

Corrélations génétiques entre caractères de production et de reproduction mesurés en élevage dans les races porcines Large White et Landrace Français

A. DUCOS (1)*, J.P. BIDANEL (2)

(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

Corrélations génétiques entre caractères de production et de reproduction mesurés en élevage dans les races porcines Large White et Landrace Français

L'estimation des corrélations génétiques entre caractères de production et caractères de reproduction mesurés en élevage dans les races Large White et Landrace Français a été réalisée à l'aide d'une procédure REML modèle animal multi-caractères. Deux caractères de production, l'âge à 100 kg (A100) et l'épaisseur de lard dorsal à 100 kg (L100), ainsi que six caractères de reproduction, le nombre total de porcelets nés par portée (NTOT), le nombre de porcelets nés vivants par portée (NVIV) toutes portées confondues, pour les premières portées uniquement (NTOT1 et NVIV1), et pour les deuxièmes portées uniquement (NTOT2 et NVIV2), ont été étudiés. Les résultats de 41 081 portées en race Large White, de 40 405 portées en race Landrace Français, ainsi que les performances de production de 29 607 animaux en race Large White et de 25 283 animaux en race Landrace Français ont été utilisés. Les corrélations génétiques estimées entre L100 et les différents caractères de reproduction sont nulles ou très légèrement défavorables (de -0,02 à 0,10), et comparables dans les deux races. L'opposition entre A100 et tailles de portées est plus marquée, particulièrement en race Large White pour les caractères NTOT et NVIV (corrélations génétiques de 0,15 et 0,24, respectivement). En race Landrace Français, les corrélations génétiques estimées entre A100 et le nombre total de porcelets nés, ou le nombre de porcelets nés vivants sont plus élevées en première ou deuxième portée que pour les portées de rang plus élevé. L'existence de corrélations génétiques légèrement défavorables entre les deux groupes de caractères sélectionnés devrait avoir peu d'effets sur l'efficacité des schémas de sélection.

Genetic correlations between production and reproductive traits measured on-farm, in the Large White and French Landrace pig breeds

The genetic correlations between production and reproductive traits measured on-farm in the Large White and French Landrace pig breeds were estimated using a restricted maximum likelihood procedure applied to a multiple trait animal model. Two production traits, the age at 100 kg liveweight (A100), and the average backfat thickness adjusted at 100 kg (B100), as well as six reproductive traits, the total number of piglets born per litter (TNB) or born alive per litter (NBA) considering all litters, only the first litter (TNB1 and NBA1), or only the second litter (TNB2 and NBA2), have been analysed. Data on 41 085 and 40 405 litters, and production traits measured on 29 607 and 25 283 gilts, in the Large White and French Landrace breeds, respectively, were used. The estimated genetic correlations between B100 and the reproductive traits were close to zero or slightly unfavourable (from -0.02 to 0.10) and identical in the two breeds. A stronger genetic antagonism was estimated between A100 and the reproductive traits, especially in the Large White breed for traits TNB and NBA (genetic correlations were 0.15 and 0.24, respectively). In the French Landrace breed, the estimated genetic correlations between A100 and the total number of piglets born, or born alive, were stronger when considering the first or the second litters, than when considering higher parity litters. The existence of slightly unfavourable genetic correlations between the two groups of traits should have limited effects on the efficiency of selection programs.

INTRODUCTION

Les méthodes d'estimation de la valeur génétique des reproducteurs porcins ont considérablement évolué ces dernières années en France avec la mise en place d'un programme national d'évaluation génétique de type BLUP - modèle animal (DUCOS et al, 1994). La première application de cette nouvelle méthodologie, qui concerne l'évaluation génétique des verrats contrôlés dans les stations publiques, est opérationnelle depuis janvier 1994 (DUCOS et al, 1995). Elle évolue actuellement vers une évaluation combinée prenant en compte les performances de production mesurées en station et dans les élevages de sélection. Cette évaluation génétique pour les caractères de production est complétée dans les races Large White et Landrace Français par une évaluation génétique pour la prolificité (BIDANEL et DUCOS, 1994). Les deux évaluations génétiques sont réalisées de façon indépendante, ce qui suppose que la prolificité est génétiquement indépendante des caractères de production. Cette hypothèse est étayée par de nombreux résultats de la littérature (voir par exemple la revue de BRIEN, 1986). En France, les résultats obtenus par LEGAULT (1971) allaient également dans le sens d'une indépendance génétique entre caractères de production et de reproduction. Ces résultats sont toutefois relativement anciens et sujets à caution compte tenu de l'évolution génétique considérable des populations Large White et Landrace Français depuis cette date (DUCOS et BIDANEL, 1993). L'objet de cette étude est d'apporter des premiers éléments de réponse à ce problème en réalisant une nouvelle estimation des liaisons génétiques entre les caractères de contrôle en ferme et la prolificité des truies.

1. MATÉRIEL ET MÉTHODES

1.1. Origine et structure des données

Les informations de gestion technique des troupeaux de truies et de contrôle de performances en ferme générées depuis 1990 dans les élevages de sélection Large White et Landrace Français participant au programme national d'évaluation génétique (DUCOS et al, 1994) ont été utilisées dans cette étude. Les fichiers d'analyses ont été constitués de la façon suivante: dans un premier temps, les cochettes contrôlées en ferme ayant produit au moins une portée (connue dans la base de données) dans l'élevage de sélection ou dans un élevage de multiplication associé ont été extraites de la base de données. Les jeunes femelles contemporaines de contrôle en ferme, d'une part, et les truies ayant mis bas les mêmes années dans les mêmes troupeaux d'autre part, ont ensuite été recherchées et rajoutées au fichier. De façon à limiter les temps de calculs, une partie seulement des informations disponibles a été utilisée. Les performances de production enregistrées entre 1990 et 1995 dans 13 élevages en race Large White, et dans 11 élevages en race Landrace Français ont été considérées. Les élevages de sélection ont été choisis en premier lieu de façon à représenter l'ensemble des grandes régions de production. Dans un second temps, seuls les élevages de sélection étant associés à au moins trois élevages de multiplication, ayant enregistré le plus grand nombre de por-

tées, ont été conservés. Seules les portées ayant fait l'objet d'une déclaration de saillie et dont les parents étaient connus dans la base de données nationale ont été prises en compte. Par ailleurs, seules les bandes de contrôle en ferme d'effectif supérieur ou égal à 50 cochettes ont été retenues. Les portées enregistrées dans des combinaisons troupeau x année d'effectif inférieur à 100 ont enfin été exclues de l'analyse. La structure des deux fichiers est indiquée au tableau 1.

L'ensemble des élevages considérés dans cette étude fonctionnent avec une conduite en bandes. L'intervalle entre bandes successives est généralement de 3 semaines (10 à 20 truies par bande). La moitié des portées environ sont procréées par insémination artificielle. La durée d'allaitement des porcelets est de 4 semaines. Les caractères de reproduction considérés sont le nombre de porcelets nés totaux par portée (NTOT) et nés vivants par portée (NVIV) dans l'ensemble des portées des truies, dans les premières portées uniquement (NTOT1 et NVIV1), ou dans les deuxièmes portées uniquement (NTOT2 et NVIV2).

Les cochettes contrôlées en ferme sont élevées dans des bandes successives. Une bande est définie comme un groupe d'au moins 15 animaux nés sur une période de deux semaines. Les animaux sont nourris à volonté pendant toute la période d'engraissement. L'âge moyen à l'entrée en contrôle est de 70 jours environ. A la fin du contrôle (vers 100 kg), les animaux sont pesés et leur épaisseur de lard dorsal est mesurée à l'aide d'un appareil à ultrasons. Les caractères de production considérés dans cette étude sont l'âge à 100 kg (A100) et l'épaisseur de lard ajustée à 100 kg (L100). Les équations d'ajustement à 100 kg utilisées sont celles établies par JOURDAIN et al (1989). Les moyennes et les écarts-types des caractères de production et de reproduction étudiés figurent au tableau 2.

1.2. Analyse statistique

Les composantes de variance et de covariance ont été estimées à l'aide de la méthode du maximum de vraisemblance restreinte (REML) appliquée à un modèle animal multicaractère. Le modèle utilisé pour A100 et L100 comprend l'effet fixé de la bande de contrôle et les effets aléatoires de l'environnement commun de la portée de naissance et de la valeur génétique additive de chaque animal. Le modèle utilisé pour la prolificité comprend les effets fixés du rang de portée (pour les analyses incluant l'ensemble des portées des truies), de la combinaison troupeau x année x type de fertilisation (saillie naturelle ou insémination artificielle), du mois de mise bas et du verat père de la portée, les effets aléatoires de l'environnement permanent de la truie (pour les analyses avec l'ensemble des portées des truies) et de la valeur génétique additive de chaque animal, ainsi que l'âge à la mise bas intra-rang de portée en covariable.

Les calculs ont été réalisés à l'aide de la version 3.0 du logiciel VCE (GROENEVELD, 1995). Pour des raisons calculatoires, les analyses ont été faites en considérant les caractères pris deux à deux pour les analyses toutes portées, à savoir : NTOT-A100, NTOT-L100, NVIV-A100, NVIV-L100,

Tableau 1 - Structure des fichiers analysés en race Large White et Landrace Français

		Large White			Landrace Français		
		Toutes portées	1ères portées	2èmes portées	Toutes portées	1ères portées	2èmes portées
Performances de reproduction	Nombre de portées	41 081	10 901	9 077	40 405	10 289	9 015
	Nombre de truies	14 588	10 901	9 077	14 761	10 289	9 015
	Nombre de niveaux TxAxTF (1)	212	212	210	200	200	200
Performances de production	Nombre d'animaux contrôlés	29 607	29 607	29 607	25 283	25 283	25 283
	Nombre de bandes de contrôle	425	425	425	323	323	323
	Nombre de portées de naissance	7 687	7 687	7 687	6 266	6 266	6 266
Performances de production et de reproduction	Nombre d'animaux	6 989	6 321	4 927	6 633	5 668	4 625
	Nombre de portées	19 455	6 321	4 927	18 112	5 608	4 625

(1) Troupeau x Année x Type de Fertilisation

Tableau 2 - Moyennes et écarts-types des caractères de production et de reproduction étudiés, dans les races Large White et Landrace Français.

		Large White		Landrace Français	
		Moyenne	Écart-type	Moyenne	Écart-type
Performances de production					
	Âge à 100 kg (j)	152,9	11,3	158,1	11,8
	Épaisseur de lard à 100 kg (mm)	12,27	2,12	12,89	1,89
Performances de reproduction					
Toutes portées	Nés totaux	11,58	3,25	11,11	3,10
	Nés vivants	10,59	3,03	10,40	2,91
	Âge à la mise bas (j)	679,1	289,8	670,3	286,6
1ère portée	Nés totaux	10,87	3,13	10,75	2,85
	Nés vivants	9,96	2,99	10,05	2,75
	Âge à la mise bas (j)	367,8	41,7	361,4	38,3
2ème portée	Nés totaux	11,21	3,34	10,66	3,17
	Nés vivants	10,39	3,10	10,10	3,00
	Âge à la mise bas (j)	532,6	73,2	517,9	58,6

ou trois à trois pour les analyses portant sur les premières ou deuxième portées, à savoir : NTOT-A100-L100 d'une part, NVIV-A100-L100 d'autre part.

2. RÉSULTATS

Plusieurs estimations de composantes de variance ont été obtenues pour les caractères de production (six estimations), ainsi que pour les caractères de prolificité (deux estimations). Les différentes estimations obtenues sont très peu variables si bien que seules les valeurs moyennes d'héritabilité, d'effet d'environnement commun, de répétabilité, et d'écart-type phénotypique sont présentées au

tableau 3. L100 est le caractère le plus héritable, avec une valeur estimée similaire dans les deux races. Viennent ensuite, par ordre décroissant d'héritabilité, A100, légèrement plus héritable en race LF qu'en LW (0,33 contre 0,25), puis les caractères de prolificité, qui varient peu avec la race ou le caractère considéré (de 0,08 à 0,12). Les effets de milieu commun de la portée de naissance sont similaires dans les deux races, avec des valeurs légèrement plus élevées pour A100 que pour L100. Les effets de milieu permanent (et donc la répétabilité) pour la taille de portée sont légèrement plus élevés en LW qu'en LF. Les écart-types phénotypiques sont également un peu plus élevés en LW qu'en LF.

Tableau 3 - Héritabilités (h^2), effets d'environnement commun (c^2), répétabilités (R) et écarts-types phénotypiques (après correction pour les effets fixés, s) estimés dans les races Large White et Landrace Français.

	Large White				Landrace Français				
	h^2	c^2	R	s	h^2	c^2	R	s	
Performances de production									
Âge à 100 kg (j)	0,25	0,12	-	10,0	0,33	0,10	-	9,4	
Épaisseur de lard à 100 kg (mm)	0,50	0,08	-	1,83	0,53	0,06	-	1,62	
Performances de reproduction									
Toutes portées	Nés totaux	0,09	-	0,21	3,05	0,10	-	0,18	3,03
	Nés vivants	0,09	-	0,20	2,94	0,09	-	0,16	2,85
1ère portée	Nés totaux	0,09	-	-	2,95	0,09	-	-	2,80
	Nés vivants	0,10	-	-	2,90	0,08	-	-	2,70
2ème portée	Nés totaux	0,09	-	-	3,17	0,09	-	-	3,10
	Nés vivants	0,12	-	-	3,06	0,09	-	-	2,94

Tableau 4 - Corrélations génétiques (phénotypiques) entre caractères de production et de reproduction dans les races Large White et Landrace Français

		Toutes portées		1ères portées		2èmes portées	
		Nés totaux	Nés vivants	Nés totaux	Nés vivants	Nés totaux	Nés vivants
Large White	Âge à 100 kg	0,15 (-0,00)	0,24 (0,00)	0,09 (-0,03)	0,13 (-0,03)	0,11 (0,00)	0,16 (-0,01)
	Épaisseur de lard à 100 kg	0,05 (0,02)	0,10 (0,02)	0,03 (0,01)	0,04 (0,01)	0,02 (0,02)	0,02 (0,04)
Landrace Français	Âge à 100 kg	0,01 (-0,022)	0,06 (-0,01)	0,09 (-0,01)	0,17 (-0,01)	0,11 (-0,04)	0,13 (-0,02)
	Épaisseur de lard à 100 kg	0,00 (-0,01)	0,05 (0,01)	-0,02 (0,01)	0,04 (0,02)	0,04 (0,00)	0,06 (0,01)

Les corrélations phénotypiques et génétiques entre A100, L100 et les caractères de prolificité sont présentés dans le tableau 4. Les corrélations phénotypiques sont toutes proches de 0 (d'une façon générale, très légèrement négatives entre A100 et prolificité, et très légèrement positives entre L100 et prolificité, dans les deux races). Les corrélations génétiques estimées entre A100, L100 et les caractères de taille de portée sont, à une exception près, nulles ou positives. Les valeurs estimées sont globalement assez faibles (elles sont toutes inférieures ou égales à 0,15, à l'exception de la corrélation entre NVIV et A100 en race LW). D'une façon générale, les liaisons génétiques entre L100 et la taille de portée sont plus faibles que celles entre A100 et la taille de portée. Les valeurs obtenues sont systématiquement plus élevées pour le nombre de porcelets nés vifs que pour le nombre de porcelets nés totaux. Les corrélations génétiques entre NTOT ou NVIV (toutes portées) et les caractères de production sont plus élevées en race LW qu'en race LF. Par contre, les corrélations sont voisines dans les deux races lorsque l'on considère uniquement les premières ou deuxièmes portées.

3. DISCUSSION ET CONCLUSION

Les héritabilités, les effets d'environnement commun et les corrélations génétiques entre les deux caractères de production estimés dans cette étude sont similaires aux valeurs précédemment obtenues par BIDANEL et al (1994). Les seules différences notables concernent l'héritabilité de l'âge à 100 kg en race LF (0,33 contre 0,23) et la corrélation génétique entre A100 et L100 en race LW (-0,02 contre -0,12). Ces valeurs sont également cohérentes avec les moyennes de la littérature (STEWART et SCHINCKEL, 1990 ; DUCOS, 1994). Les estimations d'héritabilité de la taille de portée sont également proches des précédentes valeurs obtenues dans ces mêmes populations (BIDANEL et DUCOS, 1994) ainsi que de la valeur moyenne de la littérature (HALEY et al, 1988). Par contre, les valeurs de répétabilité tendent à être supérieures à celles obtenues par BIDANEL et DUCOS (1994) et aux moyennes de la littérature (HALEY et al, 1988), en particulier en race LW.

Les estimations de corrélations génétiques entre caractères de production et de reproduction ont été passés en revue par STEANE (1981), BRIEN (1986) et HALEY et al (1988). Chacune d'entre elle conclut à l'absence de liaison génétique marquée entre caractères de production et prolificité des truies. Plusieurs résultats récents confirment ces conclusions. RYDHMER et al (1995) obtiennent des corrélations génétiques de 0,01 et 0,00 entre le gain moyen quotidien (GMQ) et les nombres de porcelets nés vivants en première et en seconde portée, respectivement. Les corrélations entre ces mêmes tailles de portée et l'épaisseur de lard dorsal s'élèvent à 0,11 et 0,06, respectivement. Des corrélations génétiques faibles sont également obtenues par SHORT et al (1994) dans 4 lignées différentes (en moyenne 0,04 et -0,03, respectivement, pour les corrélations génétiques entre le nombre de porcelets nés totaux par portée d'une part, le gain moyen quotidien et l'épaisseur de lard dorsal d'autre

part). Plusieurs expériences de sélection récentes concluent également à l'absence de liaison génétique marquée entre caractères de production et prolificité. CLEVELAND et al (1988) et MCKAY (1990) n'observent aucune différence significative pour les tailles ou les poids de portée entre des lignées sélectionnées sur un index combinant le gain moyen quotidien et l'épaisseur de lard dorsal et les lignées témoins non sélectionnées. KERR et CAMERON (1995) observent des légères différences pour le nombre de porcelets sevrés dans des expériences de sélection divergentes sur la vitesse de croissance du tissu maigre ou l'efficacité alimentaire, mais sans qu'aucune d'entre elles ne soit significative. Il convient toutefois de noter que seules des différences de prolificité importantes peuvent être mises en évidence dans le cadre d'expériences de sélection du fait de la taille en général limitée de ces dernières. Les valeurs estimées dans la présente étude vont dans le même sens et indiquent l'absence d'antagonisme marqué entre croissance ou adiposité de la carcasse et prolificité, mais ne permettent toutefois pas de conclure à une indépendance génétique entre les deux groupes de caractères, en particulier en race Large White.

Le signe de la corrélation génétique estimée entre vitesse de croissance et taille de portée diffère selon l'étude, et, au sein d'une même étude, entre races. Une liaison favorable entre la croissance et la prolificité (JOHANSSON, 1981 ; JOHANSSON et KENNEDY, 1983 ; BOLET et al, 1984 ; KUHLLERS et JUNGST, 1992b) peut être la traduction d'une relation favorable entre vitesse de croissance et format adulte, et entre format adulte et taille de portée (BRIEN, 1986). Une liaison défavorable entre la vitesse de croissance et la prolificité comme celle estimée dans la présente étude, ou dans celles de LEGAULT (1971), MORRIS (1975), CHRISTENSEN (1980), RYDHMER et al (1992), KUHLLERS et JUNGST (1992b) est plus difficilement interprétable sur le plan biologique. La mesure, par exemple, de paramètres physiologiques (dosages hormonaux ...) dans le cadre d'expériences de sélection sur la vitesse de croissance permettrait peut-être de préciser la nature de cette opposition modérée entre potentiel de croissance et taille de portée.

Les estimations de la liaison génétique entre la composition corporelle et la taille de portée sont plus systématiquement nulles ou défavorables (voir par exemple MORRIS, 1975; JOHANSSON, 1981; JOHANSSON et KENNEDY, 1983; DE NISE et al, 1983, RYDHMER et al, 1995 et les résultats de la présente étude). Bien que les valeurs obtenues soient en général faibles, elles suggèrent que la diminution de la quantité de gras dans les carcasses pourrait se traduire par une légère dégradation des aptitudes reproductives des truies, sans doute du fait d'une moindre capacité de mobilisation des réserves corporelles en fin de gestation ou au cours de l'allaitement.

L'estimation des liaisons génétiques entre les caractères de production et la prolificité en première et en seconde portée visait à tester l'hypothèse d'un antagonisme plus marqué chez les jeunes femelles en croissance que chez les truies adultes. Un tel phénomène pourrait s'expliquer par une compétition, sur le plan nutritionnel, entre besoins énergé-

tiques de croissance et ceux de gestation et surtout de lactation. Aucune tendance nette n'apparaît dans les résultats de cette étude. Ceci ne suffit cependant pas à démontrer l'absence de tout phénomène de compétition de ce type, qui peut être masqué par d'autres phénomènes biologiques ou liés au mode de conduite des truies. En particulier, l'existence d'une liaison favorable entre la vitesse de croissance et la précocité sexuelle (BIDANEL et al, 1996) tendrait à générer une liaison positive entre la croissance et la prolificité, dans la mesure où, en cas de mise à la reproduction à âge constant, les animaux à croissance rapide tendent à être saillis à un numéro d'oestrus plus élevé. A l'inverse, une mise à la reproduction à poids fixe pourrait se traduire par une mise à la reproduction à un moindre degré de maturité sexuelle des animaux à croissance rapide et par une exacerbation des éventuels phénomènes de compétition nutritionnelle entre fonction de production et de reproduction. Les règles de décision relatives au moment de mise à la reproduction des cochettes, qui varient fortement entre élevages et entre pays, sont donc susceptibles d'affecter les performances de reproduction des cochettes ainsi que les estimations de corrélations génétiques entre les caractères de production et la prolificité des jeunes truies.

Les valeurs systématiquement plus élevées des corrélations génétiques avec le nombre de nés vivants qu'avec le nombre de nés totaux par portée semble indiquer l'existence d'une liaison défavorable entre les caractères de production et la mortalité néonatale. Peu d'études antérieures permettent de confirmer ou d'infirmer cette hypothèse. LEGAULT (1971) et KUHLLERS et al (1992a,b) obtiennent des corrélations légèrement plus favorables avec le nombre de nés vifs qu'avec le nombre de nés totaux. BOLET et al (1984) et CLEVELAND et al (1988) obtiennent quant à eux peu de différences quel que soit le caractère considéré.

Les conséquences d'un possible antagonisme génétique entre les caractères de production et la prolificité des truies sur l'efficacité des schémas de sélection des races Large White et Landrace Français devraient être assez limitées compte tenu des faibles valeurs des corrélations génétiques

estimées. En matière d'évaluation génétique, l'absence d'indépendance génétique entre la prolificité doit en toute rigueur conduire à une évaluation conjointe des caractères de production et de la prolificité. Toutefois, les valeurs génétiques estimées à partir d'évaluations indépendantes sont, avec les valeurs de corrélations obtenues dans cette étude, très proches de celles obtenues à partir d'une évaluation conjointe de sorte que le choix de cette solution n'a que peu de raisons d'être remis en cause. L'efficacité globale des schémas de sélection sera légèrement réduite par rapport ce quelle serait en situation d'indépendance génétique. Cette situation nécessite d'être prise en compte pour la prédiction de la réponse à la sélection et l'optimisation des schémas de sélection, mais ne devrait pas se traduire par des changements notables par rapport à la situation actuelle. Sur le plan biologique, les objectifs de sélection actuels des races maternelles, qui conduisent à un accroissement de la prolificité et une diminution de l'adiposité, pourraient se traduire par une augmentation des phénomènes de compétition énergétique entre les fonctions de croissance et de reproduction et/ou par une capacité de mobilisation insuffisante des réserves énergétiques corporelles pendant l'allaitement, et aboutir à un antagonisme génétique plus marqué entre caractères de production et de reproduction. Une réflexion sur ces problèmes actuellement menée au sein de l'Association des Livres Généalogiques Porcins Collectifs a d'ores et déjà abouti à l'adoption d'une proposition visant à réduire fortement la pondération économique du taux de muscle dans l'objectif de sélection des lignées maternelles.

REMERCIEMENTS

Nous remercions H. GARREAU, T. BRETON, J.Y. FLÉHO, P. LORENT et l'ensemble des éleveurs et du personnel des schémas de sélection pour la collecte et la gestion des données qui ont servi de base à cette étude, ainsi que E. GROENEVELD et D. BOICHARD pour la mise à disposition du programme d'estimation des composantes de la variance. Nous remercions également P. SELLIER pour ses commentaires pertinents sur le manuscrit.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BIDANEL J.P., DUCOS A., 1994. Journées Rech. Porcine en France, 26, 321-326.
- BIDANEL J.P., DUCOS A., GUÉBLEZ R., LABROUE F., 1994. Livest. Prod. Sci., 40, 291-301.
- BIDANEL J.P., GRUAND J., LEGAULT C., 1996. Genet. Sel. Evol., 28, (1) (sous presse).
- BOLET G., TARTAR M., LALOE D., FELGINES C., 1984. Journées Rech. Porcine en France, 16, 475-480.
- BRIEN F.D., 1986. Anim. Breed. Abstr., 54, 975 - 977.
- CHRISTENSEN A., 1980. cité par BRIEN F.D., 1986. Anim. Breed. Abstr., 54, 975-997.
- CLEVELAND E.R., JOHNSON R.K., CUNNINGHAM P.J., 1988. J. Anim. Sci., 66, 1371-1377.
- DE NISE K.R.S., IRVIN K.M., SWIGER L.A., PLIMPTON R.F., 1983. J. Anim. Sci., 56, 551-559.
- DUCOS A., 1994. Techni-Porc, 17, (3), 35-67.
- DUCOS A., BIDANEL J.P., 1993. Journées Rech. Porcine en France, 25, 59-64.
- DUCOS A., BIDANEL J.P., GARREAU H., RUNAVOT J.P., 1994. In : Séminaire Modèle Animal, INRA, 26-29 sept., La Colle sur Loup, France, (FOULLEY J.L. et MOLENAT M., Ed.), 119-141.
- DUCOS A., GARREAU H., BIDANEL J.P., LE TIRAN M.H., BRETON T., FLEHO J.Y., RUNAVOT J.P., 1994. Journées Rech. Porcine en France, 27, 135-142.
- GROENEVELD E., 1995. In: Book of Abstract of the 46th Annual Meeting of the EAAP, Prague, Czech Republic, (VAN ARENDUNK J.A.M., Ed.), Wageningen Pers, 1, 5.
- HALEY C.S., AVALOS E., SMITH C., 1988. Anim. Breed. Abstr., 56, 317-332
- JOHANSSON K., 1981. Livest. Prod. Sci., 8, 431-447.

- JOHANSSON K., KENNEDY B.W., 1983. *Acta Agric. Scand.*, 33, 195-199.
- JOURDAIN C., GUÉBLEZ R., LE HENAFF G., 1989. *Journées Rech. Porcine en France*, 21, 399-404.
- KERR J.C., CAMERON N.D., 1995. *Anim. Sci.*, 60, 281-290.
- KUHLLERS D.L., JUNGST S.B., 1992a. *J. Anim. Sci.*, 70, 372-378.
- KUHLLERS D.L., JUNGST S.B., 1992b. *J. Anim. Sci.*, 70, 2707-2713.
- LEGAULT C., 1971. *Ann. Génét. Sél. Anim.*, 3(2), 153-160.
- Mc KAY R.M., 1990. *Can. J. Anim. Sci.*, 70, 973-977.
- MORRIS C.A., 1975. *Anim. Prod.*, 20, 31-44.
- RYDHMER L., JOHANSSON K., STERN S., ELIASSON-SELLING L., 1992. *Acta Agric. Scand.*, 42, 211-219.
- RYDHMER L., LUNDEHEIM N., JOHANSSON K., 1995. *J. Anim. Breed. Genet.*, 112, 33-42.
- SHORT T.H., WILSON E.R., McLAREN D.G., 1994. In : *Proc. 4th World Congress on Genetics applied to Livestock Production*, Guelph, Ontario, Canada, 17, 413-416.
- STEANE D.E., 1981. *Livest. Prod. Sci.*, 8, 407-418.
- STEWART T.S., SCHINCKEL A.P., 1990. In : *Genetics of swine*, USDA publications, 84-87.