

FUTURS PROGRAMMES D'AMELIORATION GENETIQUE PORCINE(*)

L. OLLIVIER

I.N.R.A. Station de Génétique quantitative et appliquée - 78350 JOUY-EN-JOSAS.

INTRODUCTION

Un des premiers exemples de plan d'amélioration génétique du Porc est la conférence donnée le 5 février 1896 à la Société Royale Danoise d'Agriculture, à Copenhague, par Peter August MOERKEBERG. Son plan, décrit par JONSSON (1965), visait à créer une nouvelle race, le Landrace Danois, destinée à être croisée avec des verrats Yorkshire importés, en vue de produire du «bacon». Des centres de sélection furent alors établis et un contrôle officiel de performances de carcasse débuta en 1907 avec la création de la première station danoise d'épreuve de descendance. Depuis lors, les techniques ont été progressivement affinées et la tâche de développer des plans d'amélioration génétique efficaces est devenue de plus en plus complexe (voir HARRIS et al., 1984).

Les divers aspects méthodologiques et d'organisation des plans d'amélioration génétique porcine et leur évolution ont été récemment passés en revue par SELLIER et ROTHCHILD (1989). Le contexte général de la sélection porcine est aujourd'hui dominé par des schémas de croisement faisant appel à des lignées spécialisées maternelles et paternelles, et impliquant un système hiérarchisé de fourniture de reproducteurs. Dans cet article, l'accent sera mis sur les principes qui sont à la base des programmes d'amélioration génétique d'aujourd'hui, avant d'aborder le futur, avec les possibilités nouvelles qui s'ouvrent et les questions qui se posent.

PRINCIPES GENERAUX D'EVALUATION DES PROGRAMMES D'AMELIORATION GENETIQUE

Le premier objectif d'un programme d'amélioration génétique est de produire «une amélioration maximale par unité de temps», selon DICKERSON et HAZEL (1944). Ces auteurs montrent que la réponse à la sélection dépend de 3 paramètres, la précision de la sélection (p), l'intensité de sélection (i) et l'intervalle de génération (t). La réponse annuelle R_a (en

écart-type génétique) est :

$$R_a = (i_1 p_1 + i_2 p_2) / (t_1 + t_2) \quad (1)$$

où les indices 1 et 2 concernent les mères et les pères respectivement. Ainsi R_a est une fonction de paramètres génétiques (p) aussi bien que démographiques (i, t). En général, ces paramètres échappent au contrôle de l'éleveur et le taux de reproduction fixe, pour chaque espèce, une limite supérieure à la réponse possible. La limite correspond à des politiques optimales de renouvellement des mâles et des femelles (OLLIVIER, 1974 et 1988).

Un deuxième aspect concerne la diffusion du progrès génétique obtenu dans le noyau jusqu'au niveau du producteur. Ce processus génère des retards génétiques (BICHARD, 1971), qui dépendent à la fois de la structure de la pyramide de diffusion et du niveau génétique des individus migrant d'un étage de la pyramide à un autre. La technique d'étude des flux géniques (ELSEN et MOCQUOT, 1974 ; HILL, 1974) permet de définir les seuils de sélection à appliquer aux individus migrants pour minimiser les retards génétiques. Cela a été fait, par exemple, dans l'étude d'un schéma d'amélioration génétique du lapin par YADAV et DEMPFLÉ (1988).

Les rapports coûts/bénéfices constituent un 3ème aspect important, et la situation devient alors plus complexe. Pour une structure de diffusion donnée, les bénéfices actualisés peuvent être évalués à tous les niveaux et pris comme critère d'efficacité globale du système. Cette approche a été choisie par ELSEN et SELLIER (1978) pour déterminer une politique optimale de sélection en lignée maternelle. A l'inverse, pour une politique de sélection donnée dans le noyau, la même approche peut servir à optimiser le système de diffusion.

Enfin, le hasard joue un rôle important dans les plans de

(*) Cet article a été publié (en anglais) dans : Proceedings of the World Symposium on Advances in Animal Breeding in Honour of Prof. Dr. R.D. POLITIEK, 11-14 septembre 1988, p.90-106, Pudoc, Wageningen (Pays-Bas).

sélection. Les modèles stochastiques apportent une information complémentaire utile sur la variabilité attendue. Ils permettent aussi de prendre en compte des situations génétiques complexes, faisant intervenir des paramètres tels que la dominance, l'épistasie, les liaisons génétiques, le nombre de locus, etc.... Cette approche a récemment été appliquée à l'étude des schémas de sélection du porc, dans des populations fermées de faible effectif, par DE ROO (1988).

SELECTION POUR LES CARACTERES DE PRODUCTION

Contrôle complet

Les caractères de production du porc sont mesurables soit sur les 2 sexes avant la mise à la reproduction (vitesse de croissance, efficacité alimentaire, épaisseur du gras dorsal) soit après abattage (teneur en tissu maigre, qualité de la viande). L'information individuelle ou familiale (collatéraux) peut servir en sélection. En sélection individuelle, la réponse annuelle donnée par (1) est maximale quand $i/t = (i_1 + i_2) / (t_1 + t_2)$ atteint son maximum. On peut montrer que la réponse maximale peut être approchée par une fonction linéaire des logarithmes de 2 paramètres de reproduction, c et $a\lambda$ définis comme suit : c est le degré de polygynie (ou rapport truies/verrat), a est l'âge des reproducteurs à la naissance de leur premier descendant et λ la fécondité annuelle des femelles, soit le nombre de candidats d'un sexe (le taux de masculinité est supposé de 1/2) aptes à la reproduction produits par femelle et par an. La formule empirique suivante s'applique (en supposant $p_1 = p_2 = 1$):

$$\max R_a = (2 + \log c + 3 \log a\lambda) / 4a \quad (2)$$

dans laquelle cependant a doit être corrigé pour tenir compte du déroulement discontinu des naissances (voir OLLIVIER, 1974, p.263) ce qui donne une valeur corrigée $a=0,75$ au lieu de la valeur réelle $a=1$ pour les porcs. Le tableau 1 donne le maximum exact de i/t pour diverses combinaisons de λ et c . La procédure de sélection impliquée ici, qui suppose des âges de réforme fixés pour chaque sexe, indépendamment des performances, peut être légèrement améliorée en appliquant une sélection séquentielle. Cependant, le gain supplémentaire, de l'ordre de 2-3%, peut ne pas être suffisant pour compenser les difficultés de mise en oeuvre de la méthode (HAGENBUCH et HILL, 1978).

TABLEAU 1
VALEUR MAXIMALE DE i/t EN SELECTION INDIVIDUELLE

λ	c		
	5	15	25
1	0,74	0,91	0,99
2	1,04	1,23	1,32
4	1,36	1,56	1,65
6	1,54	1,75	1,84
8	1,68	1,88	1,97
10	1,78	1,98	2,07

c = degré de polygynie (nombre de truies/verrat)

λ = fécondité annuelle (égale au nombre de candidats par portée, si on suppose 2 portées/an).

Age à la première portée (a) : 1 an.

Quand l'information sur des collatéraux abattus (germains) est utilisée, l'expression de i/t doit être adaptée à la réduction du nombre des candidats disponibles qui s'ensuit. Fécondité (λ^*) et polygynie (c^*) dépendent alors du nombre m d'individus abattus par portée et du taux de masculinité α parmi les candidats restants (OLLIVIER, 1988), soit :

$$\lambda^* = 2 (\lambda - m) (1 - \alpha) \text{ et } c^* = c\alpha / (1 - \alpha) \quad (3)$$

Ainsi, les taux optimaux de renouvellement pour un contrôle sur collatéraux (ou combiné) s'obtiennent selon la même démarche que pour la sélection individuelle. La perte en i/t encourue dans un schéma quelconque de contrôle combiné peut alors être comparée à l'accroissement de précision de la sélection. Cette perte diminue à mesure que λ augmente et elle est, par exemple, de l'ordre de seulement 8% pour un contrôle combiné (individu, frère et soeur) quand $\lambda=10$.

Contrôle incomplet

Quand les possibilités de contrôle sont réduites, la limite biologique imposée par le taux de reproduction de l'espèce se trouve abaissée. Comme la formule (2) le montre, la réponse attendue tend à augmenter linéairement avec le logarithme du nombre des individus contrôlés. Des lois logarithmiques similaires ont également été notées, dans d'autres contextes de sélection, par ROBERTSON (1957) et SMITH (1969). Quand la capacité de contrôle est très limitée, la répartition des places de contrôle entre les 2 sexes affecte l'intensité de sélection globale (SMITH, 1969). Si on considère la réponse annuelle au lieu de l'intensité de sélection, on peut montrer qu'une valeur critique de la capacité de contrôle existe, au-dessous de laquelle seuls les mâles doivent être testés (OLLIVIER, 1989). Pour les porcs, ce seuil est de 25% environ (tableau 2). A mesure que la capacité de contrôle descend au-dessous de ce seuil, la réponse annuelle maximale obtenue en contrôlant seulement les mâles implique que leur durée d'utilisation soit progressivement accrue, tout en maintenant celle des femelles à sa valeur minimale. En pratique, diverses enquêtes montrent que les contrôles sont actuellement loin d'être complets, dans les schémas nationaux aussi bien que dans les fermes privées de sélection. Les valeurs de i/t réalisées dépassent en effet rarement 1 (BICHARD et al., 1986 ; CHRISTENSEN et al., 1986 ; GROENEVELD et WERHAHN, STEANE, 1986). Cette situation résulte en partie des éliminations pour des raisons autres que les performances contrôlées.

TABLEAU 2
VALEUR CRITIQUE DE LA CAPACITE DE CONTROLE (k)
AU-DESSOUS DE LAQUELLE SEULS LES MALES DOIVENT
ETRE CONTROLES (SELECTION INDIVIDUELLE).

	c	
	15	100
$R_a(1)$	1,75	2,08
$R_k(k)$	0,22	0,25
$R_a(k)/R_a(1)$	0,59	0,67
t_1	1,0	1,0
t_2	1,4	1,2

$R_a(1)$: maximum de i/t avec contrôle complet

$R_k(k)$: maximum de i/t pour une capacité de contrôle k

t_1 : intervalle de génération femelle pour $R_k(k)$

t_2 : intervalle de génération mâle pour $R_k(k)$

$c, a(1 \text{ ici})$ et $\lambda(6 \text{ ici})$ définis au tableau 1.

Restrictions sur l'intensité de sélection

Les intensités de sélection de l'expression (1) supposent habituellement que les comparaisons se font sur un grand nombre d'observations indépendantes. En pratique cependant, cette condition n'est pas remplie, particulièrement dans les contrôles en ferme avec mises bas en continu (conduite «en bande»). Les comparaisons portent alors sur un nombre restreint de groupes de germains. Pour des caractères suivant une distribution normale, on peut utiliser des approximations données par BULMER (1985,p.147) et HILL (1976, p.895) pour définir un taux de sélection «efficace» (p_e) correspondant à une proportion réelle (p) retenue parmi un ensemble de s groupes de n individus chacun, pour une corrélation intra-classe t . Pour de faibles valeurs de p , par exemple, la formule suivante s'applique approximativement :

$$p_e = p(1+1/2k) \text{ avec } k = nsp[1-t(1-1/n)] \quad (4)$$

Les intensités de sélection de l'expression (1) peuvent être corrigées en conséquence et la réponse annuelle dépend alors de fécondité et polygynie «efficaces», λ_e et c_e , définies comme suit :

$$\lambda_e = \lambda(1+1/2k_1) \text{ et } c_e = c(1+1/2k_1)/(1+1/2k_2) \quad (5)$$

où k_1 et k_2 sont les valeurs de k définies par (4) pour les

femelles et les mâles respectivement. Si les individus retenus pour le renouvellement sont choisis au sein de L portées de primipares, on a $k_1 = L[1-t(1-2/\lambda)]$ puisque $n=\lambda/2$. La valeur de k_2 doit tenir compte du fait que le nombre de mâles retenus par bande est au moins de 1 et on a $k_2=k_1/c$ si $L>c$ et $k_2=k_1/L$ si $L\leq c$. Prenons l'exemple d'une sélection individuelle après contrôle de tous les candidats disponibles avec $c=15$, $\lambda=6$ et $t=0,2$, dans un troupeau produisant 100 portées de primipares par an, distribuées uniformément sur 17 périodes de 3 semaines. On a alors $L=6$, $\lambda_e=5,47$, $c_e=4,2$ et la réduction de réponse attendue est de 15% par rapport à la valeur 1,75 du tableau 1.

SELECTION POUR LES CARACTERES DE REPRODUCTION

Alors que pour les caractères de production un accord assez large existe entre les paramètres génétiques estimés et réalisés (à l'exception peut-être de l'indice de consommation), la situation est moins claire pour les caractères de reproduction. Des prédictions théoriques, comme celles du tableau 3, indiquent que les méthodes classiques de sélection pour la taille de portée chez le porc devraient être efficaces, avec un gain annuel de l'ordre de 0,2 porcelet à la naissance, même dans des troupeaux de taille limitée (TORO et al., 1988).

TABLEAU 3
REPONSES ANNUELLES PREDISSES POUR LA TAILLE DE PORTEE

	Références				
	OLLIVIER (1973)	OLLIVIER (1974)	AVALOS & SMITH (1987)	TORO et al. (1988)	
R_a	0,25	0,30	0,47	0,34	0,20
σ	2,70	2,70	2,85	2,85	2,85
c	10	15	10	10	10
i/t	1,43	1,47	1,43	1,40	1,40
I	M2	M4	MF2	MF2	MF2
N	grand	grand	grand	100 mères	100 mères
F	ignorée	ignorée	ignorée	ignorée	-0,2 pour $\Delta F=0,10$

R_a : réponse annuelle en porcelet né/portée

σ : écart-type phénotypique

c : degré de polygynie

i/t : intensité de sélection/intervalle de génération

I : critère de sélection (M:mère; F:famille; 2:2 portées; etc...)

N : effectif du troupeau

F : dépression due à la consanguinité en porcelet né/portée.

Sélection sans considérer les familles paternelles, 1 père sélectionné par portée.

Héritabilité = 0,10 ; répétabilité = 0,15.

On a souvent opposé à ces prédictions l'absence de vérification expérimentale chez les porcs (voir, par exemple, la mise au point récente de EISEN, 1986), contrairement au cas de la Souris, où de nombreuses expériences ont montré l'efficacité de ce type de sélection. Cependant, des résultats récents ont été accumulés qui montrent que la sélection sur la taille de portée pourrait bien être aussi efficace chez le Porc que chez la Souris. En effet, un gain génétique significatif de 1,7 porcelet/portée à la naissance a été obtenu dans les dernières générations de l'expérience de sélection française (BOLET et al., 1987). Dans une autre expérience, avec une sélection

extrêmement intense sur performance maternelle, l'héritabilité réalisée pour la taille de portée à la naissance est de 0,14 (LE ROY et al., 1987). Un gain de 0,7 porcelet né/portée a aussi été rapporté pour les 4 dernières générations de l'expérience du Nebraska (U.S.A.) dans laquelle le taux d'ovulation était sélectionné (JOHNSON et al., 1984). Une question non encore résolue est l'interaction possible réponse x parité qui a été trouvée dans plusieurs expériences de sélection. Notons cependant qu'une réponse plus faible chez les primipares est à prévoir quand la sélection est basée sur un nombre important de portées maternelles, parce que le critère de sélection est

alors en corrélation plus forte avec les portées du milieu qu'avec les portées extrêmes (et la 1^{ère} en particulier).

SELECTION SIMULTANEE POUR LES CARACTERES DE PRODUCTION ET DE REPRODUCTION

La question pour l'avenir n'est peut-être pas tant de savoir comment améliorer la prolificité, que de savoir comment améliorer simultanément la prolificité et les caractères de production. Ce dernier point a fait l'objet de recherches théoriques, à l'aide de différentes méthodes. L'approche par la théorie des indices de sélection appliqués à des lignées spécialisées (SMITH, 1964) semble la plus simple (voir OLLIVIER, 1983, AVALOS et SMITH, 1987 et WEBB et BAMPION, 1987). Des méthodes plus élaborées considèrent les profits en termes économiques de schémas de sélection et croisement

considérés dans leur ensemble (ELSEN et SELLIER, 1978), ou l'efficacité économique du «cycle de vie» (SMITH et al., 1983). Quelle que soit la méthode utilisée, la conclusion générale est que des gains modérés peuvent être obtenus en incluant la taille de portée dans les objectifs de sélection. Le tableau 4 indique que les gains prédits augmentent avec l'importance(a) accordée à la taille de portée dans l'objectif global, avec la précision (p) du critère de sélection employé pour la prolificité, et à mesure que la corrélation génétique (r) entre la taille de portée et les caractères de production devient plus défavorable. Sur ce dernier point, la plupart des études indiquent que la taille de portée est phénotypiquement et génétiquement indépendante des caractères de croissance et de carcasse (voir la mise au point de BRIEN, 1986). Le tableau 4 montre aussi que la corrélation intra-classe de l'indice de sélection utilisé augmente avec son efficacité attendue. Cela peut partiellement annuler son avantage dans le cas de troupeau de taille limitée.

TABEAU 4
EFFICACITE DE LA SELECTION SUR UN INDICE INCLUANT DES CARACTERES DE PRODUCTION ET DE REPRODUCTION DANS UNE LIGNEE MATERNELLE SPECIALISEE.

r	a					
	1		2		3	
	p	p'	p	p'	p	p'
0,2	103 0,11 (0,28)	106 0,16 (0,37)	107 0,13 (0,38)	115 0,19 (0,52)	112 0,14 (0,46)	125 0,20 (0,63)
0,0	102 0,04 (0,27)	105 0,09 (0,33)	108 0,07 (0,41)	117 0,15 (0,56)	117 0,10 (0,55)	134 0,17 (0,72)
-0,2	102 -0,03 (0,25)	104 0,01 (0,29)	110 0,03 (0,47)	121 0,11 (0,62)	128 0,08 (0,74)	151 0,17 (0,85)

a : valeur économique d'un écart-type de taille de portée au sevrage relativement à un écart-type de l'ensemble des caractères de production.

r : corrélation génétique entre la taille de portée au sevrage et les caractères de production.

p (p') : précision de l'évaluation génétique de la taille de portée au sevrage 0,13(0,19)

1^{ère} ligne : réponse globale à la sélection en p.100 de celle obtenue en ne sélectionnant que pour les caractères de production dans une lignée à multiples fins (non spécialisée).

2^{ème} ligne : réponse annuelle attendue pour la taille de portée au sevrage (i/t=1,75).

Entre parenthèses : corrélation intra-classe (germains) de l'indice.

(adapté de OLLIVIER, 1983)

QUELQUES PERSPECTIVES ET QUESTIONS POUR LES PROGRAMMES D'AMELIORATION GENETIQUE DE L'AVENIR

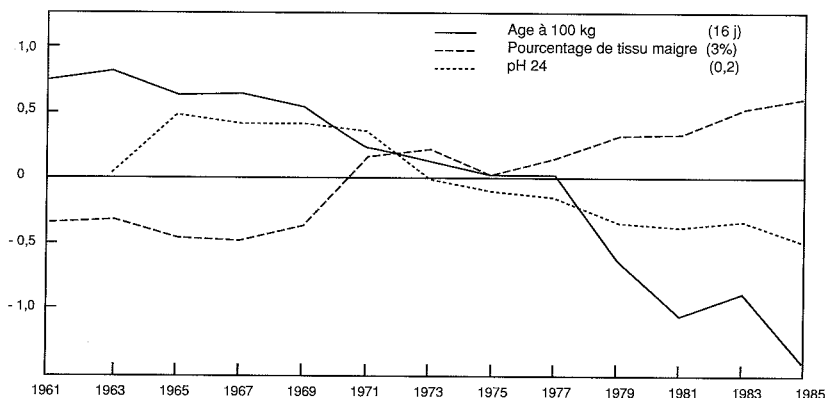
Objectifs

Des gains génétiques appréciables ont été démontrés de manière très convaincante pour les caractères de croissance et de carcasse dans les années récentes. Ces gains sont de l'ordre de 0,5 à 1,5 p.100 de la moyenne par an (SELLIER et ROTHSCILD, 1989). Les évolutions génétiques pour la qualité de la viande sont moins clairement établies, mais la plupart des résultats disponibles vont dans le sens d'une évolution défavorable, en accord avec les prévisions théori-

ques qui découlent de la corrélation génétique négative entre la croissance du tissu maigre et la qualité de la viande. Ce tableau d'ensemble est illustré dans la figure 1, qui concerne une population de truies suivie génétiquement sur une période de 25 ans (l'expérience Large White «Poitou» de Rouillé).

On peut prévoir que la qualité de la viande va devenir un objectif d'importance croissante dans l'amélioration génétique du porc. Il n'est pas sûr, cependant, que cela entraîne une diminution notable de l'accent mis sur la teneur en muscle dans les années à venir. Cette teneur est-elle proche de son optimum (WEBB et BAMPION, 1987) ou peut-elle être considérée comme encore loin d'un maximum biologique, qui a, par exemple, été fixé à 75% par DE ROO (1988).

FIGURE 1
 EVOLUTIONS GENETIQUES D'UNE POPULATION FRANÇAISE DE TRUIES LARGE WHITE (voir OLLIVIER, 1986)
 Les 3 caractères sont exprimés en unité d'écart-type phénotypique : 16 jours pour l'âge à 100 kg
 2,9 points de pourcentage de tissu maigre prédit à partir de mesures de carcasse,
 (découpe parisienne normalisée) et 0,21 de pH.



Contrairement aux caractères de production, aucune évolution phénotypique appréciable ne s'est produite pour la taille de portée à la naissance, et parfois même des évolutions négatives ont été observées (JOHANSSON, 1981). Cela pouvait être prévu compte tenu de la faible pression de sélection appliquée jusqu'à présent à la taille de portée. Cette observation est par ailleurs un argument assez fort en faveur de la quasi-indépendance des caractères de production et de reproduction, puisqu'il apparaît qu'aucune réponse indirecte des seconds à la sélection appliquée aux premiers n'a été mise en évidence. On note aujourd'hui une prise de conscience accrue des possibilités de la sélection sur la prolificité, et les plans de sélection futurs vont de plus en plus incorporer la taille de portée parmi leurs objectifs. On peut s'attendre que le gain économique résultant augmente si l'accent mis sur la croissance du tissu maigre diminue, ou si des antagonismes génétiques se manifestent entre la taille de portée et la croissance du tissu maigre. Cela est démontré par les effets des variations de a et de r au tableau 4. Mais, par ailleurs, on sait que l'importance économique relative de la taille de portée doit diminuer à mesure que sa moyenne s'élève (MOAV et HILL, 1966).

Evaluation

Une estimation précise des valeurs génétiques des géniteurs restera une condition essentielle d'efficacité des schémas de sélection futurs. L'application de la théorie des indices de sélection aux animaux a commencé avec l'espèce porcine (HAZEL, 1943) et elle a été poursuivie continuellement dans plusieurs pays depuis plusieurs décennies (RONNINGEN, 1978; LINDHE et al., 1980). Récemment, des raffinements ont été apportés à cette théorie avec la méthodologie du modèle mixte qui fournit des prédictions linéaires optimales sans biais (BLUP) des valeurs génétiques, comme dans le programme introduit au Canada en 1985 (HUDSON et KENNEDY, 1985). Pour les caractères de production, moyennement héritables, la précision de l'évaluation ne devrait pas en être grandement améliorée, dans le cas d'une sélection intra-élevage (ou station). L'avantage du BLUP est mieux exploité dans une évaluation sur un ensemble d'élevages (ou de stations), comme cela a été démontré par MABRY et al. (1987) sur des données réelles de contrôle individuel de verrats en station, et par SORENSEN (1988) sur des données simulées. La précision de la

sélection pour les caractères de reproduction est nettement améliorée par la prise en compte de l'information sur les apparentés (voir tableau 3), et le BLUP permet d'inclure cette information dans l'évaluation avec l'avantage d'une grande flexibilité. Cependant, le BLUP a aussi des inconvénients liés à la lourdeur des calculs impliqués par la méthode. Cela limite ses possibilités d'application à une espèce comme le porc, où les décisions de sélection sont à prendre rapidement et de manière répétitive, et où une information multi-caractères est en outre essentielle.

Critères de sélection

La base de la sélection est aujourd'hui une information indirecte recueillie sur les porcs vivants. Les progrès techniques dans l'estimation de la composition corporelle sont susceptibles d'avoir des conséquences importantes dans l'établissement des plans de sélection, comme le souligne KANIS (1986). Si la valeur prédictive des mesures en vif est accrue, en terme de corrélation génétique, de 0,6 à 0,85, valeur attendue avec les techniques de balayage par ultra-sons, la supériorité de la sélection combinée sur la sélection individuelle (pour $h^2=0,4$) est réduite de 23 à 9% et de 37 à 14%, pour les cas respectifs de 1 ou 2 germains abattus. Globalement, la sélection combinée perdrait alors son avantage sur une sélection purement individuelle dans la plupart des cas.

Quant à la qualité de la viande, les méthodes de sélection actuelles et possibles à l'avenir ont été discutées par SELLIER (1988), dans une mise au point très complète sur les aspects génétiques de la qualité de la viande chez le Porc. Plusieurs pays européens incluent maintenant la qualité de la viande dans leurs critères de sélection, et les indices de sélection avec contraintes trouvent ici une intéressante application pratique. De tels indices devraient éviter toute détérioration de la qualité de la viande, au prix d'une réduction modérée de l'efficacité globale de la sélection, malgré l'opposition existant entre la qualité et les autres caractères de production. Mais cela n'est vrai que si une information sur collatéraux (ou descendants) abattus est utilisée, et la méthode échoue en sélection individuelle si aucun prédicteur de la qualité de viande n'est disponible (GUEBLEZ et OLLIVIER, 1986). Cette situation justifie les efforts de recherche actuellement déployés pour trouver des tests *in vivo* de qualité de viande, en dehors du contexte

bien connu et exploité de la sensibilité à l'halothane. De tels tests devraient grandement faciliter le maintien de la qualité de viande à un niveau acceptable à l'avenir.

Milieus de sélection

L'existence d'interactions génotype x milieu est bien établie depuis la fin des années 70 (voir la mise au point récente de MERKS, 1988). Cela soulève la question des choix du (ou des) meilleur(s) milieu(x) pour la sélection. L'importance des interactions régime de sélection x système de production est particulièrement utile à connaître, comme cela a été discuté par WEBB et CURRAN (1986). Une recherche approfondie sur des problèmes similaires a été récemment conduite dans le programme hollandais de sélection en herdbook par MERKS (1988). Ses résultats montrent l'importance des interactions génotype x troupeau, à la fois dans les contrôles en ferme et dans les conditions de la production, tout particulièrement pour la vitesse de croissance. Il conclut que les différences de milieu entre troupeaux, en plus des différences de régime de sélection, pourraient contribuer à réduire l'efficacité de la sélection. Par suite, la valeur du contrôle combiné (ou même du contrôle de descendance) relativement au contrôle individuel devrait être accrue. Cependant, les difficultés d'organisation de programmes associant le contrôle en station et en ferme avec du contrôle de collatéraux ou de descendants dans les conditions de la production (nombre de places de contrôle, identification électronique, large utilisation de l'insémination artificielle...) sont à prendre en considération (voir MERKS, 1988, p.124-127).

Manipulation du taux de reproduction

Comparé aux autres mammifères d'élevage, le Porc peut être considéré comme hautement efficient quant à son pouvoir de multiplication. VAUBAN, célèbre ingénieur militaire français, avait déjà calculé au 17^e siècle qu'on pouvait à partir d'une seule truie obtenir 6 millions de descendants en 10 ans. Comme le montre l'équation (2), l'efficacité de la sélection peut être augmentée, à des degrés divers, par :

1. l'utilisation de l'insémination artificielle (IA), qui augmente c ,
2. l'augmentation de la prolificité ou l'utilisation du transfert d'embryon (TE), qui augmente λ ,
3. la mise à la reproduction plus précoce, qui diminue a .

Bien que l'IA ne permette pas chez le Porc d'élever le rapport femelle/mâle à des niveaux comparables à ceux de l'espèce bovine, elle reste un puissant moyen d'accroître l'efficacité des plans de sélection. Par exemple, une comparaison des tableaux 1 et 2 montre que le contrôle de seulement 3 mâles/mère/an avec IA ($c=100$, $k=0,25$ au tableau 2) donne à peu près la même réponse attendue que le contrôle de 3 mâles et 3 femelles en monte naturelle ($c=15$, $\lambda=3$ au tableau 1).

L'IA offre d'autres avantages dans les programmes de sélection. Ainsi par exemple, des verrats de haute valeur génétique peuvent être utilisés aux différents niveaux de la pyramide de sélection, ce qui permet de réduire les retards génétiques. L'IA peut aussi servir à établir des connexions entre troupeaux, et ainsi augmenter la taille du noyau de sélection tout en gardant la taille des troupeaux individuels dans des limites raisonnables (WEBB et BAMPTON, 1987).

Les potentialités du transfert d'embryons en amélioration génétique porcine ont jusqu'à présent été peu étudiées (voir

SMITH, 1981, à titre d'exemple). A cause du taux de reproduction élevé des porcs dans les conditions naturelles, les gains supplémentaires à attendre du TE devraient être modestes. Le résultat dépend naturellement de différents paramètres techniques, comme le nombre d'embryons transférables (après traitement de superovulation), le taux de conception et la survie embryonnaire, qui déterminent le nombre final de nés par donneuse avec utilisation d'une (ou de plusieurs) receveuse(s). Des données récentes de NIEMAN (1987) indiquent que le nombre de nés par receveuse est inférieur à une taille de portée normale. Des transferts répétés à partir de la même donneuse sont cependant faisables et une augmentation considérable de la fécondité (λ) peut ainsi être obtenue, même avec une faible taille de portée. Le tableau 5 donne les augmentations de réponse attendues en sélection individuelle pour diverses valeurs de λ . Les résultats montrent que les gains obtenus en augmentant la taille de portée au-delà des valeurs normales 6-8 sont assez limités. Le gain attendu est alors de l'ordre de 20-30%, avec environ 5 transferts par donneuse, c'est-à-dire un troupeau de receveuses à peu près égal à 5 fois la taille du troupeau des donneuses. Cependant, le TE semble potentiellement plus intéressant s'il peut être associé à une mise à la reproduction précoce. Le tableau 5 montre que le gain attendu dépasserait 50% si les transferts pouvaient commencer à l'âge de 5 mois et un transfert de moins par donneuse serait alors nécessaire par rapport à une mise à la reproduction plus tardive (8 mois). Les perspectives d'obtention de pubertés précoces chez les jeunes femelles par diverses méthodes ont fait l'objet d'une mise au point récente de DYCK (1988).

TABLEAU 5
POTENTIALITES DU TRANSFERT D'EMBRYON
EN SELECTION INDIVIDUELLE

λ	c					
	5		15		25	
	a	a'	a	a'	a	a'
24	116 6,1	148 5,0	112 5,7	143 4,6	111 5,5	142 4,5
36	127 5,3	161 4,4	120 5,0	154 4,1	118 4,9	152 3,9
48	132 4,9	169 4,0	125 4,6	161 3,7	123 4,5	160 3,6
60	136 4,6	176 3,1	129 4,4	167 2,9	127 4,2	165 2,8

c et λ : définis au tableau 1.

$a(a')$: âge de la donneuse à la naissance des premiers embryons transférés 1 an (0,75 an).

1ère ligne: réponse à la sélection en pourcentage de celle d'une situation standard ($a=1$, $\lambda=6$).

2ème ligne: nombre optimal de transferts par donneuse, en supposant un intervalle d'un mois entre les transferts successifs.

Utilisation des races chinoises

L'évaluation des races chinoises importées en France en 1979 a donné des résultats concluants quant à leur valeur

génétique pour les caractères de reproduction dans les conditions d'élevage modernes (SELLIER et LEGAULT, 1986 ; BIDANEL, 1988). Outre la taille de portée, 3 autres caractères méritent de retenir l'attention : puberté précoce, nombre de tétines élevé et faible mortalité naissance-sevrage. Cependant, le désavantage de ces races en performances de croissance et carcasse exclut leur utilisation dans quelque système de croisement que ce soit dans les conditions économiques actuelles de la plupart des pays (GUEBLEZ et al., 1987). A partir des paramètres estimés par BIDANEL (1988) dans une expérience de croisement Large White x Meishan (LWxMS), le retard de la race MS par rapport à la race LW peut être estimé à environ 8 écarts-types pour les caractères de production, comparé à un avantage d'environ 1 écart-type pour la taille de portée au sevrage (tableau 6). Cependant, dans un système de croisement utilisant une lignée maternelle issue du croisement LWxMS, le retard de production est finalement divisé par 4 et se trouve ainsi presque compensé par la supériorité de la lignée maternelle pour les performances de reproduction. Par ailleurs, la sélection pour les caractères de production dans une lignée synthétique LWxMS pourrait être 1,5 fois plus efficace que dans une lignée de type européen, à cause essentiellement d'une puberté avancée (BIDANEL, 1988). En théorie donc, le temps nécessaire à une lignée LWxMS pour rattraper les lignées maternelles classiquement utilisées aujourd'hui ne devrait pas dépasser 2 à 3 ans d'une sélection intense pour les caractères de production.

TABLEAU 6

COMPARAISONS MEISHAN (MS) - LARGE WHITE (LW) POUR DES CARACTERES DE PRODUCTION ET DE REPRODUCTION (D'APRES BIDANEL, 1988)

Caractères	Génotype		
	MS	F1(MSxLW)	F2(MSxLW)
Gain moyen quotidien (g)	- 206	0	-51
Indice de consommation	0,9	(0,45)	(0,45)
Poids de tissu maigre(kg)	- 16	- 8	- 8
Taille de portée au sevrage	2,9	4,2	2,7

Valeurs déduites des paramètres de croisement LWxMS (sauf pour l'indice de consommation) et exprimées en écart au LW

Une approche plus réaliste consiste à évaluer les recettes globales de systèmes de croisement impliquant des races chinoises, comme l'a fait BIDANEL (1988) pour des systèmes utilisant comme lignées grand-maternelles des lignées synthétiques MS x race européenne. Il montre que le meilleur de ces systèmes atteint le point d'égalité avec une lignée maternelle de référence LW x Landrace au bout d'une période d'environ 5 ans.

Ce type de stratégie doit cependant prendre en compte l'augmentation constante du retard de production des races chinoises, si elles ne subissent aucune sélection, et le temps nécessaire à la rupture des déséquilibres de liaison impliquant les gènes de production et de reproduction dans les populations synthétiques. Un problème pour le moment non résolu est de savoir si les gènes de prolificité des races chinoises ont des effets pléiotropiques défavorables sur les caractères de

production. Il est donc essentiel de suivre très soigneusement l'évolution génétique de la taille de portée dans les schémas de sélection de ce type.

PERSPECTIVES OUVERTES PAR UNE MEILLEURE CONNAISSANCE DU GENOME PORCIN

Identification et localisation des gènes

Le nombre de gènes identifiés chez le Porc est encore limité. Il a été estimé à environ une centaine par OLLIVIER et SELLIER (1982). Depuis 1985, l'existence d'une nouvelle classe de variation génétique, exprimée au niveau de l'ADN, comme le polymorphisme de taille des fragments de restriction (RFLP), a été établie dans diverses espèces d'élevage dont le Porc (voir la mise au point de BECKMAN et SOLLER, 1987). Les premières synténies, c.à.d. la localisation de plusieurs gènes sur un chromosome commun, et assignations de gènes à des chromosomes particuliers ont été rapportées au début des années 80. En 1986, 10 synténies et 17 assignations de gènes avaient été signalées (RUDDLE et FRIES, 1986). La cartographie génique du Porc en est encore à ses débuts, surtout si on la compare au développement explosif de la cartographie humaine, qui couvre à présent plus de 5000 gènes. Les applications possibles en médecine sont un puissant stimulant pour ces recherches, qui n'a pas d'équivalent dans les conditions économiques de la production animale. La cartographie des animaux domestiques va cependant bénéficier des connaissances acquises chez l'Homme, à cause des homologies qu'on peut s'attendre à trouver entre espèces dans les séquences d'ADN. Des sondes à ADN humain ont en effet déjà été utilisées pour localiser des gènes du Porc (GEFFROTIN et al., 1984). Il ne fait pas de doute que ce transfert d'information contribuera de plus en plus à la carte porcine, associé à l'utilisation de sondes porcines spécifiques (FRIES et al., 1988).

La localisation correcte d'un gène implique l'identification précise des chromosomes, et repose donc nécessairement sur des techniques cytogénétiques fiables. De ce point de vue, les marqueurs chromosomiques que constituent les divers réarrangements structuraux sont des outils utiles à la cartographie porcine. Le nombre des translocations réciproques rapportées va sans cesse croissant (ce nombre est actuellement de 22). Outre la réduction spectaculaire que ces anomalies infligent à la taille de portée, leur intérêt en cartographie mérite aussi de retenir l'attention. Les variations de taille de chromosome induites par certaines de ces translocations pourraient être exploitées dans les techniques de tri de chromosomes et ainsi faciliter l'établissement de banques de gènes spécifiques de certains chromosomes. Cela pourrait faciliter ultérieurement l'exploration des chromosomes concernés (POPESCU et LEGAULT, 1988).

Utilisation de gènes identifiés dans les programmes de sélection

Parmi les animaux d'élevage, le Porc offre un bon exemple de cette approche, avec l'exploitation du gène de sensibilité à l'halothane (Hal). Ce secteur de recherche, lancé par l'article de base de EIKELNBOM et MINKEMA (1974), a connu un énorme développement au cours de ces dernières années. Nous sommes ici dans une situation génétique exceptionnellement favorable, à cause des effets importants et bien établis

de Hal sur la teneur en tissu maigre et la qualité de la viande, et à cause des liaisons génétiques étroites de ce gène avec des marqueurs génétiques facilement identifiabiles (ANDRESEN et JENSEN, 1977). La découverte du gène Hal a ainsi éclairé d'un jour nouveau la sélection porcine dans son ensemble. Il est tentant de chercher et d'espérer trouver des cibles similaires qui pourraient être exploitées en sélection à l'avenir. On peut penser, par exemple, à l'ensemble des gènes du complexe majeur d'histocompatibilité (CMH). Le rôle central joué par le CMH dans l'immunité et la résistance aux maladies ressort de la mise au point de WARNER et al. (1987), qui soulignent que le porc est le mammifère domestique le mieux connu de ce point de vue. Ces auteurs font également le point des liaisons trouvées jusqu'à présent entre CMH et divers caractères de production et de reproduction. Dans le domaine des résistances génétiques aux maladies, la liaison mentionnée par GIBBONS et al. (1977) entre la transferrine et un gène de résistance à la colibacillose, qui a été confirmée récemment par DUVAL-IFLAH et al. (1987), mérite aussi d'être prise en considération. Il est pour le moment difficile de dire si des conditions similaires prévaudront pour d'autres gènes intéressants, tels que ceux postulés par SELLIER (1987) pour la qualité de la viande et par SELLIER et LEGAULT (1986) pour la prolificité.

Contribution de la génétique moléculaire

Une nouvelle «génération» de polymorphismes récemment découverts au niveau de l'ADN (tels que RFLP, régions hypervariables, polymorphisme oligonucléotidique) devrait contribuer à l'amélioration génétique animale dans les années à venir. En bref, les marqueurs moléculaires peuvent servir à identifier très tôt des génotypes déterminés, ou, peut être plus ambitieusement, comme moyen général d'analyser la variation quantitative polygénique. Un bon exemple de la 1ère approche est l'identification du gène Hal, comme cela a été discuté par ARCHIBALD (1987). D'autres gènes, comme ceux mentionnés au paragraphe précédent, pourraient à l'avenir être manipulés de la même manière. L'analyse de la variation quantitative polygénique et sa conversion éventuelle en des entités mendéliennes individuellement définies (BECKMAN et SOLLER, 1987) est une perspective plus éloignée. De telles analyses requièrent une couverture adéquate du génome dans son entier, ce qui est encore loin d'être réalisé chez les animaux d'élevage. L'effort requis pour la caractérisation quantitative (environ 2000 individus pour établir des relations RFLP- caractères quantitatifs dans un croisement entre 2 races) aussi bien que pour la caractérisation génétique (ana-

lyses moléculaires) demanderait aussi à être évalué. Des résultats récents obtenus chez les plantes, particulièrement le maïs bien adapté à la mise en oeuvre de ces méthodes (HELENTJARIS, 1987), montrent leur efficacité dans l'identification de facteurs impliqués dans la variation des caractères quantitatifs. Mais, comme le soulignent EDWARDS et al. (1987), les inférences risquent d'être limitées au contexte génétique particulier des populations étudiées et aux conditions de milieu de chaque expérience.

Les applications possibles du transfert de gènes chez les animaux d'élevage suscitent aujourd'hui un puissant intérêt. Les 2 principales techniques disponibles pour introduire des gènes étrangers fonctionnent chez le Porc, comme l'ont montré HAMMER et al. (1985) pour la microinjection et PETERS et al. (1987) pour l'infection par vecteurs retroviraux. Plus de détails sur les méthodes de transfert, le contrôle de l'expression des gènes transférés, et les barrières qui s'opposent aujourd'hui aux applications sur animaux domestiques sont donnés dans la mise au point de RENARD et BABINET (1987). Les implications en amélioration génétique animale ont aussi été discutées par SMITH et al. (1987). La difficulté de trouver des gènes intéressants à transférer a souvent été soulignée. Jusqu'à présent les essais ont surtout porté sur le gène de l'hormone de croissance et, récemment, une équipe australienne est parvenue à produire 6 porcs transgéniques, dont un porteur de 15 copies du gène de l'hormone de croissance porcine et manifestant une croissance exceptionnelle de près de 1300 g/jour entre 20 et 90 kg (VIZE et al., 1988).

Dans certains cas, il serait plus utile de pouvoir arrêter le fonctionnement d'un gène existant que d'en introduire un nouveau. Tel serait le cas des gènes codant pour les récepteurs à des agents pathogènes, sur le modèle du récepteur à E. Coli K88. Par ailleurs, l'étude moléculaire de 2 gènes importants, Hal et CMH, pourrait ouvrir des possibilités extraordinaires, comme indiqué par ARCHIBALD (1987) et WARNER et al. (1987). Dans l'un et l'autre cas, la possibilité de manipuler l'hétérozygotie est envisagée, soit par l'obtention de porcs homozygotes à la fois pour les 2 allèles Hal (l'allèle normal et l'allèle responsable de la sensibilité à l'halothane) qui se reproduiraient alors sans ségrégation, soit par un accroissement d'hétérozygotie pour MHC en vue de produire des individus à bonne réponse immunitaire pour plusieurs agents pathogènes. Des progrès dans cette direction ouvriraient de nouvelles voies d'exploitation de l'hétérosis et de la complémentarité, hors des schémas classiques de croisement que nous connaissons aujourd'hui.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDRESEN E., JENSEN P., 1977. Nord. Vet. Med., **29**, 502-504.
- ARCHIBALD A.L., 1987. In: P.V. TARRANT, G. EIKELEBOOM & G. MONIN (Ed.): Evaluation and control of meat quality in pigs. Martinus Nijhoff Publishers for the CEC, Dordrecht. p.343-357.
- AVALOS E., SMITH C., 1987. Anim. Prod., **44**, 153-164.
- BECKMAN J.S., SOLLER M., 1987. Biotechnol., **5**, 573-576.
- BICHARD M., 1971. Anim. Prod., **13**, 401-411.
- BICHARD M., DAVID P.J., BOVEY M., 1986. In: G.E. DICKERSON & R.K. JOHNSON (Ed.): 3rd World congress on genetics applied to livestock production. University of Nebraska, Lincoln, Nebraska, **10**, 130-142.
- BIDANEL J.P., 1988. Bases zootechniques et génétiques de l'utilisation en élevage intensif des races prolifiques chinoises. Cas du porc Meishan. Thèse de Docteur-Ingénieur. Institut national agro-nomique Paris-Grignon. 194p.
- BOLET G., RENARD C., OLLIVIER L., DANDO P., 1987. Journées Rech. Porcine en France, **19**, p.47-54.
- BRIEN F.D., 1986. Anim. Breed. Abstr., **54**, 975-997.
- BULMER M.G., 1985. The mathematical theory of quantitative genetics. Clarendon Press, Oxford. 255 p.
- CHRISTENSEN A., SORENSEN D.A., VESTERGAARD T., VAN-KEMENADE P., 1986. In: G.E. DICKERSON & R.K. JOHNSON (Ed.): 3rd World Congress on genetics applied to livestock production. University of Nebraska, Lincoln, Nebraska, **10**, 143-148.
- DE R00 G., 1988. Studies on breeding schemes in a closed pig population. Doctoral thesis, Department of Animal Breeding, Agri-

- cultural University, Wageningen, The Netherlands.
- DICKERSON G.E., HAZEL L.N., 1944. *J. Agric. Res.*, **69**, 459-476.
 - DUVAL-IFLAH Y., GUERIN G., RENARD C., OLLIVIER L., 1987. 38th Annual meeting of the E.A.A.P. Lisbon, sept 28-oct.1 1987. Commission on Animal Genetics and Commission on Animal Management and Health. Paper 3.16.
 - DYCK G.W., 1988. *Can. J. Anim. Sci.*, **68**, 1-13.
 - EDWARDS M.D., STUBER C.W., WENDEL J.F., 1987. *Genetics*, **116**, 113-125.
 - EIKELBOOM G., MINKEMA D., 1974. *Neth. J. Vet. Sci.*, **99**, 421-426.
 - EISEN E.J., 1986. In: G.E. DICKERSON & R.K. JOHNSON (Ed.): 3rd World congress on genetics applied to livestock production. University of Nebraska, Lincoln, Nebraska, **11**, 153-167.
 - ELSEN J.M., MOCQUOT J.C., 1974. *Bull. Tech. Dép. Génét. Anim.*, n°17, 30-54.
 - ELSEN J.M., SELLIER P., 1978. *Ann. Génét. Sél. anim.*, **10**, 403-411.
 - FRIES R.K., DAVIES W., HARBITZ I., HANGE J.G., STRANZINGER G., 1988. 8th European Colloquium on Cytogenetics of Domestic Animals. 19-22 July 1988, Bristol, England. (sous presse).
 - GEFFROTIN C., POPESCU P., CRIBIU E.P., BOSCHER J., RENARD C., CHARDON P., VAIMAN M., 1984. *Ann. Génét.*, **27**, 213-219.
 - GIBBONS R.A., SELLWOOD R., BURROWS M., HUNTER P.A., 1977. *Theor. Appl. Genet.*, **51**, 65-70.
 - GROENEVELD E., WERHAHN E., 1986. In: G.E. DICKERSON & R.K. JOHNSON (Ed.): 3rd World congress on genetics applied to livestock production. University of Nebraska, Lincoln, Nebraska, **10**, 110-118.
 - GUEBLEZ R., BRUEL L., LEGAULT C., 1987. *Journées Rech. Porcine en France*, **19**, p.25-32.
 - GUEBLEZ R., OLLIVIER L., 1986. *Techni-Porc*, **9**(5), 25-31.
 - HAGENBUCH P., HILL W.G., 1978. *Anim. prod.*, **27**, 21-27.
 - HAMMER R.E., PURSEL V.G., REXROAD C.E.Jr., WELL R.J., BOLT D.J., EBERT K.M., PALMITER R.D., BRINSTER R.L., 1985. *Nature*, **315**, 680-683.
 - HARRIS D.L., STEWART T.S., ARBOLEDA C.R., 1984. *Animal breeding programs: systematic approach to their design. Advances in Agricultural Technology, Agricultural Research Service U.S.A. AAT-NC-8, NC region USDA, Peoria, Illinois. 14p.*
 - HAZEL L.N., 1943. *Genetics*, **28**, 476-490.
 - HELENTJARIS T., 1987. *Trends in Genet.*, **3**, 217-221.
 - HILL W.G., 1974. *Anim. Prod.*, **18**, 117-139.
 - HILL W.G., 1976. *Biometrics*, **32**, 889-902.
 - HUDSON G.F.S., KENNEDY B.W., 1985. *J. Anim. Sci.*, **61**, 83-91.
 - JOHANSSON K., 1981. *Livest. Prod. Sci.*, **8**, 431-447.
 - JOHNSON R.K., ZIMMERMAN D.W., KITTOCK R.J., 1984. *Livest. Prod. Sci.*, **11**, 541-558.
 - JONSSON P., 1965. 350 beretning fra forsoegslaboratoriet. Copenhagen.
 - KANIS E., 1986. In: C. SMITH, J.W.B. KING & J.C. Mc KAY (Ed.): *Exploiting new technologies in animal breeding genetic developments. Oxford University Press. p.81-90.*
 - LE ROY P., LEGAULT C., GRUAND J., OLLIVIER L., 1987. *Génét. Sél. Evol.*, **19**, 351-364.
 - LINDHE B., AVERDUNK G., BRASCAMP E.W., DUNIEC H., GAJIC I.M., LEGAULT C., STEANE D.E., 1980. *Livest. Prod. Sci.*, **7**, 269-282.
 - MABRY J.W., BENYSHEK L.L., JOHNSON M.H., LITTLE D.E., 1987. *J. Anim. Sci.*, **65**, 56-62.
 - MERKS J.W.M., 1988. *Genotype x environment interactions in pig breeding programmes. Doctoral thesis, Institute for Animal production «Schoonoord», Zeist, The Netherlands.*
 - NIEMAN H., 1987. *Züchtungskunde*, **59**, 399-406.
 - MOAV R., HILL W.G., 1966. *Anim. Prod.*, **8**, 375-390.
 - OLLIVIER L., 1973. *Genetics*, **74**, suppl., 2, 202-203.
 - OLLIVIER L., 1974. *Anim. Prod.*, **19**, 257-271.
 - OLLIVIER L., 1983. *Der Tierzüchter*, **35**(5), 166-168.
 - OLLIVIER L., 1986. In: G.E. DICKERSON & R.K. JOHNSON (Ed.): 3rd World congress on genetics applied to Livestock Production. University of Nebraska, Lincoln, Nebraska, **12**, 168-180.
 - OLLIVIER L., 1988. In: B.S. WEIR, E.J. EISEN, M.M. GOODMAN & G. NAMKOONG (Ed.): *Proceedings of the second international conference on quantitative genetics*, 438-450. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.
 - OLLIVIER L., 1989. *Génét. Sél. Evol.* (in preparation).
 - OLLIVIER L., SELLIER P., 1982. *Ann. Génét. Sél. anim.*, **14**, 481-544.
 - PETERS R.M., SHUMAN R.M., JOHNSON B.H., METTUS R.V., 1987. *J. Exper. Zool.* **242**, 85-88.
 - POPESCU P., LEGAULT C., 1988. *Journées Rech. Porcine en France*, **20**, p. 297-303.
 - RENARD J.P., BABINET C., 1987. *Theriogenology*, **27**, 181-200.
 - ROBERTSON A., 1957. *Biometrics*, **13**, 442-450.
 - RONNINGEN K., 1978. *Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol.*, **95**, 98-111.
 - RUDDLE F.H., FRIES R., 1986. In: W. EVANS & A. HOLLAENDER (Ed.): *Genetic engineering of animals. Plenum Press. New York. p.46.*
 - SELLIER P., 1987. In: P.V. TARRANT, G. EIKELBOOM & G. MONIN (Ed.): *Evaluation and control of meat quality in pigs. Martinus Nijhoff Publishers for the CEC, Dordrecht. p. 329-342.*
 - SELLIER P., 1988. *Journées Rech. Porcine en France*, **20**, p.227-242.
 - SELLIER P., LEGAULT C., 1986. In: C. SMITH, J.W.B. KING & J.C. Mc KAY (Ed.): *Exploiting new technologies in animal breeding genetic developments. Oxford University Press, Oxford. p. 153-162.*
 - SELLIER P., ROTHSCHILD M.F., 1989. *World Animal Science vol. 12 part A (pig). Elsevier, Amsterdam. (sous presse).*
 - SMITH C., 1964. *Anim. Prod.*, **6**, 337-344.
 - SMITH C., 1969. *Anim. Prod.*, **11**, 433-442.
 - SMITH C., 1981. *Livest. Prod. Sci.*, **8**, 193-201.
 - SMITH C., DICKERSON G.E., TESS M.W., BENNETT G.L., 1983. *J. Anim. Sci.*, **56**, 1306-1314.
 - SMITH C., MEUWISSEN T.H.E., GIBSON J.P., 1987. *Anim. Breed. Abstr.*, **55**, 1-10.
 - SORENSEN D.A., 1987. *Livest. Prod. Sci.*, **20**, 135-148.
 - STEANE D.E., 1986. In: G.E. DICKERSON & R.K. JOHNSON (Ed.): 3rd World congress on genetics applied to livestock production. University of Nebraska, Lincoln, Nebraska, **10**, 155-160.
 - TORO M.A., SILIO L., RODRIGANEZ J., DOBAO M.T., 1988. *Anim. Prod.*, **46**, 79-85.
 - VIZE P.D., MICHALSKA A.E., ASHMAN R., LLOYD B., STONE B.A., QUINN P., WELLS J.R.E., SEAMARK R.F., 1988. *J. Cell. Sci.*, **90**, 295-300.
 - WARNER C.M., MEEKER D.L., ROTHSCHILD M.F., 1987. *J. Anim. Sci.*, **64**, 394-406.
 - WEBB J., BAMPTON P.R., 1987. 38th Annual meeting of the EAAP. Lisbon, sept. 28-oct. 1 1987. Commission on Pig Production. Paper 3.b.1.
 - WEBB J., CURRAN M.K., 1986. *Livest. Prod. Sci.*, **14**, 41-54.
 - YADAV S.B.S., DEMPFLER L., 1988. *Livest. Prod. Sci.*, **18**, 69-84.