1987. JOURNÉES RECH. PORCINE EN FRANCE, 19, 33-40.

G8705

RELATIONS GÉNÉTIQUES ENTRE LA TENEUR EN ANDROSTÉNONE DU GRAS CHEZ LE VERRAT ET LE DÉVELOPPEMENT DE L'APPAREIL GÉNITAL MÂLE ET FEMELLE

P. SELLIER (1), M. BONNEAU (2), J. GRUAND (3)(*)

Institut National de la Recherche Agronomique
(1) Station de Génétique Quantitative et Appliquée, 78350 JOUY-EN-JOSAS
(2) Station de Recherches Porcines, Saint-Gilles, 35590 L'HERMITAGE
(3) Station Expérimentale de Sélection Porcine, 86480 ROUILLÉ

(*) Avec la collaboration de Geneviève LE HENAFF (1), Françoise GIOVANNI (2) et Anne-Marie MOUNIER (2)

INTRODUCTION

L'élevage de mâles entiers pour la production de viande de porc commence à se répandre de façon significative en Europe (LUNDSTRÖM *et al.*, 1985). La castration précoce des mâles reste cependant la règle générale dans l'espèce porcine, en dépit de ses effets défavorables sur la vitesse de croissance, l'efficacité alimentaire et la teneur en muscle de la carcasse. L'élevage du mâle non castré se heurte encore au problème des défauts d'odeur sexuelle qui se manifestent lors de la cuisson des viandes de certains mâles entiers. Le principal composé responsable de l'odeur sexuelle est l'androsténone (5 α-androst-16-ène-3-one) : ce stéroïde de la famille des $C_{19}\Delta16$ est synthétisé dans le testicule, parallèlement aux hormones androgènes et œstrogènes, libéré dans la circulation générale et stocké de façon réversible dans le tissu adipeux (BONNEAU et DESMOULIN, 1982 ; BROOKS et PEARSON, 1986). La concentration d'androsténone dans le tissu gras détermine pour l'essentiel l'intensité de l'odeur sexuelle à la cuisson et le seuil critique admis généralement est de l'ordre de 1 p.p.m.

Il est établi que la teneur en androsténone des graisses chez le verrat est un caractère moyennement à fortement héritable (JONSSON et ANDRESEN, 1979 ; WILLEKE et PIRCHNER, 1982 ; BONNEAU et SELLIER, 1986). La sélection, basée par exemple sur le dosage de l'androsténone dans un échantillon de gras prélevé sur l'animal vivant, peut donc permettre de réduire l'incidence des défauts d'odeur sexuelle dans une population. Le problème des réponses indirectes à la sélection « contre » l'androsténone reste cependant posé, car cette sélection risque d'avoir des répercussions défavorables sur d'autres caractères et en particulier d'entraîner un retard à la puberté des mâles comme des femelles.

L'hypothèse sous-jacente à la présente étude est que les mâles présentant une faible teneur en androsténone du gras au stade usuel d'abattage appartiennent en fait à deux catégories distinctes :

— la première est constituée d'animaux à puberté tardive ;
— la seconde, beaucoup plus intéressante, est constituée d'animaux dont la capacité de synthèse des stéroïdes $C_{19}\Delta16$ est faible mais dont la production d'androgènes et la maturité sexuelle sont normales.

Cette hypothèse s'appuie sur des résultats montrant qu'il existe des animaux présentant à la fois des teneurs en androsténone faibles et une production normale d'hormones stéroïdes, cette production étant mesurée par les niveaux de testostérone plasmatique (CARRIE, 1982) ou estimée par le développement des glandes annexes de l'appareil génital mâle (BONNEAU et RUSSEIL, 1985).

L'objectif de l'étude était de voir dans quelle mesure il est possible de sélectionner cette 2e catégorie d'animaux, le développement testiculaire à un poids donné étant retenu comme indicateur du degré de maturité sexuelle du verrat. Cette expérience de sélection sur une génération a permis par ailleurs d'estimer les paramètres génétiques de la teneur en androsténone du gras et du développement des testicules, notamment la corrélation génétique qui les lie.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

I. — MODALITÉS EXPÉRIMENTALES ET CARACTÈRES MESURÉS

a) Génération des pères

Le développement testiculaire d'environ 250 jeunes verrats Large White « Poitou », soumis à un contrôle individuel dans le cadre de la 18e génération de l'expérience de sélection de Rouillé (OLLIVIER *et al.*, 1985), a été évalué à trois reprises, aux poids moyens de 50, 86 et 114 kg. Les critères mesurés selon les méthodes mises au point par LEGAULT *et al.* (1979) sont la largeur totale des testicules (LT en cm), mesurée avec un pied à coulisse, et la surface scrotale (SS en cm^2), déterminée par planimétrie sur une photographie du scrotum. Le développement testiculaire (DT) est estimé par la quantité DT = 5,21 LT + 0,19 SS, qui présente une corrélation de 0,82 avec le poids des testicules (LEGAULT *et al.*, 1979). La variable DT a été mesurée, au poids de 114 kg, sur 223 verrats issus de 23 pères et 133 mères. Chez 117 de ces verrats, choisis parmi ceux qui présentaient soit les plus fortes soit les plus faibles croissances testiculaires, une biopsie de gras dorsal (région du cou) a été réalisée au même poids moyen de 114 kg et à un âge moyen de 179 jours, en vue de la détermination de la teneur en androsténone (A) du tissu adipeux par dosage radioimmunologique (BONNEAU et RUSSEIL, 1985).

Sur la base de ces mesures, deux groupes de 5 verrats expérimentaux ont été retenus :

— **Groupe P** : sujets présentant à la fois une faible teneur en androsténone du tissu gras (A compris entre 0,10 et 0,13 p.p.m.) et un faible développement testiculaire (DT compris entre 69 et 81).

— **Groupe G** : sujets présentant une faible teneur en androsténone du tissu gras, comme ceux du groupe P (A compris entre 0,09 et 0,18 p.p.m.) et, par contre, un fort développement testiculaire (DT compris entre 100 et 113).

Quatre verrats contemporains ont été également inclus dans l'expérience à titre de « témoins » (groupe T). Ces verrats ont été choisis au hasard parmi ceux retenus dans le cadre de l'expérience de sélection de Rouillé et leurs performances étaient comprises entre 0,18 et 0,55 p.p.m. pour A et entre 94 et 111 pour DT.

b) Génération des descendants

Les verrats P, G et T ont été mis en service à la Station expérimentale d'Insémination artificielle (SEIA) de Rouillé. Des inséminations expérimentales ont été réalisées pendant une période d'environ 6 semaines sur des truies Landrace Français × Large White réparties dans des élevages de la région Poitou-Charentes. Des descendants (236 mâles entiers et 194 femelles) issus de 12 verrats (4P, 4G, 4T) et de 68 portées différentes (respectivement 31, 21 et 16 pour les groupes P, G et

T) ont été mis en contrôle vers le poids de 30 kg à la Station expérimentale de Sélection porcine (SESP) de Rouillé. Les animaux ont été alimentés à volonté par loges de 10, avec séparation des sexes, dans 4 bâtiments semi-ouverts. Le poids moyen d'abattage a été de 124 kg, pour les mâles comme pour les femelles. En dehors de mesures classiques de vitesse de croissance et de carcasse, les mesures suivantes ont été réalisées :

— **Mâles** : • développement testiculaire et teneur en androsténone du gras (prélevé par biopsie) à un poids voisin de 104 kg ;
• pesées et mensurations sur le tractus génital et teneur en androsténone du gras prélevé sur la carcasse lors de l'abattage à 124 kg.

— **Femelles** : • âge au 1er œstrus (passage journalier d'un verrat boute-en-train à partir du poids de 70 kg) ;
• pesées et mensurations sur le tractus génital prélevé lors de l'abattage à 124 kg, selon les méthodes décrites par LEGAULT (1969) ;
• comptage du nombre de corps jaunes chez les truies pubères.

II. — ANALYSE DES DONNÉES

La transformation logarithmique a été utilisée pour l'analyse des données de teneur en androsténone du gras.

Les intensités de sélection appliquées sur les caractères log A et DT dans le choix des pères P et G sont exprimées en écart au groupe T et ont été calculées en pondérant la performance de chaque père par le nombre de fils mesurés pour chacun des caractères.

Les effets « groupe de père » sur les performances des descendants ont été estimés par la méthode des moindres carrés appliquée à divers modèles à effets fixés avec covariable. Les réponses à la sélection chez les descendants des groupes P et G sont exprimées en écart aux descendants du groupe T.

Les paramètres génétiques « réalisés » (héritabilités et corrélation génétique) pour les variables log A et DT ont été estimés selon la méthode décrite par BERGER et HARVEY (1975). La sélection pratiquée pour le choix des pères P et G est assimilable à une sélection sur un indice à 2 caractères (log A et DT) avec des coefficients de l'indice différents selon le groupe de pères. Le mode de calcul des indices « rétrospectifs » (ou « a posteriori ») effectivement appliqués dans les groupes P et G est décrit par OLLIVIER (1981, p. 77). Les héritabilités « réalisées » de log A et DT, ainsi que la corrélation génétique « réalisée » entre log A et DT, se déduisent des coefficients des indices « rétrospectifs » et des réponses observées pour chaque caractère chez les descendants des deux groupes de pères.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

I. — INTENSITÉS DE SÉLECTION ET INDICES DE SÉLECTION « RÉTROSPECTIFS »

Les intensités de sélection effectivement appliquées dans le choix des pères P et G sont données dans le tableau 1. La sélection pour une faible teneur en androsténone a été d'intensité à peu près égale pour les pères P et G. Par contre, en ce qui concerne la sélection « divergente » sur la taille des testicules, il est à noter que la sélection pour un faible développement testiculaire dans le groupe P a été nettement plus intense que la sélection pour un fort développement testiculaire dans le groupe G. Ceci est dû en partie au fait que les pères retenus comme « témoins » (groupe T) étaient supérieurs à la moyenne de l'ensemble des candidats pour la taille testiculaire.

Les indices de sélection « rétrospectifs » des groupes P et G sont donnés dans le tableau 2.

TABLEAU 1

CARACTÉRISTIQUES MOYENNES DE LA GÉNÉRATION DES PÈRES ET INTENSITÉS DE SÉLECTION APPLIQUÉES DANS LE CHOIX DES PÈRES P ET G

Caractère	Ensemble des candidats à la sélection (a)		Moyenne des pères utilisés			Intensité de sélection (b)	
	Moyenne (étendue)	Écart-type	Groupe P (4 pères)	Groupe T (4 pères)	Groupe G (4 pères)	P – T	G – T
log A (c)	1,35 (0,95 – 2,17)	0,27	1,04	1,44	1,09	– 1,50	– 1,32
DT (d)	97,5 (69 – 124)	9,3	77,5	102,8	107,5	– 2,74	+ 0,50

(a) n = 117 pour log A ; n = 223 pour DT.
(b) Exprimée en unité d'écart-type du caractère.
(c) Log A = log (A × 10^2) où A est la teneur en androsténone du tissu gras (en p.p.m.).
(d) Voir texte pour la définition de DT.

TABLEAU 2

COEFFICIENTS DES INDICES « RÉTROSPECTIFS » A DEUX CARACTÈRES (LOG A ET DT) APPLIQUÉS DANS LES GROUPES P ET G (1)

Caractère (2)	Groupe	
	P	G
log A	– 0,375	– 0,810
DT	– 1,257	+ 0,492

(1) Calculés d'après les différentielles de sélection effectivement appliquées sur chacun des deux caractères de l'indice pour la voie père-fils et en supposant que les différentielles de sélection sont nulles pour la voie mère-fils. La corrélation phénotypique entre log A et DT a été prise égale à 0,30.
(2) Exprimés en unité d'écart-type.

II. — RÉPONSES A LA SÉLECTION

a) Caractères de croissance et de carcasse (tableau 3)

Aucune différence significative n'est trouvée entre les descendants des pères P et G pour la vitesse de croissance, l'âge à 124 kg et l'épaisseur de lard dorsal. Ce résultat va dans le sens de l'indépendance génétique entre ces caractères et le développement testiculaire à un poids donné. Une corrélation génétique négative entre vitesse de croissance du tissu maigre et développement testiculaire a toutefois été suggérée par SCHINCKEL *et al.* (1983).

Quant à l'avantage des descendants des pères T sur les descendants des pères P ou G pour le gain moyen quotidien et l'épaisseur de lard dorsal, il est difficile à interpréter en termes de réponses indirectes dans la mesure où les pères T sont en fait sélectionnés sur un indice combinant ces deux caractères.

b) Teneur en androsténone du gras et développement de l'appareil génital chez les mâles (tableau 4)

Une réponse hautement significative à la sélection « contre » l'androsténone est observée et elle est du même ordre de grandeur dans les groupes P et G et aux deux stades considérés (104 et 124 kg).

Sur le plan du développement de l'appareil génital (testicules et glandes de Cowper), les fils des pères P sont significativement inférieurs aux fils des pères « témoins » (sauf pour le poids des glandes de Cowper). La réponse à cette sélection « basse » sur la taille des testicules appréciée in vivo est de l'ordre de 0,8 – 0,9 écart-type pour les critères de développement testiculaire mesurés à 104 ou 124 kg. Quant aux fils des pères G, ils tendent à présenter au poids de 104 kg

un développement testiculaire plus faible (P < 0,10) que les fils des pères « témoins » mais ne diffèrent pas significativement de ces derniers pour le poids des testicules et le développement des glandes de Cowper au poids de 124 kg.

TABLEAU 3

MOYENNES PAR GROUPE DE PÈRE ET PAR SEXE
POUR LES CARACTÈRES DE CROISSANCE ET DE CARCASSE

Caractère	Signification statistique (1)		Écart-type résiduel	Moyennes par groupe de pères (2)			Moyenne par sexe	
	Effet groupe de père	Effet sexe		P (n = 188)	T (n = 84)	G (n = 144)	Mâles (n = 226)	Femelles (n = 188)
Age à 31 kg (j)	***	NS	11	82 b	88 a	83 b	84	83
Age à 124 kg (j)	NS	***	18	206 a	206 a	204 a	202	209
Gain moyen quotidien de 31 à 124 kg (g)	**	***	86	749 b	786 a	761 b	798	734
Épaisseur de lard dorsal (mm) (3)	§	***	4,5	22,3 ab	21,4 a	23,0 b	20,8	23,7
Longueur de carcasse (cm)	*	NS	2,7	105,8 b	104,9 a	105,3 ab	105,4	105,3
Rendement chaud avec tête (%)	NS	***	1,8	78,5 a	78,0 a	78,2	77,3	79,1

(1) NS = P > 0,10 ; § = P < 0,10 ; * = P < 0,05 ; ** = P < 0,01 ; *** = P < 0,001.
L'interaction groupe de père x sexe n'est significative pour aucun caractère.
(2) Deux moyennes affectées de la même lettre ne diffèrent pas significativement au seuil P < 0,05 (groupe T = a).
(3) (Lard au rein + lard au dos) / 2.

TABLEAU 4

RÉPONSES A LA SÉLECTION POUR LES CARACTÈRES MESURÉS CHEZ LES MÂLES

Caractère		Écart-type résiduel	Moyennes par groupe de pères (1)			Réponses à la sélection (en unité d'écart-type)	
			P	T	G	P – T	G – T
Teneur en androsténone du gras	log A à 104 kg	0,33	1,34 b	1,51 a	1,30 b	– 0,52 **	– 0,64 ***
	log A à 124 kg	0,37	1,59 b	1,84 a	1,61 b	– 0,66 ***	– 0,61 **
Développement de l'appareil génital	DT à 104 kg	8,1	89,1 b	96,0 a	93,2 a	– 0,85 ***	– 0,34 §
	Poids des testicules à 124 kg (g)	89	496 b	574 a	572 a	– 0,88 ***	– 0,03 NS
	Poids des glandes de Cowper (g)	44	158 a	167 a	168 a	– 0,22 NS	+ 0,01 NS
	Longueur des glandes de Cowper (cm)	14	124 b	130 a	132 a	– 0,37 *	+ 0,14 NS

(1) Effectifs pour les groupes P, T et G : 101, 48 et 87 à 104 kg ; 99, 44 et 80 à 124 kg.

Vu l'objectif de cette étude, ce résultat est intéressant et va dans le sens de l'hypothèse initiale : un développement normal des testicules et des glandes de Cowper est sauvegardé chez les fils des pères du groupe G, au moins au poids de 124 kg, bien qu'ils présentent au stade usuel d'abattage (104 kg) une teneur en androsténone abaissée de façon très hautement significative (P < 0,001).

c) Paramètres génétiques « réalisés » pour les variables log A et DT (tableau 5)

L'héritabilité « réalisée » pour la teneur en androsténone du gras est estimée à 0,88. Cette valeur est supérieure aux valeurs précédemment publiées qui sont comprises entre 0,25 (JONSSON et ANDRESEN, 1979) et 0,61 (BONNEAU et SELLIER, 1986). Dans une expérience de sélection

divergente conduite sur cinq générations, WILLEKE et PIRCHNER (1982) ont trouvé une héritabilité « réalisée » de 0,56 pour la teneur en androsténone du gras (mesurée à âge constant). Pour le développement testiculaire apprécié à poids constant sur l'animal vivant, l'héritabilité « réalisée » est estimée à 0,48. Cette valeur est légèrement inférieure aux valeurs d'héritabilité (environ 0,60) trouvées par LEGAULT *et al.* (1979) et BENOIT (1986) pour le même caractère. Des valeurs d'héritabilité comprises entre 0,24 et 0,73 ont été rapportées pour le poids des testicules prélevés à l'abattage par COUROT et LEGAULT (1977), LEGAULT *et al.* (1979), TOELLE *et al.* (1984) et BONNEAU et SELLIER (1986).

TABLEAU 5

PARAMÈTRES GÉNÉTIQUES « RÉALISÉS »

Paramètre		(1)	(2)
Héritabilité (± erreur standard)	log A DT	0,87 ± 0,47 0,49 ± 0,31	0,89 ± 0,39 0,48 ± 0,24
Corrélation génétique (3)	log A × DT	0,48	0,60

(1) Estimés d'après les réponses observées pour log A à 104 kg.
(2) Estimés d'après les réponses observées pour log A à 124 kg.
(3) La covariance génétique entre log A et DT est égale à 0,311 ± 0,256 en (1) et 0,393 ± 0,210 en (2).

Quant à la corrélation génétique « réalisée » entre la teneur en androsténone du gras et le développement testiculaire, elle est positive (de l'ordre de 0,55) et correspond donc à un antagonisme génétique vis-à-vis de la sélection pratiquée dans le groupe G qui vise à associer un fort développement testiculaire à une teneur réduite en androsténone du gras. Cet antagonisme génétique entre les deux caractères a été également trouvé sur d'autres données par BONNEAU et SELLIER (1986).

d) Précocité de la puberté et développement de l'appareil génital chez les femelles (tableau 6)

Une différence très hautement significative ($P < 0,001$) est trouvée entre les filles des pères P ou G d'une part et les filles des verrats « témoins » d'autre part pour le pourcentage de pubères et les mensurations de l'appareil génital femelle au poids de 124 kg. La proportion de truies pubères à ce stade est environ deux fois plus élevée dans le groupe témoin (79 %) que dans les groupes P et G (36 %). Il apparaît donc que la sélection pour une faible teneur en androsténone du gras chez le mâle entraîne un retard de puberté de grande ampleur chez la femelle, et ceci quel que soit le sens de la sélection faite en même temps sur le développement testiculaire. Les résultats obtenus par WILLEKE et PIRCHNER (1982) vont également dans le sens d'un antagonisme génétique entre teneur en androsténone du gras chez le verrat et précocité sexuelle de la truie.

L'absence de différence entre les groupes P et G pour le pourcentage de femelles pubères et le développement de l'appareil génital femelle suggère qu'il n'y a pas de liaison génétique marquée entre le développement testiculaire du mâle et le degré de maturité sexuelle de la femelle. Sur ce point, les résultats rapportés par SCHINCKEL *et al.* (1983), TOELLE et ROBISON (1985), BATES *et al.* (1986) et BENOIT (1986) apparaissent assez contradictoires entre eux.

TABLEAU 6

RÉPONSES A LA SÉLECTION POUR LES CARACTÈRES MESURÉS CHEZ LES FEMELLES

Caractère	Écart-type résiduel	Moyenne par groupe de pères			Réponses à la sélection (en unité d'écart-type)	
		P (n = 87)	T (n = 40)	G (n = 60)	P – T	G – T
% de truies pubères à 124 kg	–	37 b	79 a	35 b	***	***
Longueur moyenne des cornes utérines (cm)	32	87 b	109 a	82 b	– 0,69 ***	– 0,83 ***
Poids des cornes utérines (dag)	21	27 b	46 a	24 b	– 0,95 ***	– 1,07 ***
Poids des ovaires (g)	4,1	9,2 b	13,3 a	10,2 b	– 1,01 ***	– 0,75 ***
Poids total du tractus génital (dag)	23	35 b	58 a	33 b	– 0,98 ***	– 1,08 ***
Nombre de corps jaunes	2,6	13,6 b (n = 27)	15,5 a (n = 30)	14,7 ab (n = 22)	– 0,72 **	– 0,28 NS

Il est également à noter que, pour les truies pubères, le taux d'ovulation est significativement plus faible ($P < 0,01$) dans le groupe P que dans le groupe « témoin », le groupe G occupant une position intermédiaire. Une liaison génétique positive entre développement testiculaire et taux d'ovulation a été suggérée par SCHINCKEL *et al.* (1983) chez le porc, ce qui rejoint les résultats obtenus chez la souris. Une tendance de même ordre est trouvée ici (avantage du groupe G sur le groupe P pour le taux d'ovulation) mais cette liaison génétique reste à confirmer.

CONCLUSION

Cette expérience de sélection sur une génération apporte la confirmation que la teneur en androsténone des graisses chez le verrat et le développement testiculaire à un poids donné (considéré comme un indicateur du degré de maturité sexuelle du jeune mâle) sont l'un et l'autre des caractères héritables. Au vu des résultats de la présente étude et des résultats publiés antérieurement, des valeurs d'héritabilité de l'ordre de 0,60 pour la teneur en androsténone du gras et de 0,40-0,50 pour le développement testiculaire apparaissent comme les plus vraisemblables.

Cette étude avait cependant pour objectif premier d'évaluer l'intensité de la liaison génétique défavorable entre ces deux caractères et de voir dans quelle mesure une sélection « antagoniste » (c'est-à-dire n'allant pas dans le sens de la liaison génétique entre les deux caractères) est possible. Il se confirme qu'un antagonisme entre teneur en androsténone des graisses et développement testiculaire existe : la corrélation génétique trouvée ici est de l'ordre de 0,55. Toutefois, les résultats obtenus chez les descendants de verrats combinant les deux caractéristiques souhaitées (faible teneur en androsténone, fort développement testiculaire) suggèrent que la sélection « antagoniste » peut se révéler efficace. Des indices de sélection appropriés (par exemple indices avec contrainte) devraient permettre de réduire notablement la teneur en androsténone du gras chez le verrat aux stades usuels d'abattage tout en maintenant à un niveau normal ou proche de la normale le développement testiculaire et par conséquent la maturité sexuelle du verrat aux stades usuels de mise à la reproduction. Par contre, les réponses à la sélection « contre » l'androsténone se sont révélées très défavorables en ce qui concerne la précocité sexuelle de la truie. Ce résultat assez surprenant (notamment quand on sélectionne en même temps en faveur d'un fort développement testiculaire) pose problème et mérite d'être élucidé par des études complémentaires.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été réalisée dans le cadre du projet « tissu adipeux » de l'INRA (tranche 1984). Nous remercions les responsables de la SEIA de Rouillé (INRA, Station de Physiologie de la Reproduction), notamment F. BARITEAU et J. BUSSIÈRE, pour leur contribution à la mise en place de l'expérience. Nos remerciements vont également à L. OLLIVIER (INRA, Jouy-en-Josas) qui nous a suggéré la méthode d'estimation des paramètres génétiques réalisés.

BIBLIOGRAPHIE

- BATES R.O., BUCHANAN D.S., JOHNSON R.K., WETTEMANN R.P., FENT R.W., HUTCHENS L.K., 1986. J. Anim. Sci., **63**, 377-385.
- BENOIT C., 1986. Mémoire de DEA de Génétique et de Sélection Animale et Végétale, Université Pierre et Marie Curie, Paris VI.
- BERGER P.J., HARVEY W.R., 1975. J. Anim. Sci., **40**, 38-47.
- BONNEAU M., DESMOULIN B., 1982. Journées Rech. Porcine en France, **14**, 11-32.
- BONNEAU M., RUSSEIL P., 1985. Livest. Prod. Sci., **13**, 169-178.
- BONNEAU M., SELLIER P., 1986. Wld Rev. Anim. Prod., sous presse.

- BROOKS R.I., PEARSON A.M., 1986. J. Anim. Sci., **62**, 632-645.
- CARRIE J., 1982. Thèse de l'Université de Rennes I.
- COUROT M., LEGAULT C., 1977. Journées Rech. Porcine en France, **9**, 75-78.
- JONSSON P., ANDRESEN Ø., 1979. Ann. Génét. Sél. anim., **11**, 241-250.
- LEGAULT C., 1969. Journées Rech. Porcine en France, **1**, 13-17.
- LEGAULT C., GRUAND J., OULION F., 1979. Journées Rech. Porcine en France, **11**, 313-322.
- LUNDSTRÖM K., MALMFORS B., VAHLUN S., KEMPSTER A.J., ANDRESEN Ø., HAGELSØ A.M., 1985. Livest. Prod. Sci., **13**, 303-309.
- OLLIVIER L., 1981. Éléments de génétique quantitative. Masson éd., Paris.
- OLLIVIER L., GRUAND J., FELGINES C., 1985. Journées Rech. Porcine en France, **17**, 65-74.
- SCHINCKEL A., JOHNSON R.K., PUMFREY R.A., ZIMMERMAN D.R., 1983. J. Anim. Sci., **56**, 1065-1076.
- TOELLE V.D., JOHNSON B.H., ROBISON O.W., 1984. J. Anim. Sci., **59**, 967-973.
- TOELLE V.D., ROBISON O.W., 1985. Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol., **102**, 125-132.
- WILLEKE H., PIRCHNER F., 1982. In 2nd World Congress on Genetics applied to Livestock Production, Vol. **8**, 493-497. Editorial Garsi, Madrid.