

MEJORA GENÉTICA DEL COMPORTAMIENTO Y DEL BIENESTAR DEL GANADO RUMIANTE

Jesús Piedrafita ¹ y Xavier Manteca ²

¹ Departament de Ciència Animal i dels Aliments, UAB

² Departament de Biologia Cel·lular, Fisiologia i Immunologia, UAB
08193-Bellaterra, Barcelona

INTRODUCCIÓN

La preocupación por el bienestar de los animales de granja ha aumentado considerablemente en los últimos años en Europa y en otros países (Appleby y col., 1992). En el caso concreto de la Unión Europea, esta preocupación se ha traducido en la elaboración de varias directivas que establecen las normas mínimas para la protección de los animales de granja, tanto en las explotaciones ganaderas como durante el transporte y sacrificio; dichas directivas son de cumplimiento obligatorio en todos los estados miembros de la UE. Además, la exigencia por parte de los consumidores de que se garantice el bienestar de los animales se ha convertido en un condicionante importante en producción animal, especialmente en los países del norte de Europa, si bien parece que esta diferencia norte – sur es cada vez menos marcada (hay un proyecto europeo reciente al respecto). La preocupación por el bienestar animal aumenta conforme más rica y urbana es una sociedad; por lo tanto, todo parece indicar que los consumidores españoles estarán cada vez más sensibilizados sobre este tema y, en consecuencia, el bienestar animal se convertirá en un aspecto importante más allá de requerimientos legales.

Concepto de bienestar animal

El estudio del bienestar animal puede abordarse desde distintos puntos de vista. Algunos autores (Duncan, 1996) definen bienestar como ausencia de sufrimiento; aunque esta definición tiene la ventaja de ser muy intuitiva, presenta la dificultad de que el sufrimiento de un animal no puede cuantificarse de forma objetiva. Por esta razón, otros autores adoptan una perspectiva más amplia y definen el bienestar como una medida de la adaptación de los animales a su ambiente (Broom, 1986). De acuerdo con esta definición, un animal puede encontrarse teóricamente en tres situaciones diferentes. En primer lugar, si la adaptación al ambiente es imposible, el animal morirá o enfermará; en consecuencia, la mortalidad, la incidencia de enfermedades y lesiones causadas por el ambiente son indicadores de falta de bienestar.

En segundo lugar, la adaptación al ambiente puede ser posible pero suponiendo un coste biológico importante para el animal. Dicho coste es consecuencia normalmente de dos factores: (1) una respuesta de estrés intensa o duradera que afecte negativamente al crecimiento, reproducción o sistema inmunitario (Broom y Johnson, 1993) o (2) conductas anormales tales como estereotipias o conductas redirigidas, que causan lesiones o disminuyen la condición corporal de los animales. En consecuencia, la aparición de estas conductas así como los parámetros fisiológicos y comportamentales indicativos de estrés o de sus consecuencias son también medidas objetivas de falta de bienestar.

En tercer lugar, un animal puede encontrarse en un ambiente adecuado en el que la adaptación sea no sólo posible sino también fácil, de modo que no suponga ningún coste biológico para el animal. En este caso el bienestar del animal sería satisfactorio.

De una forma tal vez más práctica, el *Farm Animal Welfare Council* del Reino Unido (FAWC updates ..., 1992) considera que un nivel adecuado de bienestar requiere cinco

condiciones: (1) un buen control de las enfermedades, especialmente de aquellas que cursan con dolor, (2) una nutrición correcta, (3) confort térmico y físico (es decir, ausencia de lesiones causadas por el tipo de suelo, etc.), (4) ausencia de miedo o estrés intensos o prolongados, y (5) posibilidad de llevar a cabo las conductas por las que el animal muestra una motivación importante. Los puntos 2 y 3 estarían condicionados principalmente por factores ambientales, mientras que en el control de los restantes se concitarían los aspectos ambientales y genéticos.

La mayoría de recomendaciones para mejorar el bienestar de los animales de granja suponen cambios en el diseño de las instalaciones o en las prácticas de manejo; es decir, en cierta medida se intenta adaptar el sistema de producción a las necesidades del animal. Si bien esta aproximación tiene un valor indudable, presenta al menos tres problemas. En primer lugar, algunos de los cambios recomendados suponen un aumento considerable de los costes de producción o son difíciles de poner en práctica, como sucede en algunos sistemas de producción intensivos. En segundo lugar, hay determinados aspectos de la cadena de producción que causan problemas de bienestar y son difícilmente evitables (por ejemplo, la carga y descarga de los animales al ser transportados). En tercer lugar, las prácticas ganaderas cambian con demasiada rapidez, de forma que los procesos adaptativos no pueden evolucionar a medida que lo hacen los sistemas de cría, si bien es cierto que la mejora del ganado se ha acompañado indirectamente de la selección por adaptación al manejo intensivo (Price, 1984).

Por lo tanto, frente a determinados problemas, resultaría muy útil no sólo adaptar el sistema al animal, sino también poner en marcha programas de selección que dieran como resultado animales mejor adaptados o (es decir, cuya adaptación supusiera un menor coste biológico) a los sistemas de producción normalmente utilizados.

En relación con estos problemas, en las páginas que siguen se revisarán los aspectos más relevantes de la relación del animal con el ambiente, tanto en lo que respecta al comportamiento, como a las relaciones que generan miedo y/o ansiedad y estrés. Posteriormente, analizaremos los aspectos genéticos de caracteres de temperamento y relacionados con el bienestar, así como las posibilidades de seleccionar estos caracteres e integrarlos en programas de mejora del ganado rumiante, haciendo referencia especial a bovinos de aptitud cárnica y ovinos criados en régimen extensivo y también al vacuno lechero.

ASPECTOS PSICOBIOLOGICOS Y GENÉTICOS DEL COMPORTAMIENTO Y DEL BIENESTAR ANIMAL

Temperamento

Los individuos reaccionan ante distintas situaciones con un comportamiento individualizado, es decir, según su temperamento. Éste es el resultado de la organización hormonal, nerviosa y física del individuo. A menudo el concepto de temperamento se restringe a la expresión o modo en que los animales perciben y reaccionan frente a estímulos que originan miedo (Boissy y Bouissou, 1995). Se habla entonces de reactividad emocional, carácter miedoso o “*fearfulness*” en terminología anglosajona. En nuestro ámbito, podríamos adoptar la definición de Burrow (1997), para quien temperamento es la respuesta de comportamiento de un animal al manejo producido por el hombre; sería el equivalente a la personalidad en humanos.

Las investigaciones relativas al miedo pueden ser particularmente relevantes para la evaluación del bienestar animal, ya que éste depende de la medida en que el animal es capaz de hacer frente a los desafíos ambientales (Broom, 1988). Por otra parte, el miedo prolongado o intenso tiene efectos negativos sobre la productividad (ver la revisión de Boissy, 1998).

El temperamento puede valorarse mediante observadores adiestrados, a través de escalas con puntuaciones predefinidas y mediante tests de comportamiento. Estos últimos han sido revisados por Burrow (1997) y Palacio (2000). Muchos de los test están destinados a evaluar el miedo para lo cual se imitan condiciones peligrosas con las que se encuentran los animales en su ambiente natural o de producción. Con ello se pretende facilitar la comparación de la reactividad psicobiológica entre individuos de forma estandarizada (Boissy, 1998).

Existen tests que restringen físicamente el comportamiento del animal, en los que se observan o registran vocalizaciones, la cantidad de movimiento, coces, intentos de huir, etc. Otro grupo importante de tests se realizan dejando que el animal se mueva libremente, en un área grande y en presencia del observador. Entre éstos cabe citar el test de aproximación, de distancia de huida, de docilidad, aproximación - evasión, el test de campo abierto (*open field test*) y la rapidez de huida, entre otros. Cabe también la posibilidad de evaluar los movimientos de los animales en distintas instalaciones y dispositivos, aunque los resultados suelen ser difíciles de interpretar.

Una manera alternativa de evaluar el temperamento es atender a la respuesta a cambios ambientales, como el aislamiento social (los rumiantes son animales altamente sociales), el manejo, la introducción de un objeto nuevo o la competición alimentaria. El test de campo abierto sería una prueba para detectar el miedo en general, mientras que la determinación del miedo a personas podría hacerse mediante la inmovilidad tónica (aves), el coceo del ganado vacuno durante el ordeño y a través de los test de aproximación - evitación.

En diversas especies ganaderas, vacuno lechero incluido, se ha visto que el manejo intensivo podría ser útil para modificar el comportamiento de los animales. En bovinos de carne, no obstante, la experiencia demuestra que el manejo intensivo no mejora el temperamento de los animales ni a corto ni a largo plazo (Burrow, 1997). El manejo tampoco tendría en este tipo de ganado efecto sobre el nivel de susceptibilidad al estrés, el crecimiento y la calidad de la carne (experimento realizado con animales *Shorthorn* por McIntyre y Ryan, 1986).

Variabilidad genética

Si bien las experiencias previas de cada individuo tienen un efecto importante sobre la magnitud de la respuesta de miedo (Hemsworth y Barnett, 1991), diversos trabajos han puesto de manifiesto que los procesos de miedo y ansiedad se encuentran en parte bajo control genético, lo cual puede contribuir a la existencia de diferencias individuales (Bouchard y col., 1990). En varias especies domésticas, el componente genético es responsable de parte de las diferencias individuales en la respuesta a los seres humanos. La heredabilidad de la reacción de defensa a los humanos ha mostrado valores consistentes en bovinos lecheros (Dickson y col., 1970), bovinos de carne (Le Neindre y col., 1995), cerdos (Hemsworth y col., 1990) y perros (Goddard y Beilharz, 1984).

Al igual que sucede en distintas poblaciones de roedores, se ha visto que hay diferencias en las reacciones relacionadas con el miedo entre dos razas ovinas, *Romanov* e *Ile de France* (Romeyer y Bouissou, 1992). Pero la raza también influye en la reactividad social. Así, cerdos chinos separados de sus compañeros de piara manifiestan menos reactividad social que las razas europeas (Boissy y col., 1996), mientras que la reactividad hacia los seres humanos varía entre razas de ovinos y bovinos (Romeyer y Bouissou, 1992; Le Neindre y col., 1993).

Dado que la reactividad emocional está en cierta medida bajo control genético, se podrían iniciar programas de selección para reducir los comportamientos relacionados con el miedo y la ansiedad en los animales domésticos (Le Neindre y col., 1996). El desarrollo de investigaciones encaminadas a evaluar patrones de reactividad psicofisiológica en los

animales domésticos podría mejorar nuestro conocimiento de los factores y mecanismos que gobiernan las causas del estrés, ofreciendo nuevas estrategias para la mejora del bienestar y la eficiencia de producción. Esta estrategia, no obstante, no está exenta de problemas, como vamos a ver a continuación.

Problemas en la evaluación de la reactividad emocional

Acabamos de comentar que se han demostrado diferencias entre razas ovinas en relación con el miedo. Si analizamos los aspectos metodológicos de las experiencias que ponen de manifiesto dichas diferencias, podemos apreciar las grandes dificultades que limitan los estudios de reactividad emocional. El análisis de la reactividad de los ovinos hacia el hombre (Le Neindre y col., 1993) se realizó sobre una muestra de 55 corderas de un año. De éstas, 19 eran de la raza *Merino de Arlés*, 20 eran *Romanov* y 16 eran el producto de un cruce de *Merino* por *Romanov*. Dado que no existe un indicador único que detecte la reacción de miedo se suele utilizar una amplia batería de tests, que implican a su vez la medición de múltiples variables que sería largo de describir en estas líneas. La necesidad de realizar un gran número de medidas obliga en general a limitar el tamaño de la muestra. Además, las variables medidas son de distinta naturaleza: discontinuas, cuasi-continuas y continuas. En el caso de estas últimas a menudo presentan distribuciones no normales y/o presentan varianzas no homogéneas. Consecuencia de todo ello es que deben llevarse a cabo análisis no paramétricos (p.e. Mann-Whitney) o análisis de la varianza complejos, a la vez que se ve limitada la potencia estadística de los experimentos. Conclusiones similares se extraen sobre la metodología del experimento de Romeyer y Bouissou (1992) en el que se analizan 15 variables para cuantificar el miedo en 88 ovinos, 54 *Ile de France* y 34 de la raza *Romanov*.

Como se ha dicho en un párrafo precedente, se ha demostrado la variabilidad genética existente dentro de las poblaciones, pero los experimentos publicados son más bien escasos. Dickson y col. (1970) evaluaron el temperamento de las vacas lecheras durante el ordeño en una escala de 1 (vacas muy quietas, dóciles e “ideales” para el ordeño) a 4 (vacas inquietas en la preparación del ordeño, que a veces cocean al operario, con temblores cuando se les pone la mano encima). En el experimento se estudiaron 1017 vacas pertenecientes a 27 rebaños de Wisconsin, realizándose un análisis de la varianza en el que se anidaron los padres dentro de rebaños para estimar la heredabilidad. La estimación de la heredabilidad del temperamento estuvo en el entorno de 0,5. A la luz de los conocimientos actuales sería interesante reestimar este parámetro asumiendo un modelo umbral que tal vez se ajustase mejor al tipo de datos que analizaron.

Más reciente es el estudio de la docilidad en vacas de la raza *Limousin* realizado por Le Neindre y cols. (1995). Se registraron los valores de agresividad, tiempo pasado en la esquina, número de veces en que los animales intentan escapar durante el test, tiempo que transcurre hasta que los manejan o durante el manejo, intervalo entre el comienzo del test de manejo y el momento en que son sujetos por tiempos menores de 10, 15, 20, 25, y 30 s, sujeción en la esquina más de 30 s y actitud para dejarse acariciar. Como varias de estas variables estuvieron muy lejos de distribuirse normalmente no se utilizó su suma, sino que a partir de las mismas se elaboró un valor de docilidad, tras un análisis multidimensional. Definieron además un criterio de docilidad, considerado como carácter categórico con cuatro clases. Para estimar la heredabilidad del valor de docilidad se asumió un modelo padre convencional, mientras que para el criterio de docilidad se utilizó un análisis de umbral. Las estimaciones obtenidas fueron 0,22 y 0,18 respectivamente. Este experimento pone claramente de manifiesto la complejidad biológica y estadística de los estudios comportamentales.

Resultará fácil al lector reconocer lo manifestado por Faure (1994). Según este autor, la genética del comportamiento ha jugado un papel importante, probablemente de forma

inconsciente, durante las primeras etapas de la domesticación. A pesar de ello, la genética del comportamiento raramente ha sido objeto de estudio de genetistas y mejoradores por tres razones: a) muchas personas, algunos etólogos incluidos, han percibido el comportamiento como un resultado del ambiente, b) el comportamiento es difícil de medir, y c) los caracteres de comportamiento a menudo no se distribuyen normalmente.

Estrés y sus mecanismos fisiológicos

El miedo es una respuesta emocional que se manifiesta con cambios comportamentales y a su vez presenta cambios fisiológicos que se corresponden con lo que se denomina genéricamente estrés, el cual constituye una manifestación importante de falta de bienestar. García-Belenguer y Mormède (1993) describen que, ya en 1935, Canon habló de “homeostasis” para referirse al estado estable de los fluidos orgánicos, a la vez que utilizó la palabra “estrés” para denominar a aquellos factores capaces de alterar la homeostasis. Selye (1936) definiría el “Síndrome General de Adaptación” y más tarde este mismo autor concluiría que la exposición de los animales a factores ambientales nocivos (estresores) producía una reacción no específica (estrés) caracterizada por un aumento de la actividad hipofiso-adrenal y por facilitar el restablecimiento de la homeostasis (Selye, 1956). Posteriormente Mason (1971) demostró que la activación del eje corticotropo dependía del estado emocional con que se percibe el estímulo externo, siendo por tanto una respuesta elaborada en el sistema nervioso central.

Más recientemente, Broom (1988) dice que el estrés es el proceso por el cual los factores del medio ambiente sobrecargan los sistemas de regulación de un individuo y perturban su estado de adaptación. Esta no es la única definición de estrés que se ha propuesto y de hecho se utiliza la palabra estrés para designar tanto al estímulo como a la respuesta de adaptación del individuo o sus efectos perjudiciales sobre la salud.

En la respuesta de estrés se ven implicados el sistema simpático-adrenal, responsable de una respuesta rápida mediada por catecolaminas (adrenalina y noradrenalina), y el eje hipotálamo-hipofisario-adrenal, que se encuentra bajo el control de centros nerviosos superiores. Ante una respuesta de estrés el hipotálamo libera CRF (*corticotropin releasing factor*) que estimula la producción de POMC (propiomelanocortina) de la que derivan la ACTH (hormona adrenocorticotropa), β -endorfinas y hormonas melanotropas. La ACTH estimula la producción de glucocorticoides (cortisol y corticosterona) en la glándula adrenal, ejerciendo a su vez estos glucocorticoides una acción de retrocontrol sobre la liberación de CRF y ACTH.

La respuesta de estrés es en general catabólica, ya que tiende a movilizar reservas energéticas del cuerpo para ponerlas a disposición del cerebro y de los músculos. Las catecolaminas aumentan la función cardiovascular y en conjunción con los glucocorticoides producen un incremento de la gluconeogénesis, la degradación proteica en las fibras musculares, la lipólisis y la concentración de ácidos grasos en sangre, a la vez que se produce una acción antiinflamatoria y efectos sobre el sistema inmunitario. Como consecuencia de la situación de estrés se producen cambios en las constantes fisiológicas que pueden utilizarse como criterios de diagnóstico de animales estresados. Dichos criterios se presentan en la tabla 1.

La medición de estos criterios de estrés puede llevar a conclusiones erróneas si no se tiene en cuenta que el simple manejo de los animales ya puede ser suficiente para causar un aumento importante de ACTH y de los niveles de cortisol. Así, el vacunos se encontraron grandes diferencias entre animales según su habituación o no al manejo (Mitchell y col., 1988) y las experiencias tempranas de los mismos (Lay y col., 1992; Dantzer y col., 1983). La influencia del manejo también se ha extendido al hematocrito y otros metabolitos plasmáticos (Mitchell y col., 1988). En ovinos se ha observado que el aislamiento social les origina un incremento del ritmo cardiaco y alteraciones en el comportamiento (Syme, 1981).

Teniendo en cuenta los hechos mencionados, Manteca y Deag (1994) revisan y discuten distintas estrategias para reducir el aumento de la variación individual que aparece como respuesta al estrés del manejo. Los animales que sean sometidos a un experimento deberían haber sido criados en las mismas condiciones, si bien ello no eliminaría completamente las diferencias individuales de las novillas lecheras (Kerr y Wood-Gush, 1987) o de las cabras (Lyons y col., 1988). Se sugiere asimismo habituar a los animales al procedimiento de manejo, así como hacer éste lo menos estresante posible, eliminando cualquier novedad ambiental y manteniendo la presencia de compañeros de corral si es posible. En cualquier caso, siempre es probable que quede una variabilidad individual de origen genético que hasta la fecha no ha sido evaluada.

Tabla 1. Criterios de evaluación de la respuesta al estrés en el ganado.

Estrés agudo
Criterios directos
Cortisol o corticosterona plasmáticos
ACTH en plasma
Catecolaminas en plasma
Criterios indirectos
Glucosa en plasma
Ácidos grasos no esterificados en plasma
Fórmula leucocitaria
Ritmo cardíaco
Presión arterial
Activación del sistema renina-angiotensina
Estrés crónico
Criterios directos
Cortisol o corticosterona en plasma ¹
Actividad enzimática en la síntesis de catecolaminas
Tirosina hidroxilasa
Feniletanolamina N-metil transferasa
Criterios indirectos
Peso relativo del timo
Peso relativo de las glándulas adrenales

¹ a veces tras estimulación con ACTH

Fuente: García-Belenguer y Mormède (1993).

Variabilidad genética

En la medida que reactividad emocional y estrés están relacionados, debería esperarse un componente genético en los parámetros de estrés. No obstante, a diferencia de lo reseñado en relación con la reactividad emocional, los datos que se tienen sobre aspectos genéticos de parámetros de estrés son limitados. En ratones, cuando se les exponía a estimulación eléctrica en la pata, la magnitud del incremento en la concentración de corticosterona y el tiempo requerido para retornar a la concentración basal varió entre cepas (Shanks y col., 1990). Por

su parte, se ha demostrado que el nivel de actividad de las endorfinas está genéticamente determinado y que el grado de implicación de los opioides en la analgesia inducida por estrés difiere entre estirpes de ratones (Marek y col., 1988) y ratas (Urca y col., 1985). En animales domésticos las referencias escasean, si bien se han descrito las alteraciones circulatorias, inmunológicas, del músculo cardíaco y de susceptibilidad a la apomorfina que experimentan los cerdos sensibles al estrés (ver revisión de Erhard y Schouten, 2001).

La nueva frontera

Lo que se acaba de describir se encuadra dentro de un contexto de genética cuantitativa clásica, si bien se ha argumentado que la identificación de nuevos QTLs relacionados con el miedo puede conducir a identificar genes que condicionan el comportamiento, lo cual daría pistas para un diseño racional de nuevos fármacos. En roedores de laboratorio se han comenzado a cartografiar algunos QTLs, de los que vamos a reseñar dos trabajos a modo de ejemplo. Gershenfeld y Paul (1997) estudiaron mediante una batería de tests la tendencia natural de los ratones a explorar un ambiente nuevo y a evitar una luz brillante o el centro de un campo abierto. Encontraron diversos QTLs que explicaban individualmente entre el 2,3 y el 8,4% de la varianza fenotípica. Los autores, no obstante, reconocían la complejidad y heterogeneidad de los factores genéticos que sustentan estos comportamientos de miedo, dada la ausencia de QTLs compartidos entre paradigmas de comportamiento y al hecho de cartografiar diferentes QTLs para pruebas de comportamiento repetidas.

Fernández Teruel y col. (2002) han publicado recientemente el primer análisis multivariado que explora la arquitectura genética del comportamiento de roedores en relación con la ansiedad. Para ello han realizado un experimento de cartografía utilizando una F2 de ratas romanas obtenido a partir de cepas seleccionadas divergentemente según su respuesta al miedo. El análisis ha demostrado que existen un locus en el cromosoma 5 que influiría el comportamiento en diferentes modelos de ansiedad. El QTL influye mediante acción pleiotrópica la evitación activa a dos vías, el miedo condicionado, la actividad en el laberinto elevado en cruz y la actividad en campo abierto. Los autores sugieren que como la base neural del miedo se conserva entre especies, sugieren que el QTL podría tener relevancia para tratar la ansiedad en humanos.

En los animales domésticos éste es un campo de estudio todavía por iniciar. Cabe sugerir, no obstante, que a la detección de regiones cromosómicas con efecto significativo sobre el miedo, cabría añadir la búsqueda de genes candidatos relacionados con el sistema nervioso simpático y el eje hipotalámico-pituitario-adrenocortical, de acción demostrada en las reacciones de miedo.

MEJORA GENÉTICA DEL TEMPERAMENTO Y EL BIENESTAR ANIMAL

En esta sección vamos a revisar algunos de los aspectos más relevantes que se conocen sobre el temperamento y los caracteres de bienestar en relación con la producción lechera y de carne de los bovinos, así como con la cría de ovinos en sistemas extensivos. Terminaremos el apartado haciendo una reflexión sobre las posibilidades de incluir los caracteres de comportamiento y bienestar en programas de mejora de los tipos de ganado que acabamos de mencionar.

Vacuno lechero

Kovalciková y Kovalcik (1982/83) encontraron que la mejor medida de docilidad en vacas lecheras fue su disposición a comer en el campo de prueba. Asimismo observaron

correlaciones fenotípicas altas y estadísticamente significativas entre la puntuación obtenida al evaluar la respuesta al alimento y la producción lechera en estabulación libre. Estudiaron las razas berrenda eslovaca, berrenda en negro y su cruce. Las correlaciones estimadas fueron 0,57, 0,41 y 0,45 respectivamente. Cuando se consideraron tres lactaciones, las correlaciones fueron superiores. La relación entre la actividad motora y la producción de leche fue siempre claramente negativa en los tres tipos. Otros comportamientos, tales como vocalizaciones, eliminaciones y ruminación no tuvieron relación con la producción lechera. Es de notar, sin embargo, que el estudio se realizó en el plano fenotípico, sin llegar a establecer las relaciones genéticas entre ambos tipos de caracteres (comportamiento y producción).

Lawstuen y col. (1988) encontraron correlaciones significativas entre temperamento y velocidad de ordeño (0,36), producción de leche corregida por la grasa y ajustada a edad madura (0,19), y puntuación morfológica (0,36). Las correlaciones genéticas fueron superiores a las fenotípicas. Las relaciones entre otras medidas de temperamento y la producción lechera halladas en otros experimentos ya no fueron tan claras. A pesar de ello, podría concluirse que existe una relación positiva entre el temperamento de las vacas y la producción lechera. A partir de este hecho, la inclusión del temperamento de los animales en un objetivo global de mejora dependería de las relaciones genéticas con la producción lechera, las cuales son poco conocidas por el momento. Estos autores observaron además una correlación genética positiva entre el temperamento y la resistencia a la mamitis y la salud general, aunque la precisión de las estimaciones fue limitada ($0,46 \pm 0,18$ y $0,37 \pm 0,22$ respectivamente).

Consecuencias de la selección

En el vacuno lechero, los mayores problemas relacionados con el bienestar pueden proceder de la selección intensa que se está practicando. No cabe duda de que los métodos de selección aplicados en la mayoría de las especies domésticas han sido muy eficaces en lo que toca a mejorar múltiples aspectos productivos, pero los cambios mencionados han venido asociados a cambios genéticos deletéreos en caracteres de eficacia biológica y bienestar. Los animales seleccionados para una elevada eficiencia de producción parecen estar expuestos a un mayor riesgo de padecer problemas de comportamiento, fisiológicos e inmunológicos (Rauw y col., 1998). Los efectos colaterales negativos se han estudiado con detalle en animales explotados intensivamente, como son las aves, los cerdos y el vacuno lechero. Dado que en una ponencia paralela (Campo y col., 2002) se presentan los aspectos genéticos del comportamiento y el bienestar en cerdos y aves, en las líneas que siguen nos referiremos solamente al ganado lechero.

En su trabajo de revisión, Rauw y col. (1998) muestran con cifras cómo la producción de leche ha ido aumentando en las últimas décadas, en gran medida por la eficacia de la selección de animales de altos rendimientos lecheros, pero como vamos a ver, ello ha implicado importantes cambios fisiológicos. Es conocido que al comienzo de la lactación, las vacas de elevada producción se encuentran generalmente en balance energético negativo y movilizan reservas corporales para la producción lechera (Butler y Smith, 1989). La condición corporal es una medida aceptada para estimar las reservas corporales, que se ha demostrado correlacionado negativamente con la producción lechera (Gallo y col., 1996). Un balance energético negativo podría estar asociado con una alta incidencia de desórdenes metabólicos y problemas de fertilidad y de salud, aunque los resultados encontrados en distintas experiencias son contradictorios.

La magnitud y la tasa de recuperación del balance energético negativo pueden estar relacionados con el reinicio de la actividad ovárica e interferir la capacidad del eje hipotálamo-hipofisario para regular la hormona luteinizante (LH) necesaria para el desarrollo folicular y la ovulación, aunque el mecanismo de estas reacciones no es bien conocido. El

fallo en el inicio temprano de la actividad ovárica puede dar como resultado un menor número de ciclos ovulatorios previos a la inseminación, lo que llevaría a una menor tasa de concepción y fertilidad (Butler y Smith, 1989; Senatore y col., 1996).

En una revisión sobre interacciones entre producción lechera y reproducción, Nebel y McGilliard (1993) han señalado que hasta el año 1970 los datos mostraban una ausencia o bien una escasa asociación entre ambos caracteres, mientras que frecuentemente se han descrito relaciones fenotípicas antagonistas a partir de 1975. Los pocos experimentos de selección realizados muestran que en general las vacas de mayor producción se cubrieron más tarde, mostraron un mayor número de días abiertos, una menor tasa de no retorno a los 56 días y requirieron mayor número de servicios por concepción que las vacas de menor producción (Rauw y col., 1998).

El sistema de registro de incidencias veterinarias de los países nórdicos proporciona datos muy valiosos para investigar el trasfondo epidemiológico y genético de varias patologías. Aunque los resultados están sometidos a controversia en algunos casos, sugieren que el incremento genético de la producción de leche conduce en general a que las vacas presenten un mayor riesgo de mamitis, cetosis y problemas de aplomos, a la vez que presentan una menor incidencia de quistes ováricos y desplazamientos de abomaso. Rauw y col. (1996) argumentan que la aparición de datos contradictorios puede deberse a la confusión de los datos de campo (producción y salud) con el rebaño y el manejo, así como la dificultad de analizar caracteres todo-nada y la naturaleza multifactorial de las enfermedades.

Este conjunto de perturbaciones podrían ser el resultado de la ruptura de lo que Lerner (1954) denominó “homeostasis genética”, que supone que la evolución, a través de la selección natural, ha venido seleccionando genotipos que están altamente adaptados a su ambiente. También podríamos explicarlas en el contexto de la “Teoría de asignación de recursos” (Goddard y Beilharz, 1977) que relaciona la cantidad de recursos disponibles por un animal con su eficacia biológica (*fitness*), es decir, la aportación total de descendientes de un individuo (número de partos \times tamaño medio de la camada). Los recursos consumidos por este y otros procesos (mantenimiento, (re)producción, movimiento, reacción a agentes patógenos y estresores) deberían sumarse para dar la cantidad total de recursos consumidos, ya que los recursos consumidos por un proceso no pueden asignarse a otros procesos. En este contexto, el consumo de alimento residual, es decir, la parte de la ingesta no utilizada para el mantenimiento o la reproducción, podría ser una medida de los recursos disponibles por el animal para otras necesidades en distintos estados metabólicos y etapas de la vida (Luiting y col., 1997).

Cualquier estímulo que desafíe la homeostasis puede verse como un agente estresante que desencadenaría los procesos colaterales anteriormente comentados. Las alteraciones fisiológicas destinadas a mantener la homeostasis derivarían a otros procesos recursos que se utilizaban antes de la situación de estrés, lo cual llevaría al aumento de patologías y por ende a un menor bienestar de los animales (Moberg, 1987; Newman, 1994). Si modificásemos el ambiente de forma que aumentara la cantidad de recursos disponibles para el animal, bien por incrementar el aporte energético o por reducir el estrés ambiental, podríamos prevenir efectos colaterales negativos o incluso permitir mejoras de la producción.

Bovinos de carne

Hace más de cuarenta años que se publicaron las primeras diferencias en temperamento entre razas bovinas. Tulloh (1961) llegó a la conclusión de que los animales *Hereford* eran dóciles, los *Angus* inquietos y nerviosos y los *Shorthorn* impredecibles. Cinco años más tarde, Wagnon y col. (1966) llegaría a una conclusión similar, pero matizando que los animales de la raza *Shorthorn* presentaban una predisposición media al manejo, si bien eran los que más vocalizaban. Además vio como los *Angus* eran los más dominantes y los *Hereford* los menos.

En nuestro país, Riol y col. (1988) compararon el temperamento de las razas de Lidia, Avileña-Negra Ibérica y Parda Alpina. Según estos autores las dos primeras razas son las que muestran mayor actividad investigadora y presentan más temor hacia el hombre, mientras que las hembras pardas se muestran indiferentes a la aparición de objetos nuevos y manifiestan una habituación total a la presencia del ser humano. Por su parte, Palacio (2000) comprobó que las respuestas frente a estímulos como la novedad o el aislamiento social son de mayor intensidad en la raza Pirenaica que en la raza Parda.

Cuando se ha estudiado el temperamento de los cebuinos y sus cruces en relación con los bovinos, siempre se ha visto que los primeros son más difíciles de manejar en condiciones extensivas. No obstante, también existen diferencias de temperamento entre las razas (Burrow, 1977).

Algunas de las diferencias de temperamento pueden estar ligadas a genes mendelianos como el de la hipertrofia muscular (gen culón). Los animales homocigotos para el gen culón son más temperamentales que los homocigotos normales, siendo los heterocigotos intermedios, con independencia de la raza (Holmes y col., 1972). Los animales culones tienden a ser excitables e incapaces de adoptar acciones de evasión adaptativas. Por otra parte, estos animales culones presentan una mayor susceptibilidad al estrés y con ello una mayor dificultad para adaptarse a las condiciones de manejo del rebaño (Holmes y col., 1973).

Se ha comentado anteriormente que el temperamento es heredable. Según Burrows (1997), el promedio no ponderado de la heredabilidad de caracteres temperamentales hallada en distintos experimentos fue de 0,36 y 0,23 para tests no restringidos y restringidos, respectivamente. Sin embargo, estas estimaciones tienden a ser más altas en animales jóvenes, lo cual sugiere que la experiencia de los animales afecta a su temperamento, cuya variación se reduce en los animales más viejos.

Relación entre temperamento y caracteres económicos

Se ha visto que los bovinos cárnicos dóciles crecen mejor que los animales inquietos, nerviosos, salvajes o agresivos (Tulloh, 1961). Asimismo, Fordyce y col. (1985) comprobaron que los animales más pesados lograban la mejor puntuación en temperamento. Estos resultados sugerirían que la selección por elevada tasa de crecimiento mejoraría el comportamiento. Por su parte, Blockye y Lade (1974) comunicaron que en terneros de carne el crecimiento estaba relacionado con la puntuación de dominancia cuando el pasto era escaso y los animales no recibían suplemento. Esta correlación no era significativa, en cambio, cuando el pasto era abundante.

La calidad de la carne se ve influida por el estrés. Grandin (1980) llegó a la conclusión de que el estrés no inmediato (tal como las luchas entre animales, el tiempo frío, el ayuno y el transporte) que se produce entre las 12-48 horas previas al sacrificio detrae glucógeno muscular, dando como resultado una carne que tiene un pH más alto, es más oscura y seca (carnes DFD). El estrés agudo que se produce inmediatamente antes del sacrificio produce ácido láctico al degradar el glucógeno. El resultado es una carne de bajo pH, color claro y escasa capacidad de retención de agua, aunque probablemente es más tierna. Esta autora ha sugerido que los estresores psicológicos, tales como las peleas o cualquier tipo de excitación pueden tener peor efecto sobre la calidad de la carne que los estresores físicos, tales como el ayuno o el tiempo frío.

La estructura empresarial de los mataderos actuales obliga a que a menudo los animales tengan que ser transportados durante un largo trayecto, lo cual unido a las elevadas velocidades de faenado conduciría a un gran estrés presacrificio que podría redundar negativamente en la calidad de la carne. A este respecto, el descanso de los animales durante el transporte o antes del sacrificio se ha demostrado que tiene efectos beneficiosos sobre la calidad de la carne (Wythes y col., 1988). Estos autores sugieren que los animales más

temperamentales sufrirían más y no serían capaces de descansar tan eficazmente como los animales dóciles, si bien se carece de estudios que contrasten esta hipótesis.

Por otra parte, se tienen datos de que el temperamento tiene un efecto significativo sobre la aparición de hemorragias superficiales (*bruising*) (Fordyce y col., 1988). En promedio, la diferencia en hematomas entre bovinos con las mayores (peores) y las menores puntuaciones de temperamento fueron equivalentes a 1,5 kg de mermas por recortes por canal. Las muestras de bovinos con los temperamentos más fuertes fueron menos tiernas en la prueba de resistencia a la cizalla, si bien el temperamento no estuvo correlacionado con el pH o la longitud del sarcómero.

Los estudios de Franc y col. (1988) indican que la actividad social general generada tras reagrupar terneros antes del sacrificio está relacionada con la incidencia de carne oscura. Los valores de reflectancia y capacidad de retención de agua estuvieron correlacionados con el número de interacciones pasivas (esto es, las veces en que un ternero es atacado) y en menor medida con el número de interacciones activas (número de ataques del toro). El estudio indicó que la aparición de carnes oscuras estaba causada principalmente por actividades que dejan exhaustos a los animales, tales como la monta, complementadas por interacciones sociales causantes de estrés.

Todos estos datos sugieren que el estrés presacrificio tiene un efecto económico significativo sobre los caracteres de calidad de la canal y de la carne. No obstante, se tiene mucha menos información sobre el papel que juegan las diferencias entre individuos en su nivel de susceptibilidad al estrés y sus efectos sobre dichos caracteres.

Ovinos criados en condiciones extensivas

Desde hace tiempo se vienen percibiendo problemas de bienestar (p.e. mortalidad de los corderos, parasitismo intestinal) en el ganado que se cría en régimen extensivo. Es probable por ello que algunas razas se hayan adaptado mejor a determinados sistemas de producción mediante una combinación de selección natural y de selección artificial no formal, subjetiva. Para realizar comparaciones entre razas o cruces se han venido utilizando medidas indirectas o más bien brutas de adaptación. Así, se ha medido la eficacia en la reproducción, que es un carácter de importancia económica por sí mismo y revela la ausencia de problemas patológicos graves, la tasa de supervivencia, que darían una medida absoluta de la adaptación y se ha sugerido la evaluación de los cambios en condición corporal (Simm y col., 1996).

En muchos casos, las razas utilizadas en los sistemas de producción extensivos están bien adaptadas a ellos. Cuando se ha practicado selección intrarraza (p.e. selección en algunos rebaños de ovinos de las zonas altas del Reino Unido y de otros países), se han dirigido los esfuerzos a caracteres de productividad (prolificidad, crecimiento de los corderos, tamaño adulto de la oveja). Esta selección se ha visto acompañada por la dependencia de la selección natural que ha eliminado los animales no adaptados al medio ambiente (Simm y col., 1996).

Adaptación física

La capacidad de almacenar grasa corporal se ha visto como un mecanismo de adaptación a periodos de carencia de alimentos, comunes en sistemas extensivos. A este respecto se ha llevado a cabo un experimento conjunto en el *Scottish Agricultural College* y en el *Roslin Institut* para comprobar si era posible seleccionar animales magros sin comprometer su capacidad para sobrevivir y reproducirse en ambientes severos. Los resultados preliminares apuntan a que no existen efectos deletéreos de la reducción de grasa sobre la supervivencia o la reproducción, medidas éstas indirectas de bienestar.

Por otra parte, Webster (1993) ha sugerido que la selección debería incluir caracteres que aumentaran la tolerancia a las consecuencias a largo plazo de las restricciones de

alimento, y no sólo de energía, sino también de nitrógeno, fósforo, cobre y selenio. En este sentido Woolliams y col. (1986) demostraron que los corderos de dos líneas seleccionadas divergentemente según su concentración hemática de cobre diferían sustancialmente en su mortalidad y resistencia a las infecciones.

El vellón del animal constituye una adaptación primaria a los ambientes severos. Las ovejas escocesas de cara oscura (*Scottish blackface*) presentan unas fibras externas largas que protegen las fibras finas del vellón; estas características presentan variabilidad genética. Asimismo, en ovinos *Welsh Mountain* se ha visto que los corderos con lana densa tienen ventajas significativas en relación con los que presentan lana fina y rizada, en particular cuando el tiempo es malo (Purser y Karam, 1967).

Se ha demostrado también diferencias entre razas y dentro de razas en su capacidad para soportar el frío agudo por parte de animales adultos y recién nacidos en ovejas *Blackface* y *Welsh Mountain* (Slee, 1986). Este autor mostró asimismo que las razas de las colinas fueron más tolerantes al frío que las razas de los valles, siendo la heredabilidad realizada de este carácter 0,36 (Slee y Stott, 1986).

Adaptación comportamental

La mayor parte de los estudios de comportamiento relevante para la producción o la adaptación a sistemas extensivos se han centrado en mostrar diferencias entre razas, en vez de examinar la variación genética dentro de razas. Las diferencias entre razas, no obstante, pueden ser útiles para indicar áreas potenciales de investigación dentro de razas.

Las razas se diferencian en su capacidad de discriminar a sus jóvenes a distancia a partir de señales visuales o auditivas. En todas, sin embargo, se necesitan señales olfatorias para establecer los lazos iniciales con el cordero (Levy y Poindron, 1987). El lamido (*grooming*) por el que la oveja aprende a reconocer al cordero juega un papel fundamental en su secado y estímulo de búsqueda de la ubre. Se ha visto que las razas de las colinas tienden a mostrar un rango estrecho de comportamiento maternal, siendo en general buenas madres, mientras que las razas criadas más intensivamente muestran un rango más amplio de comportamiento materno y una mayor propensión a abandonar o rechazar a sus crías. En este contexto, O'Connor y col. (1985) mostraron que un comportamiento materno bien desarrollado en la etapa perinatal permite disminuir la mortalidad de los corderos, siendo por tanto un componente importante de la productividad de la hembra.

Respecto al comportamiento en el pastoreo también se han demostrado diferencias entre y dentro de razas. Se han demostrado diferencias entre el tiempo de pastoreo de seis razas (Dudzinski y Arnold, 1979), así como en la distancia recorrida por ovinos *Cheviot* y *Romney* (Cresswell, 1960). Además, la distancia entre los animales que pastan osciló entre los 4 m en Merinos y los 19 m de las razas de las colinas inglesas (Arnold y Dudzinski, 1975). Los merinos sólo se dispersaban cuando la disponibilidad de hierba era muy baja (Fraser y Broom, 1990). Además, cuando hay suficiente área pastable y posibilidad de elección, las ovejas tienden a seleccionar la dieta, tanto la especie vegetal como la planta y la parte de ésta (Lynch y col., 1992). A este respecto se ha visto que distintas razas prefieren distintas especies vegetales, si bien existen variaciones entre los individuos de la misma raza.

Resistencia a enfermedades

Cuando existe variación genética respecto a una enfermedad, la selección puede ser una medida preventiva útil. Se han demostrado diferencias en lo que toca a resistencia (o susceptibilidad) a enfermedades entre especies, razas y entre individuos de una misma raza. Las ovejas *Scottish blackface* son más resistentes al helminto *Haemonchus contortus* que las *Dorset* (Altaif y Dargie, 1978). Experimentos realizados en Australia y Nueva Zelanda

muestran que la selección para resistencia a parásitos podría ser exitosa dado que la heredabilidad del recuento de huevos fecales estaría entre 0,2 y 0,4.

La selección para la resistencia a enfermedades puede suscitar preocupaciones éticas dado que para evaluar la resistencia de los animales habría que someterlos a la infección o infestación, a menos que éstas se dieran de forma involuntaria o bien habitual durante el proceso de producción (Nicholas, 1996). Si se supera esta limitación, otro aspecto importante sería disponer de una escala de resistencia continua o con suficientes clases, puesto que la clasificación de los animales como resistentes o sensibles limitaría la eficacia de la selección al no poderse evaluar las diferencias genéticas entre los individuos. Como alternativa también podría aplicarse algún tipo de selección familiar.

Inclusión de caracteres temperamentales y de bienestar en programas de mejora

Hemos visto que el temperamento es moderadamente heredable, lo cual implicaría que sería susceptible de selección. Sobre las posibilidades de mejora por cruzamiento no se tienen datos. La selección debería hacerse sobre las puntuaciones obtenidas en uno de los tests no restringidos en vacuno de carne o sobre el comportamiento en el ordeño en el vacuno lechero.

Lo ideal sería incluir el temperamento en el objetivo global de mejora. Este planteamiento ha sido utilizado por Fimland (1984), al incluir el temperamento en un índice de selección por prueba de descendencia en vacunos lecheros de Noruega. En este índice, el temperamento se incluyó como un índice objetivo pero su valor se absorbió al utilizar la relación entre temperamento y producción lechera, ya que únicamente se calcularon los valores mejorantes para la producción lechera. Mäntysaari y col. (1984) utilizaron un índice de selección tradicional para mejorar los toros de IA en Finlandia. La inclusión del temperamento en el índice aumentaba la ganancia genética entre un 5 y un 7% respecto a la selección por producción corregida por la grasa. Recientemente, Bowman y col. (1996) han identificado siete características (una de ellas el temperamento) que afectan la producción de los bovinos lecheros australianos. El índice utilizado, sin embargo, no incluía el valor de mejorar el temperamento en la reducción de la mano de obra y otros coste o en la mejora del bienestar animal.

En el vacuno de carne, Burrows (1997) opina que no sería posible construir un índice de selección convencional al desconocerse las relaciones entre temperamento y los caracteres de producción o bien, en los casos en que se conocen las correlaciones, sus estimaciones son inconsistentes o poco fiables. La situación se complica cuando consideramos que algunas de las relaciones entre temperamento y caracteres productivos pueden ser dependientes del sistema de producción. A modo de ejemplo, el temperamento tendría mayor efecto sobre el crecimiento en sistemas de producción extensivos.

La mejora del temperamento podría mejorar la rentabilidad de la producción bovina de carne reduciendo los costes de producción (mano de obra, reducción de lesiones, coste de las instalaciones de manejo, etc.), pero ello requeriría un análisis económico que por el momento no se ha realizado. Además existen problemas con los actuales sistemas de valoración del temperamento. La mayoría de los baremos son subjetivos y no lineales, por lo cual se hace necesario acordar un sistema de evaluación estándar, como paso previo a la inclusión del temperamento entre los objetivos de selección formales. Aunque se han propuesto diversas aproximaciones no dependientes de la importancia económica relativa de los caracteres, p.e. la ganancia genética deseada (Mukai y col., 1989), para incluir éstos caracteres en el objetivo global de selección se ha de insistir en la necesidad de contar con un sistema de valoración del temperamento estandarizado, así como de disponer de estimaciones precisas de las relaciones entre el temperamento y otros caracteres productivos y de adaptación al sistema de producción.

A efectos de paliar los efectos negativos de la selección intensa que se practica en el vacuno lechero, se ha sugerido anteriormente modificar el ambiente de forma que aumentara la cantidad de recursos disponibles para el animal, bien por incrementar el aporte energético o por reducir el estrés ambiental. Debemos tener en cuenta, no obstante, que las posibilidades de cambiar el ambiente suelen ser costosas y limitadas. Una solución mejor sería redefinir el objetivo de mejora de una forma más amplia, es decir, criar animales de larga vida económica productiva y reproductiva, a un nivel productivo económico y sin que den signos de alteración de su bienestar.

En el ganado ovino, para integrar la evaluación del bienestar en el contexto global de la producción ovina se ha sugerido recurrir a la aproximación coste : beneficio, discutida por Mephan (1993) y Webster (1994), que implica evaluar cualquier coste en bienestar para el animal, a la vez que los beneficios que representa para la sociedad. No obstante, la introducción de los caracteres relacionados con la adaptación y el bienestar en un objetivo global de selección, al igual que en otras especies rumiantes, padece el inconveniente de la escasez de parámetros genéticos relevantes, es decir, de estimaciones de heredabilidades de estos nuevos caracteres y las asociaciones de los mismos entre sí y con otros caracteres conocidos. Por otra parte, al contemplar el objetivo global de mejora habría que tener en cuenta las relaciones de la resistencia a las enfermedades con otros caracteres de producción y también con la resistencia / susceptibilidad a otros agentes patógenos. El peso que deberían tener estos caracteres de resistencia es difícil de evaluar, pero dependería del grado de parasitismo en el ambiente de producción y del coste de oportunidad de realizar medidas de control alternativas (Simm y col., 1996).

Comentario final

En relación con los caracteres productivos, la mejora del comportamiento y bienestar ha tenido una lenta andadura, que incluso en muchos casos ni siquiera ha comenzado. Estos caracteres se han mostrado complejos, con una arquitectura genética poco conocida (aunque presumiblemente multifactorial), esquivos por el momento a una evaluación fenotípica unívoca y fácilmente transportable a distintos ambientes de producción y, finalmente, de difícil evaluación económica. A pesar de ello, va creciendo en los países más avanzados la demanda de productos obtenidos mediante una producción animal cada vez más respetuosa con el bienestar de los animales. Por ello, es de esperar que cobre una importancia creciente la investigación de los aspectos genéticos del bienestar y el estrés y sus relaciones con otros caracteres de producción y de calidad de los productos, sobre todo cuando ya se ha resuelto la vertiente cuantitativa de la producción en los países de nuestro entorno.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Altaif K.I, Dargie J.D. 1978. Genetic resistance to helminths. The influence of breed and haemoglobin type on the response of sheep to primary infections with *Haemonchus contortus*. *Parasitology*, 77, 161-175.
- Appleby M.C., Hughes B.O., Elson H.A. 1992. *Poultry Production Systems. Behaviour, Management and Welfare*, pp. 87-101. CAB International, Wallingford.
- Arnold G.W., Dudzinski M.L. 1978. *Ethology of free-ranging domestic animals. Developments in Animal and Veterinary Sciences*. Elsevier, Amsterdam.
- Blockey M.A. de B., Lade A.D. 1974. Social dominance relationships among young bulls in a test of rate of gain after weaning. *Aust. Vet. J.*, 50, 435-437.

- Boissy A. 1998. Fear and fearfulness in determining behavior. En: T. Granding (ed.) *Genetics and the behavior of domestic animals*, pp. 67-11. Academic Press, San Diego.
- Boissy A., Bouissou M.F. 1995. Assessment of individual differences in behavioural reactions of heifers exposed to various fear-eliciting situations. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 46, 17-31.
- Boissy A., Le Neindre P., Orgeur P., Bouix J. 1996. Genetic influences on reactions to social isolation and to human in sheep reared under open-range management. *Proc 30 th Int. Cong. Int. Soc. Appl. Ethol.*, p. 59.
- Bouchard T.J., Lykken D.T., McGue M., Segal N.L., Tellegen A. 1990. Sources of human psychological differences: The Minnesota study of twins reared apart. *Science*, 250, 223-228.
- Bowman P.J., Wisscher P.M., Goddard M.E. 1996. Customized selection indices for dairy bulls in Australia. *Anim. Sci.*, 62, 393-403.
- Broom D.M. 1986. Indications of poor welfare. *Br. Vet. J.*, 142, 524-526.
- Broom D.M. 1988. Needs, freedoms and the assessment of welfare. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 19, 384-386.
- Broom D.M., Johnson K.G. 1993. *Stress and animal welfare*. Chapman Hall, Londres
- Burrow H.M. 1997. Measurements of temperament and their relationships with performance traits of beef cattle. *Anim. Breed. Abst.*, 65(7), 477-495.
- Butler W.R., Smith R.D. 1989. Interrelationships between energy balance and postpartum reproductive function in dairy cattle. *J. Dairy Sci.*, 72, 767-783.
- Campo J.L., Gil M.G., Dávila S.G. 2002. El bienestar de los animales domésticos. *XI Reunión de Mejora Genética*, Pamplona.
- Cannon W.B. 1935. Stresses and strains of homeostasis. *Amer. J. Med. Sci.*, 189, 1-14.
- Cresswell E. 1960. Ranging behaviour studies with Romney Marsh and Cheviot sheep in New Zealand. *Anim. Behav.*, 8, 32-38.
- Dantzer R. , Mormède P., Henry J.P. 1983. Physiological assessment of adaptation in farm animals. En: S.H. Baxter, M.R. Baxter y J.A.D. MacCormack (eds.). *Farm animal housing and welfare*, pp. 8-19. Martinus Nijhoff, Boston.
- Dickson D.P., Barr G.R., Johnson L.P., Wieckert D.A. 1970. Social dominance and temperament of Holstein cows. *J. Dairy Sci.*, 53, 904-907.
- Dudzinski M.L., Arnold G.W. 1979. Factors influencing the grazing behaviour of sheep in a Mediterranean climate. *Appl. Anim. Ethol.*, 5, 125-144.
- Duncan I.J.H. 1996. Animal welfare measured in terms of feelings. *Acta Agric. Scand.*, Section A, Animal Science, Suppl. 27, 29-35.
- Erhard H.W., Schouten W.G.P. 2001. Individual differences and personality. En: L.J. Keeling, H.W. Gonyou (eds.). *Social behaviour in farm animals*, pp. 333-352. CAB International, Wallingford.
- Faure J.M. 1994. Behavioral genetics: an overview. *Proc 5th World Cong. Genet. Appl. Livest. Prod.*, 20, 129.
- FAWC updates the five freedoms. 1992. *Vet. Rec.*, 131 (16), 357.

- Fernández-Teruel A., Escorihuela A. y col. 2002. A quantitative trait locus influencing anxiety in the laboratory rat. *Genome Res.*, 12, 618-626.
- Fimland E. 1984. Progeny testing procedures in Norway. *IDF Bulletin*, 14, 329-332.
- Fordyce G., Goddard M.E., Tyler R., Williams G., Toleman M.A. 1985. Temperament and bruising of *Bos indicus* cross cattle. *Aust. J. Exp. Agric.*, 25, 283-288.
- Fordyce G., Wythes J.R., Shorthouse W.R., Underwood D.W., Shepherd R.K. 1988. Cattle temperament in extensive beef herds in northern Queensland. 2. Effect of temperament on carcass and meat quality. *Aust. J. Exp. Agric.*, 28, 689-693.
- Franc C., Bartos L., Hanys Z., Tomes Z. 1988. Pre-slaughter social activity of young bulls relating to the occurrence of dark-cutting beef. *Anim. Prod.*, 46, 153-161.
- Fraser A.F., Broom D.M. 1990. *Farm animal behaviour and welfare*. Balliere Tindall, London.
- Gallo I., Carnier P., Cassandro M. et al. 1996. Change in body condition score of Holstein cows as affected by parity and mature equivalent milk yield. *J. Dairy Sci.*, 79, 1009-1015.
- García-Belenguier S., Mormède P. 1993. Nuevo concepto de estrés en ganadería: psicobiología y neurología de la adaptación. *Invest. Agr.: Prod. Sanid. Anim.*, 8 (2), 87-110.
- Gershenfeld H.K., Paul S.M. 1997. Mapping quantitative trait loci for fear-like behaviors in mice. *Genomics*, 46(1), 1-8.
- Goddard M.E., Beilharz R.G. 1984. A factor analysis of fearfulness in potential guide dogs. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 12, 253-265.
- Goddard M.E., Beilharz R.G. 1977. Natural selection and animal breeding. *Proc. 3rd Int. Cong. S.A.B.R.A.O., Animal Breeding Papers*, 4.19 to 4.21.
- Grandin T. 1980. The effect of stress on livestock meat prior to and during slaughter. *Int. J. Study Animal Problems*, 1, 313-337.
- Hemsworth P.H., Barnett J.L. 1991. The effects of aversively handling pigs, either individually or in groups, on their behaviour, growth and corticosteroids. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 30, 61-72.
- Hemsworth P.H., Barnett J.L., Treacy D., Madgwick P. 1990. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 25, 85-95.
- Holmes J.H.G., Robinson D.W., Ashmore C.R. 1972. Blood lactic acid and behaviour in cattle with hereditary muscular hypertrophy. *J. Anim. Sci.*, 35, 1011-1013.
- Holmes J.H.G., Ashmore C.R., Robinson D.W. 1973. Effects of stress on cattle with hereditary muscular hypertrophy. *J. Anim. Sci.*, 36, 684-694.
- Kerr S.G.C., Wood-Gush D.G.M. 1987. The development of behaviour patterns and temperament in dairy heifers. *Behav. Proc.*, 15, 1-16.
- Kovalciková M., Kovalcik K. 1982/83. Relationships between parameters of the open field test of cows and their milk production in loose housing. *Appl. Anim. Ethol.*, 9, 121-129.
- Lawstuen D.A., Hansen L.B., Steuernagel G.R. 1988. Management traits scored linearly by dairy producers. *J. Dairy Sci.*, 71, 788-799.

- Lay D.C., Friend T.H., Randel R.D., Bowers C.L., Neuendorff D.A., Grisson K.K., Jenkins O.C. 1992. Does maternal deprivation affect a calf's physiological and behavioral reactions to later stress? *J. Anim. Sci.*, 70 (suppl.1), 162.
- Le Neindre P., Boivin X., Boissy A. 1996. Handling extensively kept animals. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 49, 73-81.
- Le Neindre P., Poindou P., Trillat G., Orgeur P. 1993. Influence of breed in reactivity of sheep to humans. *Génét. Sél. Evol.*, 25, 447-458.
- Le Neindre P., Trillat G., Sapa J., Ménessier F., Bonnet J., Chupin J. 1995. Individual differences in docility in Limousin cattle. *J. Anim. Sci.*, 73, 2249-2253.
- Lerner I.M. 1954. *Genetic homeostasis*. Wiley, New York.
- Levy F., Poindron P. 1987. The importance of amniotic fluids for the establishment of maternal behaviour in experienced and inexperienced ewes. *Anim. Behav.*, 35, 1188-1192.
- Luiting P., Vangen O., Rauw W.M., Knap P.W., Beilharz R.G. 1997. Physiological consequences of selection for growth. *48 Annual Meeting of the EAAP*, Vienna, Austria.
- Lynch J.J., Hinch G.N., Adams D.B. 1992. *The behaviour of sheep. Biological principles and implications*. CAB International, Wallingford.
- Lyons D.M., Price E.O., Moberg G.P. 1988. Social modulation of the pituitary-adrenal responsiveness and individual differences in behavior of young domestic goats. *Phys. Behav.*, 43, 451-458.
- Manteca X., Deag J.M. 1994. Individual variation in response to stressors in farm animals: implications for experimenters. *Anim. Welf.*, 3, 213-218.
- Mäntysaari E., Syväjärvi J., Hellnan T. 1984. A multiple trait selection index for progeny testing in dairy bulls in Finland. *IDF Bulletin*, 183, 204-212.
- Marek P., Yirmiya Y., Liebeskind J.C. 1988. Strain differences in the magnitude of swimming-induced analgesia correlate with brain opiate receptor concentration. *Brain Res.*, 447, 118-190.
- McIntyre B.L., Ryan W.J. 1986. Effect of level of handling on meat quality of cattle of two breed types. *Proc. Australian Soc. Anim. Prod.*, 16, 267-270.
- Mason J.M. 1971. A reevaluation of the concept of non specificity in stress theory. *J. Psychiat. Res.*, 8, 323-333.
- Mepham T.B. 1993. Biotechnology: the ethics. *Anim. Prod.*, 56, 425.
- Mitchell G., Hatting J., Ganhao M. 1988. Stress in cattle assessed after handling, after transport and after slaughter. *Vet. Rec.*, 123, 201-205.
- Moberg G.P. 1987. A models for assessing the impact of behavioral stress on domestic animals. *J. Anim. Sci.*, 65, 1228-1235.
- Mukai F., Shogaki R., Yamada Y. 1989. Comparison of genetic gains achieved by the classical selection index and the desired genetic gains. *J. Anim. Breed. Genet.*, 106, 345-350.
- Nebel R.L., McGilliard M.L. 1993. Interactions of high milk yield and reproductive performance in dairy cows. *J. Dairy Sci.*, 76, 3257-3268.

- Newman S. 1994. Quantitative- and molecular-genetic effects on animal well-being: adaptative mechanisms. *J. Anim. Sci.*, 72, 1641-1653.
- Nicholas F.W. 1996. *Introduction to veterinary genetics*. Oxford University Press, Oxford.
- O'Connor C.E., Jay N.P., Nicol A.M., Beatson P.R. 1985. Ewe maternal behaviour score and lamb survival. *Proc. N.Z. Soc. Anim. Prod.*, 45, 159-162.
- Palacio J. 2000. *Estudio comparativo de la respuesta de adaptación de dos razas bovinas: Parda Alpina y Pirenaica*. Tesis Doctoral, Universidad de Zaragoza.
- Price E.O. 1984. Behavioral aspects of animal domestication. *Q. Rev. Biol.*, 59, 1-32.
- Purser A.F., Karam H.A. 1967. Lamb survival, growth and fleece production in relation to birthcoat type among Welsh Mountain sheep. *Anim. Prod.*, 9, 75-85.
- Rauw W.M., Kanis E., Noordhizen-Stassen E.N., Grommers F.J. 1998. Undesirable side effects of selection for high production efficiency in farm animals: a review. *Livest. Prod. Sci.*, 56, 15-33.
- Riol J.A., Sánchez J.M., Gaudioso V.R., Gonzalo C. 1988. Comportamiento investigatorio y distancia de huida en las razas Pardo Alpina, Avileña-Negra Ibérica y de Lidia. *Proc 15th World Buiatrics Congress*, 1051-1058.
- Romeyer A., Bouissou M.F. 1992. Assessment of fear reactions in domestic sheep and influence of breed and rearing conditions. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 34, 93-119.
- Selye H. 1936. A syndrome produced by diverse noxious agents. *Nature*, 138, 32-33.
- Selye H. 1956. *The stress life*. McGraw Hill, New York.
- Senatore E.M., Butler W.R., Oltenacu P.A. 1996. Relationships between energy balance and post-partum ovarian activity and fertility in first lactation dairy cows. *Anim. Sci.*, 62, 17-23.
- Shanks N., Griffiths J., Zalzman S., Zacharko R.M., Anisman H. 1990. Mouse strains differences in plasma corticosterone following uncontrollable footshock. *Pharmacol. Biochem. Behav.*, 36, 515-519.
- Simm G., Conington J., Bishop S.C., Dwyer C.M., Pattinson S. 1996. Genetic selection for extensive conditions. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 49, 47-49.
- Slee J. 1986. The genetics of adaptation to cold climates with particular reference to sheep. *Proc. 3rd. World Cong. Genet. Appl. Livest. Prod.*, XI, 462-473.
- Slee J., Stott A.W. 1986. Genetic selection for cold resistance in Scottish Blackface lambs. *Anim. Prod.*, 43, 397-404.
- Syme L.A. 1981. Social disruption and forced movement orders in sheep. *Anim. Behav.*, 29, 283-288.
- Tulloh N.M. 1961. Behaviour of cattle in yards. II. A study of temperament. *Anim. Behav.*, 9, 25-30.
- Urca G., Segev S., Sarne Y. 1985. Footshock-induced analgesia: its opioid nature depends on the strain of rat. *Brain Res.*, 329, 109-116.
- Wagnon K.A., Loy R.G., Rollins W.C., Carroll F.D. 1966. Social dominance in a herd of Angus, Hereford and Shorthorn cows. *Anim. Behav.*, 14, 474-479.
- Webster A.J.F. 1993. Environment: heat and cold tolerance. *Proc. Sheep Vet. Soc.*, 17, 123-128.

- Webster J. 1994. New breeding technologies: ethical and animal welfare issues. *Digest No. 49, British Cattle Breeders Club*, 41-44.
- Wooliams C., Suttle N.F., Wooliams J.A., Jones D.G., Wiener G. 1986. Studies on lambs from lines genetically selected for high and low cooper status. 1. Differences in mortality. *Anim. Prod.*, 43, 293-302.
- Wythes J.R., Shorthose W.R., Powell V.R. 1988. Cattle handling abattoirs. I. The effects of rest and resting conditions before slaughter and of electrical stimulation of carcasses on carcass weight and muscle properties. *Aust. J. Agric. Res.*, 39, 87-95.