

Analyse génétique de la réactivité comportementale chez les ovins : pour une stratégie combinant bien-être animal et production

BOISSY A. (1), LIGOUT S. (1), FOULQUIE D. (2), GAUTIER A. (1), MORENO C. (3), DELVAL E. (1), FRANCOIS D. (3), BOUIX J. (3)

(1) INRA UR 1213 Herbivores, Equipe Adaptation et Comportements Sociaux, F- 63122 Saint-Genès-Champanelle

(2) INRA UE 321 la Fage, Saint Jean et Saint Paul, F-12250 Roquefort-sur-Soulzon

(3) INRA UR 631 Amélioration Génétique des Animaux, F-31326 Castanet-Tolosan Cedex

RESUME – L'évolution des pratiques d'élevage (réduction des contacts de l'éleveur avec ses animaux et augmentation de la taille des troupeaux) se traduit entre autres par une moindre familiarisation des animaux à l'homme, qui accentue les réponses de stress lors des interventions de routine. La moindre assistance par l'éleveur impose en outre aux animaux une plus grande autonomie comportementale. Par ailleurs, les attentes sociétales en matière de bien-être des animaux d'élevage se renforcent. La sélection génétique sur la réactivité à l'homme et la sociabilité devrait améliorer l'adaptabilité des animaux aux nouvelles conditions d'élevage. Cette étude a pour objectifs de : 1) déterminer les effets génétiques sur la réactivité comportementale des ovins par analyse de l'héritabilité et recherche de locus à effets quantitatifs (QTL), 2) identifier d'éventuels liens avec les mesures de performance, et 3) d'estimer les interactions entre le génotype des animaux et le système d'élevage. Des agneaux de race Romane INRA-401 (n = 954 dont n = 493 issus de cinq pères différents), sont élevés en bergerie ou en plein air. Une fois sevrés, les agneaux sont soumis individuellement à des épreuves évaluant leur réactivité sociale et celle à l'homme. Des mesures zootechniques sont également effectuées sur les mâles à l'abattage et sur les agnelles à la mise bas. Les réactivités vocale et locomotrice à l'isolement et celle face à un homme mobile sont des caractères héréditaires ($h^2 = 0,37 ; 0,25 ; 0,32$ respectivement). Une primo-détection de QTL analysée sur trois cent soixante-et-onze agneaux avec soixante-douze marqueurs microsatellites révèle plusieurs zones du génome en relation avec différents traits de comportement. Concernant les liens éventuels entre les caractères comportementaux et les paramètres de production, les corrélations phénotypiques trouvées sont très faibles ; les corrélations génétiques n'ont pas été estimées en raison du faible nombre de béliers à la fois pères et grands-pères maternels. Quant au type d'élevage, dans la limite des résultats préliminaires, il ne semble pas interférer avec la réactivité comportementale des individus de parenté proche puisque les pères et le système d'élevage présentent peu d'interactions. Une sélection sur la réactivité à l'homme et l'attraction sociale serait envisageable afin de concilier bien-être animal et impératifs de production.

Genetics of behavioural reactivity in sheep: a strategy for combining animal welfare and efficiency of production

BOISSY A. (1), LIGOUT S. (1), GAUTIER A. (1), FOULQUIE D. (2), MORENO C. (3), DELVAL E. (1), FRANCOIS D. (3), BOUIX J. (3)

(1) INRA, UR 1213 Herbivores, Equipe Adaptation et Comportements Sociaux, F- 63122 Saint-Genès-Champanelle

SUMMARY – Modern farm practices, such as reduced contact of livestock with humans and increased size of the herd, induce a decrease of animal familiarisation to farmers so that they are more susceptible to be stressed by routine management procedures. In addition, due to the less support by humans, the animals are required to have a greater level of behavioural autonomy. At the same time, public and consumer concerns about the welfare of farm animals have increased. Genetic selection to reduce fearfulness and strengthen sociability should increase the adaptability of animals to the new farming conditions. This study was aimed at 1) determining the heritability of some components of behavioural reactivity in sheep and identifying putative Quantitative Trait Loci (QTL), 2) investigating links between these reactivity and productivity performances, and 3) assessing the interaction between genotype and environment. Romane-INRA401 breed lambs (n=954 including n=493 from 5 rams) were reared indoors vs. outdoors. After weaning, they were individually exposed to behavioural tests involving novelty, human contact and social isolation. Zootechnical parameters were estimated in males at slaughter and in females at lambing. High bleats, locomotion and avoidance of humans seem well heritable (heritability coefficients respectively 0.37, 0.25 and 0.32). A first QTL primo-detection reveals several parts of the genome in relationship with behavioural reactivity. No phenotypic correlation was found between behavioural reactivity and zootechnical parameters. Preliminary estimation of genetic correlations cannot be done due to the limited number of rams. No strong interaction between genotype and rearing system of animals was found: lambs with close genotypes react in the same way whether they are reared indoors or outdoors. Taken together, reactivity to human and social attractiveness could be included in the selection program for the purpose of improving animal welfare and ease of handling.

INTRODUCTION

L'évolution des pratiques d'élevage - réduction des contacts entre l'éleveur et ses animaux, augmentation de la taille des troupeaux avec une tendance à l'extensification de la conduite dans les systèmes allaitants - se traduit entre autres par une moindre familiarisation des animaux à l'homme (Hemsworth, 2003) et un accroissement des réactions de stress en réponse à des interventions de routine tels que la pesée, la vaccination ou le transport (Rushen *et al.*, 1999). En outre, la réduction de la main-d'œuvre se traduit

également par une réduction de la surveillance et de l'assistance des animaux dans les moments délicats comme la mise bas et le développement des jeunes, et impose aux animaux une plus grande autonomie comportementale. Dans ces conditions, la dimension sociale des animaux est un nouveau caractère à prendre en compte puisqu'une forte sociabilité facilite les apprentissages sociaux qui conditionnent l'adaptation de l'animal à son milieu (Boissy *et al.*, 2001). Par ailleurs, les attentes sociétales en matière de bien-être des animaux d'élevage se sont renforcées :

l'image des conditions de vie des animaux d'élevage est un facteur intervenant dans l'acceptabilité globale des produits animaux. Les actions visant à réduire la réactivité comportementale et à renforcer la sociabilité des animaux sont désormais indispensables pour contribuer à la fois au bien-être animal et à l'efficacité de la production. En particulier, la sélection génétique sur des caractères comportementaux devrait améliorer l'adaptabilité des animaux aux nouvelles conditions d'élevage (Mignon-Grasteau *et al.*, 2005). Les quelques coefficients d'héritabilité déjà rapportés chez les ruminants paraissent suffisants pour envisager d'intégrer des caractères comportementaux dans les programmes de sélection (Boissy *et al.*, 2002). En outre, les outils récents en génétique moléculaire pourraient être utilisés sur les ruminants pour tenter d'identifier les marqueurs de gènes, voire les gènes qui sous-tendent ces caractères comportementaux afin de pouvoir à terme les sélectionner directement. Cependant, avant que de tels caractères puissent être utilisés en sélection, il est indispensable de préciser leurs éventuelles relations avec les caractères de production : une sélection visant à réduire la peur des animaux pourrait ralentir les progrès zootechniques recherchés par ailleurs, voire aller à leur encontre (Boissy *et al.*, 2002). De même, il est impératif de s'intéresser aux interactions entre le génotype d'un individu et son environnement avant d'engager une sélection sur de nouveaux caractères : l'existence d'une telle interaction représenterait une plasticité phénotypique nécessitant de sélectionner les individus selon la sensibilité d'un génotype à des différences environnementales (de Jong et Bijma, 2002).

Les objectifs de ce projet mené sur ovins sont :

- 1) de déterminer les effets génétiques sur la réactivité à l'homme et la sociabilité par estimation de l'héritabilité et la détermination de locus à effets quantitatifs (QTL)
- 2) de calculer les corrélations phénotypiques et génétiques entre la réactivité comportementale et les mesures de performance (croissance, carcasse...)
- 3) d'évaluer les interactions génotype - environnement sur la réactivité comportementale.

1. MATERIEL ET METHODES

1.1. ANIMAUX ET CONDUITES

Les mesures phénotypiques sont conduites sur des agneaux ($n = 954$) de race Romane (INRA-401) élevés soit en plein air intégral ($n = 800$, 196 m^2 / individu ; domaine de la Fage, 12), soit en bergerie ($n = 154$, 2 m^2 / individu ; domaine de la Sapinière, 18). Tous les agneaux sont maintenus en groupe sous la mère jusqu'au sevrage à soixante-quinze jours. Sur les 954 agneaux, 493 sont issus des mêmes pères ($n = 5$) et sont répartis dans les deux modes de conduite.

1.2. DISPOSITIF EXPERIMENTAL

A l'âge de 85 ± 6 jours, chaque agneau a été exposé individuellement à deux épreuves comportementales basées sur la nouveauté, la présence ou le retrait de congénères, et le contact avec l'homme.

Epreuve du « couloir ». Le dispositif est constitué d'un couloir ($2 \text{ m} \times 7 \text{ m}$) clos par des panneaux pleins de 2 m de haut. L'épreuve se déroule en trois phases : 1) union (présence de congénères familiers placés derrière une grille), 2) isolement (retrait visuel des congénères), et 3) conflit entre l'attraction pour les congénères présents derrière la grille et l'évitement d'un homme immobile devant la grille.

Epreuve du « manège ». Le dispositif est composé d'un circuit fermé rectangulaire ($4,5 \text{ m} \times 7,5 \text{ m}$). L'épreuve se déroule également en trois phases : 1) isolement, 2) approche continue d'un homme se déplaçant à vitesse constante (environ 1 m.s^{-1}), et 3) exposition à la présence d'un homme immobile.

Associées à l'approche comportementale, des mesures zootechniques sont réalisées : pesées effectuées à la naissance et au sevrage sur tous les agneaux. En outre, pour les mâles de plein air qui sont abattus à poids fixé (38 kg), le poids en fin d'engraissement et des mesures sur carcasse (rendement, conformation, épaisseur du gras dorsal) sont relevés.

1.3. PRIMO-DETECTION DE QTL

Le génotypage est réalisé à partir d'une prise de sang effectuée sur 261 agnelles et 100 mâles élevés en plein air et descendant de quatre reproducteurs ($n = 56, 60, 114, 141$ descendants par père). Les quatre pères avaient été choisis pour leur polymorphisme sur trente allèles marqueurs. Le protocole de primo-détection est basé sur soixante-douze marqueurs microsatellites répartis sur vingt-cinq des vingt-six chromosomes. Les données disponibles sont analysées à la fois marqueur par marqueur (procédure GLM du logiciel SAS® (version 8.1, SAS® Institute Inc., Cary, NC, USA)) et multi-marqueurs par chromosome (QTLMAP : Elsen *et al.*, 1999).

1.4. ANALYSE DES DONNEES

Les nombreuses mesures comportementales sont regroupées sur la base de leur sens éthologique dans des variables synthétiques à partir d'analyses en composantes principales réalisées avec la procédure PRINCOMP du logiciel SAS®. Des analyses de variance sont ensuite réalisées sur les variables synthétiques concernant l'ensemble des agneaux des deux milieux grâce à la procédure GLM en incluant les effets fixés sexe, âge de la mère, nombre d'agneaux allaités, paternité, milieu d'élevage et interaction entre paternité et milieu d'élevage.

Les héritabilités des variables synthétiques et les corrélations génétiques et phénotypiques sont estimées à partir d'un modèle mixte incluant les effets fixés simples étudiés dans les analyses de variance et un effet aléatoire animal. L'estimation globale considère l'ensemble des performances des apparentés et des liens généalogiques remontant jusqu'aux grands-pères maternels (pedigree, $n = 1\ 710$) de tous les individus testés. L'analyse est effectuée avec le logiciel VCE qui utilise une méthode de maximum de vraisemblance restreint (REML).

2. RESULTATS

2.1. DETERMINISME DES EFFETS GENETIQUES

L'ensemble des trente variables originelles relevées lors des épreuves de réunion et du manège ont permis de construire huit variables synthétiques. Les bèlelements hauts (BELH) et la locomotion (LOCO) expriment des réactions actives à l'isolement social. Au contraire, les bèlelements bas (BELB) et les postures de vigilance (VIGIL) caractérisent une stratégie passive. L'attraction sociale (SOC) et l'augmentation des activités locomotrice et vocale liées à la séparation d'avec les congénères (SEPAR) sont spécifiques de la réactivité sociale. Les deux dernières variables sont spécifiques à la réactivité à l'homme : la capacité à approcher l'homme immobile (CONF) et la tolérance à se laisser approcher par l'homme (HOM).

2.1.1. ANALYSE DES FACTEURS DE VARIATION

La paternité a généralement un effet significatif sur l'ensemble des variables synthétiques (tableau 1). Le sexe influence également le comportement des agneaux pour cinq des huit variables synthétiques : les femelles réagissent plus à la séparation d'avec les congénères, bêlent plus (SEPAR, BELH, BELB), sont plus attirées par les congénères (SOC) et sont plus distantes de l'homme mobile (HOM) que les mâles. De même, le système d'élevage influence six des huit variables synthétiques : les agneaux élevés en plein air sont moins actifs et tolèrent plus la présence de l'homme que ceux élevés en bergerie. Par contre, le nombre d'allaités et l'âge de la mère n'ont aucun effet sur les variables.

Tableau 1 : Effets fixés père, sexe, système d'élevage (plein air vs. bergerie) des variables synthétisant la réactivité comportementale calculés sur agneaux issus de cinq pères (n = 493).

Variables synthétiques	Effet père (n=5) P	Effet sexe (n=2) P	Mâle - Femelle	Effet élevage (n=2) P	Plein air - Bergerie
LOCO	<0,001	ns	-0,03	<0,001	-2,21
BELH	<0,001	<0,001	-0,56	<0,001	-2,49
BELB	<0,001	<0,05	-0,28	ns	0,01
VIGIL	<0,001	ns	0,05	<0,001	1,28
SOC	<0,05	<0,01	-0,20	<0,001	-0,87
SEPAR	<0,01	<0,01	-0,32	<0,01	0,49
CONF	0,07	ns	-0,15	0,05	0,27
HOM	<0,01	<0,05	0,17	<0,001	0,70

2.1.2. Coefficients d'héritabilité

Les estimations donnent des coefficients d'héritabilité variant entre $0,23 \pm 0,03$ (réaction à l'approche de l'homme) et $0,48 \pm 0,03$ (vocalisations en réaction à l'isolement) (tableau 2). Concernant les corrélations génétiques, la réactivité face à un homme mobile (HOM) est positivement corrélée aux bêlements bas (BELB). La réactivité à l'homme est négativement corrélée aux postures de vigilance (VIGIL). La réactivité sociale (SOC) est corrélée positivement avec les bêlements hauts (BELH) et la locomotion (LOCO), et est négativement avec les bêlements bas (BELB).

2.1.3. Analyses de QTL

Les résultats, à confirmer par d'autres données à venir, semblent indiquer un impact de régions des chromosomes 1, 6, 13, 16, 21 et 22 sur 5 des variables synthétiques (BELH, BELB, LOCO, CONF, SEPAR).

2.2. RELATIONS ENTRE REACTIVITE ET PERFORMANCES DE PRODUCTION

La réactivité comportementale et les performances zootechniques présentent des corrélations phénotypiques qui restent dans l'ensemble très faibles ($r \text{ max} = 0,13$) malgré des effectifs convenables.

L'évaluation des corrélations génétiques entre caractères de comportement et de production est encore prématurée au stade de développement de notre protocole. En effet, les descendants des béliers à la fois pères de brebis et des agneaux de ces brebis sont trop peu nombreux pour calculer des corrélations génétiques avec le poids à la naissance et la croissance sous la mère, deux caractères soumis à l'effet maternel. De même, les mesures réalisées à l'abattage (caractères d'engraissement et de carcasses) concernent seulement trois cent treize agneaux.

2.3. INTERACTIONS GENOTYPE-MILIEU

Le classement des cinq pères, malgré une variabilité importante, est très similaire dans les deux sites, sauf pour

deux variables (LOCO et VIGIL) pour lesquelles l'effet du site est inversé entre les animaux issus de deux pères différents.

3. DISCUSSION

Les agneaux issus de pères différents ne réagissent pas de la même manière aux situations expérimentales. Dwyer *et al.* (2005) rapportent également que le comportement d'agneaux à la naissance dépend de leur paternité. Il avait déjà été montré chez les bovins une variabilité comportementale moindre en isolement entre vaches issues du même père qu'entre vaches de paternités différentes (Le Neindre *et al.*, 2002). Cette variabilité interindividuelle plus faible entre individus apparentés qu'entre non apparentés conforte l'hypothèse d'une transmission des caractères comportementaux entre générations.

Les coefficients d'héritabilité des réactions comportementales sont dans l'ensemble modérés, voire élevés pour certains, avec les valeurs les plus fortes pour la réactivité vocale et locomotrice à la séparation sociale et la réactivité à l'homme. Les valeurs pour ces traits comportementaux confirment celles estimées par Boissy *et al.* (2005) sur des agneaux de races différentes et de paternité non maîtrisée. Ceci permet d'envisager de sélectionner dès maintenant des individus plus calmes en groupe et moins effrayés par l'homme afin de faciliter les manipulations du troupeau. La prise en compte du critère de docilité dans les programmes de sélection est déjà effective sur bovins (Le Neindre *et al.*, 2000).

Notre étude montre en outre que la corrélation génétique entre les réactivités locomotrice et vocale est modérée ; autrement dit, la sélection sur un de ces deux critères augmentera la probabilité de sélectionner le second. De même, la capacité à approcher l'homme et la tolérance à se laisser approcher par l'homme sont liées génétiquement. L'évaluation des corrélations génétiques permet également de se servir d'autres critères plus faciles à mesurer comme l'occurrence des vocalisations, puisqu'en sélectionnant les animaux qui vocalisent beaucoup en réaction à une contrainte, on augmente la probabilité de sélectionner sur l'aptitude à approcher un homme. L'intégration d'indicateurs de la réactivité comportementale dans les programmes de sélection chez les ovins représenterait donc un atout majeur pour concilier efficacité de production et bien-être animal. La primo-détection de QTL révèle plusieurs zones réparties sur six chromosomes en relation avec différents traits de comportement. L'analyse demande cependant à être étoffée par de nouvelles informations moléculaires à associer aux mesures de comportement réalisées. A ce titre, un important projet d'utilisation d'un nouveau type de marqueurs (SNP) est prévu pour les prochaines années.

Le fait que les traits comportementaux soient très peu corrélés phénotypiquement avec les caractères zootechniques mesurés (croissance, rendement de la carcasse, épaisseur du gras dorsal et note d'engraissement) suggère qu'il y aurait peu de risque de faire de la contre sélection en incluant des critères comportementaux dans les programmes de sélection. La véritable garantie réside néanmoins dans la valeur des corrélations génétiques, mais les intervalles de confiance des résultats sont aujourd'hui trop grands en raison des faibles effectifs pour conclure quant à l'existence ou non de corrélations génétiques entre les comportements mesurés et les autres caractères de production.

Par ailleurs, nos résultats montrent que les femelles sont socialement plus réactives que les agneaux, et elles semblent moins tolérer la présence de l'homme. Ces différences entre sexes confirment celles rapportées précédemment avec des agneaux de races différentes par Boissy *et al.* (2005) et Viérin et Bouissou (2003).

Le milieu dans lequel sont élevés les agneaux, influence notablement leur réactivité sociale et celle à l'égard de l'homme. De manière inattendue, les agneaux élevés en plein air sont socialement moins réactifs et sont plus tolérants à l'homme que ceux élevés en bergerie. Ce résultat s'oppose à ceux obtenus dans les études précédentes (Le Neindre *et al.*, 1996). Les conditions expérimentales réalisées sous abri peuvent avoir été perçues plus stressantes par les agneaux conduits en plein air que par les agneaux maintenus en bergerie en raison du contraste plus marqué avec leurs conditions d'élevage. L'inhibition comportementale liée au stress étant bien connue par ailleurs (Boissy 1998), les moindres réactions rapportées chez les agneaux de plein air pourraient être la conséquence d'une réactivité plus marquée à l'environnement nouveau. En outre, la qualité des interactions homme-animal pourrait également contribuer à expliquer le résultat inattendu : en plein air les agneaux peuvent avoir associé l'homme à la distribution du complément alors qu'en bergerie la distribution de l'aliment est automatique.

Enfin, notre analyse préliminaire ne fait état que de faibles interactions entre l'environnement d'élevage et le génotype des agneaux. Ceci peut néanmoins s'expliquer par le faible nombre de pères comparés (n = 5). Aucune étude sur les mammifères domestiques n'avait jusqu'à présent cherché à évaluer l'impact de l'environnement sur les caractères comportementaux d'individus de même parenté. Si l'absence d'interaction forte entre le milieu d'élevage et le génotype des agneaux se confirme avec l'augmentation des effectifs, la sélection des animaux sur des critères de réactivité comportementale pourrait être d'autant plus facilement mise en œuvre qu'elle n'est pas tributaire du milieu d'élevage.

CONCLUSION

Les résultats préliminaires rapportés ici supportent la faisabilité d'une sélection sur la réactivité à l'homme et l'attraction sociale chez les ovins. L'analyse des corrélations génétiques et des interactions génotype environnement doit néanmoins être approfondie avant de proposer les critères comportementaux de sélection. De plus, la poursuite du

projet aidera à mieux connaître la génétique du comportement en identifiant des gènes utilisables directement à partir de génotypage. L'objectif ultime est de favoriser le développement de systèmes d'élevage qui concilient à la fois bien-être animal et production, et qui contribuent à accroître la compétitivité des élevages français tout en maintenant une activité agricole dans des régions défavorisées.

Les auteurs remercient le personnel des Unités Expérimentales INRA de la Fage et de la Sapinière, notamment J.L. Escach, C. Racine, T. Fassier et C. Péry, pour l'élevage des animaux et leur participation active dans les mesures comportementales et zootechniques. Ils remercient également P. Laurent (LGBC INRA Jouy) pour la caractérisation des marqueurs pour la primo-détection. S. Ligout a bénéficié d'une bourse post-doctorale INRA (départements PHASE et GA) et le génotypage réalisé par Labogena a été financé par le département GA.

- Boissy A., 1998.** In: GRANDIN T. (Editor), *Genetics and the Behavior of Domestic Animals*. Academic Press, San Diego. 67-111
- Boissy A., Nowak R., Orgeur P., Veissier I., 2001.** INRA Prod. Anim., 14, 79-90
- Boissy A., Le Neindre P., Gastinel P.L., Bouix J., 2002.** INRA Prod. Anim., 15, 373-382
- Boissy A., Bouix J., Orgeur P., Poindron P., Bibé B., Le Neindre P., 2005.** *Genet. Select. Evol.*, 37, 381-401
- de Jong G., Bijma P., 2002.** *Livest. Prod. Sci.*, 78, 195-214
- Dwyer C.M., Calvert S.K., Farish M., Donbavand J. Pickup H.E., 2005.** *Theriogenology*, 63, 1092-1110
- Elsen J.M., Mangin B., Goffinet B., Boichard D. Le Roy P., 1999.** *Genet. Select. Evol.*, 31, 213-224
- Hemsworth P.H., 2003.** *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 81, 185-198
- Mignon-Grasteau S., Boissy A., Bouix J., Faure J.M., Fisher A.D., Hinch G.N., Jensen P., Le Neindre P., Mormède P., Prunet P., Vandeputte M., Beaumont C., 2005.** *Livest. Product. Sci.*, 93, 3-14
- Le Neindre P., Boivin X., Boissy A., 1996.** *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 49, 73-81
- Le Neindre P., Terlouw C., Boivin X., Boissy A., Lensink J., 2001.** *J. Anim. Sci.*, 79 (E. Suppl.), 1-7
- Le Neindre P., Grignard L., Trillat G., Boissy A., Sapa F., Boivin X., 2002.** In: *Proceedings of the 7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, Montpellier, France, 59-62
- Rushen J., Taylor A.A., de Passillé A.M., 1999.** *Appl. Anim. Behav. Sci.* 65, 285-303
- Vierin M., Bouissou M.F., 2003.** *Develop. Psychobiol.*, 42, 131-147

Tableau 2 : Héritabilité (diagonale en gras), corrélations génétiques (n = 954 ; triangle supérieur) et corrélations phénotypiques (n = 895 ; triangle inférieur) des réactivités comportementales mesurées sur agneaux sevrés et conduits en plein air ou en bergerie

	LOCO	BELH	BELB	VIGIL	SOC	SEPAR	CONF	HOM
LOCO	0,25	0,35	-0,13	-0,77	0,38	0,25	0,08	-0,09
BELH	0,19	0,33	-0,37	-0,55	0,40	0,61	0,46	0,17
BELB	-0,07	-0,25	0,37	-0,15	-0,61	0,40	-0,02	0,39
VIGIL	-0,31	-0,18	0,01	0,15	0,47	-1,00	-0,50	-0,05
SOC	0,07	-0,09	0,02	0,08	0,06	0,40	-0,36	-0,04
SEPAR	0,18	0,26	0,12	-0,28	0,15	0,23	0,17	0,32
CONF	0,13	0,18	0,00	-0,19	0,09	0,20	0,14	0,80
HOM	-0,22	0,12	0,04	-0,11	-0,17	0,03	0,20	0,32