

UTILISATION DU BLUP MODÈLE ANIMAL POUR L'ÉVALUATION GÉNÉTIQUE DES PORCS CONTRÔLÉS DANS LES STATIONS PUBLIQUES FRANÇAISES.

Principes et premiers résultats

A. DUCOS (1), H. GARREAU (2), J.P. BIDANEL (2), M.H. LE TIRAN (1), T. BRETON (1), J.Y. FLÉHO (1), J.P. RUNAVOT (1)

(1) Institut Technique du Porc, Pôle Amélioration de l'Animal - BP 3, 35650 Le Rheu

(2) I.N.R.A. Station de Génétique Quantitative et Appliquée - 78352 Jouy-en-Josas Cedex

Un nouveau programme national d'évaluation génétique basé sur l'utilisation du BLUP - modèle animal est élaboré en France par l'INRA et l'ITP. La première étape de ce programme concerne l'évaluation génétique des verrats contrôlés dans les stations publiques de contrôle de performances. Les informations exploitées dans cette application et les circuits utilisés pour leur circulation sont décrits. Les principes du calcul des valeurs génétiques et les résultats obtenus pour les 26 premières bandes ayant fait l'objet d'une publication sont présentés et discutés. Les évolutions génétiques estimées pour l'ensemble des caractères contrôlés sur la période 1988-1993 sont indiquées. Le calendrier des prochaines réalisations est évoqué.

Genetic evaluation of station tested pigs in France using a BLUP - animal model.

A new national genetic evaluation program using BLUP methodology applied to an animal model is currently implemented in France by INRA and ITP. The first step of this national program concerns the genetic evaluation of the young boars tested in performance test stations. The information system used in this program is described. The principles of the computation of breeding values and the results of the first 26 published batches are presented and discussed. The estimated genetic trends for the 7 traits measured over the 1988-1993 period are shown. The next steps of the project are presented.

INTRODUCTION

L'évaluation génétique des animaux contrôlés dans les stations publiques de contrôle de performances françaises était basée, depuis la création des premières stations et jusqu'à une période récente, sur la théorie des indices de sélection. L'utilisation de cette méthode s'est traduite par des progrès génétiques substantiels pour l'ensemble des caractères sélectionnés (DUCOS et BIDANEL, 1993 ; BIDANEL et DUCOS, 1995). Les indices de sélection ont toutefois quelques limites qui peuvent affecter de manière sensible l'efficacité des programmes de sélection basés sur cette méthode. La première tient au mode de correction des effets du milieu, qui se traduit par l'impossibilité de comparer les indices d'animaux appartenant à des bandes de contrôle différentes. La seconde est leur précision réelle relativement faible, du fait de l'utilisation très incomplète des informations disponibles. Par ailleurs, les indices de sélection ne prennent pas en compte l'évolution de la variance génétique due à la sélection et aux accouplements dirigés.

Le BLUP est une méthode statistique plus générale développée dès les années 50 (HENDERSON, 1973). Appliquée à un modèle animal (ou individuel), elle permet de prendre en compte, pour estimer la valeur génétique d'un animal donné, les informations apportées par la mesure des performances sur tous les apparentés connus (BIDANEL et al., 1990). Elle n'a pas les limites évoquées pour les indices de sélection et permet théoriquement d'obtenir des progrès génétiques supérieurs (BIDANEL et al., 1990).

L'utilisation du BLUP - modèle animal dans les programmes de sélection n'a été rendue possible que grâce au développement très important de la puissance des outils informatiques réalisés ces dernières années. Cette méthode est utilisée à l'heure actuelle dans la plupart des pays européens et nord américains (DUCOS et al., 1992 ; DUCOS, 1994a). En France, un nouveau programme national d'évaluation génétique basé sur le BLUP - modèle animal a été élaboré conjointement par l'INRA et l'ITP (DUCOS et al., 1994). La

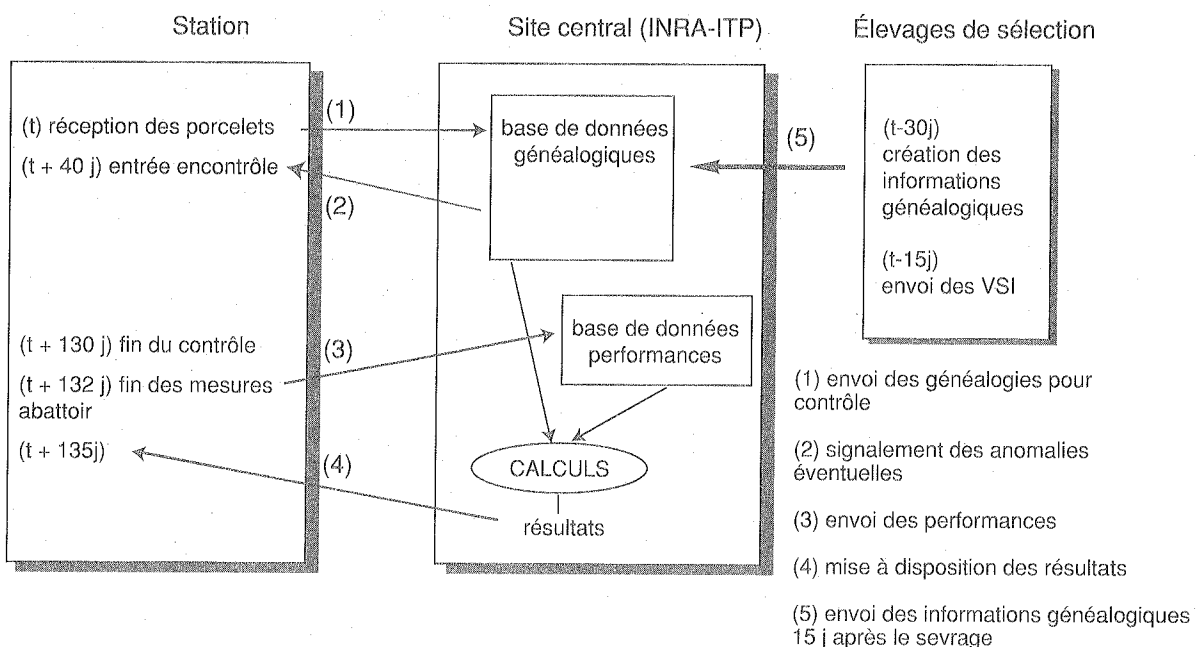
première phase de l'application de ce programme concerne les stations publiques de contrôle de performances. Le BLUP - modèle animal est, depuis le mois d'avril 1994, la méthode officielle utilisée pour estimer la valeur génétique des verrats contrôlés en station. Les principes de ce nouveau mode d'évaluation génétique et les premiers résultats obtenus sont présentés.

1. SYSTÈME D'INFORMATION MIS EN PLACE

1.1. Informations prises en compte et circuits d'information

L'estimation des valeurs génétiques des animaux contrôlés nécessite de connaître précisément et de rassembler dans un lieu unique (site central) les performances et la généalogie la plus complète possible de chaque animal contrôlé. Les performances mesurées sur les jeunes verrats candidats à la sélection (gain moyen quotidien - GMQ1, épaisseur de lard dorsal - ELD et indice de consommation - IC), ainsi que sur les collatéraux abattus (gain moyen quotidien - GMQ2, rendement de carcasse - RENDT, taux de muscle - PMUS et indice de qualité de la viande - IQV), sont saisies dans les stations à l'aide d'un logiciel spécialisé (PORSTA) et transmises au site central (ITP - INRA) par voie télématique dès la fin du contrôle (dès que les performances enregistrées à l'abattoir sont connues). Les animaux contrôlés en station sont issus d'élevages de sélection. Ces élevages sont tenus d'envoyer systématiquement au site central (par l'intermédiaire des organisations de sélection pour la plupart d'entre eux), et au plus tard 15 jours après le sevrage des porcelets, les informations généalogiques correspondant à chaque portée née. Les informations génétiques sont gérées dans les élevages à l'aide d'un logiciel spécialisé assurant une qualité satisfaisante des informations. Les porcelets sont fournis aux stations accompagnés d'une photocopie de leur fiche portée. Les informations figurant sur ces fiches sont resaisies au niveau de la station et peuvent être envoyées au site central dès l'entrée en contrôle des animaux (figure 1).

Figure 1 - Circuits d'information utilisés pour l'évaluation génétique des animaux contrôlés en station



1.2. Gestion des informations

Les informations concernant les parents des animaux contrôlés sont confrontées dès leur réception (soit au moins 3 mois avant le contrôle) aux informations figurant dans la base de données nationale. D'éventuelles anomalies sont immédiatement signalées aux directeurs de stations et corrigées. La vraisemblance des performances est contrôlée au niveau des stations par le logiciel PORSTA et lors de leur réception au niveau du site central. La transmission des résultats de contrôle d'une bande déclenche la création des fichiers d'indexation et les calculs. Dès la fin des calculs, les résultats de la bande sont mis à disposition du directeur de station sur un serveur télématique dédié, et donc immédiatement accessibles.

2. PRINCIPES DU CALCUL DES VALEURS GÉNÉTIQUES

2.1. Volume d'information, modèles statistiques, paramètres génétiques et algorithmes utilisés

La baisse de variance génétique due à la sélection ou aux accouplements dirigés n'est théoriquement bien prise en compte que si l'ensemble des données ayant servi à la sélection (ensemble des animaux contrôlés et ensemble des relations de parentés entre les animaux contrôlés, analyse simultanée de tous les caractères) sont utilisées lors de chaque évaluation. Des calculs préliminaires ont cependant montré que, dans une certaine mesure, l'exploitation d'une partie seulement des informations disponibles (informations les plus récentes) ne modifiait en rien les classements des jeunes animaux contrôlés, tout en diminuant les temps de calculs de façon drastique (DUCOS, 1994a). L'évaluation en routine des jeunes verrats contrôlés en station est réalisée, en pratique, en considérant 5 années de performances et cinq générations d'ancêtres pour chaque animal contrôlé (dans la mesure où l'information est connue). Le temps nécessaire au calcul des valeurs génétiques est ainsi divisé approximativement par 5, sans perte d'efficacité par rapport à la situation où l'ensemble des informations sont prises en compte.

Les sept caractères sont analysés à l'aide d'un modèle multicaractère. Les modèles statistiques de description des données ne sont pas identiques pour l'ensemble des caractères : l'effet fixé de la bande de contrôle est pris en compte pour tous les caractères sauf pour l'IQV (il est remplacé par l'effet fixé de la série d'abattage). Une covariable "poids à la fin du contrôle" est intégrée dans les modèles définis pour les caractères mesurés sur les animaux abattus, sauf pour GMQ2 (elle est remplacée par une covariable "poids en début de contrôle"). Deux effets aléatoires, la valeur génétique additive et l'effet d'environnement commun aux animaux nés dans la même portée, sont pris en compte pour tous les caractères. L'effet fixé du groupe de parents inconnus (WESTELL et al, 1988), déterminé en fonction de l'origine géographique et de l'année de naissance des descendants (DUCOS, 1994a), est également pris en compte dans les modèles pour l'ensemble des caractères.

Les paramètres génétiques des 7 caractères ont été estimés à l'aide de la méthode du maximum de vraisemblance restreinte (PATTERSON et THOMPSON, 1971) appliquée à un modèle animal multicaractère dans les trois races Large White (LW), Landrace Français (LF) - DUCOS et al., 1993 - et Piétrain (P) - BIDANEL et DUCOS, 1995a. Le calcul des valeurs génétiques est réalisé race par race.

La structure particulière des données (certains caractères sont mesurés sur certains animaux, les autres étant mesurés sur des animaux différents), l'hétérogénéité des modèles d'analyse entre caractères et le fait de considérer deux effets aléatoires en plus de l'effet résiduel, imposent l'utilisation d'un algorithme de calcul des valeurs génétiques très général. Le logiciel PEST (GROENEVELD et al., 1990), particulièrement bien adapté à cette situation, est utilisé (DUCOS et al., 1994). Lors d'une évaluation (t), les solutions sont initialisées avec les valeurs calculées lors de l'évaluation (t-1), les solutions relatives aux nouveaux animaux contrôlés étant mises à zéro. Cette pratique permet de diviser les temps de calcul par 10 environ par rapport à une situation dans laquelle toutes les solutions sont initialisées à zéro. Le calcul des solutions (effets fixés, covariables, effets d'environnement commun, valeurs génétiques) est réalisé de façon itérative. Le critère de convergence utilisé est la différence maximale entre les solutions calculées lors de deux itérations successives, divisé par l'écart-type phénotypique du caractère. Le processus itératif est stoppé lorsque le critère de convergence atteint la valeur de 10^{-3} (des études préliminaires ont montré que les classements ne changent plus si on fixe des critères d'arrêt plus sévères). L'effectif par race et par série d'abattage est généralement assez faible, particulièrement en race Piétrain (inférieur à 10), ce qui a pour conséquence une faible précision dans l'estimation de l'effet des séries d'abattage, et peut conduire à des biais dans l'estimation des valeurs génétiques. Or, dans une même série d'abattage, on trouve systématiquement des animaux de plusieurs races. Le calcul des valeurs génétiques est donc réalisé en considérant l'IQV préalablement ajusté pour l'effet de la série d'abattage, estimé en utilisant les performances mesurées sur les animaux des trois races. La précision des valeurs génétiques prédites pour chaque caractère, ou pour chaque groupe de caractères (CD = coefficient de détermination) est calculée à l'aide d'une méthode approchée adaptée spécifiquement pour cette application (DUCOS, 1994a).

2.2. Critère global de sélection

L'objectif de sélection officiel (H) est actuellement une combinaison de la valeur génétique des animaux pour cinq caractères de production :

$H = \alpha_1 \cdot IC + \alpha_2 \cdot GMQ2 + \alpha_3 \cdot RENDT + \alpha_4 \cdot PMUS + \alpha_5 \cdot IQV$, les coefficients α_1 à α_5 correspondant aux pondérations économiques des caractères, soit, exprimées en unités du caractère, -109 FF (kg/kg), 0,162 FF (g/l), 10 FF (%), 12 FF (%), 4,48 FF (point), respectivement (DUCOS, 1994a). L'utilisation, comme critère global de sélection, du prédicteur I, où

$$I = \sum_{i=1}^5 \alpha_i \cdot VGE_i \quad \text{et} \quad VGE_i = \text{valeur génétique estimée pour } i = 1$$

chacun des cinq caractères de l'objectif de sélection, se traduit, avec les jeux de paramètres génétiques utilisés, par une dégradation du niveau génétique de l'IQV, de l'ordre de 0,16 point par cycle de sélection (intensité de sélection de 1), et va donc à l'encontre de la politique de sélection menée jusqu'à présent, visant à maintenir constant par l'intermédiaire d'une contrainte le niveau génétique de ce caractère. Toutefois, imposer une contrainte sur ce caractère équivaut à augmenter son poids économique relatif. Nous avons donc déterminé un nouveau critère de sélection I*, dans lequel le poids de l'IQV est augmenté (jusqu'à une valeur de 22) et correspond à une réponse attendue nulle pour ce caractère (DUCOS, 1994b).

3. RÉSULTATS ET DISCUSSION

3.1. Valeurs génétiques

Les résultats des treize premières "quinzaines" (les bandes sont réparties dans les différentes stations par "quinzaine")

sont présentés dans la suite de ce paragraphe. Une "quinzaine" regroupe deux bandes de contemporains de deux races différentes (LW et LF, LW et P, LF et P). Les résultats de 26 bandes de contrôle, représentant un total de 595, 287 et 91 candidats à la sélection dans les races LW, LF et P, ont donc été analysés (tableau 1).

Tableau 1 - Synthèse des résultats des 26 premières bandes d'animaux évalués à l'aide du BLUP - modèle animal.

Station	bande	race	nombre de candidats	nombre d'animaux sélectionnés	valeurs génétiques moyennes					CD animaux sélectionnés	corrélation	
					croissance	carcasse	qualité de la viande	globales			rang BLUP	rang ISC (1)
								total	total			
Mauron	0102	LW	48	24	100,2	97,9	102,3	99,6	111,7	0,34	0,62	
	0105		40	27	99,7	107,2	100,8	106,7	114,1	0,33	0,75	
	0112		39	27	101,0	108,3	98,7	107,1	118,1	0,34	0,75	
Le Rheu	0604		39	24	105,7	103,4	98,0	104,2	111,2	0,32	0,54	
	0609		76	54	102,9	102,1	101,0	103,5	113,9	0,32	0,76	
	0614		66	40	102,8	101,2	102,0	103,3	114,1	0,34	0,65	
Argentré	1006		56	26	101,4	97,5	101,3	99,1	114,6	0,33	0,83	
	1011		68	33	107,8	94,7	99,8	98,2	114,3	0,33	0,83	
Beauvais	1503		43	25	96,2	103,9	96,1	99,7	110,9	0,33	0,73	
	1508	60	24	98,2	95,8	98,7	94,7	112,7	0,34	0,83		
Le Deschaux	2107	33	15	99,5	103,3	92,5	98,8	111,5	0,33	0,78		
	2110	27	14	102,1	96,9	98,2	97,1	119,4	0,32	0,83		
Mauron	0102	LF	30	13	101,3	98,5	98,6	98,6	109,3	0,33	0,67	
	0105		29	19	100,8	107,9	99,6	107,1	116,3	0,33	0,83	
	0112		20	13	106,0	98,2	106,9	104,2	112,0	0,33	0,38	
Le Rheu	0604		33	24	104,8	109,2	99,1	109,9	116,2	0,35	0,69	
	0614		25	14	104,8	103,3	96,5	103,3	114,4	0,34	0,89	
	0609		37	21	103,3	97,9	107,2	102,8	115,2	0,33	0,68	
Argentré	1006		36	10	95,5	89,1	99,3	88,2	113,3	0,34	0,83	
	1011		30	9	98,2	92,9	93,8	90,5	110,8	0,32	0,70	
Le Deschaux	2104		23	5	86,8	94,8	85,2	83,4	113,2	0,34	0,73	
	2110	24	12	94,8	97,2	94,7	93,0	110,3	0,32	0,79		
Beauvais	1503	PP	29	12	97,4	101,2	91,6	95,5	107,7	0,28	0,4	
	1508		21	13	107,0	98,1	11,4	107,4	112,5	0,29	0,24	
Le Deschaux	2104		24	13	99,1	103,7	106,3	106,1	115,4	0,29	0,72	
	2107		17	12	102,3	99,8	106,7	104,2	110,3	0,29	0,43	

(1) indice de sélection combiné

Les temps de calcul par évaluation varient, pour chaque bande, de 8' à 20' pour la préparation des fichiers, de 3' à 13'

pour le calcul des valeurs génétiques, et de 30'' à 2' pour le calcul des CD. L'ordinateur utilisé est un IBM 3090 17T (INRA

- CTIG). Le contrôle des données et la préparation des fichiers sont réalisés à l'aide du logiciel SAS.

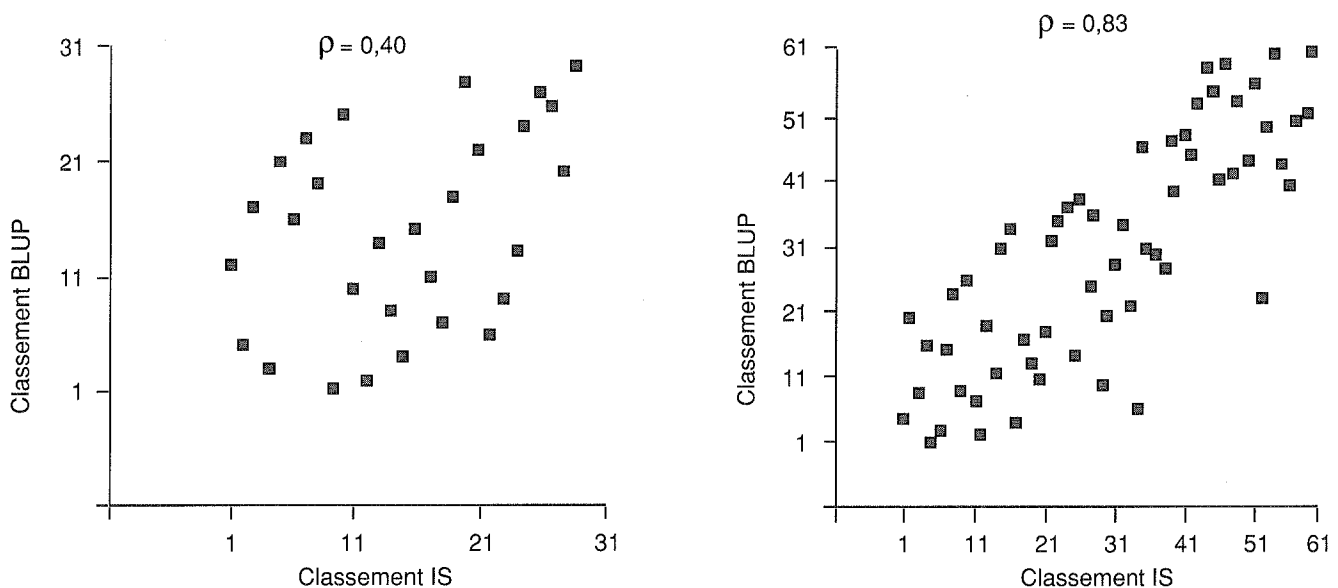
Les animaux sont classés, suite aux calculs, en fonction de leur valeur génétique globalisée standardisée (base de 100 et écart-type de 20). La base de 100 a été déterminée de façon à ce que les moyennes de valeurs génétiques globales par bande soient voisines de 100. Elle correspond à la moyenne des valeurs génétiques estimées pour les animaux contrôlés au cours des trois dernières années (1991, 1992 et 1993 actuellement). Cette base sera modifiée chaque année. La proportion d'animaux sélectionnés dans chaque bande (valeur génétique globale supérieure à 100) varie de 40% à 70% dans les races LW et LF, et de 41% à 61% en race Piétrain. Le niveau génétique moyen des bandes (pour la valeur génétique globale) varie pour sa part de 95 à 107 en race LW, de 83 à 107 en race LF et de 96 à 107 en race Piétrain. Cette relative hétérogénéité génétique entre bandes peut s'expliquer notamment par la diversité des approvisionnements

entre stations, et des approvisionnements entre bandes pour une même station.

Les CD moyens sont globalement plus élevés dans les races LW et LF (0,33 en moyenne) qu'en race Piétrain (0,29 en moyenne). Ce résultat s'explique par des tailles moyennes de bandes plus faibles en Piétrain (25) qu'en LW (52) ou LF (33). L'information généalogique est par ailleurs généralement plus limitée en race Piétrain que dans les autres races, du fait d'une plus forte proportion d'animaux d'origine étrangère.

Les coefficients de corrélation entre les classement réalisés en fonction de l'indice de sélection combiné anciennement utilisé, d'une part, et en fonction de la valeur génétique BLUP globale d'autre part, varient, toutes bandes confondues, entre 0,24 et 0,83. Les valeurs les plus faibles de cette corrélation sont généralement observées pour les bandes de petite taille. Elles traduisent des modifications de classement parfois importantes (figure 2).

Figure 2 - Correspondance entre les classements effectués en fonction de l'indice BLUP et les classements effectués en fonction de l'indice de sélection combiné, pour deux valeurs de corrélation entre classement (ρ) observées



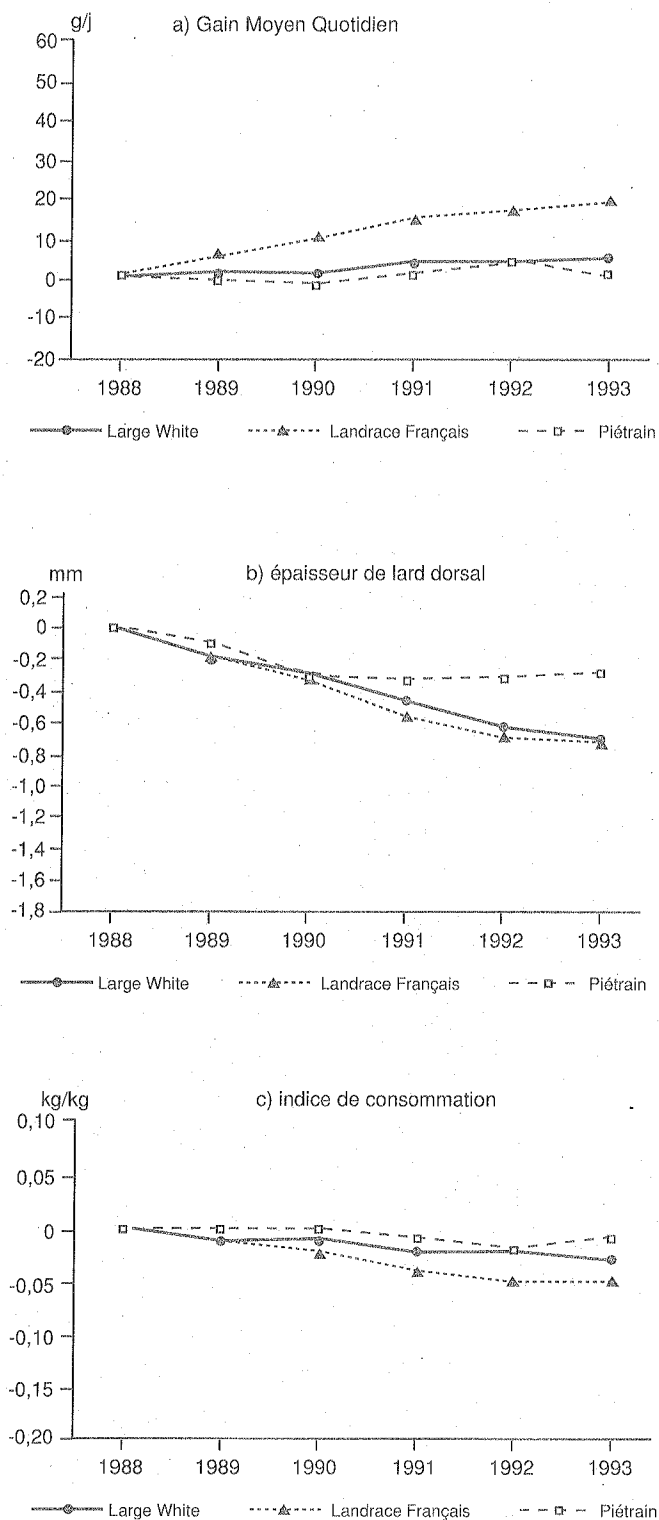
Ces différences de classements entre les deux méthodes s'expliquent essentiellement par le fait que les valeurs BLUP intègrent généralement beaucoup plus d'information que l'indice combiné. On prendra par exemple en compte dans le premier cas, les performances du père, du candidat, de cinq germains et de 25 demi germains, contre les performances du candidat et d'un germain seulement dans le second cas. Le poids de la performance individuelle du candidat dans l'indice BLUP est, dans ce cas particulier, bien plus faible que dans l'indice combiné. En d'autres termes, la correspondance entre les performances individuelles du verrat et le critère de sélection global est moins immédiate (DUCOS, 1994c). D'une façon générale cependant, les modifications de classement engendrées par le passage de l'indice combiné au BLUP sont du même ordre que celles engendrées par le passage de l'indice individuel à l'indice combiné (DUCOS, 1994a). Les différences entre

classements sont également dues, pour partie, au fait que les paramètres génétiques utilisés pour le calcul de l'indice combiné (jeu identique pour les trois races = moyenne de la littérature) ne sont pas identiques à ceux utilisés dans le cas du BLUP.

3.2. Évolutions génétiques

Les évolutions génétiques pour les sept caractères contrôlés ont été estimées dans les trois races, en faisant la moyenne, par année de naissance, des valeurs génétiques des animaux contrôlés sur la période 1988-93 (figure 3 p 140). Cette nouvelle estimation est en tout point cohérente avec celles réalisées dans les races LW et LF sur la période 1977-90 (DUCOS et BIDANEL, 1993), et dans la race Piétrain sur la période 1978-93 (BIDANEL et DUCOS, 1995a).

Figure 3 (l) - Évolution génétique des caractères mesurés sur les candidats à la sélection



3.3. Diffusion des résultats

Une évaluation est réalisée à la fin de chaque bande de contrôle, soit environ tous les 15 jours. Le délai entre l'abattage des collatéraux et la mise à disposition des résultats à la

station varie entre 2 et 6 jours (1 à 3 jours entre la fin des abattages et l'envoi par la station des résultats de la bande, plus 1 à 3 jours entre la réception des informations au niveau du site central et la mise à disposition des résultats). Les résultats de chaque bande font l'objet d'une publication dans "Performances et Sélection" (DUCOS, 1994b) adressée à l'ensemble des sélectionneurs, des CIA, et des organismes d'encadrement. Une mise à jour des valeurs génétiques des verrats contrôlés en station sera adressée aux différentes organisations de sélection mensuellement.

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Le nouveau programme d'évaluation génétique élaboré par l'INRA et l'ITP a pour objectif de généraliser l'utilisation du BLUP - modèle animal au niveau de l'ensemble des schémas de sélection collectifs. La première étape consistant à utiliser cette méthode pour l'évaluation génétique des verrats contrôlés dans les stations publiques est désormais achevée. Quelques travaux complémentaires, comme par exemple l'étude de l'effet de la densité par case d'engraissement sur les performances contrôlées en station, seront réalisées dans les prochains mois de façon à garantir l'absence de tout biais dans les valeurs génétiques estimées.

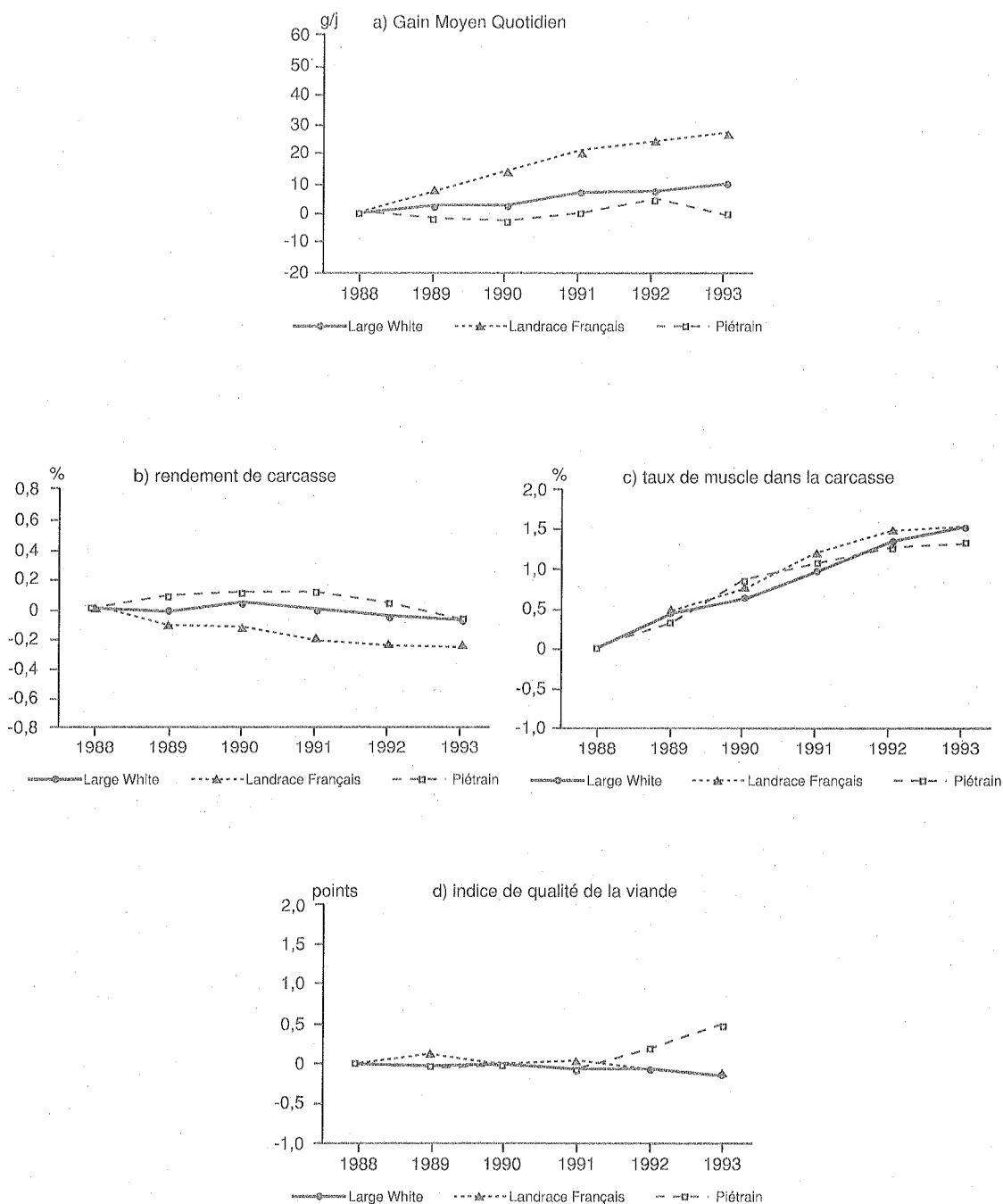
L'étape suivante consiste à mettre en place un programme d'évaluation génétique BLUP - modèle animal pour la prolificité. Il permettra de répondre au souhait, émis par la plupart des organisations, d'inclure la prolificité dans l'objectif de sélection. L'évaluation génétique des animaux pour les caractères de reproduction sera réalisée mensuellement et indépendamment de l'évaluation génétique pour les caractères de production (croissance, carcasse, qualité de la viande), en raison de l'absence de liaison génétique entre les deux groupes de caractères. Un nouveau critère de sélection global incluant la valeur génétique pour la reproduction sera calculé et servira de base au classement des animaux. Le poids économique relatif de la prolificité dans le nouvel objectif a été estimé entre 30 et 40 % (DUCOS, 1994a). Le classement des animaux contrôlés dans les stations sera donc probablement assez sensiblement modifié par la prise en compte de la valeur génétique des animaux pour la prolificité.

La troisième et dernière étape consistera à réaliser en routine une évaluation génétique combinée contrôle en ferme - contrôle en station avec une fréquence hebdomadaire. Les corrélations génétiques entre les caractères contrôlés dans les deux milieux ont été estimées dans cette perspective (BIDANEL et DUCOS, 1995b). Cette dernière étape pourra être initiée lorsque la remontée, par voie télématique, des informations en provenance de toutes les organisations concernées par le programme vers le site central sera réalisée dans les conditions requises, et lorsque les outils permettant de gérer la nouvelle base de données génétiques auront été développés au niveau du site central.

REMERCIEMENTS

Les auteurs tiennent à remercier l'ensemble du personnel des stations publiques.

Figure 3 (II) - Évolution génétique des caractères mesurés sur les animaux abattus



RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BIDANEL J.P., DUCROCQ V., OLLIVIER L., 1990. Journées Rech. Porcine en France, 22, 1-10.
- BIDANEL J.P., DUCOS A., 1995a. Journées Rech. Porcine en France, 27, 149-154.
- BIDANEL J.P., DUCOS A., 1995b. Journées Rech. Porcine en France, 27, 143-148.
- DUCOS A., 1994a. Thèse de doctorat, INA - PG, 177 p.
- DUCOS A., 1994b. Performances et Sélection, 94(3), 1-9.
- DUCOS A., 1994c. Performances et Sélection, 94(5), 9-17.
- DUCOS A., BIDANEL J.P., DUCROCQ V., 1992. Journées Rech. Porcine en France, 24, 39-46.
- DUCOS A., BIDANEL J.P., 1993. Journées Rech. Porcine en France, 25, 59-64.
- DUCOS A., BIDANEL J.P., BOICHARD D., DUCROCQ V., 1993. Journées Rech. Porcine en France, 25, 43-50.
- DUCOS A., BIDANEL J.P., GARREAU H., RUNAVOT J.P., 1994. In : J.L. Foulley, M. Molénat, séminaire modèle animal, 26-29 septembre 1994, La Colle sur Loup (06), France.
- GROENEVELD E., KOVAC M., WANG T., 1990. 4th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Edinburgh, 23-27 July, vol XIII, 488-491.
- HENDERSON C.R., 1973. Proc. Anim. Breed. Genet. Symp. in Honor of Dr J.L. Lush. ASAS and ADSA, Champaign, Illinois, pp 10-41.
- PATTERSON H.D., THOMPSON R., 1971. Biometrika, 58, 545-554.
- WESTELL R.A., QUAAS R.L., VAN VLECK L.D., 1988. J. Anim. Sci., 71, 1310-1318.