

EFFET DU GÉNOTYPE HALOTHANE SUR LES PERFORMANCES D'ENGRaisseMENT, DE CARCASSE ET DE QUALITÉ DE LA VIANDE DU PORC CHARCUTIER

R. GUÉBLEZ (1), F. PABOEUF (1), P. SELLIER (2), M. BOUFFAUD (3), J. BOULARD (1), D. BRAULT (3),
Marie-Hélène LE TIRAN (1), G. PETIT (1)

(1) I.T.P., 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

(3) I.N.R.A., Station de Testage Porcs - BP 29, 35650 Le Rheu

Des porcelets croisés F2 Large White x Piétrain issus de 18 verrats-pères ont été produits, et leur génotype pour le gène Hal déterminé grâce au test moléculaire. Cent quatre vingt huit porcelets mâles castrés des 3 génotypes, mais ayant tous 50 % de gènes Large White et 50 % de gènes Piétrain, ont été élevés en alimentation à volonté et abattus vers 90 ou 120 kg de poids vif (56 porcs NN, 86 Nn et 46 nn).

- Les porcs des trois génotypes ont eu la même vitesse de croissance, les animaux nn tendant à consommer moins (-0,1 à -0,15 kg/jour) que les animaux Nn ou NN.
- L'effet du génotype sur la composition corporelle est très important : exprimée en écart-type (σ), la supériorité des porcs nn sur les NN atteint respectivement 1,2 σ pour l'épaisseur de lard dorsal, 1,6 σ pour la surface de noix de côtelette et 1,5 σ pour le pourcentage de muscle.
- L'effet du génotype sur la vitesse de chute du pH (pH1) et sur la qualité de la viande fraîche (couleur, exsudat) est également très importante : les porcs NN sont supérieurs aux nn de 2,5 σ pour le pH1 et 1,5 σ pour la note visuelle globale de qualité de la viande.
- Aucune différence entre les trois génotypes n'a été mise en évidence, ni en pH ultime, ni en rendement technologique.
- Le gène Hal peut être considéré en première approche comme additif pour la plupart des critères de composition corporelle et de qualité de la viande fraîche, l'allèle N ne présentant qu'une faible dominance partielle : ainsi l'écart de dominance pour la composition corporelle est égal à environ 25 % de la demi-différence entre hétérozygotes.
- D'une manière générale, l'interaction génotype x poids d'abattage n'est pas significative. Nous avons observé une légère augmentation, non significative, de la différence entre génotypes homozygotes en passant de 90 à 120 kg de poids d'abattage, mais l'écart entre les animaux Nn et NN est resté inchangé.

À partir de ces résultats, nous avons estimé la part attribuable au gène Hal dans les différences de performances entre le Piétrain et le Large White français : elle est pratiquement nulle pour la vitesse de croissance, mais elle atteint près de 40 % pour la consommation journalière et le rendement de carcasse, près de 60 % pour la composition corporelle et 75 à 100 % pour le pH1 ou l'appréciation visuelle de la viande fraîche.

Effect of the halothane genotype on fattening traits, carcass composition and meat quality of the slaughter pig

F2 Large White x Pietrain crossbred piglets were obtained from 18 sires and a DNA-based diagnosis was carried out to identify their genotype at the Hal locus. Castrated male pigs of the 3 genotypes, all bearing the same genetic background i.e. 50 p.cent Large White and 50 p.cent Pietrain, were fed ad libitum and slaughtered at approx. 90 or 120 kg liveweight. Total number of pigs slaughtered was 188 : 56 NN, 86 Nn and 46 nn.

- pigs of the three genotypes had the same growth rate, although nn animals tended to eat less (- 0.1 to -0.15 kg/day) than Nn or NN ones.
- the effect of the genotype on carcass composition was very large : the superiority in standard deviation (σ) of nn over NN pigs reached respectively 1.2 σ for backfat thickness, 1.6 σ for loin muscle area and 1.5 σ for lean meat percentage.
- the effect of the genotype on pH1 and fresh meat traits (colour, waterholding capacity) was very large : superiority of NN over nn pigs reached respectively 2.5 σ for pH1 and 1.5 σ for visually assessed fresh meat quality.
- there was no difference between the 3 genotypes for ultimate pH or technological/cooking yield.
- for most carcass and fresh meat quality traits, the Hal gene could be considered as roughly additive, the N allele exhibiting only a slight partial dominance : e.g. the dominance effect for carcass composition traits was approx. 25 p.cent of half the difference between the two homozygotes.
- no significant genotype x slaughter weight interaction was found. A slight, non significant increase of the difference between NN and nn pigs was observed when increasing slaughter weight from 90 to 120 kg, both for lean content and fresh meat quality, but difference between Nn and NN pigs seemed to remain unchanged.

From these results, it is concluded that the contribution of the Hal gene to the breed difference between French Large White and Pietrain was nearly zero for growth rate, nearly 40 p.cent for daily feed intake and killing out percentage, nearly 60 p.cent for carcass composition and 75 to 100 p.cent for pH1 or fresh meat quality score.

INTRODUCTION

L'étude des effets du gène de la sensibilité à l'halothane - locus Hal, avec deux allèles : N (normal) ou n (sensible) - sur les performances zootechniques des porcs a commencé dès le début des années 1970 : il est apparu rapidement que les porcs sensibles à l'halothane présentaient une infériorité marquée en terme de résistance au stress (pertes en transport) et de qualité de la viande (défaut «PSE»). En France, de tels porcs sont peu produits ; cependant la plupart des verrats terminaux contiennent 50 % de gènes Piétrain et, de ce fait, la moitié environ des porcs charcutiers sont hétérozygotes Nn. Le porc hétérozygote Large White x Piétrain, étudié récemment en France (PELLOIS et RUNAVOT, 1991), semble constituer un compromis alliant un fort taux de muscle à des performances de croissance et de qualité de la viande restant à un niveau acceptable.

La bibliographie ne fournit pas toujours des résultats cohérents quant à la position de l'hétérozygote Nn par rapport aux deux homozygotes NN et nn. D'une manière générale, l'information sur l'effet du génotype halothane reste incomplète et disparate. Ainsi, les conditions de production de certains pays rendent délicate la transposition à notre situation (ex : poids d'abattage très léger au Danemark) ; les caractéristiques de qualité de la viande prises en compte se limitent souvent à quelques mesures élémentaires, alors que le concept de qualité s'est considérablement étoffé dans notre pays ces dernières années. Enfin, dans certaines des études publiées, il y a un risque de confusion statistique partielle entre l'effet du génotype halothane et celui de la race ou du type génétique.

Des avancées récentes (FUJII et al., 1991) dans la connaissance du génome porcine ont permis de localiser précisément la mutation correspondant à l'allèle n du gène de sensibilité à l'halothane, offrant ainsi la possibilité d'un test moléculaire permettant d'obtenir le génotype de n'importe quel porcine. L'intérêt de ce test est évident dans les lignées femelles (Large White, Landrace français) pour lesquelles l'éradication du gène de la sensibilité à l'halothane correspond à un objectif décidé de longue date (RUNAVOT, 1983). Par contre, il est impossible à l'heure actuelle de préconiser telle ou telle orientation de la race Piétrain en la matière : en effet, même sur des caractères plus «traditionnels» tels la croissance ou le taux de muscle, l'effet du génotype halothane n'est pas connu avec une précision suffisante. Pour parler concrètement, le Piétrain se caractérise actuellement par une infériorité de 150 g/j en vitesse de croissance et une supériorité de 8 % de taux de muscle par rapport au Large White. Que deviendraient ces chiffres si l'on «enlevait» le gène de sensibilité à l'halothane de la race Piétrain ? Autrement dit, un verrot terminal Piétrain négatif est-il envisageable ?

Enfin, des données canadiennes récentes (AALHUS et al., 1991 ; SATHER et al., 1991a et b) concluent à une possible interaction entre le poids d'abattage et le génotype halothane, en particulier sur des critères de qualité de la viande. Ce sujet pratiquement inexploré prend toute son importance à l'heure où certaines filières s'interrogent sur une modification du poids d'abattage, voire dans certains cas sur la possibilité de produire un porc lourd. Grâce à un financement ACTA-MRT, une comparaison des performances de production de porcs charcutiers de génotype halothane vérifié (NN, Nn, nn) mais de même type génétique a été mise sur pied. Le présent article en donne les premiers résultats.

1. MATÉRIEL ET MÉTHODES

1.1. Dispositif expérimental

Dans 3 élevages de production du Finistère, des truies Large White x Piétrain ont été inséminées avec de la semence de 18 verrats Large White x Piétrain : ce croisement F2 permet de produire des animaux possédant tous 50 % de gènes Large White et 50 % de gènes Piétrain, mais parmi lesquels les trois génotypes NN, Nn et nn pour le locus Hal sont représentés, avec des fréquences attendues respectives de 0,25, 0,50 et 0,25. Les inséminations ont été pratiquées sur 2 bandes espacées de 6 semaines, en utilisant à chaque fois les mêmes 18 verrats-pères. Juste après les mises bas, groupées sur 3 jours dans les 2 bandes, tous les porcelets mâles ont été identifiés par tatouage et ont subi une prise de sang ; l'échantillon a été expédié au Laboratoire d'analyse des groupes sanguins (INRA, Jouy-en-Josas), où le test moléculaire a été réalisé : le génotype a été ainsi connu avant le sevrage.

La distribution des 3 génotypes sur l'ensemble des 78 portées produites était assez proche des prévisions ; cependant 36 portées ont dû être écartées, essentiellement parce qu'elles présentaient une mauvaise répartition entre les sexes et/ou entre les génotypes. Quarante-deux portées issues des 18 verrats-pères ont fourni 225 porcelets mâles castrés, qui ont été placés dans un post-sevrage, loué à un éleveur de la région de Rennes, entre 28 et 82 jours d'âge ; 195 de ces porcelets ont ensuite été engraisés dans un bâtiment avec caillebotis partiel, couloir central et ventilation dynamique (extraction haute), loué à un autre éleveur d'Ille-et-Vilaine.

L'ensemble de ces porcelets a été conduit en 2 bandes espacées de 6 semaines, correspondant aux deux bandes de portées ; les porcelets des 2 bandes ont été abattus simultanément, de manière à obtenir des porcs charcutiers des 3 génotypes abattus «légers» ou «lourds», c'est-à-dire autour de 90 ou 120 kg de poids vif. Pendant l'engraissement, les animaux ont été alimentés à volonté par case de 11 porcs de même génotype et modalité de poids d'abattage, afin de pouvoir calculer des critères de consommation par case. Quatre animaux sont morts pendant l'engraissement (1 NN, 2 Nn et 1 nn) et un porc nn est mort au cours du transport à l'abattoir. Deux porcs à croissance insuffisante n'ont pas été pris en compte. Tous les animaux ont été pesés en sortie de post-sevrage, à 62 jours d'engraissement et juste avant départ à l'abattoir. Le suivi des animaux a été assuré pour l'essentiel par le personnel de la station INRA de contrôle de performances du Rheu. Les effectifs du dispositif réalisé sont présentés au tableau 1.

Tableau 1 - Dispositif expérimental : effectifs d'animaux abattus

Génotype halothane	NN	Nn	nn
Poids d'abattage :			
. autour de 90 kg	35	52	25
. autour de 120 kg	21	34	21

Les abattages se sont déroulés en 6 séries hebdomadaires, entre le 7 juin et le 11 juillet 1994, à l'abattoir Cooperl-Indus-

tries de Montfort (Ille-et-Vilaine) ; chaque série devait être constituée d'au moins 4 porcs de chacune des 6 modalités génotype x poids d'abattage. La durée de jeûne avant transport a été de 18 heures, celle du transport une heure et celle du repos à l'abattoir a varié de 1,5 à 3 heures.

1.2. Caractères mesurés

1.2.1. Variables d'engraissement

- Gain Moyen Quotidien (GMQ) pendant les 62 premiers jours d'engraissement, soit de 82 à 144 jours d'âge : durant cette période, la composition des cases est restée inchangée.
- GMQ en engraissement, c'est-à-dire de 82 jours d'âge jusqu'à l'abattage.
- Consommation Moyenne Journalière (CMJ) et Indice de Consommation (IC) entre 82 et 144 jours d'âge, et de 82 jours d'âge jusqu'à l'abattage ; le gain de poids des 4 porcs morts en cours d'engraissement a été pris en compte.

1.2.2. Variables de composition corporelle

- Rendement chaud : rapport du poids de la carcasse chaude, environ 30 mn après saignée, sur le poids vif à la montée dans le camion.
- Longueur de la carcasse, de l'atlas au pubis.
- Épaisseur de lard dorsal, mesurée sur l'animal vivant la veille de l'abattage, à l'aide d'un échographe Toshiba SAL 32 B.
- Poids des six morceaux de la découpe («Nouvelle Découpe Normalisée», ANONYME, 1992a) ; ces poids ont permis d'estimer le taux de muscle de la découpe selon la formule habituellement utilisée dans les stations de contrôle de performances (ANONYME, 1992a).
- Taux de muscle estimé par Uniporc, servant au classement commercial de la carcasse : il s'agit d'une combinaison linéaire d'une mesure d'épaisseur de gras et d'une mesure d'épaisseur du Long dorsal (X5), mesures obtenues par l'appareil CGM.
- Surface de la noix de côtelette, estimée par planimétrie à partir d'un relevé sur papier calque des contours de la noix de la dernière côte.

1.2.3. Variables de qualité de la viande

- Valeurs de pH1 des muscles Long dorsal (LD) au niveau de la dernière côte, et Demi-membraneux (DM) : le pH1 a été mesuré 40 à 60 minutes après la saignée.
- Valeurs de pH24 des muscles LD, DM et Adducteur (ADD), mesuré environ 20 heures post mortem.
- Mesure, à l'aide d'un fragment de papier buvard, du temps d'imbibition du muscle Fessier superficiel (FS), exprimé en dizaines de secondes.
- Mesure, à l'aide de la valeur L* fournie par le chromamètre Minolta CR 300, de la réflectance des muscles LD, FS et Fessier profond (FP). La différence de réflectance entre les muscles FS et FP - ce dernier restant de couleur sombre -

permet de calculer l'indice bicolore.

- Prélèvement, environ 1 heure après saignée, d'un échantillon de muscle DM soumis ensuite au protocole Napole (NAVEAU et al., 1985) : cette technique reproduit le processus de fabrication du jambon cuit, appliqué à un échantillon ressué de muscle DM dont 100 grammes sont ensuite coupés en dés, saumurés, égouttés puis cuits au bain-marie.
- Prélèvement, après la découpe de la carcasse, d'une côtelette entre l'échine et le carré ; cette côtelette est désossée. Une note subjective de caractère bicolore est attribuée, de 1 (très bicolore) à 5 (couleur homogène) ; puis la côtelette est placée en barquette filmée et conservée à 5-6°C pendant 5 jours. L'exsudat formé est alors mesuré et exprimé en pourcentage du poids initial.
- Attribution d'une note subjective globale de la qualité du jambon droit, prenant en compte à la fois la couleur, la tenue et l'humidité : de 1 (très mauvais) à 20 (parfait).
- Les jambons droits sont ensuite expédiés au C.T.S.C.C.V. à Maisons-Alfort (Val de Marne) : après désossage et parage, les jambons reçoivent une injection de saumure à raison de 10 % du poids paré, puis restent en saumure de bain pendant 72 heures. Après égouttage de 3 heures, ils sont ensuite mis en moule et cuits en vapeur saturée jusqu'à atteindre 65°C de température à coeur. Le démoulage final a lieu après 24 heures de refroidissement. Ce protocole standardisé de transformation en «Jambon de Paris» s'accompagne de pesées permettant de déterminer :
 - le gain de poids au saumurage, en pourcentage du poids paré initial,
 - le rendement à la cuisson, en pourcentage du poids après saumurage et égouttage,
 - le rendement technologique, en pourcentage du poids paré initial.

1.3. Interprétation statistique

À l'exception des critères de CMJ et d'IC, les variables ont été analysées en utilisant la procédure GLM du logiciel SAS, selon un modèle comportant les effets fixes génotype (3 modalités : NN, Nn et nn), poids d'abattage (2 modalités : 90 ou 120 kg de poids vif), verrat-père, ainsi que l'interaction génotype x poids d'abattage. Pour le rendement chaud et les variables de qualité de viande, un effet date d'abattage a été ajouté au modèle. Enfin, pour le GMQ, le poids vif à 82 jours a été placé en covariable.

Au préalable, les variables de composition corporelle ont été ajustées à 90 ou 120 kg de poids vif, en utilisant une seule série de coefficients donnés par PABOEUF (1994), peu différents de ceux utilisés dans les stations de contrôle de performances pour l'ajustement à 100 kg de poids vif.

Les valeurs moyennes des critères CMJ et IC ont été calculées pour chaque génotype, à partir des valeurs moyennes par case, pour les porcs «légers» et «lourds» ; la moyenne de ces deux valeurs a ensuite été calculée pour chaque génotype.

2. RÉSULTATS

2.1. Analyse de variance

Les résultats d'analyse de variance sont présentés aux ta-

bleaux 2, 3 et 4, respectivement pour les caractères de croissance, de composition corporelle et de qualité de viande. En ce qui concerne l'effet du génotype halothane, des tendances différentes se dégagent selon les catégories de caractères :

- pour les variables de croissance, le génotype n'a pas d'effet significatif ;
- le génotype exerce un effet très hautement significatif sur la quasi totalité des variables de composition corporelle ;
- parmi les variables de qualité de la viande, le pH24 et les

rendements de cuisson et technologique se distinguent en étant les seuls à ne pas être influencés par le génotype.

Enfin, à de rares exceptions près, l'ensemble des variables de croissance, de composition corporelle et de qualité de la viande ne présente pas d'interaction significative entre le génotype halothane et le poids d'abattage ; nous présentons donc, dans les mêmes tableaux 2, 3 et 4, les moyennes des moindres carrés pour les trois génotypes NN, Nn et nn, moyennes qui correspondent au poids d'abattage moyen de l'ensemble de l'échantillon, soit 103 kg de poids vif.

Tableau 2 - Résultats d'analyse de variance et moyennes par génotype, pour les variables d'engraissement.

		Génotype Hal (a)	Poids d'abattage (b)	Interaction (a) x (b)	Verrat-père	Écart-type résiduel	NN	Nn	nn
GMQ J82 - J144 (g/j)		NS	NS	NS	NS	101	756 a	760 a	758 a
GMQ J82 - abattage (g/j)		NS	NS	NS	NS	76	727 a	726 a	721 a
Consom. journalière J82 - J144(1) (kg/j)							2,25 a	2,29 a	2,15 b
Consom. journalière J82 - abattage(1) (kg/j)							2,23 a	2,26 a	2,11 b
IC J82 - J144(1) (kg/kg)							3,09 a	3,06 a	2,89 b
IC J82 - abattage(1) (kg/kg)							3,20 a	3,18 a	3,02 b

(1) pas d'analyse de variance (voir texte). La comparaison entre les valeurs des différents génotypes a été effectuée sur la base d'un écart-type résiduel estimé à 0,2, tant pour les consommations quotidiennes que pour les indices de consommation. Deux valeurs portant la même lettre en indice ne diffèrent pas significativement ($P < 0,05$).

Tableau 3 - Résultats d'analyse de variance et moyennes par génotype, pour les variables de composition corporelle.

		Génotype Hal (a)	Poids d'abattage (b)	Interaction (a) x (b)	Verrat-père	Écart-type résiduel	NN	Nn	nn
Rendement de carcasse (chaud)(1) (%)		*	***	NS	*	1,3	81,7 a	82,0 a	82,6 b
Longueur de carcasse (mm)		***	***	NS		24	991 a	983 a	956 b
Épaisseur de lard aux ultrasons (mm)		***	***	NS	***	2,9	15,8 a	14,6 b	12,4 c
Épaisseur de Long dorsal Uniporc (X5) (mm)		***	***	NS	**	5,3	56,0 a	57,3 a	63,2 b
Surface de noix de côtelette (cm ²)		***	***	NS	**	4,5	39,5 a	42,1 b	46,7 c
Taux de muscle de la découpe (%)		***	**	NS	**	3,7	53,8 a	56,0 b	59,5 c
Taux de muscle Uniporc (%)		***	NS	NS	**	3,1	53,7 a	55,6 b	58,4 c
Poids de jambon (kg)		***	***	NS	*	0,49	9,89 a	10,19 b	10,55 c
Poids de longe (kg)		***	***	**	***	0,52	9,95 a	10,17 b	10,65 c
Poids d'épaule (kg)		*	***	NS	*	0,29	8,66 a	8,81 b	8,85 c
Poids de poitrine (kg)		NS	***	NS		0,42	5,56 a	5,57 a	5,43 a
Poids de bardière (kg)		***	***	NS	*	0,68	3,35 a	3,01 b	2,53 c
Poids de panne (kg)		***	***	**	**	0,18	0,62 a	0,52 b	0,40 c

(1) Pour cette variable, le modèle d'analyse comprend en plus un effet date d'abattage (NS).

*** : $P < 0,001$; ** : $P < 0,01$; * : $P < 0,05$; : $P < 0,10$; NS : non significatif

Deux valeurs portant la même lettre en indice ne diffèrent pas significativement ($P < 0,05$).

2.2. Comparaison des 3 génotypes pour les caractères d'engraissement

Les deux critères de GMQ ne montrent aucune différence entre les trois génotypes. Par contre, il s'avère que les animaux nn

consomment moins : de 100 à 150 g par jour de moins que les deux autres génotypes, selon la période considérée. En conséquence, les porcs nn ont un indice de consommation meilleur, inférieur de 0,16 à 0,20 selon les cas. Les variables de CMJ et d'IC étant des valeurs moyennes par case, il convient de les

Tableau 4 - Résultats d'analyse de variance et moyennes par génotype, pour les variables de qualité de la viande.

VARIABLES (LD : Long dorsal ; DM : Demi-membraneux ; ADD : Adducteur FS : Fessier Superficiel ; FP : Fessier Profond)	Génotype Hal (a)	Poids d'abattage (b)	Interaction (a) x (b)	Date d'abattage	Verrat- père	Écart-type résiduel	NN	Nn	nn
pH1 LD	***	NS	NS	***	NS	0,21	6,46 a	6,24 b	5,77 c
pH1 DM	***		NS	NS	NS	0,27	6,40 a	6,17 b	5,86 c
pH24 LD	NS	**	NS	***	*	0,09	5,53 a	5,51 a	5,52 a
pH24 DM	*		NS	**		0,14	5,59 a	5,61 a	5,68 b
pH24 ADD	NS	NS	NS	**	NS	0,18	5,74 a	5,75 a	5,76 a
Temps d'imbibition, FS (x10 secondes)	***	**	NS	***	NS	3,7	7,4 a	3,3 b	2,3 b
Exsudat en 5 jours, LD (%)	**	NS	NS	NS	NS	1,5	5,2 a	6,0 b	6,4 b
Réflectance L*, FS	***	NS	NS	NS	NS	2,9	47,8 a	48,5 a	50,2 b
Réflectance L*, LD	***	*	NS	*	NS	3,8	55,9 a	56,0 a	59,4 b
Indice bicolore, FS-FP	**	NS	NS	NS	NS	3,4	7,3 a	7,8 ab	9,1 b
Note bicolore, LD	***	**	NS	***	NS	0,82	2,96 a	3,04 a	2,43 b
Note globale visuelle de qualité, jambon	***	**	NS	NS	NS	2,8	10,6 a	8,7 b	6,6 c
Gain au saumurage, jambon (%)	***	NS	NS	***	NS	1,5	9,8 a	9,4 a	8,2 b
Rendement à la cuisson, jambon (%)	NS	NS	NS	NS	NS	2,5	75,0 a	74,2 a	74,8 a
Rendement technologique, jambon (%)	NS	NS	NS	NS	NS	2,9	82,2 a	81,1 a	80,9 a
Rendement Napole, DM (%)	**	NS	NS	***	NS	3,9	90,0 a	89,3 a	87,0 b

*** : P < 0,001 ; ** : P < 0,01 ; * : P < 0,05 ; : P < 0,10 ; NS : non significatif
Deux valeurs portant la même lettre en indice ne diffèrent pas significativement (P < 0,05).

considérer avec prudence. Néanmoins, sur la base d'un écart-type résiduel de 0,20 fréquemment obtenu pour les valeurs individuelles de ces variables, les écarts entre le génotype nn et les deux autres génotypes auraient été jugés significatifs.

2.3. Comparaison des 3 génotypes pour les caractères de carcasse.

Les porcs nn ont un rendement de carcasse à chaud significativement plus élevé que celui des porcs NN et Nn : respectivement + 0,9 % et + 0,6 %. Leurs carcasses sont également nettement plus courtes : respectivement - 35 mm et - 27 mm, et leur valeur d'épaisseur de longe X5 fortement améliorée de 7,2 mm et 5,9 mm.

Pour tous les autres critères de carcasse à l'exception du poids de poitrine, les valeurs correspondant aux porcs NN, Nn et nn sont significativement différentes deux à deux. L'amplitude entre les génotypes homozygotes dépasse un écart-type résiduel, souvent largement ; les porcs Nn sont toujours intermédiaires, parfois plus proches des NN (exemple : surface de noix de côtelette) ou des nn (exemple : poids de l'épaule).

Finalement, pour le critère synthétique qu'est le taux de muscle de la découpe, la supériorité des porcs nn atteint 5,7 points par rapport aux NN et 3,5 points par rapport aux hétérozygotes. Une situation similaire, avec des écarts légèrement plus resserré, est observée pour le taux de muscle obtenu par Uniporc et servant au classement commercial des carcasses.

2.4. Comparaison des 3 génotypes pour les caractères de qualité de la viande

La vitesse de chute du pH, mesurée par le pH1, est significativement différente dans les trois génotypes : si l'on peut la qualifier de normale chez les porcs NN (pH1 de l'ordre de 6,4), elle s'accélère chez les animaux Nn (pH1 de l'ordre de 6,2) et bien plus encore chez les animaux nn (pH1 de l'ordre de 5,8), pour lesquels les valeurs moyennes de pH1 indiquent que la plupart des carcasses doivent présenter des viandes PSE. La vitesse de chute du pH étant très liée aux critères d'exsudation et de couleur de la viande fraîche, on retrouve des différences très importantes entre les viandes des porcs NN d'une part, nn d'autre part pour ces caractères. Toutefois la situation des hétérozygotes n'est pas constante : ils sont très proches des porcs nn pour les deux critères d'exsudation, et à l'inverse ne se différencient pas significativement des NN pour les quatre caractères relatifs à la couleur. Logiquement, la note globale visuelle de qualité place les hétérozygotes à mi-chemin entre les deux homozygotes.

La situation est toute autre en ce qui concerne le pH ultime, pour lequel les trois génotypes sont au même niveau, tant sur un muscle blanc comme le Long dorsal que sur un muscle de type intermédiaire tel l'Adducteur. Les porcs nn présentent même une valeur de pH24 supérieure aux deux autres génotypes pour cet autre muscle blanc qu'est le Demi-membraneux. Le pH ultime étant fortement lié aux pertes à la cuisson, les trois génotypes se placent logiquement à des niveaux voisins pour les rendements de cuisson ou technologique, lors de la transformation en « Jambon de Paris », bien que le gain au saumurage des porcs nn soit significativement plus faible. Par contre, le rendement Napole accorde aux

porcs NN et Nn une supériorité significative sur les porcs sensibles, atteignant respectivement 3,0 et 2,3 points.

3. DISCUSSION

3.1. Conditions de l'expérimentation

Cette expérimentation a été marquée par des problèmes sanitaires (toux) survenus en post-sevrage sur la deuxième bande de porcelets : cette bande, correspondant aux animaux abattus « légers », avait un poids moyen à l'entrée en engraissement inférieur de plus de 3 kg, et a réalisé un GMQ inférieur d'environ 30 g/jour à celui de la première bande. De plus, une vague de chaleur inhabituelle est survenue pendant les 5 dernières semaines d'engraissement. Tout ceci explique le niveau moyen des performances de croissance (moins de 730 g/jour pour des castrats alimentés ad libitum), et surtout le ralentissement du niveau d'ingestion et de la vitesse de croissance en fin d'engraissement, tout à fait perceptible si l'on compare les performances données au tableau 2 pour les 62 premiers jours et pour la totalité de la période d'engraissement. Par ailleurs, les abattages se sont déroulés pendant cette canicule. Cette situation peut avoir conduit à un nivellement des performances d'engraissement, donc à une sous-estimation des différences entre génotypes. La même remarque vaut pour certains critères de qualité de la viande, si l'on admet par exemple que ces conditions ont favorisé le caractère bicolore ou exsudatif de la viande des porcs non sensibles.

Enfin, rappelons que notre expérimentation repose sur un postulat : celui de l'absence d'interaction entre le génotype Hal et le sexe. Ceci semble acceptable puisque lors d'une comparaison récente des trois races Large White, Landrace français et Piétrain et des trois types sexuels, aucune interaction race x type sexuel n'avait été mise en évidence, ni sur la croissance, ni sur le taux de muscle, ni sur un ensemble de critères de qualité de viande (GUÉBLEZ et al., 1993).

3.2. Comparaison à la bibliographie existante

Nous renvoyons le lecteur à la revue bibliographique réalisée par PABOEUF (1994) sur les effets du gène Hal. Ceux-ci se résument en un effet important sur la composition corporelle ainsi que sur la vitesse de chute du pH et les critères (couleur, exsudation) qui lui sont liés ; par contre, la vitesse de croissance et le niveau de pH ultime ne sont pas affectés. Ceci rejoint parfaitement les résultats de la présente étude. Nous limiterons notre discussion à quelques points particuliers en nous référant essentiellement à des études récentes, portant sur des effectifs suffisants et où le génotype Hal est connu d'une manière précise à l'intérieur d'un seul et même type génétique, par utilisation de marqueurs sanguins (RUNDGREN et al., 1990 ; Mc PHEE et al., 1994) ou du test moléculaire (WITTMANN et al., 1993). Les travaux de HANSET (1991) et HANSET et al. (1992), réalisés dans le cadre d'une expérience d'introgession génique, répondent aussi à ces critères, mais ils seront utilisés dans la discussion du paragraphe 3.4.

L'absence de différences entre génotypes pour la vitesse de croissance est en accord avec les résultats de WITTMANN et al. (1993) ; RUNDGREN et al. (1990) obtiennent une croissance des porcs nn supérieure à celle des deux autres génotypes malgré une consommation par jour légèrement

plus faible (- 0,04 à - 0,05 kg/j). Dans les deux cas, les porcs sensibles tendent à réaliser un meilleur IC. Seuls les résultats de Mc PHEE et al. (1994) révèlent des différences plus marquées entre les porcs nn et ceux des deux autres génotypes, surtout à l'intérieur d'une lignée sélectionnée, plus maigre et à croissance beaucoup plus rapide, mais ceci en conditions climatiques tropicales.

Les différences en rendement de carcasse de la présente étude sont un peu plus faibles que celles trouvées par RUNDGREN et al. (1990) : 0,9 point contre 1,3 point entre les génotypes homozygotes, mais pour ces auteurs comme dans nos résultats, l'écart entre les hétérozygotes et les animaux nn représente les deux tiers de la différence entre homozygotes. Les résultats de WITTMANN et al. (1993) correspondant à une supériorité d'environ 1,1 point du génotype nn sur les deux autres génotypes.

Notre étude obtient de loin l'écart le plus important entre les génotypes homozygotes en ce qui concerne le taux de muscle : 5,7 points contre 3,5 et 2,7 points respectivement pour RUNDGREN et al. (1990) et WITTMANN et al. (1993). Un point commun aux trois études est à souligner : la position de l'hétérozygote est intermédiaire, mais légèrement décalée vers celle des NN. Les fortes différences de composition corporelle relevées dans notre expérimentation proviennent d'un double effet de l'allèle n, à la fois d'augmentation des masses musculaires (surface de noix de côtelette, poids de longe) et de diminution de l'adiposité (épaisseur de lard dorsal, poids de bardière ou de panne). L'écart plus faible publié par RUNDGREN et al. (1990) s'explique par une absence de différence significative sur l'épaisseur de lard dorsal. Pour ce qui est des résultats de WITTMANN et al. (1993), les nombreux critères d'adiposité pris en compte présentent une situation hétérogène, allant de l'absence complète de différence entre génotypes à des écarts importants et hautement significatifs ; par contre, les différences obtenues par ces auteurs pour le taux de jambon et surtout la surface de noix de côtelette sont voisines des nôtres : la faiblesse des écarts de taux de muscle présentés par WITTMANN et al. (1993) est sans doute due à l'estimateur utilisé.

Nos résultats concernant la vitesse de chute de pH sont semblables à ceux de WITTMANN et al. (1993) ; de plus, ces auteurs trouvent eux aussi une différence de réflectance très importante entre la viande des porcs nn d'un côté, celle des animaux NN et Nn de l'autre, l'infériorité des hétérozygotes sur les NN n'étant pas significative. L'amplitude des écarts de couleur de la viande est également très importante selon RUNDGREN et al. (1990), mais la position des hétérozygotes est beaucoup plus proche de la moyenne des deux homozygotes. Par ailleurs, le caractère exsudatif plus prononcé des porcs Nn et surtout nn est à rapprocher de leur gain au saumurage plus faible, mesuré après un égouttage de 3 heures. De la même manière, les valeurs plus faibles obtenues par les viandes de porcs nn pour le rendement Napole peuvent s'expliquer par des pertes d'égouttage après saumurage plus importantes, d'autant que la viande est préalablement coupée en dés. Enfin, les deux études étrangères que nous venons de citer placent les trois génotypes à égalité pour ce qui est du pH ultime. Le respect d'un jeûne de 18 heures avant transport et d'un temps de repos de 1 h 30 à 3 h à l'abattoir a sans doute contribué à l'obtention d'un niveau normal de pH ultime, même chez les porcs nn. Pour ces derniers, cela

correspond peut-être à un degré de jeun un peu plus sévère, puisque leur niveau de consommation est moindre ; ceci pourrait expliquer la valeur plus élevée du pH₂₄ de leur Demi-membraneux.

3.3. Interaction avec le poids d'abattage

L'absence d'interaction génotype x poids d'abattage semble contredire l'hypothèse avancée par SATHER et al. (1991a et 1991b) d'une augmentation, avec le poids d'abattage, des effets de l'allèle n sur la composition corporelle et sur la qualité de la viande. Ce phénomène existe dans notre étude également, en tendance non significative : ainsi entre 90 et 120 kg de poids d'abattage, l'amplitude des écarts augmente pour la quasi totalité des critères de composition corporelle (longueur et poids de poitrine exceptés), passant pour le taux de muscle de la découpe de 5,3 à 6,1 points. De même, cette amplitude passe de 3,3 à 4,7 points pour la note globale visuelle de qualité de viande : la couleur surtout est concernée, en particulier la réflectance du Long dorsal et l'indice bicolore, critères pour lesquels l'interaction génotype x poids d'abattage est significative au seuil de 0,10. Cependant aussi bien pour le taux de muscle que pour l'appréciation visuelle de la qualité de la viande, l'écart de l'hétérozygote à l'animal «normal» NN est inchangé.

3.4. Part du gène Hal dans les différences de performances entre les races Large White et Piétrain

AMIGUES et al. (1994) ont établi que les allèles N et n étaient pratiquement fixés, respectivement dans les deux populations françaises Large White et Piétrain, qui comportent chacune environ 95 % d'homozygotes. Nos résultats peuvent ainsi être confrontés à ceux de comparaisons effectuées récemment en France entre les races Large White et Piétrain, afin d'estimer la part de la différence entre ces deux races due au locus de la sensibilité à l'halothane. Nous avons retenu 4 sources d'information :

- les performances moyennes de contrôle en station publique avec abattage sur les deux années 1990 et 1991 (ANONYME, 1991 et 1992b) ;
- les performances de contrôle de jeunes verrats en station publique (ANONYME, 1994) ;
- les études de PELLOIS et RUNAVOT (1991) et GUÉBLEZ et al. (1993).

Les performances ont été exprimées en unité d'écart-type résiduel, calculé intra type génétique et sexe dans toutes ces études. Par ailleurs, si l'on écrit les trois valeurs génotypiques au locus Hal -a, d et +a respectivement pour NN, Nn et nn, nos résultats, exprimés également en unité d'écart-type résiduel, permettent d'estimer les paramètres a et d. Le tableau 5 présente ces résultats pour 14 critères représentant l'ensemble des caractères étudiés.

Il apparaît clairement que le gène Hal est responsable de la plus grande partie des différences en composition corporelle (entre la moitié et les deux tiers) et plus encore en qualité de la viande fraîche (entre les deux tiers et la totalité) observées entre les races Large White et Piétrain. Par contre, il n'explique aucunement le faible niveau de croissance du Piétrain. Enfin, pour mémoire, les deux races Large White et Piétrain, de même que les trois génotypes, ne diffèrent pas - ou diffèrent peu - pour ce qui est de la qualité technologique de la viande, même si la différence non significative entre les génotypes NN et nn est de même ordre de grandeur que l'infériorité modérée

du Piétrain sur le Large White en rendement technologique.

HANSET (1991), étudiant également un croisement F2 Large White x Piétrain, aboutit à des conclusions identiques aux nôtres pour le GMQ et la vitesse de chute du pH. Par contre, cet auteur n'attribue au gène Hal qu'environ 30 % de la différence de composition corporelle entre les races Large

White et Piétrain belges : l'écart qu'il publie entre les génotypes homozygotes pour le pourcentage de morceaux nobles est un peu plus faible que celui que nous obtenons pour le taux de muscle (1,1 écart-type contre 1,5), mais surtout les différences entre le Piétrain et le Large White dans ces deux contextes varient considérablement : environ 4 écarts types en Belgique contre 2,7 selon les données de notre étude.

Tableau 5 - Part du gène Hal dans les différences de performances entre les populations françaises White et Piétrain, et position de l'hétérozygote par rapport aux deux homozygotes.

	2a(1) en unité d'écart-type	D = [Piétrain - LW](2) en unité d'écart-type	Part de D due au gène Hal en %	d(1) en unité d'écart-type	Position de l'hétérozygote(3)
GMQ	(-0,1 NS)	-2,1 (-1,7 à -2,4)	4	-	NN = Nn = nn
IC (4)	-0,9	+0,4 (+0,3 à +0,5)	-	+0,4	Nn = NN
Consom. journalière (4)	-0,6	-1,6 (-1,4 à -1,7)	38	+0,5	Nn = NN
Rendement chaud	+0,7	+1,9 (+1,8 à +2,0)	36	-0,1	Additivité
Longueur	-1,5	-1,8 (-1,8)	81	+0,4	Nn tend vers NN
Épaisseur de lard	-1,2	-2,1 (-1,5 à -2,6)	55	+0,2	Additivité
Surface de noix	+1,6	+2,7 (+2,7)	60	-0,2	Additivité
Taux de muscle	+1,5	+2,7 (+2,6 à +2,9)	57	-0,2	Additivité
pH45 (5)	-2,5	-2,4 (-1,7 à -3,0)	100	+0,4	Additivité
pH24 (5)	(+0,2 NS)	-0,3 (-0,7 à +0,1)	0	-	NN = Nn = nn
Temps d'imbibition	-1,4	-1,0 (0,9 à -1,1)	100	-0,4	Nn tend vers nn
Réfectance FS	+0,8	+1,2 (+1,1 à +1,5)	68	-0,2	Additivité
Note globale visuelle	-1,5	-1,9 (-1,6 à -2,2)	76	+0,1	Additivité
Rdt technologique (6)	(-0,5 NS)	-0,7 (-0,6 à -0,8)	(63)	-	NN ≈ Nn ≈ nn

(1) $2a = [nn - NN]$; $d = [Nn - 0,5 (nn + NN)]$ (voir texte) ; les résultats non significatifs sont mis entre parenthèses

(2) d'après 5 références françaises récentes (voir texte) ; l'amplitude des résultats est donnée entre parenthèses

(3) additivité si $d/2a < 0,25$

(4) les estimations de 2a et de d sont faites sur la base d'un écart-type résiduel de 0,2

(5) moyenne de différents muscles : LD et/ou DM et/ou ADD

(6) ou IQV.

Deux critères présentent une situation particulière : les fortes différences en consommation moyenne journalière et en rendement de carcasse observées de manière systématique entre le Large White et le Piétrain ne semblent dues au gène Hal que pour moins de 40 %. Ceci demande bien sûr confirmation ; cependant, pour ce qui est du rendement de carcasse, l'effet de gènes autres que Hal pourrait expliquer les fortes différences entre génotypes trouvées par diverses études canadiennes comparant des porcs Lacombe NN et nn : plus de 4 points pour JONES et al. (1988) et AAHLUS et al. (1991) ; la lignée «Lacombe» sensible avait en effet été créée par croisement avec du Piétrain.

3.5. Position de l'hétérozygote

Le même tableau 5 résume de manière condensée la position de l'hétérozygote : il a été considéré qu'il y avait additivité tant que la valeur de d n'atteignait pas la moitié de celle de a. Pour ce qui est des performances d'engraissement, de par l'absence d'effet du gène Hal ou bien la quasi complète dominance de l'allèle N selon les caractères, l'hétérozygote se situe toujours à des niveaux très proches de l'animal «normal» NN. Pour les caractères de composition corporelle et de qualité de

viande fraîche, il peut être considéré comme additif dans une première approche, deux caractères faisant exception : la longueur de la carcasse (ce qui confirme les résultats donnés sous forme de graphique par HANSET et al., 1992) et le temps d'imbibition, pour lesquels l'hétérozygote tend respectivement vers NN ou nn. Cependant, si l'on met de côté ces deux variables, on observe que les signes de a et de d sont toujours opposés, ce qui signifie que l'hétérozygote tend plus ou moins nettement vers l'homozygote NN : ainsi pour la composition corporelle, la valeur de d représente, au signe près, environ 25 % de celle de a, aussi bien pour l'épaisseur de lard dorsal ou la surface de la noix de côtelette que pour le taux de muscle, ce qui est très proche du chiffre de 30 % donné par HANSET (1991).

CONCLUSION

À l'issue de cette étude, il apparaît clairement que l'appellation de gène majeur à effet pléiotropique n'est pas usurpée pour le gène de la sensibilité à l'halothane puisque ses effets sur les performances de production des porcs sont multiples et parfois considérables.

Dans le contexte économique actuel de la production porcine, les porcs hétérozygotes sont attractifs car leurs avantages (taux de muscle élevé, qualité technologique normale) supplantent largement leurs inconvénients. Cependant, comme la supériorité de ces porcs vient pour l'essentiel de leur composition corporelle, toute modification de la règle de rémunération des carcasses, notamment dans le sens d'une pénalisation des carcasses trop maigres, pourrait réduire leur intérêt économique et renforcer indirectement leurs désavantages en matière de qualité de la viande fraîche.

Une production de porcs charcutiers homozygotes NN à 100 % ne signifierait pas la disparition complète des viandes PSE : 3 carcasses NN de notre étude étaient fortement PSE ; de même, sur 67 porcs NN Large White x Landrace, 15 avaient donné une viande PSE selon CHEAH et al. (1994). Ces cas sont expliqués le plus souvent par des conditions d'abattage, en particulier de stress juste avant anesthésie. De plus, en dehors de l'effet du gène Hal, il existe des différences génétiques entre races quant aux caractères de couleur de viande et d'exsudation, liées par exemple à la présence du gène RN- : ce dernier a, comme l'allèle n, un effet défavorable sur la couleur et/ou les pertes d'exsudat si l'on considère les résultats concordants de GUÉBLEZ et al. (1990), LUNDSTRÖM et al. (1994) et LE ROY et al. (1995). Il ne faut donc pas s'étonner que, dans deux pays - le Canada et l'Australie -, des enquêtes à l'abattoir révèlent la présence de carcasses PSE, de génotype NN pour une grande majorité d'entre elles (POMMIER et HOUDE, 1993 ; TROUT, 1994).

Par ailleurs, l'absence d'interaction génotype Hal x poids d'abattage ne veut pas dire que le poids d'abattage n'intervient pas dans le choix du génotype Hal du porc charcutier : dans notre étude, l'augmentation de 30 kg du poids d'abattage s'accompagne d'une diminution de 2,3 points de taux de muscle qui correspond à l'écart séparant les animaux NN et Nn. Une éventuelle recherche de poids d'abattage élevés sans dégradation du taux de muscle ne pourrait pas se passer pour de nombreuses années encore de l'apport d'un exemplaire du gène n. Cette conclusion vaut en fait pour tous les facteurs

susceptibles de baisser le taux de muscle, par exemple pour une libéralisation totale du rationnement dans les deux sexes.

L'issue des débats dépendra finalement des exigences formulées par les abattoirs et les transformateurs : eux-seuls sont à même de juger si le niveau moyen de qualité de la viande fraîche des hétérozygotes correspond ou non au marché. En cas de réponse négative dans un avenir plus ou moins lointain, l'éradication du gène de la sensibilité à l'halothane chez le Piétrain pourrait être envisagée ; mais cela remettrait en question l'intérêt même de cette race dans les croisements terminaux, car ce gène explique pour une large part les performances de carcasse exceptionnelles du Piétrain et, à l'inverse, ne semble pas impliqué dans ses faibles performances de croissance. La comparaison avec d'autres éventualités, en particulier la constitution d'une lignée mâle Large White, présenterait alors un intérêt évident. Notre étude apporte de nombreux éléments permettant une modélisation des avantages et inconvénients des différentes stratégies envisageables.

REMERCIEMENTS

Les auteurs expriment leur gratitude à l'ACTA (Association de Coordination Technique Agricole), au Ministère de la Recherche et de la Technologie et au Ministère de l'Agriculture et de la Forêt pour leur importante participation au financement de cette étude, dans le cadre du Plan d'Orientation Scientifique et Technique (étude référencée 94/14-2).

Ils remercient vivement aussi :

- le personnel du groupe COOPERL, sur les sites de Montfort (abattage) et de Lamballe (logistique), pour sa participation efficace à la réalisation d'un protocole complexe ;
- MM. BERNARD, CAROFF et LE PAGE, éleveurs de porcs dans le Finistère, qui ont accepté les contraintes du dispositif d'obtention des porcelets ; MM. TERTRAIS et AVRIL, éleveurs en Ille-et-Vilaine, pour leur aide au suivi des animaux.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AAHLUS J.L., JONES S.D.M., ROBERTSON W.M., TONG A.K.W., SATHER A.P., 1991. *Anim. Prod.*, 52, 347-353.
- AMIGUES Y., RUNAVOT J.P., SELLIER P., 1994. *Techni-Porc*, 17 (3), 23-28.
- ANONYME, 1991. *Performances et Sélection*, 91-06, 1-12.
- ANONYME 1992a. Stations publiques de contrôle des performances. Protocole. ITP, document interne, janvier 1992.
- ANONYME 1992b. *Performances et Sélection*, 92-06, 1-10.
- ANONYME, 1994. *Performances et Sélection*, 94-05, 1-8.
- CHEAH K.S., CHEAH A.M., KRAUSGRILL D.I., 1994. *Pig News and Information*, 15, 55N-57N.
- FUJII J., OTSU K., ZORZATO F., DE LEON S., KHANNA V.K., WEILER J.E., O'BRIEN P.J., Mc LENNAN D.H., 1991. *Science*, 253, 448-451.
- GUÉBLEZ R., LE MAITRE C., VAUDELET J.C., 1990. *Journées Rech. Porcine en France*, 22, 83-88.
- GUÉBLEZ R., SELLIER P., FERNANDEZ X., RUNAVOT J.P., 1993. *Journées Rech. Porcine en France*, 25, 2-12.
- HANSET R., 1991. Genetic dissection of quantitative traits : an illustration about the Pietrain pig breed. *Congrès International sur l'Élevage Porcin*, Bruxelles, 7 et 8 février 1991, 1.1-1.5.
- HANSET R., DASNOIS C., GROBET L., 1992. Development of a Pietrain strain with forced heterozygosis at the Hal-RYR1 locus. 43ème réunion annuelle de la FEZ, Madrid, session 5a, 8 pp.
- JONES S.D.M., MURRAY A.C., SATHER A.P., ROBERTSON W.M., 1988. *Can. J. Anim. Sci.*, 68, 139-149.
- LE ROY P., CARITEZ J.C., BILLON Y., ELSÉN J.M., TALMANT A., VERNIN P., LAGANT H., LARZUL C., MONIN G., SELLIER P., 1995. *Journées Rech. Porcine en France*, 27, 165-170.
- LUNDSTRÖM K., ANDERSSON A., MAERZ S., HANSSON I., 1994. 40ème Congrès International des Chercheurs en Viande, La Haye, 28 août - 2 septembre 1994, article n° S-IV A.07, 5 pp.
- Mc PHEE CP., DANIELS L.J., KRAMER H.L., Mc BETH G.M., NOBLE J.W., 1994. *Livest. Prod. Sci.*, 38, 117-123.
- NAVEAU J., POMMERET P., LECHAUX P., 1985. *Techni-Porc*, 8 (6), 7-13.
- PABOEUF F., 1994. *Mémoire ENITA Bordeaux*, Septembre 1994, 92 pp. + annexes.
- PELLOIS H., RUNAVOT J.P., 1991. *Journée Rech. Porcine en France*, 23, 369-376.
- POMMIER S.A., HOUDE A., 1993. *J. Anim. Sci.*, 71, 420-425.
- RUNAVOT J.P., 1983. *Techni-Porc*, 6(2), 13-16.
- RUNDGREN M., LUNDSTRÖM K., EDFORS-LILJAI., 1990. *Livest. Prod. Sci.*, 26, 231-243.
- SATHER A.P., JONES S.D.M., TONG A.K.W., 1991a. *Can. J. Anim. Sci.*, 71, 633-643.
- SATHER A.P., JONES S.D.M., TONG A.K.W., MURRAY A.C., 1991b. *Can. J. Anim. Sci.*, 71, 645-658.
- TROUT G.R., 1994. 40ème Congrès International des Chercheurs en Viande, La Haye, 28 août - 2 septembre 1994, article n° S-IV A.02.
- WITTMANN W., PESCHKE W., LITTMANN E., BEHRINGER J., BIRKENMAIER S., DOVC P., FÖRSTER M., 1993. *Züchtungskunde*, 65, 197-205.