizabeth, London).
- Blackshaw J. 2003. Behavioural Profiles of Domestic Animals. Sheep. En: Blackshaw J. (Ed.). Notes on some Topics in Applied Animal Behaviour. [En línea]. 15 junio 2013. <http://animalbehaviour.net/JudithKBlackshaw/JKBlackshawWholeBook.pdf>.
- Boissy A, Manteuffel G, Bak Jensen M, Oppermann Moe R, Spruijt B, Keeling L, Winckler C, Forkman B, Dimitrov I, Langbein J, Bakken M, Veissier I, Aubert A. 2007a. Review: Assessment of Positive Emotions in Animals to Improve Their Welfare. *Physiology and Behavior*. 92: 375-397.
- Boissy A, Arnould C, Chaillou E, Désiré L, Duvaux-Ponter C, Greiveldinger L, Leterrier C, Richard S, Roussel S, Saint-Dizier H, Meunier-Salaün MC, Valance D, Veissier I. 2007b. Emotions and Cognition: a New Approach to Animal Welfare. *Animal Welfare*. 16 (S): 37-43.
- Boissy A, Fisher AD, Bouix J, Hinch GN, Le Neindre P. 2005. Genetics of Fear in Ruminant Livestock. *Livestock Production Science*. 93: 23-32.
- Boissy A. 1998. Fear and Fearfulness in Determining Behavior. En: Grandin T. (Ed.). *Genetics and the Behavior of Domestic Animals*. San Diego, California: Academic Press. 67-111.

- Boissy A, Bouissou MF. 1995. Assessment of Individual Differences in Behavioural Reactions of Heifers Exposed to Various Fear-eliciting Situations. *Applied Animal Behaviour Science*. 46: 17-31.
- Burnham K, Anderson D. 2002. *Model Selection and Multi-Model Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. New York: Springer-Verlag. 488.
- Burrow H, Seifert G, Corbet N. 1988. A New Technique for Measuring Temperament in Cattle. *Proceeding of the Australian Society of Animal Production*. 17: 154-157.
- Cardellino R, Rovira J. 1989. *Mejoramiento genético animal*. Montevideo: Hemisfério Sur. 253.
- Carranza J. 1994. Sistemas de apareamiento y selección sexual. En: Carranza J. (Ed.). *Etología: introducción a la ciencia del comportamiento*. Cáceres: Universidad de Extremadura. 363-406.
- Cassini M, Hermitte G. 1994. Etología aplicada a la producción animal. En: Carranza J. (Ed.). *Etología: introducción a la ciencia del comportamiento*. Cáceres: Universidad de Extremadura. 469-491.
- De Graaf SP. 2010. Reproduction. En: Cottle DJ. (Ed.). *International Sheep and Wool Handbook*. Nottingham: NottinghamUniversityPress. 189-222.
- Del Campo M. 2011. Temperamento-Bienestar animal-Calidad de producto. *Revista INIA*. 24:11-17.
- DICOSE. División Contralor de Semovientes. Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. 2012. [En línea]. 11 julio 2013. http://www.mgap.gub.uy/DGSG/DICOSE/Informe2012/DJ2012_Total Nacional.pdf.
- Dobson H, Smith R. 2000. What is Stress, and how does it Affect Reproduction? *Animal Reproduction Science*. 60: 743-752.

- Drews C. 1993. The Concept and Definition of Dominance in Animal Behavior. *Behaviour*. 125 (3/4): 283-313.
- Dwyer CM. 2008a. Environment and the Sheep. Breed Adaptations and Welfare Implications. En: Dwyer CM. (Ed.). *The Welfare of Sheep*. Edinburgh: Springer. 41-79.
- Dwyer CM. 2008b. Genetic and Physiological Determinants of Maternal Behavior and Lamb Survival: Implications for Low-input Sheep Management. *Journal of Animal Science*. 86 (E. Suppl.): E246-E258.
- Dwyer CM, Lawrence AB. 2008. Introduction to Animal Welfare and the Sheep. En: Dwyer CM. (Ed.). *The Welfare of Sheep*. Edinburgh: Springer. 1-40.
- Fisher A, Matthews L. 2001. The Social Behaviour of Sheep. En: Keeling LJ, HW Gonyou HW. (Eds.). *Social Behaviour in Farm Animals*. Wallingford: CABI Publishing. 211-245.
- Fordyce G, Goddard M, Seifert G. 1982. The Measurement of Temperament in Cattle and the Effect of Experience and Genotype. *Proceedings of the Australian Society of Animal Production*. 14: 329-332.
- Forkman B, Boissy A, Meunier-Salaun MC, Canali E, Jones RB. 2007. A Critical Review of Fear Tests Used on Cattle, Pigs, Sheep, Poultry and Horses. *Physiology and Behavior*. 92: 340-374.
- Forkman B. 2002. Learning and Cognition. En: Jensen P. (Ed.). *The Ethology of Domestic Animals. An Introductory Text*. Wallingford: CABI Publishing. 51-64.
- Genética Ovina. 2013. Evaluaciones genéticas ovinas. [En línea]. 10 mayo 2013. <http://www.geneticaovina.com.uy/index.php>.

- Geweke J. 1992. Evaluating the Accuracy of Sampling-based Approaches to the Calculation of Posterior Moments (with discussion). En: Bernardo JM, Berger JO, Dawid AP, Smith AF. (Eds.). Bayesian Statistics. UK: Oxford University Press. 169-193.
- Goodnight JH, Harvey WR. 1997. Least Square Means in the Fixed Effect General Model. SAS Technical Report R-103. Cary NC: SAS Institute Inc. 9.
- Grandin T. 1998. Review: Reducing Handling Stress Improves Both Productivity and Welfare. The Professional Animal Scientist.[En línea]. 15 octubre 2013. <http://www.grandin.com/references/reduce.hand.stress.html>.
- Grandin T, Deesing M. 1998a. Behavioral Genetics and Animal Science. En: Grandin T. (Ed.). Genetics and the Behavior of Domestic Animals. San Diego, California: Academic Press. 1-30.
- Grandin T, Deesing M. 1998b. Genetics and Behavior during Handling, Restraint, and Herding. En: Grandin T. (Ed.). Genetics and the Behavior of Domestic Animals. San Diego, California: Academic Press. 113-144.
- Gräser-Herrmann C y Sambras HH. 2001. The Social Behaviour of East Friesian Dairy Sheep in Larger Groups. Archiv Tierzucht. 44 (4): 421-433.
- Greeff J, Kinghorn BP, Brown D. 2010. Breeding and Selection. En: Cottle DJ. (Ed.). International Sheep and Wool Handbook. Nottingham: Nottingham University Press. 165-188.
- Hart K, Contou C, Blackberry M. 2009. Merino Ewes Divergently Selected for Calm Temperament Have a Greater Concentration of Immunoglobulin G in Their Colostrum Than Nervous Ewes. Proceedings of the Association for the Advancement of Animal Breeding and Genetics. 18: 576-579.

- Hart K, Chadwick A, Sèbe F, Poindrón P, Nowak R, Blache D. 2006. Colostrum Quality of Ewes of Calm Temperament this not Responsible for Low Lamb Mortality. *Australian Journal of Experimental Agriculture*. 46: 827-829.
- Hawken PAR, Fiol C, Blache D. 2012. Genetic Differences in Temperament Determine Whether Lavender Oil Alleviates or Exacerbates Anxiety in Sheep. *Physiology & Behavior*. 105: 1117-1123.
- Ellen ED, Ducrocq V, Ducro BJ, Veerkamp RF, Bijma P. 2010. Genetic Parameters for Social Effects on Survival in Cannibalistic Layers: Combining Survival Analysis and a Linear Animal Model. *Genetics Selection Evolution*. 42:27.
- Ellen ED, Muir WM, Teuscher F, Bijma P. 2007. Genetic Improvement of Traits Affected by Interactions Among Individuals: Sib Selection Schemes. *Genetics*. 176: 489-499.
- Erhard H, Fabrega E, Stanworth G, Elston D. 2004. Assessing Dominance in Sheep in a Competitive Situation: Level of Motivation and Test Duration. *Applied Animal Behaviour Science*. 85(3-4): 277-292.
- Holl J, Rohrer G, Brown-Brandl T. 2010. Estimates of Genetic Parameters Among Scale Activity Scores, Growth, and Fatness in Pigs. *Journal of Animal Science*. 88 (2): 455-459.
- Hoppe S, Brandt H, König S, Erhardt G, Gauly M. 2010. Temperament Traits of Beef Calves Measured Under Field Conditions and their Relationships to Performance. *Journal of Animal Science*, 88 (6): 1982-1989.
- Ivanov I, Djorbineva M, Sotirov L, Tanchev S. 2005. Influence of Fearfulness on Lysozyme and Complement Concentrations in Dairy Sheep. *Revue de Médecine Veterinaire*. 156: 8-9.

- Ivanov I, Djorbineva M. 2003. Assessment of Welfare, Functional Parameters of the Udder, Milk Productive and Reproductive Traits in Dairy Ewes of Different Temperament. *Bulgarian Journal of Agricultural Science*. 9: 711-715.
- Kadel MJ, Johnston DJ, Burrow HM, Graser HU, Ferguson DM. 2006. Genetics of Flight Time and Other Measures of Temperament and Their Value as Selection Criteria for Improving Meat Quality Traits in Tropically Adapted Breeds of Beef Cattle. *Australian Journal of Agricultural Research*. 57: 1029-1035.
- Keeling L, Jensen P. 2002. Behavioural, Disturbances, Stress and Welfare. En: Jensen P. (Ed.). *The Ethology of Domestic Animals. An Introductory Text*. Wallingford: CABI Publishing. 79-98.
- Kilgour RJ, Waterhouse T, Dwyer CM, Ivanov ID. 2008. Farming System for Sheep Production and their Effect on Welfare. En: Dwyer CM. (Ed.). *The Welfare of Sheep*. Edinburgh: Springer. 213-265.
- Kinsella J. 2003. Learning Performance of a Spatial Discrimination and Memory Task of Merino Sheep Selected for Calm or Nervous Temperament. Bachelor Thesis. Perth, Australia. University of Western Australia. 51 p.
- Le Neindre P, Trillat G, Sapat J, Mbissiert F, Bonnet J, Chupins M. 1995. Individual Differences in Docility in Limousin Cattle. *Journal of Animal Science*. 73: 2249-2253.
- Lennon K, Hebart M, Brien F, Hynd P. 2009. The Genetics of Temperament Traits in Merino Sheep. *Proceedings of the Association of the Advancement of Animal Breeding and Genetics*. 18: 96-99.
- Lindberg C. 1995. Animal Behaviour and Animal Welfare. *Journal of Biological Education*. 29 (1): 16.

- Lynch JJ, Hinch GN, Bouissou MF, Elwin RL, Green GC, Davies HI. 1989. Social Organization in Young Merino and Merino X Border Leicester Ewes. *Applied Animal Behaviour Science*. 22: 49-63.
- Mason G. 1991. Stereotypies: A Critical Review. *Animal Behaviour*. 41: 1015-1037.
- Mateos C. 1994. El bienestar animal. Una evaluación científica del sufrimiento animal. En: Carranza J. (Ed.). *Etología: introducción a la ciencia del comportamiento*. Cáceres: Universidad de Extremadura. 493-527.
- Meat & Livestock Australia. 2012. Sheep. [En línea]. 04 octubre 2013. <http://www.mla.com.au/Cattle-sheep-and-goat-industries/Industry-overview/Sheep>.
- Misztal I, Tsuruta S, Strabel T, Auvray B, Druet T, Lee DH. 2002. BLUPF90 and Related Programs (BGF90). World Congress for the Genetic of Applied Livestock Production (7^o, 2002. Montpellier, France). CD ROM comunicación. 28-07.
- Murphy PM. 1999. Maternal Behaviour and Rearing Ability of Merino Ewes Can be Improved by Strategic Feed Supplementation During Late Pregnancy and Selection for Calm Temperament. PhD Thesis. Perth, Australia. University of Western Australia. 234 p.
- Murphy PM, Purvis IW, Lindsay DR, Le Neindre P, Orgeur P, Poindrón P. 1994. Measures of Temperament are Highly Repeatable in Merino Sheep and Some are Related to Maternal Behaviour. *Proceedings of the Australian Society of Animal Production*. 20: 247-250.
- Murray T. 2003. Selection on Temperament Improves the Grazing Behaviour and Feeding Efficiency of Merino Sheep. Bachelor Thesis. Perth, Australia. University of Western Australia. 45 p.

- Norbis H. 2009. Pastoreo controlado en la invernada de los corderos. Una alternativa para aumentar la producción cuando el forraje de calidad es escaso. *Lana Noticias-SUL*. 152: 20-23.
- Nowak R, Porter R, Blache D, Dwyer CM. 2008. Behaviour and the Welfare of the Sheep. En: Dwyer CM (Ed.). *The Welfare of Sheep*. Edinburgh: Springer. 81-134.
- Oki H, Kusunose R, Nakaoka H, Nishiura A, Miyake T, Sasaki Y. 2007. Estimation of Heritability and Genetic Correlation for Behavioural Responses by Gibbs Sampling in the Thoroughbred Racehorse. *Journal of Animal Breeding and Genetics*. 124: 185-191.
- Pajor F, Szentléleki A, Láczó E, Tözsér J, Póti P. 2008. The Effect of Temperament on Weight Gain of Hungarian Merino, German Merino and German Blackhead Lambs. *Archives of Animal Breeding*. 51 (3): 247-254.
- Parma R. 2013. Situación del Mercado Lanero. *Lana Noticias-SUL*. 163: 31-33.
- Plush K, Hebart M, Brien F, Hynd P. 2011. The Genetics of Temperament in Merino Sheep and Relationships with Lamb Survival. *Applied Animal Behaviour Science*. 134: 130-135.
- Poindrón P. 2001. El control fisiológico de la conducta maternal al momento del parto en ovinos y caprinos. En: Velázquez J. (Ed.). *Biología de la Reproducción II*. México: UAM-PUIS. 301-322.
- Putu IG. 1989. Maternal Behaviour in Merino Ewes During the First Two Days After Parturition and Survival of Lambs. PhD Thesis. Perth, Australia. University of Western Australia. 165 p.
- Réale D, Sol D, McDougall PT, Dingemanse NJ. 2007. Integrating Animal Temperament Within Ecology and Evolution. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*. 82: 291-318.

- Redondo T. 1994. Comunicación: teoría y evolución de las señales. En: Carranza J. (Ed.). *Etología: introducción a la ciencia del comportamiento*. Cáceres: Universidad de Extremadura. 255-297.
- Reefmann N, Bütikofer Kaszàs F, Wechsler B, Gygax L. 2009a. Physiological Expression of Emotional Reactions in Sheep. *Physiology and Behavior*. 98: 235-241.
- Reefmann N, Wechsler B, Gygax L. 2009b. Behavioural and Physiological Assessment of Positive and Negative Emotion in Sheep. *Animal Behaviour*. 78: 651-659.
- Reefmann N, BütikoferKaszàs F, Wechsler B, Gygax L. 2009c. Ear and Tail Postures as Indicators of Emotional Valence in Sheep. *Applied Animal Behaviour Science*. 118: 199-207.
- Reverter A, Johnston DJ, Ferguson DM, Perry D, Goddard ME, Burrow HM, Oddy VH, Thompson JM, Bindon BM. 2003. Genetic and Phenotypic Characterisation of Animal, Carcass, and Meat Quality Traits from Temperate and Tropically Adapted Beef Breeds. Correlations Among Animal, Carcass, and Meat Quality Traits. *Australian Journal of Agricultural Research*. 54: 149-158.
- Rutter SM. 2002. Behaviour of Sheep and Goats. En: Jensen P. (Ed.). *The Ethology of Domestic Animals. An Introductory Text*. Wallingford: CABI Publishing. 145-158.
- Sart S, Bencini R, Blache D, Martin GB. 2004. Calm Ewes Produce Milk With More Protein than Nervous Ewes. En: Biennial Conference of the Australian Society of Animal Production (25°, 2004, Melbourne, Australia). *Animal Production in Australia*. Melbourne. CSIRO Publishing. pp 307.

- Simm G, Conington J, Bishop SC, Dwyer CM, Pattinson S. 1996. Genetic Selection for Extensive Conditions. *Applied Animal Behaviour Science*. 49: 47-59.
- Sloman A. 2001. Beyond Shallow Models of Emotion. *Cognitive Processing*. 2: 177-198.
- Smith B. 2005. Bayesian Output Analysis Program (BOA), Version 1.1.5. The University of Iowa. United States.
- Sorensen D, Gianola D. 2002. Likelihood, Bayesian, and MCMC methods in quantitative genetics. New York: Springer. 740.
- Squires VR, Daws GT. 1975. Leadership and Dominance Relationships in Merino and Border Leicester Sheep. *Applied Animal Ethology*.1: 263-274.
- Strutt J. 2002. Feeding Behaviour of Sheep of Different Temperaments in a Simulated Feedlot. Bachelor Thesis. Perth, Australia. The University of Western Australia. 53 p.
- Swaigood R, Shepherdson D. 2006. Environmental Enrichment as a Strategy for Mitigating Stereotypies in Zoo Animals: A Literature Review and Meta-analysis. En: Mason G, Rushen J (Eds.). *Stereotypic Animal Behaviour. Fundamentals and Applications to Welfare*. London: CABI. 256-285.
- Torres MG, Alejos JI, Ortega ME, Reyes B. 2002. Importancia de la dominancia social en el ganado productor de leche. *Revista Chapingo Serie Zonas Aridas*. 3 (1): 53-58.
- Turner SP, Gibbons JM, Haskell MJ. 2011. Developing and Validating Measures of Temperament in Livestock. En: Inoue-Murayama M, Kawamura S, Weiss A. (Eds.). *Genes on Animal Behavior. Social Structures, Personalities, Communication by Color*. Inuyama: Springer. 201-224.

- Ungerfeld R, Núñez ML. 2011. Jerarquía y dominancia en grupos de carneros: establecimiento y efectos sobre la reproducción. *Veterinaria*. 48 (184): 11-16.
- Vandehede I, Bouissou M. 1993. Sex Differences in Fear Reactions in Sheep. *Applied Animal Behaviour Science*. 37: 39-55.
- Van Lier E, Zambra N, Blache D. 2011. Nuevo test para el estudio comportamental de *Ovisaries*. En: Jornadas Uruguayas de Comportamiento Animal (3º, 2011, Montevideo). JUCA III. Montevideo. Artes gráficas S.A. p 105.
- Van Lier E, Hart K, Viñoles C, Paganoni B, Blache D. 2007. Ovejas Merino calmas tienen más gestaciones múltiples que las nerviosas debido a una mayor tasa ovulatoria (resultados preliminares). En: Jornadas Uruguayas de Buiatría (35º, 2007, Paysandú). XXXV Jornadas Uruguayas de Buiatría. Central de Impresiones Ltda. Montevideo. pp 315-317.
- Vaz-Ferreira R. 1984. Etología: el estudio biológico del comportamiento animal. Washington DC: Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. 150.
- Veissier I, Boissy A, Désiré L, Greiveldinger L. 2009. Animal's Emotions: Studies in Sheep Using Appraisal Theories. *Animal Welfare*, 18: 347 - 354.
- Voisinet BD, Grandin T, Tatum JD, O'Connor SF, Struthers JJ. 1997. Feedlot Cattle with Calm Temperaments Have Higher Average Daily Gains Than Cattle with Excitable Temperaments. *Journal of Animal Science*. 75: 892-896.
- Weary D, Fraser D. 2002. Social and Reproductive Behavior. En: Jensen P. (Ed.). *The Ethology of Domestic Animals. An Introductory Text*. Wallingford: CABI Publishing. 65-77.