# ÉTUDE DE LA VARIABILITÉ GÉNÉTIQUE DE L'ADIPOSITÉ DANS LA LIGNÉE LACONIE

Pascale LE ROY (1), J.M. ELSEN (2), J. NAVEAU (3)

(1) I.N.R.A. Station de Génétique quantitative et appliquée, 78350 JOUY-en-JOSAS.
(2) I.N.R.A. Station d'Amélioration génétique des Animaux, B.P.27, AUZEVILLE, 31326 CASTANET TOLOSAN Cedex.
(3) Pen Ar Lan, B.P.3, Maxent, 35380 PLELAN-LE-GRAND.

L'objet de cette communication est l'étude du déterminisme génétique de l'épaisseur de lard moyenne (ELM) dans la lignée synthétique Laconie. Les performances de 10 675 animaux issus de 61 pères et 606 mères en ELM et en durée d'engraissement entre 20 et 100 kg, ainsi que les mesures du RTN sur 5006 d'entre eux (55 pères et 537 mères), constituent l'échantillon analysé. Les paramètres génétiques de ces 3 caractères sont estimés par les procédures classiques de décomposition de la variance. L'hypothèse de l'existence d'un gène majeur influant sur l'ELM est testée par différentes méthodes statistiques dont l'analyse de ségrégation. Les résultats obtenus nous conduisent à conclure à l'existence d'un gène majeur, noté (MU+mu-) l'allèle mu- ayant un effet défavorable sur l'ELM, en ségrégation dans la lignée. Les estimations du maximum de vraisemblance des paramètres sous l'hypothèse d'un déterminisme mixte (gène majeur + polygènes) révèlent une différence de l'ordre de 2 écarts types phénotypiques entre les moyennes caractérisant les 2 homozygotes MU+MU+ et mu-mu-, la valeur moyenne de l'hétérozygote étant très proche de celle de l'homozgyote favorable MU+MU+. La fréquence de l'allèle MU+ est d'environ 0,7. La validité des résultats par rapport aux modèles posés est discutée.

# Study of adiposity genetic variability in the laconie line

The present investigation primarily deals with the inheritance of the average backfat thickness (ELM) in Laconie composite line. This trait as well as fattening length from 20 to 100 kg liveweight were recorded on 10 675 offspring from 61 sires and 606 dams, and Napole technological yield on 5 006 offspring from 55 sires and 537 dams. Genetic parameters of the 3 traits were derived from variance components estimated by usual procedures of analysis of variance. The hypothesis of a major 2 alleles locus contributing to ELM was tested by statistical methods among which segregation analyses. Significant test statistics lead to conclude that a major gene (MU+mu-) mu- exerting an unfavorable effect on ELM, is segregating in the line. Maximum likelihood estimates of parameters under the hypothesis of mixed (monogenic + polygenic) inheritance show that the difference between the means of MU+MU+ and mu-mu-homozygotes amounts to about 2 phenotypic standard deviations of the trait, whereas the mean of heterozygotes is very close to that of MU+MU+ homozygotes. The frequency of MU+ allele is about 0.7. The validity of these results is discussed.

#### INTRODUCTION

La poursuite des travaux entamés par NAVEAU (1986) sur le déterminisme génétique du «Rendement Technologique Napole» (RTN) (NAVEAU et al., 1985) a permis de confirmer l'hypothèse de l'existence d'un locus majeur, noté (RNrn+), influant sur la qualité technologique de la viande de porc (LE ROY et al., 1989). Cependant, il est apparu à l'occasion de cette étude que l'hérédité du taux de muscle des animaux considérés pouvait également en partie s'expliquer par la ségrégation d'un gène majeur (LE ROY, 1989). L'objet de la présente étude est de tester cette hypothèse en utilisant différentes méthodes statistiques, et notamment une méthode simplifiée d'analyse de ségrégation dans des pedigree complexes (ELSEN et LE ROY, 1989).

## 1. MATÉRIEL ET MÉTHODES

# 1.1. Matériel animal et caractères analysés

L'échantillon dont nous disposons est composé d'animaux nés dans l'élevage Pen Ar Lan de Maxent (Ille-et-Vilaine) entre juillet 1985 et décembre 1988 et issus de la lignée synthétique Laconie créée par cette firme de sélection.

Cette lignée, sélectionnée depuis 1973, a été constituée à partir des 3 races Hampshire, Piétrain et Large White en proportions égales. La sélection pratiquée durant la période considérée repose sur un contrôle individuel de croissance et d'adiposité entre 20 et 100kg de poids vif, à l'issue duquel les 3/4 des animaux sont abattus dans un même abattoir. Sur les 2/3 des carcasses obtenues un échantillon du muscle demimembraneux est prélevé et traité suivant la méthode «Napole» (NAVEAU et al., 1985). La valeur génétique des animaux conservés, en ce qui concerne le caractère RTN, est alors estimée à partir des performances de leurs frères et demifrères de père abattus et mesurés. Les animaux les moins bien classés sur ce critère sont éliminés (environ 1/4 des candidats), puis les animaux restants les plus performants en croissance et taux de muscle sont sélectionnés.

L'analyse concerne un effectif de 10 675 animaux, issus de 61 pères et 606 mères, les familles de pères considérées étant d'effectif supérieur ou égal à 100 descendants contrôlés. Les variables analysées sont :

- . ELM : l'épaisseur de lard moyenne (Rein-Dos-Epaule) mesurée aux ultrasons sur l'animal vivant (en mm).
- DE : la durée d'engraissement de 20 à 100 kg (en jours), estimée selon l'équation de NAVEAU et FLEHO (1980).
- . RTN: le rendement technologique «Napole» (en p.cent), cette variable n'étant mesurée que sur les animaux abattus soit 5 006 animaux issus de 55 pères et 537 mères.

# 1.2. Modèles

Les méthodes statistiques utilisées sont adaptées à une population ayant une structure hiérarchique. Nous considérons donc une même femelle accouplée à deux mâles différents comme deux mères différentes. L'échantillon est alors un ensemble de n familles de père (i=1,...n), avec  $m_i$  conjointes pour le père i (j=1,...m<sub>i</sub>) et  $d_{ij}$  descendants mesurés pour le couple ij (k=1,...d<sub>ij</sub>). Les pères et les mères sont supposés non apparentés entre eux.

Dans un premier temps les données sont corrigées pour les effets environnementaux parasites de l'année de naissance (4 niveaux : 1985 à 1988), de la saison de contrôle (2 niveaux : octobre à février et mars à septembre), du sexe (2 niveaux : femelle et mâle) et de la sensibilité à l'halothane (3 niveaux : résistant, sensible et résistant issu d'un parent sensible). A ces effets fixés s'ajoutent la covariable poids au contrôle pour la variable ELM et l'effet aléatoire de la date d'abattage, intra année-saison, pour la variable RTN.

Les performances corrigées sont alors supposées obéir aux modèles linéaires suivants :

pour le père i : 
$$Y_{ij}^g = \mu_g + U_i + E_{ij}$$
 (1)

pour la mère ij : 
$$Y_{iil}^g = \mu_g + V_{ii} + E_{iil}$$
 (2)

pour le descendant ijk:

$$Y^{g}_{ijkl} = \mu_{g} + 1/2 (U_{i} + V_{ij}) + W_{ijk} + E_{ijkl}$$
(3)

où g est le génotype au locus majeur, qui vaut 0 sous l'hypothèse  $\rm H_0$  d'absence de gène majeur, et 1, 2 ou 3 sous l'hypothèse  $\rm H_1$  de ségrégation de 2 allèles A et a, les trois niveaux correspondant aux trois génotypes AA, Aa et aa.

 $\mu_{\rm g}$  est la moyenne des performances des individus de génotype q.

 $U_i$  est la valeur génétique additive du père i, variable aléatoire supposée normale d'espérance nulle et de variance  $\sigma^2_{ij}$ .

 $V_{ij}$  est la valeur génétique additive de la mère ij, variable aléatoire supposée normale d'espérance nulle et de variance  $\sigma^2$ ...

 $W_{ijk}$  est l'effet génétique du kème descendant du couple ij, défini en écart à la valeur génétique additive moyenne de ses parents ;  $W_{ijk}$  est supposé aléatoire normal d'espérance nulle et de variance  $\sigma^2_w$ .

 $E_{ij}$ ,  $E_{ijj}$  et  $E_{ijkl}$  sont les résiduelles supposées aléatoires normales d'espérance nulle et de variance  $\sigma^2_{_{e}}$ .

#### 1.3. Méthodes

## 1.3.1. Estimation «classique» des paramètres génétiques

Le modèle d'analyse est le modèle (3), sous l'hypothèse  $H_0$  d'absence de gène majeur, où la combinaison  $W_{ijk}+E_{ijkl}$  est regroupée dans une résiduelle  $F_{ijkl}$  de variance  $\sigma^2_{\ f}=\sigma^2_{\ w}+\sigma^2_{\ e}$ . Les composantes de la variance  $\sigma^2_{\ u}$ ,  $\sigma^2_{\ v}$  et  $\sigma^2_{\ f}$  et des covariances sont estimées selon une méthode I d'HENDERSON (1953). Les héritabilités sont données par :

$$h^2 = \sigma_{ij}^2 / (\sigma_{ij}^2 / 4 + \sigma_{ij}^2 / 4 + \sigma_{ij}^2)$$

La corrélation phénotypique entre 2 caractères est estimée par la corrélation entre les résidus  $F_{ijkl}$ , la corrélation génétique par la corrélation entre les effets pères  $U_i/2$ .

# 1.3.2. Tests sur les variances intra famille

Parmi les indicateurs de la présence d'un gène majeur, le test de l'hétérogénéité des variances intra famille, utilisant la statistique de test de BARTLETT, et le test de la régression de la variance intra famille sur la moyenne de la famille proposé par FAIN (1978) sont très souvent les plus puissants (LE ROY, 1989). Nous les appliquons donc aux 3 variables étudiées.

# 1.3.3. Analyse de ségrégation de la variable ELM

Comme nous le verrons plus loin, les deux tests rapides décrits ci-dessus semblent indiquer la présence d'un gène majeur dans le cas des variables ELM et RTN. La seconde étape consiste à utiliser des méthodes statistiques permettant de tester cette hypothèse. Ces méthodes ont été conçues, développées et mises en oeuvre en génétique épidémiologique depuis une vingtaine d'années et sont connues sous le nom d'«analyse de ségrégation» (ELSTON, 1989).

Elles ont pour but de préciser la nature des facteurs génétiques susceptibles d'expliquer au mieux les distributions familiales d'un caractère donné. La démarche adoptée repose sur l'élaboration de modèles, incluant des facteurs génétiques et environnementaux, permettant de tester différentes hypothèses de transmission génétique du caractère. L'information contenue dans le pedigree est résumée dans une fonction de vraisemblance, dépendant de différents paramètres (valeurs moyennes des génotypes au locus majeur, variances intragénotype, fréquence des allèles, héritabilité ...), qui est la probabilité d'observer les données sous une hypothèse de transmission donnée. La comparaison des vraisemblances de l'échantillon sous les modèles envisagés permet de déduire le modèle sous lequel la vraisemblance de l'échantillon est la plus grande, soit le modèle génétique expliquant le mieux les distributions familiales observées.

Des analyses de ségrégation portant sur la variable RTN ayant déjà été réalisées (LE ROY et al., 1989), nous nous intéressons ici uniquement à la variable ELM. Par ailleurs, la taille importante de l'échantillon traité nous interdit de réaliser une analyse de ségrégation prenant en compte l'ensemble des informations disponibles. Nous appliquons donc la démarche simplifiée proposée par ELSEN et LE ROY (1989) pour l'analyse des pedigree complexes, la statistique de test utilisée étant le rapport l des vraisemblances conjointes des observations et des valeurs polygéniques des parents sous les deux hypothèses  $\rm H_0$  et  $\rm H_1$ .

Ces vraisemblances sont calculées en supposant que les données obéissent aux 3 modèles linéaires décrits précédemment ((1),(2),(3)) mais en fixant l'égalité des variances génétiques additives :

$$\sigma_{u}^{2} = \sigma_{v}^{2} = 2 \sigma_{w}^{2} = \sigma_{g}^{2}$$

Dans la situation idéale où la population est composée, comme nous l'avons supposé ici, d'un ensemble de familles de père indépendantes entre elles et où la normalité des distributions est vérifiée, la statistique de test est approximativement distribuée, sous l'hypothèse  $\rm H_0$ , selon une loi de  $\chi^2$  à 4 degrés de liberté (ELSEN et LE ROY, 1989) : nous rejetons donc l'hypothèse d'une héridité strictement polygénique aux niveaux 10, 5 et 1 p.cent si cette statistique de test dépasse respectivement les valeurs 7,78, 9,49 et 13,28.

Pour valider nos résultats par rapport aux hypothèses faites, trois analyses complémentaires sont réalisées :

1) La structure génétique réelle de la population que nous étudions est très complexe par rapport à l'hypothèse d'un ensemble de familles indépendantes (certaines femelles sont accouplées à plusieurs mâles, certains reproducteurs figurent également comme descendants dans le fichier ...). Nous vérifions nos conclusions en appliquant notre statistique de test sur des échantillons simulés par tirage aléatoire, sous l'hypothèse  $\mathrm{H}_0$ , de valeurs génétiques et phénotypiques respectant le pedigree réel.

Nous supposons pour ceci que les performances sont normalement distribuées et que l'héritabilité vaut 0,5 (ordre de grandeur de l'héritabilité de l'épaisseur de lard calculée sous l'hypothèse polygénique).

- 2) L'épaisseur de lard est le caractère de sélection principal de la souche Laconie. Il est très difficile de prévoir comment la sélection peut biaiser les résultats de l'analyse de ségrégation. Là encore, nous apprécions l'effet de la sélection sur la distribution de la statistique de test par simulation. Pour simplifier les calculs, nous supposons que la sélection est pratiquée intra-famille de pleins-frères et uniquement sur l'épaisseur de lard. Cette hypothèse exagère sans doute fortement l'effet potentiel de la sélection sur la distribution de la statistique de test.
- 3) Il est connu que l'analyse de ségrégation est très peu robuste à l'asymétrie des distributions de performances. A l'opposé, la ségrégation d'un gène majeur se traduit par une asymétrie, voire même une multimodalité, de la distribution globale. Pour évaluer le risque d'erreur lié à une confusion entre ségrégation d'un gène majeur et asymétrie «naturelle», nous envisageons deux approches. La première, comme précédemment, fait appel aux simulations de Monte Carlo : nous reprenons les échantillons de performances simulés sous l'hypothèse de normalité (1).) et nous déformons leurs distributions à l'aide des paramètres décrivant l'asymétrie réellement observée (les deux coefficients de la transformation de Box Cox, voir par exemple DEMENAIS et al. (1986)). Cette technique est très conservative vis à vis de l'hypothèse polygénique. La seconde approche consiste à normaliser la distribution des performances observée, par une transformation de Box Cox (MAC LEAN et al., 1976), avant de calculer la statistique de test.

#### 2. RÉSULTATS

## 2.1. Estimation des paramètres génétiques

ESTIMATIONS DES HÉRITABILITÉS (sur la diagonale), ET DES CORRÉLATIONS PHÉNOTYPIQUES (au-dessus de la diagonale) ET GÉNÉTIQUES (au-dessous de la diagonale) (± écart-type)

**TABLEAU 1** 

| Caractères       | ELM           | DE              | RTN   |
|------------------|---------------|-----------------|---|
| ELM<br>DE<br>RTN | - 0,22 ± 0,15 | $0,23 \pm 0,05$ | 0,11 ± 0,02<br>- 0,03 ± 0,02<br>0,40 ± 0,06 |

Les paramètres génétiques estimés sont donnés au tableau 1. De façon générale, les valeurs obtenues confirment les résultats des études antérieures (NAVEAU, 1986, LE ROY et al., 1989) et mise à part la corrélation génétique positive

entre ELM et RTN, sont proches des données de la littérature (OLLIVIER et SELLIER, 1985).

# 2.2. Indicateurs de la présence d'un gène majeur

Les distributions des 3 variables, corrigées comme décrit plus haut, sont représentées sur les figures 1 à 3. Le test D de KOLMOGOROV SMIRNOV est toujours significatif : selon ce critère aucun des échantillons étudiés n'obéit à une loi normale. Les 3 distributions empiriques sont significativement biaisées vers les valeurs positives (coefficient d'asymétrie  $\mathbf{g}_1$  positif) et «pointues» (coefficient d'aplatissement  $\mathbf{g}_2$  positif), mais aucune ne laisse apparaître une bimodalité.

FIGURE 1
DISTRIBUTION DE LA VARIABLE ELM (en mm)  $(D = 0.06(**); g_1 = 0.84(***); g_2 = 1.64(***))$ 

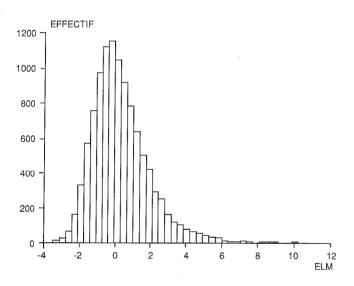


FIGURE 2 DISTRIBUTION DE LA VARIABLE DE (en jours) (D = 0.36(\*\*);  $g_1 = 0.25(***)$ ;  $g_2 = 0.43(***)$ )

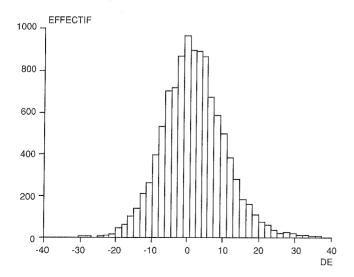
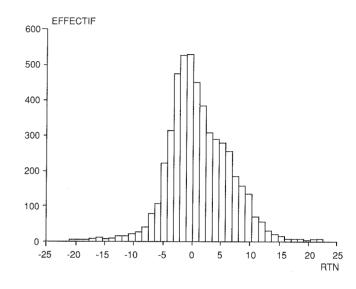


FIGURE 3
DISTRIBUTION DE LA VARIABLE RTN (en p.cent) (D = 0,28(\*\*);  $g_1 = 0,19(***)$ ;  $g_2 = 0,89(***)$ )



Les résultats de l'application des tests de BARTLETT et FAIN (1978) à l'ensemble des familles de demi-frères de père sont rapportés au tableau 2. Tous les tests indiquent le rejet de l'hypothèse nulle (absence de gène majeur) au niveau 5 p.cent à l'exception du test de FAIN (1978) pour la durée d'engraissement.

TABLEAU 2 RÉSULTATS DE L'APPLICATION DES TESTS DE BARTLETT ET FAIN

| Caractères       | ELM          | DE           | RTN          |
|------------------|--------------|--------------|--------------|
| Test de BARTLETT | 805,7<br>(*) | 129,2<br>(*) | 399,3<br>(*) |
| Test de FAIN     | 32,75<br>(*) | 0,07         | 10,92<br>(*) |

Dans l'ensemble ces différents critères simples sont donc en faveur de l'existence d'un gène majeur pour le RTN et l'épaisseur de lard, les résultats étant moins nets pour la durée d'engraissement.

# 2.3. Analyse de ségrégation de la variable ELM

Les résultats sont présentés au tableau 3. La valeur élevée de la statistique de test nous amène à conclure, sous l'hypothèse de normalité des distributions, à l'existence d'un gène majeur influant sur le déterminisme génétique de l'épaisseur de lard. En effet, la probabilité que I dépasse 632,5 est nulle sous l'hypothèse d'un déterminisme polygénique du caractère.

Par ailleurs, les valeurs de la statistique de test estimées sur les échantillons simulés sous H<sub>0</sub>, en tenant compte du pedigree réel et de la sélection, sont également très inférieures à cette valeur obtenue sur les données réelles (plus grande valeur trouvée : l=23,1 sur 100 simulations) et conduisent donc

aux mêmes conclusions. Il n'en est pas de même en ce qui concerne les simulations d'échantillons distribués avec une asymétrie, les estimations de l'étant beaucoup plus élevées, et la probabilité de dépasser 632,5 étant cette fois de 10%. Cependant, la valeur de la statistique de test calculée sur les données réelles normalisées au préalable, bien que très diminuée, reste hautement significative (I=371,9).

TABLEAU 3

RÉSULTATS DE L'ANALYSE DE SÉGRÉGATION DE LA

VARIABLE ELM (en mm) : ESTIMATIONS DU MAXIMUM DE

VRAISEMBLANCE DES PARAMÈTRES

| Hypothèses   | H <sub>o</sub> :<br>déterminisme<br>polygénique | H <sub>1</sub> :<br>déterminisme<br>mixte                |
|--|---|--|
| $\begin{array}{c} \mu_0 \\ \mu_1 (\text{MU+MU+}) \\ \mu_2 (\text{MU+mu-}) \\ \mu_3 (\text{mu-mu-}) \\ \text{fréquence} (\text{MU+MU+}) \\ \text{fréquence} (\text{MU+mu-}) \\ \sigma_e \text{ (résiduelle}) \\ \sigma_g \text{ (génétique}) \end{array}$ | - 0,17<br>-<br>-<br>-<br>-<br>-<br>0,99<br>1,10 | - 0,45<br>- 0,43<br>2,44<br>0,52<br>0,43<br>0,90<br>0,91 |

Statistique de test : I = 632,5\*\*\*

La différence entre les valeurs moyennes des 2 homozygotes est de l'ordre de 2 écarts-types phénotypiques et l'allèle rare, noté mu-, est pratiquement récessif sur l'allèle fréquent, noté MU+. La fréquence de l'allèle dominant MU+ est estimée à 74%. Sous l'hypothèse d'une population suivant la loi de HARDY-WEINBERG, de tels paramètres impliquent que la ségrégation des deux allèles MU+ et mu- au locus majeur explique 22% de la variance génétique additive du caractère. L'héritabilité, représentant la part d'héridité polygénique du caractère, est quant à elle estimée ici à 0,50.

# **DISCUSSION ET CONCLUSION**

Les résultats préliminaires obtenus sur un échantillon d'animaux abattus (LE ROY, 1989) semblent confirmés par l'analyse des performances de l'ensemble des animaux Laconie nés dans l'élevage de sélection de Maxent.

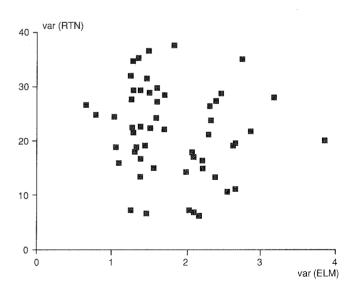
Il faut noter le maintien de l'allèle mu à une fréquence non négligeable (26%) dans une lignée pourtant soumise à une forte sélection contre l'adiposité : nous sommes dans le cas d'un allèle défavorable récessif qu'il est difficile d'éliminer en l'absence de plan expérimental approprié. Ceci laisse entrevoir le gain qui peut être dû à la prise en compte d'un déterminisme simple dans une stratégie générale d'améliora-

tion génétique. Par ailleurs, l'un des avantages essentiels de l'existence d'un gène majeur est la possibilité d'«exporter» l'allèle MU+ dans une population d'accueil afin d'obtenir une valeur génétique élevée et stable par fixation du génotype MU+MU+ tout en conservant le reste du génome receveur «en l'état». Par rapport à une sélection classique, au gain de temps s'ajoute éventuellement un affranchissement vis à vis d'antagonismes génétiques entravant la réalisation d'un objectif global.

Cependant, comme dans le cas du RTN, l'existence du gène (MU+ mu-) reste à démontrer expérimentalement. En effet, les méthodes statistiques mises en oeuvre ici sont des tests d'hypothèse présentant, par définition, une probabilité d'erreur de conclusion non nulle. De plus, les populations étudiées ne sont pas issues d'un dispositif expérimental conçu pour la mise en évidence d'un gène majeur et des événements «parasites» tels que la sélection pratiquée ou la présence d'animaux sensibles à l'halothane sont difficiles à prendre en compte.

Par ailleurs, le problème de la relation entre le gène (RN·rn+) et le gène (MU+mu-) est posé. Il paraît surprenant de découvrir dans une même population deux gènes à effet majeur sur deux caractères différents. Une hypothèse tentante est celle de l'effet pléiotropique d'un gène unique : la sélection sur le taux de muscle conduirait alors à une dégradation du rendement technologique de la viande. Mais l'absence de liaison entre les variances intra famille des deux caractères (figure 4), ainsi que l'augmentation du RTN observée au cours de la période considérée, ne vont pas dans le sens d'une coségrégation systématique des allèles RN· et MU+. La relation entre ces phénomènes est donc à établir.

FIGURE 4
RELATION ENTRE LES VARIANCES INTRA FAMILLE
DE PÈRE DE L'ÉPAISSEUR DE LARD ET DU RTN



#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- DEMENAIS F., LATHROP M., LALOUEL J.M., 1986. Am. J. Hum. Genet., 38, 228-234.
- ELSEN J.M., LE ROY P., 1989. 40ème réunion annuelle de la FEZ, Dublin, 27-31 août 1989, communication n°G2.2.
- ELSTON R.C., 1989. 40ème réunion annuelle de la FEZ, Dublin 27-31 août 1989, communication n°G2.1.
- FAIN P.R., 1978. Ann. Hum. Genet., 42, 109-120.
- HENDERSON C.R., 1953. Biometrics, 9, 226-252.
- LE ROY P., 1989. Méthodes de détection de gènes majeurs. Application aux animaux domestiques. Thèse de l'Université Paris XI, Orsay, 229pp.
- LE ROY P., NAVEAU J., ELSEN J.M., SELLIER P., 1989. Genet. Res., sous presse.
- MAC LEAN C.J., MORTON N.E., ELSTON R.C., YEE S., 1976. Biometrics, 32, 695-699.
- NAVEAU J., 1986. Journées Rech. Porcine en France, 18, 265-276.
- NAVEAU J., FLEHO J.Y., 1980. 31ème réunion annuelle de la FEZ, Münich, 1-4 septembre 1980, communication n°P.5/6.2.

  NAVEAU J., POMMERET P., LECHAUX P., 1985. Techni-porc,
- 8(6), 7-13.
- OLLIVIER L., SELLIER P., 1985. La génétique du porc. Mise au point. ITP, Paris, 70pp.