

Mise en évidence de gènes à effets majeurs sur la composition corporelle, le rendement technologique Napole et le nombre de bonnes tétines dans la lignée porcine sino-européenne *Tiameslan*

Marie-Pierre SANCHEZ (1), J.P. BIDANEL (1), S. ZHANG (1), J. NAVEAU (2), T. BURLOT (2), Pascale LE ROY (1)

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

(2) PEN AR LAN - B.P. 3, 35380 Maxent

Mise en évidence de gènes à effets majeurs sur la composition corporelle, le rendement technologique Napole et le nombre de bonnes tétines dans la lignée porcine sino-européenne *Tiameslan*

Des gènes à effets majeurs ont été recherchés dans la lignée *Tiameslan*, créée à partir de croisements entre des truies de la lignée *Laconie* et des verrats F1 *Meishan x Jiaxing* et essentiellement sélectionnée sur des caractères de croissance, de composition corporelle et de qualité de la viande. Par une analyse de ségrégation, l'hypothèse d'un déterminisme mixte (un gène majeur et des polygènes) a été testée sur une mesure aux ultrasons de l'épaisseur de lard dorsal, des épaisseurs de lard et de muscle sur la carcasse, la durée d'engraissement entre 20 et 100 kg, le rendement technologique Napole et le nombre de bonnes, de fausses et total de tétines. Toutes les mesures ont été effectuées de 1983 à 1996, à l'exception des mesures sur la carcasse réalisées jusqu'en 1990 seulement. Nous mettons en évidence un gène majeur pour tous les caractères analysés, excepté la durée d'engraissement entre 20 et 100 kg et le nombre total de tétines. Nous confirmons donc tout d'abord l'existence des gènes à effet majeur sur l'épaisseur de lard dorsal et le rendement technologique Napole, détectés précédemment dans la lignée *Laconie*. Il semble qu'il existe un autre gène majeur ayant un effet sur l'épaisseur de muscle, mais sa confirmation est nécessaire. Enfin, nous décrivons pour la première fois un gène majeur dominant avec un effet important sur le nombre de bonnes et de fausses tétines, la différence entre les moyennes des homozygotes est estimée à environ 5 tétines.

Evidence for major genes influencing body composition, Napole technological yield and number of good teats in the sino-european *Tiameslan* pig line

The objective of this study was to search for major genes in the *Tiameslan* pig line. This line was created by mating sows from the *Laconie* line to *Meishan x Jiaxing* F1 boars and was mainly selected for growth, carcass and meat quality traits. A mixed model (a major gene and polygenes) hypothesis was tested against a purely polygenic model using segregation analysis on ultrasonic backfat thickness, carcass fat and lean depths, days from 20 to 100 kg, Napole technological yield, the total number and the number of good and false teats. All traits were measured from 1983 to 1996, except carcass measurements which ceased in 1990. Major genes were detected for all traits analysed except days from 20 to 100 kg and the total number of teats. First, we confirmed the presence of genes with a major effect on backfat thickness and Napole technological yield, respectively, previously detected in the *Laconie* line. Another major locus affecting lean depth was probably found, but this result need to be confirmed. Finally, a new dominant major gene with a large effect on the number of good and false teats was evidenced. The mean performance of the two homozygous genotypes differed by about 5 teats.

INTRODUCTION

Les méthodes de sélection classiques s'appuient sur le modèle infinitésimal qui suppose qu'une performance zootechnique est sous l'influence d'un très grand nombre de gènes ayant chacun un petit effet sur le caractère. Sous cette hypothèse, la sélection classique s'avère efficace depuis de nombreuses années. Pourtant, des gènes ayant des effets individuels très importants ont été mis en évidence pour certains caractères d'importance économique. Chez le porc, pour ne citer que deux exemples, le gène de la sensibilité à l'halothane (OLLIVIER, 1980) est responsable d'une hypertrophie musculaire tandis que le gène RN a un gros effet sur le rendement technologique Napole (NAVEAU, 1986 ; LE ROY et al., 1990a). L'avantage de prendre en compte de tels gènes par rapport à un programme de sélection classique est qu'ils peuvent permettre de fixer plus rapidement un génotype favorable et de contourner d'éventuels antagonismes génétiques.

La lignée composite sino-européenne *Tiameslan*, issue d'un croisement *Laconie* x (*Meishan* x *Jiaying*), semble être un matériel de choix pour rechercher des gènes majeurs. En effet, certains gènes ayant un effet majeur sur le rendement technologique Napole (LE ROY et al., 1990a) et l'épaisseur de lard dorsal (LE ROY et al., 1990b) ont été mis en évidence dans la lignée *Laconie* qui est une des lignées fondatrices de la lignée *Tiameslan*. De plus, l'estimation des paramètres génétiques dans la lignée *Tiameslan* révèle pour certains caractères des valeurs d'héritabilités supérieures aux valeurs moyennes de la littérature (ZHANG et al., 1999).

Le but de cette étude est d'une part de vérifier l'existence des gènes à effet majeur sur le rendement technologique Napole et sur l'épaisseur de lard dorsal dans la lignée *Tiameslan* et d'autre part de voir s'il existe d'autres allèles en ségrégation dans cette lignée ayant des effets importants sur le nombre de tétines, la durée d'engraissement et des mesures d'épaisseurs de lard et de muscle effectuées en différents sites de la carcasse.

1. MATÉRIEL ET MÉTHODES

1.1. Animaux et mesures

La lignée *Tiameslan* est issue d'un croisement entre des truies de la lignée *Laconie* et des verrats croisés F1 *Meishan* x *Jiaying*. Les truies fondatrices ont été choisies dans la lignée « mâle » *Laconie* afin d'éviter dès le départ une dégradation trop importante des performances de production. Deux sous-populations ont été fondées à deux ans d'intervalle (1983 et 1985) dans l'élevage de sélection de Maxent (Ille-et-Vilaine) par la société *Pen ar Lan*. Un total de 55 truies multipares ayant sevré en moyenne au moins 10 porcelets par portée ont été inséminées par de la semence de 21 verrats croisés chinois. Durant les premières générations, les deux sous-populations ont été conduites de manière similaire et indépendante, les reproducteurs étant systématiquement issus de la première et unique portée de leur mère. En 1988, les deux sous-populations ont été fusionnées et, à partir de ce moment, certaines truies ont eu plusieurs portées de telle

façon que les générations auparavant disjointes sont devenues chevauchantes. Sur l'ensemble des 14 générations, produites entre 1983 et 1996, les animaux ont fait l'objet d'un dénombrement des bonnes et des fausses tétines et de mesures aux ultrasons de l'épaisseur de lard dorsal au niveau du cou, du dos et du rein. Tous les animaux ont été pesés au sevrage (à l'âge de 4 semaines), en début de contrôle (à l'âge de 8 semaines) et en fin de contrôle (à l'âge de 22 semaines). Le rendement technologique Napole a été mesuré sur les animaux des huit premières générations (nés jusqu'en 1990) et des mesures d'épaisseur de lard et de muscle ont été effectuées sur des carcasses appartenant aux générations 5 à 9 (nés entre 1988 et 1991) à l'aide d'un Fat 'o' Meater. Le choix des reproducteurs a été fait à partir d'un indice combinant la durée d'engraissement entre 20 et 100 kg et l'épaisseur de lard dorsal. De plus, les reproducteurs ayant un nombre de tétines ou une taille de portée inférieure à un certain seuil ont été éliminés. Depuis 1990, ils sont également sélectionnés sur la couleur de la robe (les robes colorées sont éliminées) et sur le potentiel glycolytique en vue d'éliminer l'allèle RN-.

1.2. Variables analysées

La recherche de gènes majeurs a été réalisée sur les 9 variables suivantes :

- L'épaisseur de lard dorsal (ELD) : moyenne des épaisseurs de lard mesurées au niveau du cou, du rein et du dos sur l'animal vivant
- L'épaisseur de lard (X_2) mesurée sur la carcasse entre la 3^{ème} et la 4^{ème} vertèbre lombaire
- Les épaisseurs de lard (X_4) et de muscle (X_5) mesurées sur la carcasse entre la 3^{ème} et la 4^{ème} dernière côte
- La durée d'engraissement entre 20 et 100 kg (DE20100) définie comme la différence entre les âges à 100 et à 20 kg, ajustés pour le poids et l'âge (ZHANG et al., 1999)
- Le rendement technologique Napole (RTN) tel que proposé par NAVEAU et al. (1985).
- Le nombre de bonnes tétines (BTET)
- Le nombre de fausses tétines (FTET)
- Le nombre total de tétines (TTET)

1.3. Analyses statistiques

Les mesures réalisées sur les animaux fondateurs et sur la F1 ont été éliminées des analyses afin d'éviter d'introduire un biais dû aux effets d'hétérosis dans les calculs. De plus, seules les familles de pères dont le nombre de descendants était supérieur à 20 ont été retenues. Les données ont été préalablement corrigées pour les effets fixés de milieu par la procédure GLM de SAS (SAS Institute, 1992). Tous les caractères ont été ajustés pour l'effet combiné du sexe et de la bande de contemporains (sexe*bande). Le RTN et les mesures d'épaisseurs de lard et de muscle sur la carcasse ont également été corrigés pour l'effet fixé de la date d'abattage. Enfin, une covariable a été incluse dans le modèle pour la durée d'engraissement entre 20 et 100 kg (poids à 20 kg), l'épaisseur de lard dorsal mesurée sur l'animal vivant (poids en fin de contrôle) et les mesures d'épaisseur de lard et de muscle réalisées sur la carcasse (poids de la carcasse).

Les données corrigées ont ensuite été soumises à une analyse de ségrégation (ELSTON et STEWART, 1971) qui permet de comparer l'hypothèse d'un déterminisme polygénique (H_0) vs l'hypothèse d'un déterminisme mixte (un gène majeur + des polygènes : H_1) d'un caractère. Les données, préalablement ajustées pour les effets décrits plus haut, sont supposées être réparties en n familles de pères indépendantes. Par ailleurs, afin de corriger une asymétrie des distributions qui ne serait pas due à la présence d'un gène majeur, tous les caractères ont été soumis à une transformation Box-Cox (MCLEAN et al., 1976), de façon simultanée à l'analyse de ségrégation. La technique statistique employée est celle du maximum de vraisemblance qui permet de retenir l'hypothèse expliquant le mieux les données. Par ailleurs, les paramètres caractérisant le modèle retenu sont estimés (moyennes génotypiques, écart-types génétique additif et résiduel, fréquences génotypiques des reproducteurs).

Les héritabilités et les corrélations génétiques concernant les variables d'épaisseur de lard et de muscle ont été estimées à

l'aide d'une procédure REML-modèle animal multicaractère (GROENEVELD et KOVAC, 1990).

2. RÉSULTATS ET DISCUSSION

Pour chaque caractère analysé, les effectifs des familles, les moyennes, les écart-types et les coefficients d'asymétrie calculés sur les données corrigées pour les effets de milieu figurent dans le tableau 1. Avant la transformation de Box-Cox, les valeurs des coefficients d'asymétrie ne sont pas très éloignées de 0, excepté pour le nombre de bonnes et de fausses tétines (-2,13 et 4,54 respectivement). Les distributions révèlent en effet une forte asymétrie pour ces deux caractères mais pas de bimodalité évidente (figures 1 et 2).

Les résultats de l'analyse de ségrégation montrent que, parmi toutes les variables analysées, seuls le nombre total de tétines et la durée d'engraissement entre 20 et 100 kg ne sont pas sous l'influence d'un gène majeur. Pour ces deux caractères, les rapports de vraisemblance, égaux à 0 et 3,

Tableau 1 - Effectifs, moyennes, écart-types phénotypiques et coefficients d'asymétrie des caractères analysés

Caractère (1)	Nombre de			Moyenne	Écart-type	Coefficient d'asymétrie	
	Pères	Mères	Descendants			Avant Box-Cox	Après Box-Cox
ELD (mm)	114	1255	9231	11,0	2,4	0,68	0,45
X_2 (mm)	22	286	1068	16,3	3,9	0,36	0,38
X_4 (mm)	22	286	1071	16,1	4,0	0,54	0,19
X_5 (mm)	22	288	1100	47,3	7,7	0,31	0,21
DE20100 (j)	114	1255	9231	113,7	9,0	0,11	0,20
RTN (%)	35	271	1336	91,3	6,0	0,04	0,48
BTET	114	1255	9223	15,0	1,9	-2,13	-0,75
FTET	114	1255	9223	0,4	1,5	4,54	1,92
TTET	114	1255	9223	15,4	1,2	-0,13	0,06

(1) ELD = épaisseur moyenne de lard dorsal aux ultrasons ; X_2 = épaisseur de lard entre la 3^{ème} et la 4^{ème} vertèbres lombaires de la carcasse ; X_4 et X_5 = épaisseurs de lard et de muscle, respectivement, entre la 3^{ème} et la 4^{ème} dernières côtes de la carcasse ; DE20100 = durée d'engraissement entre 20 et 100 kg ; RTN = rendement technologique Napole ; BTET, FTET, TTET = nombre de bonnes, de fausses et total de tétines

Figure 1 - Distribution du nombre de bonnes tétines avant transformation de Box-Cox

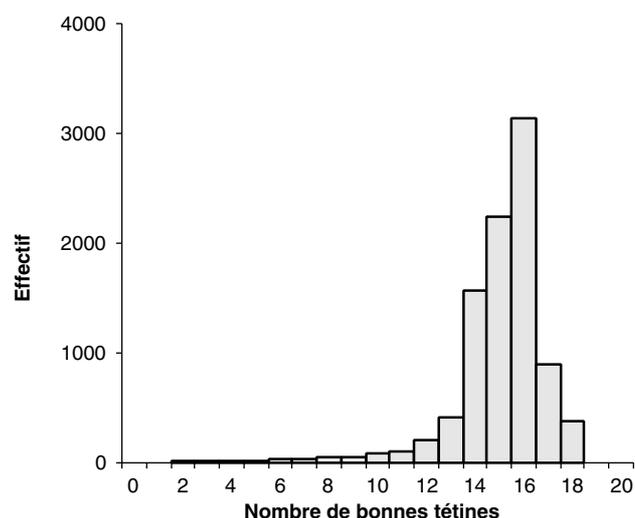
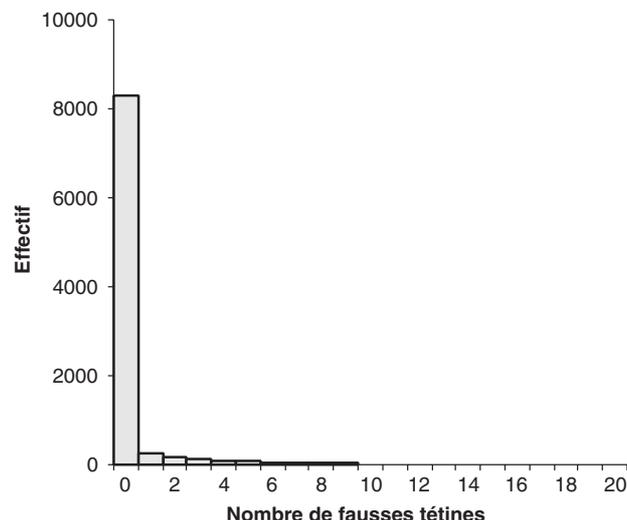


Figure 2 - Distribution du nombre de fausses tétines avant transformation de Box-Cox



respectivement, sont largement inférieurs à 9,5 qui est la valeur limite de la statistique de test pour un niveau de signification de 5%.

2.1. Composition corporelle

Le gène majeur mis en évidence pour l'épaisseur de lard dorsal dans la lignée *Tiameslan* est très similaire à celui décrit dans la lignée *Laconie* (LE ROY et al., 1990b). Dans les deux lignées, le gène majeur est à dominance presque complète et l'allèle dominant est favorable. L'écart entre les moyennes des homozygotes est estimé à 3,4 mm et 2,9 mm (soit 2,1 et 2 σ p respectivement) dans les lignées *Tiameslan* et *Laconie*, respectivement. Dans la lignée *Tiameslan*, la fréquence nulle des reproducteurs de génotype défavorable (homozygote récessif) est probablement la conséquence de la sélection pratiquée dans cette lignée sur un indice combinant l'épaisseur de lard dorsal et la durée d'engraissement entre 20 et 100 kg. Le gène majeur détecté pour X_2 et X_4 a des caractéristiques très proches de celui mis en évidence pour l'épaisseur moyenne de lard dorsal : la dominance est orientée dans le même sens (allèle dominant favorable) et l'effet, bien que légèrement supérieur, reste du même ordre de grandeur. En effet, la différence entre les moyennes des homozygotes est de 5,1 mm pour X_2 et de 4,4 mm pour X_4 (soit 2,6 et 3,2 σ p, respectivement). Les trois caractères d'épaisseur de lard sont par ailleurs génétiquement très proches puisque les corrélations génétiques entre d'une part ELD et d'autre part X_2 et X_4 , ont été estimées à 0,96 et 0,98, respectivement (tableau 3). Ces deux éléments militent en

faveur de l'hypothèse d'un gène majeur unique avec des effets pléiotropiques sur les trois variables d'épaisseur de lard, malgré les différences dans les fréquences estimées des génotypes des reproducteurs (tableau 2). Les allèles de ce gène, en ségrégation dans la lignée *Tiameslan*, pourraient provenir de la lignée *Laconie*, comme suggéré précédemment, ou bien de la race *Meishan* dans laquelle des locus à effets quantitatifs (ROHRER et KEELE, 1998 ; DE KONING et al., 1999 ; BIDANEL et al., 2000) ont été détectés.

Pour l'épaisseur de muscle, l'hypothèse d'un gène majeur supplémentaire peut être avancée. En effet, si les trois mesures d'épaisseur de lard sont génétiquement très proches, il en va tout autrement pour la mesure de l'épaisseur de muscle X_5 . D'une part, les corrélations génétiques entre ce caractère et X_2 , X_4 et ELD varient entre -0,47 et -0,19 (tableau 3). D'autre part, le gène majeur présente un allèle dominant défavorable ainsi qu'une grande proportion de reproducteurs ayant un génotype défavorable (tableau 2) La différence entre les moyennes des homozygotes est de 10,6 mm, ce qui représente un écart de 1,5 σ p.

Ces résultats sont toutefois à considérer avec précaution car, pour les mesures d'épaisseur de lard et de muscle sur la carcasse, le rapport de vraisemblance est beaucoup moins significatif que celui obtenu pour les autres variables. Cela peut être dû à une diminution de la puissance du dispositif car le nombre de familles mesurées est beaucoup plus faible pour ces caractères mais, quoi qu'il en soit, la confirmation de l'existence de ces gènes est nécessaire.

Tableau 2 - Résultats de l'analyse de ségrégation pour les mesures d'épaisseur de lard et de muscle

	Épaisseur de lard dorsal		Épaisseur de lard X_2		Épaisseur de lard X_4		Épaisseur de muscle X_5	
	H0	H ₁	H0	H ₁	H0	H ₁	H0	H ₁
Moyenne	-0,48		-0,71		-0,57		0,26	
Moyenne AA		-0,69		-0,84		-1,02		-0,87
Moyenne AB		-0,58		-0,84		-1,02		-0,87
Moyenne BB		2,67		4,27		3,37		9,70
Écart-type résiduel	1,50	1,21	2,10	1,97	2,80	2,69	5,49	4,20
Héritabilité	0,42	0,41	0,35	0,42	0,40	0,26	0,38	0,52
Fréquence AA		0,35		0,29		0,43		0,35
Fréquence AB		0,65		0,67		0,38		0,61
Rapport de vraisemblance	392		31		14		11	
Probabilité	< 10 ⁻¹¹		4.10 ⁻⁶		9.10 ⁻³		2.10 ⁻²	

Tableau 3 - Corrélations génétiques (au-dessus de la diagonale), héritabilités (diagonale) et corrélations phénotypiques (au-dessous de la diagonale) entre les mesures d'épaisseur de lard et de muscle

	X_2	X_4	X_5	ELD
X_2	0,58±0,07	0,94±0,02	-0,39±0,07	0,96±0,02
X_4	0,88	0,69±0,06	-0,19±0,04	0,98±0,02
X_5	0,10	0,09	0,30±0,02	-0,47±0,11
ELD	0,87	0,87	0,11	0,46±0,06

Toutes les corrélations phénotypiques sont significativement différentes de zéro (0,0001 < P < 0,0034)

2.2. Rendement technologique Napole

Nous mettons également en évidence sur le RTN un gène majeur qui s'apparente beaucoup au gène RN, avec un allèle dominant ayant un effet défavorable. L'existence de ce gène a été suggérée pour la première fois par NAVEAU (1986) et confirmée quelques années plus tard par une analyse de ségrégation (LE ROY et al., 1990a) dans la lignée *Laconie*, co-fondatrice de la lignée *Tiameslan*. L'effet de l'allèle RN⁻ est estimé ici à 2,6 σ p, de sorte que les animaux porteurs de RN⁻ (RN⁻RN⁻ ou RN⁻rn⁺) ont en moyenne un RTN inférieur de 11% à celui des animaux de génotype rn⁺rn⁺ (tableau 4). Le fait que tous les reproducteurs choisis dans la lignée *Tiameslan* jusqu'en 1990 aient un génotype défavorable au locus majeur RN (60% sont RN⁻RN⁻ et 40% RN⁻rn⁺) n'est pas surprenant puisque d'une part la sélection en vue d'éliminer l'allèle RN⁻ n'a débuté qu'en 1990 à partir de mesures du potentiel glycolytique et, d'autre part, une corrélation génétique antagoniste entre le RTN et l'épaisseur de lard dorsal moyenne a été mise en évidence dans la lignée *Laconie* (LE ROY et al., 1990b).

Tableau 4 - Résultats de l'analyse de ségrégation pour le rendement technologique Napole

	Rendement technologique Napole	
	H ₀	H ₁
Moyenne	0,04	
Moyenne AA		-0,25
Moyenne AB		-0,25
Moyenne BB		10,91
Écart-type résiduel	4,78	4,01
Héritabilité	0,09	0,15
Fréquence AA		0,60
Fréquence AB		0,40
Rapport de vraisemblance	50	
Probabilité	3.10⁻¹⁰	

2.3. Nombre de bonnes et de fausses tétines

Nous mettons également en évidence un gène dominant avec un gros effet sur le nombre de bonnes et de fausses tétines. La forte asymétrie des distributions de ces caractères

est en partie corrigée par la transformation de Box-Cox puisque les coefficients d'asymétrie des données transformées sont égaux à -0,75 et 1,92 respectivement (tableau 1, p 129). Les rapports de vraisemblance (737 et 4145 respectivement) sont hautement significatifs et l'écart entre les homozygotes est estimé à 4,2 et 6,8 σ p respectivement, ce qui correspond à une différence de 5 bonnes ou fausses tétines environ. L'allèle dominant est responsable des fortes valeurs pour le nombre de bonnes tétines et des faibles valeurs pour le nombre de fausses tétines, il est donc favorable dans les deux cas (tableau 5). Le nombre total de tétines n'étant pas sous l'influence d'un déterminisme mixte, il est rassurant de constater que les nombres de bonnes et de fausses tétines sont tous deux influencés par un gène majeur similaire. De plus, pour ces deux caractères, tous les reproducteurs possèdent au moins une copie de l'allèle dominant favorable, ce qui s'explique par le fait que les reproducteurs de la lignée *Tiameslan* ont été choisis lorsque leur nombre de bonnes tétines était supérieur à un certain seuil. Si des locus à effets quantitatifs ont été mis en évidence à l'aide de marqueurs moléculaires sur des animaux F2 *Meishan* x *Large White* pour le nombre total de tétines (BIDANEL et al., 2000), un gène majeur ou un locus à effet quantitatif ayant une influence sur le nombre de bonnes tétines n'a, à notre connaissance, encore jamais été reporté dans la littérature. Il est à noter cependant que le nombre de bonnes ou de fausses tétines n'est pas un caractère strictement continu car il ne peut prendre que certaines valeurs entières (figures 1 et 2, p 129). La validation de l'existence de ce gène majeur nécessite donc des analyses complémentaires qui prendront en compte la nature discrète du caractère. Il convient également de rappeler que la lignée *Tiameslan* a été constituée à partir de verrats *Meishan* x *Jiaxing*. La race *Jiaxing*, beaucoup moins étudiée que la *Meishan*, présente la particularité d'avoir près de 2 tétines de plus que cette dernière (LEGAULT et CARITEZ, 1983). Aucun résultat sur le nombre de fausses tétines n'est malheureusement disponible dans la race *Jiaxing*.

CONCLUSION

Cette étude permet tout d'abord de confirmer l'existence des gènes à effets majeurs sur le rendement technologique Napole et l'épaisseur de lard dorsal mis en évidence auparavant dans une des populations fondatrices de la lignée

Tableau 5 - Résultats de l'analyse de ségrégation pour le nombre de bonnes et de fausses tétines

	Nombre de bonnes tétines		Nombre de fausses tétines	
	H ₀	H ₁	H ₀	H ₁
Moyenne	0,57		-0,47	
Moyenne AA		-4,97		-0,50
Moyenne AB		0,67		-0,50
Moyenne BB		0,57		4,27
Écart-type résiduel	1,17	1,04	0,89	0,50
Héritabilité	0,43	0,36	0,30	0,37
Fréquence AA		0,00		0,59
Fréquence AB		0,41		0,41
Rapport de vraisemblance	737		4145	
Probabilité	< 10⁻¹¹		< 10⁻¹¹	

Tiametan. Elle permet en outre de mettre en évidence pour la première fois un gène majeur avec un effet important sur le nombre de bonnes (et de fausses) tétines et probablement un gène à effet majeur sur l'épaisseur de muscle. Toutefois, avant d'envisager l'utilisation de ces gènes majeurs dans des programmes de sélection, il est souhaitable de confirmer leur existence et de les localiser sur le génome. Pour cela, il conviendrait tout d'abord d'analyser plus finement les données en prenant en compte la nature discrète des distributions du nombre de bonnes

(ou de fausses) tétines et en considérant les relations de parenté entre familles de pères. Ensuite, la mise en place d'une expérimentation permettrait de confirmer la ségrégation du gène et de le localiser à l'aide d'un réseau de marqueurs génétiques. Une fois l'existence de ces gènes confirmée, l'intérêt de leur prise en compte dans de futurs programmes de sélection restera à évaluer, notamment pour des caractères tels que le nombre de bonnes tétines et l'épaisseur de lard dorsal qui sont faciles à mesurer sur l'animal vivant et assez héréditaires.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BIDANEL J.P., MILAN D., IANNUCELLI N., et al., 2000. Journées Rech. Porcine en France, 32, 369-383.
- DE KONING D.J., JANSS L.L.G., RATTINK A.P., et al., 1999. *Genetics*, 152, 1679-1690.
- ELSTON R.C., STEWART J., 1971. *Human hered.*, 21, 523-542.
- GROENEVELD E., KOVAC M., 1990. *J. Dairy Sci.*, 73, 2221-2229.
- LEGAULT C., CARITEZ J.C., 1983. *Génét. Sél. Evol.*, 15, 225-240.
- LE ROY P., NAVEAU J., ELSEN J.M., SELLIER P., 1990a. *Genet. Res.*, 55, 33-40.
- LE ROY P., ELSEN J.M., NAVEAU J., 1990b. Journées Rech. Porcine en France, 22, 11-16.
- McLEAN C.J., MORTON N.E., ELSTON R.C., YEE S., 1976. *Biometrics*, 32, 695-699.
- NAVEAU J., 1986. Journées Rech. Porcine en France, 18, 265-276.
- NAVEAU J., POMMERET P., LECHAUX P., 1985. *Techni-porc*, 8(6), 7-13.
- OLLIVIER L., 1980. *Ann. Génét. Sél. anim.*, 12, 383-394.
- ROHRER G.A., KEELE J.W., 1998. *J. Anim. Sci.*, 76, 2247-2254.
- SAS INSTITUTE, 1992. *SAS/STAT, User's Guide : Statistics (Version 6)*. SAS Institute Inc., Cary, NC.
- ZHANG S., BIDANEL J.P., BURLLOT T., et al., 1999. Journées Rech. Porcine en France, 31, 159-165.